

ZOOGÉOGRAPHIE INFRA-SPÉCIFIQUE DE LA MER MÉDITERRANÉE

Analyse des données génétiques populationnelles sur seize espèces atlanto-méditerranéennes (Poissons et Invertébrés)

Infraspecific zoogeography of the Mediterranean : population genetic analysis on sixteen atlanto-mediterranean species (fishes and invertebrates)

**P. BORSA*, M. NACIRI, L. BAHRI, L. CHIKHI,
F.J. GARCIA DE LEON, G. KOTOULAS, F. BONHOMME**

ORSTOM / Laboratoire Génome et Populations, UPR CNRS 9060,
Station méditerranéenne de l'Environnement littoral, quai de la Daurade, 34200 Sète, France

*Correspondance

BIOGÉOGRAPHIE
MER MÉDITERRANÉE
GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS
ISOLEMENT PAR LA DISTANCE
FLUX GÉNÉTIQUE
BARRIÈRE GÉOGRAPHIQUE
ENDÉMISME

RÉSUMÉ. – Les relations faunistiques entre l'Atlantique et la Méditerranée sont complexes, affectées par les bouleversements tectoniques du Miocène, les vicissitudes climatiques du Pléistocène et la discontinuité des régimes hydrologiques. Nous utilisons l'approche génétique infra-spécifique pour aborder la biogéographie de la faune marine méditerranéenne, et en particulier pour décrire le niveau des échanges récents ou actuels avec l'Atlantique. Les taux de différenciation génétique entre populations ont été estimés à partir des données de la littérature ou de données non publiées sur seize espèces de l'Atlantique nord-est et de la Méditerranée. Ceux-ci révèlent un gradient génétique très fort, voire une quasi-absence de flux génique de part et d'autre de la région de Gibraltar chez une majorité d'espèces, qu'il s'agisse de Poissons tropicaux, subtropicaux ou boréaux, ou d'invertébrés côtiers. Une telle situation est également observée, pour une proportion des espèces, de part et d'autre du seuil siculo-tunisien. Dans un petit nombre de cas, la structure géographique paraît cependant conforme aux attendus du modèle d'isolement par la distance. La phylogéographie moléculaire du flet *Platichthys flesus* permet d'inférer la séquence des mouvements de colonisation et des isolements géographiques des populations chez une espèce à affinités boréales. Une approche similaire est utilisée chez une espèce tropicale (la Sardinelle ronde *Sardinella aurita*) et une espèce cosmopolite (le Mulet cabot *Mugil cephalus*), qui révèle des affinités entre les populations méditerranéennes et les populations de l'Atlantique tropical ouest. Nous analysons les implications possibles pour la systématique des populations méditerranéennes, et spéculons sur le devenir des populations de certaines espèces à affinités boréales vis-à-vis du réchauffement climatique actuel. Nous engageons une réflexion sur les hypothèses du maintien des différences génétiques entre populations de part et d'autre des zones de transition en milieu marin.

BIOGEOGRAPHY
MEDITERRANEAN SEA
POPULATION GENETICS
ISOLATION BY DISTANCE
GENE FLOW
GEOGRAPHIC BARRIER
ENDEMIC FAUNA

ABSTRACT. – The faunal relationships of the Atlantic and the Mediterranean have been affected by tectonic change in the Miocene, by climate change in the Pleistocene and by hydrological discontinuity. We use a population genetics approach to the biogeography of the Mediterranean marine fauna, in particular to describe the level of recent or present-day exchanges with the Atlantic. The level of genetic differences between populations was estimated from published and unpublished data on sixteen species from the northeastern Atlantic and the Mediterranean. For a majority of species, either tropical or subtropical or boreal fishes, or coastal invertebrates, a moderately strong to strong genetic cline between each side of the Gibraltar strait area was observed. Such a pattern was also observed in a proportion of species between each side of the siculo-tunisian strait. In a limited number of cases, the geographic patterns of population genetic structure however conformed with the expectations from an isolation-by-distance model. The molecular phylogeographic approach in a boreal species, the flounder

Platichthys flesus, led to the inference of the historical movements of colonisation and geographic isolation of the populations. A similar approach used in a tropical species (the Spanish sardine *Sardinella aurita*) and a cosmopolitan species (the grey mullet *Mugil cephalus*) revealed close genetic relationships between Mediterranean and west-tropical Atlantic populations. We analyse the possible implications of these findings to the systematics of the Mediterranean populations and we speculate about the future of boreal species vis-à-vis the present climatic change. We debate on various hypotheses for the maintaining of abrupt genetic clines in the marine environment.

INTRODUCTION

La biogéographie consiste en l'étude de la répartition et de la structure des communautés vivantes actuelles en fonction de leur biologie, de leur écologie et de leur histoire. Classiquement, on distingue plusieurs groupes de peuplements d'espèces animales en mer Méditerranée : immigrants glaciaires, immigrants tropicaux, immigrants pontiques, immigrants récents dits « lessepsiens », et endémiques (Ekman 1968 ; Quignard 1978). Ces auteurs évoquent également des « relicttes de la Téthys », mais si l'on admet que la Méditerranée s'est entre-temps asséchée au cours de l'épisode Messinien jusqu'à l'ouverture du détroit de Gibraltar au début du Pliocène (Hsü *et al.* 1977), ce terme ferait alors référence à des espèces ayant colonisé secondairement la Méditerranée depuis un refuge Atlantique. Selon l'importance accordée à la proportion d'espèces dites endémiques, on a pu conclure que la Méditerranée formait une région biogéographique à part entière (Klausewitz 1973 ; Quignard 1978) ou au contraire, qu'elle ne constituait qu'un diverticule de l'Atlantique nord-est (NE) comprenant un mélange d'espèces tropicales et d'espèces d'eaux froides (Ekman 1968 ; Vermeij 1993). L'originalité de l'assemblage des espèces, autre critère retenu par Quignard (1978) pour les Poissons, paraît néanmoins suffisante pour conclure à la différenciation faunistique de la Méditerranée par rapport à l'océan atlantique.

L'organisation spatiale de la variabilité intraspécifique recèle une information utile pour la biogéographie (Avisé 1994 ; Mitton 1994 ; Bonhomme *et al.* 1995). Aborder la biogéographie sous cet angle consiste en l'étude de la structure géographique des populations à l'aide de marqueurs génétiques, à la lumière des concepts et des développements théoriques de la génétique des populations. (1) L'analyse de la répartition de la diversité génétique dans, et entre, les populations, peut nous renseigner sur les facteurs de leur évolution : effet de fondation, migration, dérive, voire sélection lorsqu'on dispose d'une série de marqueurs. (2) Cette approche permet la mise en évidence de barrières au flux génique, et éventuellement de dater leur apparition de manière relative par comparaison des distances génétiques entre

populations ou groupes de populations deux à deux, et même de façon absolue si l'on dispose d'une bonne horloge moléculaire. (3) Les marqueurs moléculaires se prêtent à l'inférence phylogénétique, ce qui permet éventuellement de déterminer les sens de colonisation ainsi que l'origine géographique des populations ancestrales.

On admet depuis Mayr (1942) que l'isolement géographique des populations est généralement un préalable nécessaire à la spéciation. L'isolement géographique peut être le résultat de deux processus (Blondel 1995) : soit il résulte de la fragmentation de l'aire de distribution initiale (principe de vicariance), soit il a lieu à la suite de la migration anecdotique d'une population fondatrice hors de l'aire de distribution, conduisant à l'établissement de populations périphériques (principe de dispersion) lesquelles évoluent rapidement par effet de fondation, par dérive, et éventuellement par sélection dans un environnement nouveau. On peut supposer *a priori* que les espèces dont les tailles de populations sont énormes, les aires de distribution vastes, et les potentiels de dispersion importants, comme c'est le cas chez un grand nombre d'espèces marines, présentent une différenciation allopatrique de type vicariant. Le degré de différenciation entre ces populations géographiquement séparées dépendra du taux de migration ou flux génique, des tailles efficaces des populations, et de la durée de l'isolement géographique.

Les changements climatiques du Pléistocène et les variations concomitantes du niveau marin (Petit-Maire 1992) ont sans doute eu un fort impact sur les distributions des espèces de l'Atlantique NE et de la Méditerranée. Les épisodes glaciaires ont pu favoriser le déplacement vers le Sud des aires géographiques des espèces d'eaux froides ainsi que leur entrée en Méditerranée, renouvelant le cas échéant les opportunités d'échanges génétiques. Inversement, la baisse du niveau marin a aussi pu conduire à la diminution de la surface d'habitat des espèces côtières, estuariennes ou lagunaires, et favoriser l'effet de barrière des seuils bathymétriques de sorte que l'isolement géographique des populations de tailles ainsi réduites a pu se renforcer et leur divergence, s'accélérer. Ainsi, les avancées glaciaires ont pu contribuer à

la restriction du flux génique entre populations situées de part et d'autre du détroit de Gibraltar, ou de part et d'autre du seuil siculo-tunisien.

Les périodes de réchauffement interglaciaire telle la période actuelle ont pu au contraire favoriser l'entrée en Méditerranée des espèces d'eaux tropicales ou tempérées, tout en piégeant les espèces d'eaux froides dans le nord des différents bassins, et la remontée concomitante du niveau de la mer et l'extension des habitats de type estuarien ou lagunaire ont pu faciliter le contact entre populations jadis isolées de part et d'autre des seuils bathymétriques.

Dans la discussion qui suit, nous posons le problème de l'endémisme de la faune marine méditerranéenne à partir de l'information génétique infra-spécifique dont nous disposons sur un ensemble d'espèces (Poissons, Bivalves, Echinoderme) de l'Atlantique NE et de la Méditerranée, et nous tentons d'approfondir notre compréhension de l'histoire biogéographique de cette région.

MÉTHODES

Les espèces analysées dans ce travail sont celles pour lesquelles nous disposons de données de variabilité génétique intra-spécifique à l'échelle de l'Atlantique NE et de la Méditerranée (références tabl. I). Ces données sont soit directement tirées de la littérature (dans le cas où les matrices de F_{st} par paires – voir ci-après – sont disponibles), soit indirectement à partir des données de fréquences alléliques. Il s'agit par ex. de Poissons estuariens ou lagunaires (le Flet *Platichthys flesus*, le Mulet cabot *Mugil cephalus*), de Poissons benthiques du plateau continental (le Merlu *Merluccius merluccius*, le Turbot *Psetta maxima*, la Barbrue *Scophthalmus rhombus*, la Sole commune *Solea vulgaris*, le Tcaud *Trisopterus minutus*), de Poissons pélagiques côtier (la Sardinelle ronde *Sardinella aurita*) ou océaniques (le Thon rouge *Thunnus thynnus*, l'Espadon *Xiphias gladius*) et d'invertébrés littoraux (l'Oursin *Echinocardium cordatum*, la Moule *Mytilus galloprovincialis*, l'Huître plate *Ostrea edulis*, la Palourde *Ruditapes decussatus*). Le Flet est typiquement une espèce d'habitat froid (Quignard 1978) et d'après leur distribution géographique actuelle, la Sole, la Moule *M. galloprovincialis*, la Palourde, et le Loup *Dicentrarchus labrax* sont typiquement des espèces d'habitat tempéré (Mars 1966; Lubet *et al.* 1984; Whitehead *et al.* 1986) et la Sardinelle ronde, le Thon rouge et l'Espadon, des espèces tropicales (Ben Tuvia 1960; Whitehead *et al.* 1986). Le Mulet cabot est une espèce eurytherme, à répartition mondiale (Crosetti *et al.* 1994).

Dans un cas où nos données le permettent, celui du Flet, nous tentons en outre de fixer un cadre temporel aux relations phylogéographiques entre populations atlantiques et méditerranéennes, en rapportant les distances génétiques aux temps absolus de divergence à l'aide de l'horloge moléculaire proposée par Vawter *et al.* (1980).

Le modèle d'isolement par la distance de la génétique des populations (Wright 1943) décrit la situation d'équilibre entre flux génique et dérive le long d'un continuum de populations. Il prédit, à l'équilibre, un certain taux de différenciation génétique entre populations locales, pourvu que la distance de migration par génération soit suffisamment inférieure à l'étendue de l'aire de l'espèce. Il y a structure géographique, bien qu'aucune discontinuité n'apparaisse. L'analyse (Rousset 1997) montre que dans un modèle d'isolement par la distance, la quantité $F_{st}/(1-F_{st})$, où F_{st} est la variance standardisée des fréquences alléliques entre populations (Wright 1951), est une fonction linéaire de la distance géographique (DG) (dans le cas d'un modèle unidimensionnel) ou de sa transformée logarithmique (modèle bidimensionnel).

Nous nous servons ici de l'isolement par la distance comme hypothèse nulle à laquelle nous confrontons les données de structure géographique obtenues à l'aide de marqueurs génétiques moléculaires. Nous considérons que la structure géographique d'une espèce est en accord avec les prédictions du modèle d'isolement par la distance lorsque nous observons une relation linéaire positive entre la distance génétique $F_{st}/(1-F_{st})$ et DG . Nous rejetons ce modèle dans les autres cas. Dans la pratique, nous comparons les valeurs de $[F_{st}/(1-F_{st})]/DG$ interbassins (NE Atlantique et Méditerranée occidentale) et intrabassin et concluons au rejet de l'isolement par la distance lorsque ce rapport s'éloigne sensiblement de la valeur 1.

Les indices θ (Weir et Cockerham 1984) ou G_{st} (Nei 1973) ont été utilisés ici pour estimer F_{st} , selon que nous disposions, respectivement, des données génotypiques individuelles ou des fréquences alléliques dans les populations. G_{st} , indice mesurant la part de diversité génétique entre populations ($k = 1$ à s) par rapport à la diversité intra-population a été estimé sur l'ensemble des locus polymorphes à partir de la relation : $G_{st} = 1 - (\sum_k H_k/s)/H_T$, où H_k = diversité génétique moyenne sur les locus ($j = 1$ à r) dans la sous-population k ($H_k = S_j h_{jk}/r$) et H_T = diversité génétique moyenne sur l'ensemble des locus dans la population totale ($H_T = S_j h_T/r$). Les diversités génétiques monolocus ont été estimées à partir des fréquences alléliques (x_{ijk}) à l'aide des estimateurs non biaisés $h_{jk} = 2N_k/(2N_k-1) \cdot (1-S_i x_{ijk}^2)$ et $h_{Tj} = 2S_k N_k/(2S_k N_k-1) \cdot (1-1/S_k N_k \cdot S_i S_k N_k x_{ijk}^2)$, où N_k est la taille de l'échantillon.

Les valeurs de θ ont été estimées à l'aide de l'estimateur multilocus multiallélique de Weir et Cockerham (1984) en utilisant la procédure FSTATS du logiciel GENETIX (Belkhir *et al.* 1996).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Comparaison Atlantique NE / Méditerranée

Les résultats présentés au tableau I et à la figure 1 révèlent des taux de différenciation génétique forts entre populations d'Atlantique NE et de Méditerranée. Pour la majorité des espèces analysées ici, les estimations du F_{st} (rapportées à la distance géographique entre échantillons) sont

Tabl. I. – Structure géographique chez 16 espèces animales de l'Atlantique NE et de la Méditerranée. θ = estimateur de *Fst* selon Weir & Cockerham (1984); *Gst* : analogue de *Fst* (Nei 1973); *ND* : données non disponibles; *NEAtl* : Atlantique nord-est; *WMed* : Méditerranée occidentale; *Med* : Méditerranée. Distances géographiques (km) entre parenthèses. * données non publiées.

*Geographic structure of 16 marine animal species of the northeastern Atlantic and the Mediterranean. θ = estimator for *Fst* according to Weir & Cockerham (1984); *Gst* : analog of *Fst* (Nei 1973); *ND* : no data; *NEAtl* : northeastern Atlantic; *WMed* : western Mediterranean; *Med* : Mediterranean. Geographic distances (in km) given in brackets. * unpublished data.*

Taxon	Marqueur	Estimateur	Intra-NEAtl	Intra-WMed	NEAtl/WMed	Med	Références
Poissons							
<i>Dicentrarchus labrax</i>	allozymes	<i>Gst</i>	ND	ND	0.145 (4000)	0.079 (2700)	Benharrat <i>et al.</i> 1983
<i>Dicentrarchus labrax</i>	microsatellites	θ	0.003 (2500)	0.008 (2700)	0.025 (1500)	0.013 (1700)	L. Bahri, M. Naciri *
<i>Dicentrarchus punctatus</i>	microsatellites	θ	0.006 (3300)	ND	0.122 (1500)	0.131 (4500)	L. Bahri, M. Naciri *
<i>Merluccius merluccius</i>	allozymes	<i>Gst</i>	0.001 (1700)	-0.014 (500)	0.035 (1000)	0.012 (2000)	Pla <i>et al.</i> 1989 ; Roldán 1995
<i>Mugil cephalus</i>	ADNmt	<i>Gst</i>	ND	ND	0.249	0.005	Crosetti <i>et al.</i> 1994
<i>Platichthys flesus flesus</i>	allozymes	<i>Gst</i>	0.041 (2800)	-0.164 (500)	0.152 (2000)	ND	Borsa <i>et al.</i> 1997
<i>Psetta maxima</i>	allozymes	<i>Gst</i>	-0.101 (1800)	ND	0.063 (2000)	0.031 (4500)	Blanquer <i>et al.</i> 1992
<i>Sardinella aurita</i>	ADNmt	θ	0.005 (1200)	0.014 (600)	0.500 (5000)	0.003 (1000)	Chikhi 1995
<i>Scophthalmus rhombus</i>	allozymes	<i>Gst</i>	-0.328 (1800)	0.105 (500)	0.099 (2000)	ND	Blanquer <i>et al.</i> 1992
<i>Solea vulgaris</i>	allozymes	θ	-0.001 (500)	-0.000 (500)	0.020 (3200)	0.045 (4500)	Kotoulas <i>et al.</i> 1995a
<i>Thunnus thynnus</i>	allozymes	<i>Gst</i>	ND	0.029 (1300)	0.033 (2700)	0.002 (3000)	De Metrio 1995
<i>Trisopterus minutus</i>	allozymes	<i>Gst</i>	-0.051 (1700)	ND	0.304 (1700)	ND	Tirard <i>et al.</i> 1992
<i>Xiphias gladius</i>	ADNmt	<i>Gst</i>	ND	ND	0.247 (4700)	-0.004 (2000)	Kotoulas <i>et al.</i> 1995b
Mollusques							
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	allozymes	<i>Gst</i>	0.001 (2000)	0.002 (1700)	0.036 (600)	ND	Quesada <i>et al.</i> 1995b
<i>Ostrea edulis</i>	allozymes	<i>Gst</i>	0.002 (3800)	-0.005 (1000)	0.000 (1700)	0.040 (3200)	Saavedra <i>et al.</i> 1993
<i>Ruditapes decussatus</i>	allozymes	θ	ND	0.000 (500)	0.010 (1700)	0.015 (2800)	Borsa <i>et al.</i> 1994
Echinoderme							
<i>Echinocardium cordatum</i>	allozymes	<i>Fst</i>	0.012 (1500)	ND	0.244 (2700)	ND	Féral <i>et al.</i> 1995

élevées à très élevées de part et d'autre de la région du détroit de Gibraltar, alors que les estimations intra-bassin (Atlantique NE, Méditerranée occidentale) leur sont généralement inférieures, d'un ordre de grandeur. Nous rejetons ainsi le modèle d'isolement par la distance pour le Loup, le Loup moucheté, le Merlu, le Mulet cabot, le Flet, le Turbot, la Sardinelle ronde, le Tacaud, l'Espadon, l'Oursin *Echinocardium cordatum* et la Moule. Nous constatons qu'il existe un gradient génétique relativement fort à très fort entre les populations méditerranéennes et les populations atlantiques, ceci pour près des 3/4 de notre échantillon d'espèces. Ces résultats signifient que l'endémisme des populations méditerranéennes peut être considéré comme marqué, ceci autant pour une espèce dite à affinités boréales, que pour des espèces d'habitat tempéré, des espèces dites à affinités tropicales, et une espèce cosmopolite.

A l'intérieur de la Méditerranée, la région siculo-tunisienne apparaît comme une zone de transition supplémentaire pour le Merlu, le Loup moucheté, le Turbot (Tabl. I) et l'Anchois *Engraulis encrasicolus* (Bembo *et al.* 1995; 1996; Magoulas *et al.* 1996), mais pas pour l'Espadon ni la Moule ni, apparemment, le Mulet cabot (mais dans ce dernier cas les tailles des échantillons sont peut-être insuffisantes).

Nous admettons donc que la région du détroit de Gibraltar (le front de l'Est de la mer d'Alboran dans le cas de la Moule; Quesada *et al.* 1995a; b) constitue une zone de transition géographique chez une proportion d'espèces atlanto-méditerranéennes, ceci malgré l'apparente continuité d'habitat et de distribution géographique (ex. Merlu, Moule) et malgré les possibilités d'échanges récentes (pour le Flet, les dernières glaciations; Thiede 1978) ou actuelles (les autres espèces). On constate l'existence d'une subdivision supplémentaire entre la Méditerranée occidentale et la Méditerranée orientale, bien que les données soient encore limitées. Notons toutefois que les régions de Gibraltar et siculo-tunisienne correspondent à des seuils bathymétriques, mais aussi à des discontinuités océanographiques (Ovchinnikov 1966).

Examinons le cas des espèces pour lesquelles aucune discontinuité géographique n'apparaît clairement (Sole, Barbue, Thon rouge, Huître plate, Palourde). La relation entre flux génique et distance géographique observée chez la Sole (Fig. 2) est conforme à l'attendu théorique d'un modèle d'isolement par la distance (Slatkin 1993). *Idem*, l'Huître plate (P. Borsa, non publié). Une tendance similaire est observée chez la Palourde (Borsa *et al.* 1994). Enfin, nous n'observons aucune diffé-

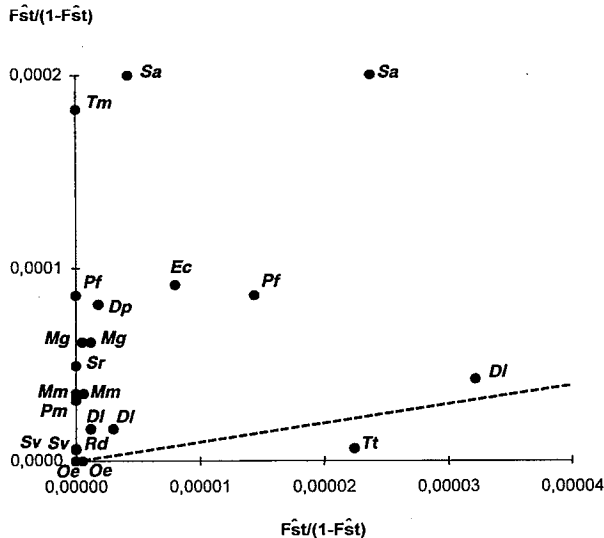


Fig. 1. – Distance génétique inter-bassins (NE Atlantique / Méditerranée W) en fonction de la distance génétique intra-bassin (NE Atlantique ou Méditerranée W). La ligne pointillée correspond à l'attendu théorique sous le modèle d'isolement par la distance. Les valeurs de $F_{st}/(1-F_{st})$ sont rapportées à la distance géographique (en km) entre populations, mesurées sur une carte au 15 millionième à l'aide d'un curvimètre, en suivant le bord du plateau continental. DI : *Dicentrarchus labrax*; Dp : *D. punctatus*; Ec : *Echinocardium cordatum*; Mg : *Mytilus galloprovincialis*; Mm : *Merluccius merluccius*; Oe : *Ostrea edulis*; Pf : *Platichthys flesus flesus*; Pm : *Psetta maxima*; Rd : *Ruditapes decussatus*; Sa : *Sardinella aurita*; Sr : *Scophthalmus rhombus*; Sv : *Solea vulgaris*; Tm : *Trisopterus minutus*; Tt : *Thunnus thynnus*.

Genetic distance between basins (NE Atlantic / W Mediterranean) as a function of genetic distance within a basin (NE Atlantic or W Mediterranean). Dotted line corresponds to the theoretical expectation of isolation by distance. Values of $F_{st}/(1-F_{st})$ have been divided by the corresponding geographic distances (in km), which were measured by following the edge of the continental shelf on a 1/15 000 000 map using a map measurer. DI : *Dicentrarchus labrax*; Dp : *D. punctatus*; Ec : *Echinocardium cordatum*; Mg : *Mytilus galloprovincialis*; Mm : *Merluccius merluccius*; Oe : *Ostrea edulis*; Pf : *Platichthys flesus flesus*; Pm : *Psetta maxima*; Rd : *Ruditapes decussatus*; Sa : *Sardinella aurita*; Sr : *Scophthalmus rhombus*; Sv : *Solea vulgaris*; Tm : *Trisopterus minutus*; Tt : *Thunnus thynnus*.

renciation géographique significative chez la Barbue (Blanquer *et al.* 1992), ni le Thon rouge (De Metrio 1995). L'isolement par la distance chez la Sole, l'Huître plate et la Palourde peut être interprété comme une situation d'équilibre entre flux génique et dérive (Slatkin 1993; Kotoulas *et al.* 1995a), ce qui implique que les populations de ces espèces n'ont pas subi de bouleversements récents. A l'inverse, l'apparente absence de structure géographique chez la Barbue, espèce présentant pourtant un taux de polymorphisme relativement élevé

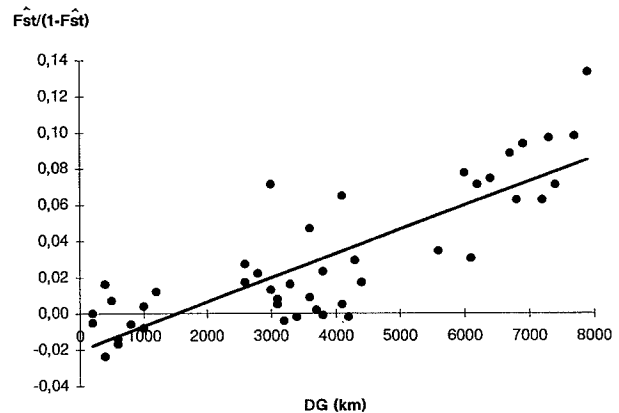


Fig. 2. – Isolement par la distance chez *Solea vulgaris* détecté par la régression de la distance génétique [$F_{st}/(1-F_{st})$] sur la distance géographique (DG) par paires de populations (Rousset 1997). Test de corrélation de Mantel (Belkhir *et al.* 1996) : $p < 0.001$.

Isolation by distance in *Solea vulgaris* as detected by the regression of pairwise genetic distance [$F_{st}/(1-F_{st})$] on geographic distance (DG) (Rousset 1997). Mantel's correlation test (Belkhir *et al.* 1996) : $p < 0.001$.

(Blanquer *et al.* 1992), soit signifie l'existence d'un flux génique important et sur de grandes distances, soit résulte d'une colonisation récente de l'aire de distribution actuelle. Enfin, la différenciation génétique des populations de Thons rouges est nulle à faible, et ne présente aucune logique géographique (De Metrio 1995), ce qui est en accord avec ce qu'on connaît de la biologie des grands Thons pélagiques : migrations transocéaniques, vaste répartition géographique des aires de ponte, gréganisme et peut-être philopatrie (Harden Jones 1984; Bayliff 1994). Rappelons cependant le contre-exemple d'un autre grand migrateur, l'Espadon, qui présente une différenciation marquée de la population méditerranéenne par rapport à l'Atlantique NE (Kotoulas *et al.* 1995b).

Parmi les exemples traités dans ce travail, la Sardinelle ronde (Chikhi, 1995) et le Mulet cabot (Crosetti *et al.* 1994) ont fait l'objet d'un échantillonnage comprenant, outre la Méditerranée, des échantillons de la côte ouest-africaine et de l'Atlantique tropical ouest. Dans les deux cas, ainsi que pour la Tortue verte *Chelonia mydas* (Encalada *et al.* 1996), les populations de Méditerranée s'avèrent phylogénétiquement plus proches des populations de l'Atlantique ouest, dont elles semblent dériver, que de celles de l'Atlantique NE. Ces observations récurrentes laissent entrevoir la possibilité qu'une proportion des espèces tropicales (ou eurythermes) actuellement présentes en Méditerranée auraient colonisé cette mer non pas à partir des côtes nord-ouest africaines ou européennes, mais à la suite d'une migration transatlantique de populations fondatrices originaires de l'Atlantique tropical ouest.

Tabl. II. – *Platichthys flesus* et *P. stellatus*. Matrice des distances génétiques de Nei (1972) $\pm$ SD (Nei, 1987) par paires de populations géographiquement isolées (*au-dessus de la diagonale*) et distances géographiques (en km; *au-dessous de la diagonale*). Nombre de locus enzymatiques entre parenthèses (données brutes in Borsa *et al.* 1987; 1997).

Platichthys flesus and *P. stellatus*. Matrix of pairwise Nei's (1972) genetic distances $\pm$ SD (Nei, 1987) (above diagonal) and geographic distances (in km; below diagonal) between geographically isolated populations. Number of allozyme loci in parentheses (raw data in Borsa *et al.* 1987; 1997).

	Portugal	G. Lion	Adriatique	Egée	Tokyo
Portugal		0.055 $\pm$ 0.032 (22)	0.149 $\pm$ 0.054 (22)	0.172 $\pm$ 0.059 (22)	0.097 $\pm$ 0.057 (16)
G. Lion	2 000		0.144 $\pm$ 0.049 (32)	0.191 $\pm$ 0.057 (32)	0.132 $\pm$ 0.053 (22)
Adriatique	4 600	2 600		0.134 $\pm$ 0.047 (32)	0.166 $\pm$ 0.062 (22)
Egée	6 500	4 500	1 900		0.237 $\pm$ 0.075 (22)
Tokyo	19 100	21 100	23 700	25 600	

Cas particulier des populations de Flets

L'exemple du Flet illustre de façon remarquable l'apport de l'approche infra-spécifique à la biogéographie de l'Atlantique NE et de la Méditerranée. Les résultats synthétisés ci-dessous se réfèrent aux travaux de Galleguillos et Ward (1982), Vianet (1985), Masson (1986), Borsa (1986), Berrebi (1988), Blanquer (1990) et Borsa *et al.* (1987; 1997).

L'espèce *Platichthys flesus* est présente le long de la côte NE atlantique de la mer Blanche au sud du Portugal, en Méditerranée dans la partie septentrionale de chacun des bassins occidental, adriatique et de la mer Egée, ainsi qu'en mer de Marmara / mer Noire / mer d'Azov. Le Flet étoilé, *P. stellatus*, est présent le long des côtes NE et NW de l'océan pacifique. *P. stellatus* est considéré comme proche de *P. flesus*, tant par sa morphologie (Norman, 1934) que par son écologie (Shmidt 1965). Les populations de mer Noire et de mer Egée se rapportent à la sous-espèce *P. f. luscus* (Economidis et Bauchot 1976; Galleguillos et Ward 1982; Borsa *et al.* 1997) et la population du nord de l'Adriatique, à la sous-espèce *P. f. italicus* (Norman 1934; Bini 1968; Galleguillos et Ward 1982). Enfin, le Flet de Méditerranée occidentale est considéré comme appartenant à la même sous-espèce (*P. f. flesus*) que le Flet atlantique, malgré quelques différences morphologiques (Vianet 1985; mais voir Moreau 1892, pour une interprétation différente). Cependant, l'analyse génétique des populations aboutit à la conclusion que ces deux entités sont fortement différenciées (voir ci-après).

Quelle information nouvelle nous apportent les marqueurs génétiques? L'étude des allozymes ré-

Tabl. III. – *Platichthys flesus*. Estimations des distances génétiques par paires ($D = -\ln(1-F_{st})$; Reynolds *et al.* 1983) (*au-dessus de la diagonale*) entre populations de l'Atlantique NE, et distances géographiques correspondantes (en km, *au-dessous de la diagonale*) (données brutes in Borsa *et al.* 1997). BALT: mer Baltique; SCOT: Aberdeen, Ecosse; HELG: Helgoland; NORD: sud de la mer du Nord; SWGB: sud-ouest de la Grande-Bretagne; COXT: Coxta de Aveiro, Portugal; SPOR: sud du Portugal.

Platichthys flesus. Pairwise estimates of genetic distance ($D = -\ln(1 - F_{st})$; Reynolds *et al.*, 1983) (above diagonal) and geographic distances (in km, below diagonal) between populations in the Atlantic ocean (raw data in Borsa *et al.*, 1997). BALT: Baltic Sea; SCOT: Aberdeen, Scotland; HELG: Helgoland; NORD: southern North Sea; SWGB: southwest Britain; COXT: Coxta de Aveiro, Portugal; SPOR: southern Portugal.

	BALT	SCOT	HELG	NORD	SWGB	COXT	SPOR
BALT		0.012	0.065	-0.002	0.000	0.113	0.077
SCOT	1 200		0.009	-0.002	-0.023	0.018	0.014
HELG	933	800		0.039	0.036	-0.013	0.004
NORD	1 467	800	533		0.008	0.050	0.042
SWGB	1 867	1 200	933	400		0.152	0.021
COXT	4 000	3 333	3 067	2 533	1 867		-0.086
SPOR	4 267	3 600	3 333	2 800	2 133	267	

vèle des différences marquées, notamment sous la forme de locus diagnostiques, entre les populations du sud du Portugal, du Golfe du Lion, de la mer Adriatique et de la mer Egée (Tabl. II), mais une continuité génétique du sud du Portugal à la mer Baltique (Tabl. III), ainsi que de la mer

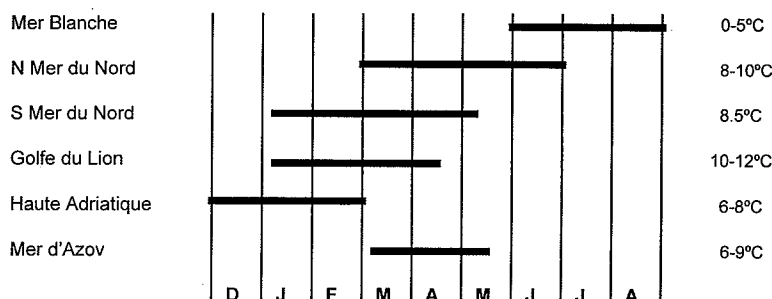


Fig. 3. – Période de ponte du Flet *Platichthys flesus* en différentes localités de son aire de répartition (modifié d'après Vianet 1985) et températures de surface correspondantes.

Spawning periods in different populations of Platichthys flesus (modified after Vianet 1985) and sea-surface temperatures.

Egée à la mer Noire (Borsa *et al.* 1997). Trois barrières géographiques au flux génique semblent ainsi mises en évidence, l'une correspondant à la région de Gibraltar (ou sud de la péninsule ibérique), la seconde au seuil siculo-tunisien (ou sud de la péninsule italienne), et la troisième au Péloponnèse. Ces trois péninsules plongent à leur extrémité méridionale dans des eaux dont la température minimale (Robinson 1973) reste supérieure à la température maximale tolérée, semble-t-il, par les œufs et les larves de Flets, laquelle ne varie pas de la mer du Nord (Dannevig 1897; Ehrenbaum 1909) à l'Adriatique (Varagnolo 1964; Specchi *et al.* 1979). L'optimum de température pour la reproduction reste compris entre environ 5 °C et 10 °C, quelle que soit la localité (Fig. 3; références in Borsa *et al.* 1997).

Un échantillon de *P. stellatus*, récolté en baie de Tokyo, s'avère génétiquement plus proche des *P. f. flesus* d'Atlantique et du Golfe du Lion que *P. f. flesus* ne l'est des deux autres sous-espèces de *P. flesus* (Tableau II). L'espèce *P. flesus* constitue donc un groupe paraphylétique. Une révision taxinomique s'avère nécessaire, et nous proposons que soit *P. f. luscus* et *P. f. italicus* accèdent chacun au statut spécifique ainsi que l'avait proposé Günther en 1862 (in Vianet 1985), soit *P. stellatus* devienne une sous-espèce de *P. flesus*.

Par ailleurs, nous disposons d'une horloge moléculaire pour les gènes allozymiques des Poissons : Vawter *et al.* (1980) ont établi sur une dizaine de paires d'espèces jumelles réparties de part et d'autre de l'isthme de Panama, qu'une unité de *D* (distance génétique de Nei, 1972) équivalait 19 millions d'années (MA) d'isolement géographique. Transposer ces chiffres à d'autres espèces nécessite quelques précautions. Nous disposons heureusement de quelques repères temporels en ce qui concerne les populations de Flets. D'abord, l'isolement géographique des populations de Méditerranée orientale vis-à-vis de la population atlantique est devenu effectif, au plus

tôt, au début du Pliocène (– 5 MA; Hsü *et al.* 1977) lors de la réouverture du détroit de Gibraltar. Ensuite, la séparation entre les populations atlantique (*P. f. flesus*) et pacifique (*P. stellatus*) est bornée par l'ouverture du détroit de Behring (– 3.0 à 3.5 MA; Hopkins et Marincovich, in Grant 1987) et le début des glaciations du Pléistocène (– 2 MA; Hopkins et Marincovich, in Grant 1987). En admettant que *D* varie de façon linéaire avec le temps, et sur la base de l'horloge moléculaire proposée par Vawter *et al.* (1980), nous obtenons -3.5 ± 0.6 MA pour la séparation (*P. f. luscus* + *P. f. italicus*) / (*P. f. flesus* + *P. stellatus*) (Galleguillos et Ward 1982; Borsa *et al.* 1997) et -2.2 ± 0.5 MA pour la séparation *P. f. flesus* / *P. stellatus* (Borsa *et al.* 1997). L'horloge moléculaire de Vawter *et al.* (1980) reste ainsi valide chez le Flet. Dans ce cas, la séparation entre les populations atlantique et ouest-méditerranéenne de *P. f. flesus* est estimée à -1.0 ± 0.6 MA (Tabl. II), ce qui est très ancien, et nous conduit à proposer que ces deux populations soient reconnues comme des entités taxinomiques différentes (sous-espèces) (voir Avice et Aquadro 1982, pour une comparaison des distances génétiques à différents niveaux taxinomiques chez les vertébrés).

Implications pour la systématique

La systématique fondée sur les caractères morphologiques suppose implicitement que le taux de différenciation morphologique reflète celui des pools géniques. Une telle corrélation est cependant faible, en particulier chez les Poissons (Allendorf *et al.* 1987), quoique l'héritabilité de certains caractères méristiques (p. ex. le nombre de vertèbres) paraisse relativement élevée chez ces derniers (Leary *et al.* 1985; Allendorf *et al.* 1987). L'endémisme des populations de Méditerranée occidentale que nous quantifions ici à l'aide des distances génétiques (p. ex. *Fst* ou distance de

Nei) est élevé, ce qui tend à accréditer l'idée que la différenciation méristique rapportée chez un certain nombre d'espèces (le nombre de vertèbres chez l'Anchois, le Merlu, la Sardine *Sardina pilchardus* et la Sardinelle ronde; Quignard 1978; Spanakis *et al.* 1989) coïncide avec la durée et/ou l'intensité de l'isolement géographique. Les distances génétiques estimées chez le Loup moucheté, le Mulet cabot, le Flet, la Sardinelle ronde, le Tacaud et l'Espadon pourraient être d'un ordre de grandeur suffisant (Tabl. I; voir aussi Avise et Aquadro 1982) pour que soit attribué à leurs populations de Méditerranée occidentale un statut sous-spécifique. Nous proposons que le statut sous-spécifique soit *a priori* aussi accordé aux populations de Poissons exhibant pour leurs caractères méristiques des différences notables entre la Méditerranée et l'Atlantique NE. *Idem*, les populations d'autres groupes zoologiques, après que la validité des caractères morphologiques utilisés pour leur systématique aura été établie par comparaison avec les données moléculaires sur une série d'exemples.

Les populations d'espèces marines dont une partie du cycle biologique a lieu en eau douce présentent des taux de différenciation plus élevés que les espèces marines proprement dites (Gyllenstein 1985; Ward *et al.* 1994). Il est vraisemblable que ces populations des côtes de Méditerranée occidentale (comme celles de l'Esturgeon *Acipenser sturio*, aujourd'hui disparues, et celles des Aloses *Alosa alosa* et *A. fallax* et des Lamproies *Petromyzon marinus* et *Lampetra fluviatilis*, menacées; Quignard 1977) aient subi un niveau d'isolement au moins égal à celui observé chez la plupart des Poissons marins étudiés ici.

Isolement géographique, réchauffement climatique, et extinctions

La Méditerranée occidentale offre une situation originale pour l'étude de l'impact des changements climatiques sur la composition de la faune : ce bassin présente un gradient latitudinal des températures de surface (Robinson 1973) mais comme il est géographiquement borné au Nord, les espèces sténothermes d'eau froide sont piégées dans sa partie la plus septentrionale, où notamment elles ne se reproduisent qu'au plus fort de l'hiver. C'est le cas du Flet (voir plus haut), du Sprat *Sprattus sprattus* (Aldebert et Tournier 1970) ainsi que, probablement, de quelques espèces dont la distribution géographique à l'échelle de l'Atlantique NE et de la Méditerranée, est similaire (Lingue *Molva molva*, Pocheteau *Raja batis*, Raie bouclée *R. clavata*, Grondin *Eutrigla gurnardus*) (Ekman 1968; Quignard 1978; Whitehead *et al.* 1986). Compte tenu (1) de la distribution géographique des espèces, (2) des contraintes physiologiques présumées liées à la sténothermie du dé-

veloppement (Blaxter 1992), (3) de contraintes mal cernées conduisant à l'apparente impossibilité pour une population locale, d'évoluer vers un décalage de la température optimale de reproduction (voir plus haut), il est prévisible que le réchauffement de l'océan annoncé pour les prochaines décennies (Houghton et Woodwell 1989; D.O.E. 1989 in Blaxter 1992) conduise à la raréfaction sinon à l'extinction des populations méditerranéennes des espèces d'eaux froides listées ci-dessus. Au moins, les années à hiver froid favorables au développement des œufs et des larves seront plus rares qu'actuellement. Cette prédiction concerne aussi les populations d'espèces présentes dans la seule partie septentrionale de la Méditerranée orientale, p. ex. *Platichthys flesus italicus* en Adriatique, *P. f. luscus* en mer Egée (Borsa 1986; Borsa *et al.* 1997) ou encore le Sprat, la Mostelle *Phycis blennoides*, le Merlan *Merlangus merlangus* et le Maquereau *Scomber scombrus* (Economidis et Bauchot 1976; Quignard 1978; Whitehead *et al.* 1986).

Mais inversement et à une autre échelle de temps, au vu de la généralité de la relation négative entre température et durée du développement (Blaxter 1992), on peut s'attendre à ce que le réchauffement climatique soit indirectement cause de différenciation et de diversification génétique des populations par restriction du flux génique dû à la migration passive des œufs et des larves.

A propos du maintien des différences génétiques en milieu dispersif

Une chose est de décrire des gradients génétiques plus ou moins accentués, une autre est de savoir si ces gradients sont stables, et si c'est le cas comment ils se maintiennent. La puissance homogénéisatrice du flux génique pour des marqueurs neutres semble telle qu'on puisse écarter d'emblée l'hypothèse d'un gradient transitoire dû à une mise en place très récentes des faunes. Il paraît en effet difficile d'imaginer que le cline de fréquences alléliques observé dans la région de Gibraltar pour la majorité des espèces évoquées dans la présente synthèse reflète un état intermédiaire vers le retour à l'équilibre entre flux génique et dérive. En revanche, on peut imaginer que des phénomènes récents de colonisation, comme c'est p. ex. le cas chez les espèces «lessepsiennes», puissent correspondre à de telles situations hors d'équilibre.

En admettant que les gradients observés soient relativement stables dans le temps, nous pouvons *a priori* distinguer plusieurs cas de figure.

(1) Les données moléculaires analysées sont le reflet passif des échanges entre populations. Si celles-ci sont spatialement distribuées de manière discontinue, l'existence d'un gradient détectable dépend des paramètres du flux génique (= nombre

efficace de migrants par génération), or les modèles théoriques montrent qu'il faut que celui-ci soit extrêmement faible pour maintenir un cline abrupt, classiquement moins d'un migrant efficace par génération. Nous pensons que ceci est *a priori* peu envisageable dans un milieu marin à forte connectivité, ne serait-ce qu'en regard des possibilités d'échanges massifs par la phase larvaire. Si les populations sont organisées de manière plutôt continue, l'existence d'un gradient détectable nécessite que l'écart-type de dispersion des individus (distance parent-descendant) soit très petit. Ceci semble à nouveau peu réaliste en regard des distances potentielles de déplacement des larves. Dans les deux cas de figure, il faut invoquer des phénomènes réduisant fortement les flux géniques effectivement réalisés pour observer des gradients génétiques forts. Le front océanographique d'Almeria à Oran à l'est de la mer d'Alboran pourrait constituer une telle discontinuité d'habitat formant une barrière au flux génique entre deux populations vicariantes de la Moule *M. galloprovincialis* (Quesada *et al.* 1995a; 1995b).

(2) Il existe des adaptations différentielles fortes de part et d'autre de la zone de transition, qui font que les migrants ne sont pas génétiquement efficaces. Ce cas de figure semble bien plus vraisemblable pour les espèces ayant une phase adulte mobile, p. ex. les Poissons, que pour les invertébrés fixés à phase larvaire quasi-passive comme les Bivalves. On peut invoquer une série de mécanismes expliquant l'absence de succès reproducteur des migrants ou des recrues, tels les décalages dans la période de ponte, l'existence de barrières comportementales (isolement pré-reproducteur), la divergence des gènes de reconnaissance gamétique conduisant à la restriction de l'hétérogamie (Palumbi 1992) ou enfin l'existence d'incompatibilités génomiques défavorables aux hybrides. Dans ce dernier cas de figure, on n'est plus à proprement parler dans le cadre d'échanges entre populations conspécifiques, mais on entre dans celui des zones d'hybridation entre taxons différenciés.

Quoiqu'il en soit, ces zones de transition sont des objets d'étude privilégiés car elles offrent la possibilité d'explorer la part des différents mécanismes, actifs ou passifs, susceptibles de conduire à la spéciation en milieu marin.

REMERCIEMENTS – Nous remercions J.-P. Quignard pour une relecture attentive de ce manuscrit, Y. Aldebert, O. Anneville, J.A.H. Benzie, P. Berrebi, P. Boursot, P. Cury, J.-P. Féral, S. Planes, M. Raymond, M. Slatkin, C. Thiriot-Quiévreux et C. Tirard pour des échanges informels (anciens ou récents), J.C. Avise, A. Blanquer et R.D. Ward pour leurs commentaires sur une version antérieure de la partie « Flet », S. Julia pour sa contribution à l'analyse des données et P. Berrebi pour des échanges approfondis. Travail réalisé dans le cadre du RDM.

BIBLIOGRAPHIE

- ALDEBERT Y., TOURNIER H. 1970. La reproduction du sprat dans le golfe du Lion. *Journées ichthyol. CIESM*, Rome 1970 : 133-136.
- ALLENDORF F.W., RYMAN N., UTTER F.M. 1987. Genetics and fishery management. Past, present and future. In *Population genetics and fishery management*. Edité par N. Ryman, F.M. Utter. Washington sea grant program, University of Washington, Seattle, 1-19.
- AVISE J.C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman, Hall, New York, 511 p.
- AVISE J.C., AQUADRO C.F. 1982. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates. *Evol. Biol.* 15 : 151-185.
- BAYLIFF W.H. 1994. A review of the biology and fisheries for northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the Pacific ocean. In *Interactions of Pacific tuna fisheries*. Edité par R.S. Shomura, J. Majkowski, S. Langi. FAO Fisheries technical Paper 336/2, FAO, Rome, 244-295.
- BEMBO D.G., CARVALHO G.R., CINGOLANI N., PITCHER T.J. 1996. Electrophoretic analysis of stock structure in northern Mediterranean anchovies, *Engraulis encrasicolus*. *ICES J. mar. Sci.* 53 : 115-128.
- BEMBO D.G., CARVALHO G.R., SNOW M., CINGOLANI N., PITCHER T.J. 1995. Stock discrimination among European anchovies, *Engraulis encrasicolus*, by means of PCR-amplified mitochondrial DNA analysis. *Fishery Bull.* 94 : 31-40.
- BELKHIR K., BORSA P., GOUDET J., CHIKHI L., BONHOMME F. 1996. GENETIX v. 3.0, logiciel sous WindowsTM pour la génétique des populations. UPR CNRS 9060, Université Montpellier 2, Montpellier.
- BENHARRAT K., PASTEUR N., SIAU Y., BOUAÏN A. 1983. Polymorphisme biochimique des loups (*Dicentrarchus labrax*) originaires de quatre populations naturelles et d'un élevage. Compte-rendu des travaux du GIS-ARM 1. Recherches biologiques et aquaculture, CNEXO-BNDO, Montpellier, 1-10.
- BEN TUVIA A. 1960. Synopsis of biological data on *Sardinella aurita* of the Mediterranean sea and other waters. *FAO Fisheries Biol. Synopsis* 14 : 287-312.
- BERREBI P. 1988. Génétique des populations marines : le modèle « Flet » (*Platichthys flesus* L. 1758, Téléostéen, Pleuronectidae). Thèse de doctorat d'état, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 246 p.
- BINI G. 1968. Atlante dei pesci delle coste italiane. Mondo sommerso, 8, Rome, 164 p.
- BLANQUER A. 1990. Phylogéographie intraspécifique d'un poisson marin, le Flet *Platichthys flesus* L. (Heterosomata). Polymorphisme des marqueurs nucléaires et mitochondriaux. Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 104 p.
- BLANQUER A., ALAYSE J.-P., BERRADA-RKHAM O., BERREBI P. 1992. Allozyme variation in turbot (*Psetta maxima*) and brill (*Scophthalmus rhombus*) (Osteichthyes, Pleuronectoformes, Scophthalmidae) throughout their range in Europe. *J. Fish Biol.* 41 : 725-736.

- BLAXTER J.H.S. 1992. The effect of temperature on larval fishes. *Neth. J. Zool.* **42** : 336-357.
- BLONDEL J. 1995. Biogéographie, approche écologique et évolutive. Masson, Paris, 297 p.
- BONHOMME F., BOURSOT P., DALLAS J.F., TABERLET P. 1995. Les marqueurs moléculaires du flux génique et de la structuration spatiale. In *La révolution technologique en écologie*. Edité par J.-M. Legay, R. Barbault. Masson, Paris, 89-108.
- BORSA P. 1986. Isolement géographique et différenciation génétique des populations méditerranéennes du Flet *Platichthys flesus* L. (Pleuronectidae). Mémoire de D.E.A., Génétique des Populations et Evolution, Université Pierre-et-Marie-Curie, Paris, 47 p.
- BORSA P., BERREBI P., BLANQUER A. 1987. Mécanismes de la formation en Méditerranée des sous-espèces du Flet, *Platichthys flesus*. In *Actes Coll. natl. «Biologie des populations»*. Edité par J.-M. Legay. Université Claude-Bernard, Lyon, 472-481.
- BORSA P., BLANQUER A., BERREBI P. 1997. Genetic structure of the flounders *Platichthys flesus* and *P. stellatus* at different geographic scales. *Mar. Biol.* **129** : 233-246.
- BORSA P., JARNE P., BELKHIR K., BONHOMME F. 1994. Genetic structure of the palourde *Ruditapes decussatus* L. in the Mediterranean. In *Genetics and evolution of aquatic organisms*. Edité par A.R. Beaumont. Chapman, Hall, London, 102-113.
- CHIKHI L. 1995. Différenciation génétique chez *Sardinella aurita* et *S. maderensis* : allozymes et ADN mitochondrial. Thèse de Doctorat, Université P.-&M.-Curie, Paris, 236 p.
- CROSETTI D., NELSON W.S., AVISE J.C. 1994. Pronounced genetic structure of mitochondrial DNA among populations of the circumglobally distributed grey mullet (*Mugil cephalus*). *J. Fish Biol.* **44** : 47-58.
- DANNEVIG H. 1897. On the rearing of the larval and post-larval stages of the plaice and other flat-fishes. *Ann. Rep. Fish. Bd. Scot.* **15** : 175-192.
- DE METRIO G. (ed.) 1995. Characterization of large pelagic stocks (*Thunnus thynnus* L., *Thunnus alalunga* Bonn., *Sarda sarda* Bloch, *Xiphias gladius* L.) in the Mediterranean. Final draft report to the Commission of the European Communities, Directorate General for Fisheries (DG XIV), Community of Mediterranean Universities, Bari, 118 p.
- ECONOMIDIS P., BAUCHOT M.-L. 1976. Sur une collection de poissons des mers helléniques (mers Egée et Ionienne) déposée au Muséum national d'Histoire naturelle. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.* **274** : 871-903.
- EHRENBAUM E. 1909. Eier und Larven der im Winter laichenden Fische der Nordsee. II. Die Laichverhältnisse von Scholle und Flunder. Arbeiten der Deutschen wissenschaftlichen Kommission für die internationale Meeresforschung, Oldenburg, 176 p.
- EKMANN S., 1968. The Mediterranean-Atlantic fauna. In *Zoogeography of the seas*. Sidgwick, Jackson, London, 80-94.
- ENCALADA S.E., LAHANAS P.N., BJORNDALE K.A., BOLTON A.B., MIYAMOTO M.M., BOWEN B.W. 1996. Phylogeography and population structure of the Atlantic and Mediterranean green turtle *Chelonia mydas* : a mitochondrial DNA control region sequence assessment. *Mol. Ecol.* **5** : 473-483.
- FÉRAL J.-P., POULIN E., DERELLE E., GALLARDO S., CHAMBON C. 1995. Genetic differentiation of *Echinocardium cordatum* as revealed by allozymes and RNA sequencing. In *Echinoderm research 1995*. Edité par R. Emson, A. Smith, A. Campbell. Balke-ma, Rotterdam, 41-42.
- GALLEGUILLAS R.A., WARD R.D. 1982. Genetic and morphological divergence between populations of the flatfish *Platichthys flesus* (L.) (Pleuronectidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **17** : 395-408.
- GRANT W.S. 1987. Genetic divergence between congeneric Atlantic and Pacific ocean fishes. In *Population genetics and fishery management*. Edité par N. Ryman, F.M. Utter. Washington sea grant program, University of Washington, Seattle, 225-246.
- GÜNTHER A. 1862. Catalogue of fishes in the collection of the British Museum **4**. British Museum, London.
- GYLLENSTEN U. 1985. The genetic structure of fish : differences in the intraspecific distribution of biochemical genetic variation between marine, anadromous, and freshwater species. *J. Fish Biol.* **26** : 691-699.
- HARDEN JONES F.R. 1984. A view from the ocean. In *Mechanisms of migration in fishes*. Edité par J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson, W.H. Neill. Plenum Press, New York, 1-26.
- HOUGHTON R.A., WOODWELL G.M. 1989. Global climatic change. *Scient. Amer.* **260** : 36-44.
- HSÜ K.J., MONTADERT L., BERNOULLI D., CITA M.B., ERICKSON A., GARRISON R.E., KIDD R.B., MELIÈRES F., MILLER C., WRIGHT R. 1977. History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature* **267** : 399-403.
- KLAUSEWITZ W. 1973. New aspects of the paleogeography of the Mediterranean ichthyofauna. *Ichthyologia (Yugosl.)* **5** : 79-86.
- KOTOULAS G., BONHOMME F., BORSA P. 1995a. Genetic structure of the common sole, *Solea vulgaris*, at different geographic scales. *Mar. Biol.* **122** : 361-375.
- KOTOULAS G., MAGOULAS A., TSIMENIDES N., ZOUIROS E. 1995b. Marked mitochondrial DNA differences between Mediterranean and Atlantic populations of the swordfish, *Xiphias gladius*. *Mol. Ecol.* **4** : 473-481.
- LEARY R.F., ALLENDORF F.W., KNUDSEN K.L. 1985. Inheritance of meristic variation and the evolution of developmental stability in rainbow trout. *Evolution* **39** : 308-314.
- LUBET P., PRUNUS G., MASSON M., BUCAILLE D. 1984. Recherches expérimentales sur l'hybridation de *Mytilus edulis* L. et *M. galloprovincialis* Lmk. (mollusques lamellibranches). *Bull. Soc. zool. Fr.* **104** : 87-98.
- MAGOULAS A., TSIMENIDES N., ZOUIROS E. 1996. Mitochondrial DNA phylogeny and the reconstruction of the population history of a species : the case of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Mol. Biol. Evol.* **13** : 178-190.
- MARS P. 1966. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques. *Vie Milieu suppl.* **20** : 1-359.

- MASSON G. 1986. Biologie et ecologie d'un poisson plat amphihalín. Le flet (*Platichthys flesus flesus* Linnée, 1758) dans l'environnement ligérien : distribution, démographie, place au sein des réseaux trophiques. Thèse de doctorat, Université de Bretagne occidentale, Brest, 145 p.
- MAYR E. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York, 797 p.
- MITTON J.B. 1994. Molecular approaches to population biology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **25** : 45-69.
- MOREAU E. 1892. Manuel d'ichthyologie française. G. Masson, Paris, 650 p.
- NEI M. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Nat.* **106** : 283-292.
- NEI M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. natl. Acad. Sci. USA* **70** : 3321-3323.
- NEI M. 1987. Molecular evolutionary genetics. Columbia University Press, New York, 512 p.
- NORMAN J.R. 1934. A systematic monograph of the flat fishes (Heterosomata) 1. Johnson, New York, 459 p.
- OVCHINNIKOV I.M. 1966. Circulation in the surface and intermediate layers of the Mediterranean. *Oceanology (Washington)* **6** : 48-59.
- PALUMBI S.R. 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **25** : 547-572.
- PETIT-MAIRE N. 1992. Lire l'avenir dans les archives géologiques. *La Recherche* **23** : 566-569.
- PLA I ZANUY C., GARCIA-MARIN J.-L., VILA I GISPÉRT A. 1989. Utilisation des méthodes génétiques comme instrument de gestion piscicole. *Bull. Soc. zool. Fr.* **114** : 31-45.
- QUESADA H., BEYNON C.M., SKIBINSKI D.O.F. 1995a. A mitochondrial DNA discontinuity in the mussel *Mytilus galloprovincialis* Lmk. : Pleistocene vicariance biogeography and secondary intergradation. *Mol. Biol. Evol.* **12** : 521-524.
- QUESADA H., ZAPATA C., ALVAREZ G. 1995b. A multilocus allozyme discontinuity in the mussel *Mytilus galloprovincialis* : the interaction of ecological and life-history factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **116** : 99-115.
- QUIGNARD J.-P. 1977. Le Rhône et quelques problèmes concernant ses poissons, ou histoire non naturelle de ce fleuve. *Cah. Gard rhodanien* **7** : 159-177.
- QUIGNARD J.-P. 1978. Introduction à l'ichthyologie méditerranéenne : aspect général du peuplement. *Bull. Off. natl. Pêches Tun.* **2** : 3-21.
- REYNOLDS J., WEIR B.S., COCKERHAM C.C. 1983. Estimation of the coancestry coefficient : basis for a short-term genetic distance. *Genetics* **105** : 767-779.
- ROBINSON M.K. 1973. Monthly mean sea surface and subsurface temperature and depth of the top of the thermocline. Mediterranean, Black and Red Seas. *Fleet numer. Weather Centr., Monterey, techn. Note* **73-3** : 1-15.
- ROLDÁN M.I. 1995. Relaciones filogenéticas en el género *Merluccius* y estructura genética poblacional en la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*) y la merluza europea (*Merluccius merluccius*). Tesis doctoral, Universitat de Girona, Girona.
- ROUSSET F. 1997. Genetic differentiation and estimation of gene flow from *F*-statistics under isolation by distance. *Genetics* **145** : 1219-1228.
- SAAVEDRA C., ZAPATA C., GUERRA A., ALVAREZ G. 1993. Allozyme variation in European populations of the oyster *Ostrea edulis*. *Mar. Biol.* **115** : 85-95.
- SHMIDT P.Yu. 1965. *Pleuronectes (Platichthys) stellatus* Pallas (starry flounder). In Fishes of the sea of Okhotsk. Academy of Sciences of the USSR, Transactions of the Pacific Committee **6**. Israel program for scientific translations, S. Monson, Jerusalem, 227-228.
- SLATKIN M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* **47** : 264-279.
- SPANAKIS E., TSIMENIDES N., ZOUIROS E. 1989. Genetic differences between populations of sardine *Sardina pilchardus* and anchovy *Engraulis encrasicolus*, in the Ionian and Aegean seas. *J. Fish Biol.* **35** : 417-437.
- SPECCHI M., VALLI G., ZEJN D. 1979. Osservazioni in natura e in laboratorio sulle uova di *Platichthys flesus italicus* (passera) del Golfo di Trieste. *Quad. Lab. Tecnol. Pesca* **2** : 197-205.
- THIEDE J. 1978. A glacial Mediterranean. *Nature* **276** : 680-683.
- TIRARD C., BERREBI P., RAIBAUT A., RENAUD F. 1992. Parasites as biological markers : evolutionary relationships in the heterospecific combination of helminths (Monogeneans) and teleosts (Gadidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **47** : 173-182.
- VARAGNOLO S. 1964. Calendario di comparse di uova pelagiche di teleostei marini nel plancton di Chioggia. *Arch. Oceanogr. Limnol.* **13** : 240-279.
- VAWTER A.T., ROSENBLATT R., GORMAN G.C. 1980. - Genetic divergence among fishes of the Eastern Pacific and the Caribbean : Support for the molecular clock. *Evolution* **34** : 705-711.
- VERMEIJ G.J. 1993. A natural history of shells. Princeton University Press, Princeton, 207 p.
- VIANET R. 1985. Le flet du Golfe du Lion, *Platichthys flesus* Linné 1758. Systématique, écobiologie, pêche. Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 315 p.
- WARD R.D., WOODWARK M., SKIBINSKI D.O.F. 1994. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous fishes. *J. Fish Biol.* **44** : 213-232.
- WEIR B.S., COCKERHAM C.C. 1984. Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38** : 1358-1370.
- WHITEHEAD P.J.P., BAUCHOT M.-L., HUREAU J.-C., NIELSEN J., TORTONESE E. (eds), 1986. Fishes of the northeastern Atlantic and the Mediterranean (3 vol.). UNESCO, Paris, 1473 p.
- WRIGHT S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* **28** : 139-156.
- WRIGHT S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.* **15** : 323-354.

Reçu le 6 février 1997 ; received February 6, 1997
 Accepté le 16 juin 1997 ; accepted June 16, 1997