

# Estimation du polymorphisme enzymatique d'une population de *Penaeus japonicus* maintenue en élevage depuis quatre générations

*Penaeus japonicus*  
Aquaculture  
Génétique  
Allozymes

*Penaeus japonicus*  
Aquaculture  
Genetics  
Allozymes

Annie Laubier<sup>a</sup>, Nicole Pasteur<sup>b</sup>, Mikio Moriyasu<sup>c</sup>

<sup>a</sup> Centre Océanologique de Bretagne (COB), BP 337, 29272 Brest, France et Institut Océanographique, 195, rue Saint-Jacques, 75005 Paris, France.

<sup>b</sup> Institut des Sciences de l'Évolution, Université de Montpellier II, place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier, France.

<sup>c</sup> Laboratoire d'Hydrobiologie, Université de Montpellier II, place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier, France.

Reçu le 21/6/83, révisé le 2/3/84, accepté le 26/4/84.

## RÉSUMÉ

L'analyse du polymorphisme de 37 gènes codant des enzymes chez des *Penaeus japonicus* nées lors de la même nuit dans un élevage de quatrième génération, a montré l'existence d'un polymorphisme au niveau de cinq gènes (*Lap-4*, *Es-3*, *Es-6*, *Es-8* et *Mpi-2*). Les fréquences génotypiques observées au niveau de quatre de ces gènes indiquent que l'échantillon étudié est très probablement issu d'un seul couple, et que les gènes *Mpi-2* et *Es-3* sont situés sur des autosomes.

L'amplitude du polymorphisme observé dans cet élevage est comparable à celui qui a été décrit dans d'autres espèces de pénéides malgré l'existence probable d'une consanguinité au cours des générations d'élevage.

*Oceanol. Acta*, 1984, 7, 4, 451-456.

## ABSTRACT

Estimation of the biochemical polymorphism of a *Penaeus japonicus* population raised artificially through four generations

The polymorphism of 37 enzyme-encoding genes was investigated in a *Penaeus japonicus* population born the same night from a stock maintained artificially four generations. Five loci were found to be polymorphic (*Lap-4*, *Es-3*, *Es-6*, *Es-8* and *Mpi-2*), and genotype frequencies at four of these loci indicate: a) that the shrimps studied come from the same two parents and b) that *Mpi-2* and *Es-3* genes are autosomal.

The rate of polymorphism observed in this *Penaeus japonicus* population is similar to that described in natural populations of other Penaeidae species, despite the probable occurrence of inbreeding.

*Oceanol. Acta*, 1984, 7, 4, 451-456.

## INTRODUCTION

*Penaeus japonicus* est une des crevettes les plus prometteuses pour l'aquaculture, et la mise au point d'un élevage contrôlé permet désormais d'obtenir de façon régulière des générations successives (Laubier-Bonichon, 1975; 1978). Bien que les difficultés liées à l'acclimatation de l'espèce aux conditions d'élevage soient désormais surmontées, de nombreux problèmes restent à résoudre pour améliorer les rendements. Cela

implique, non seulement de poursuivre les recherches actuelles sur la physiologie et la nutrition, mais aussi de réaliser des études de génétique qui constitueront la base de futures sélections en vue de l'« amélioration génétique ».

L'élevage actuellement réalisé au Centre Océanologique de Bretagne du Centre National pour l'Exploitation des Océans consiste en différentes souches issues de

pontes produites au cours de la même nuit. Les études physiologiques suggèrent que ces pontes proviennent d'un même couple ce qui impliquerait que ces diverses souches sont largement consanguines (Laubier-Bonichon, 1978).

Nous avons entrepris ici d'analyser le polymorphisme de gènes codant 25 catégories d'enzymes d'un échantillon de crevettes nées dans la nuit du 13-14 juin 1981. Le polymorphisme observé à quatre de ces gènes permet de conclure que ces individus sont probablement issus des deux mêmes parents. Malgré la consanguinité que l'on peut soupçonner dans les élevages, nous montrons que la population étudiée est relativement polymorphe, tout au moins quand on la compare à des populations naturelles de pénéides.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Conditions d'élevage

Les spécimens de *Penaeus japonicus* étudiés proviennent de l'élevage réalisé au COB. Elles appartiennent à la quatrième génération élevée en milieu contrôlé.

L'élevage a débuté à partir de deux lots de géniteurs importés du Japon en mai 1973 et juin 1974 sous forme de postlarves (Laubier-Bonichon, 1975; 1978). Au Japon, ces postlarves ont été produites en écloserie commerciale à partir de pontes de femelles sauvages.

Les conditions d'obtention de ces postlarves sont les suivantes : quelques dizaines de femelles de *Penaeus japonicus* pêchées en mer (mer intérieure du Japon pour les deux lots) et sélectionnées pour leur état de maturation ovarienne sont placées dans de grands bassins de plusieurs dizaines de m<sup>3</sup> où elles pondent dans les 48 heures qui suivent leur capture. L'éclosion des œufs, l'ensemble des phases du développement larvaire et des premiers stades postlarvaires sont effectués dans ces bassins. Les postlarves au stade P<sub>12</sub> (20 à 25 jours à partir de l'éclosion) sont alors pêchées et c'est une partie de ces animaux que nous avons reçue en France. Il est donc possible qu'une certaine réduction du polymorphisme naturel (dérive génétique) ait déjà eu lieu.

Au COB les crevettes sont réparties dans des bacs cylindriques de 3 m de diamètre, 1,50 m de hauteur équipés d'un double fond de sable qui joue le rôle à la fois d'habitat pour cette espèce qui s'enfouit de jour, et de filtre biologique. Quinze à vingt couples sont élevés dans chaque bac. La température, la photopériode, la nourriture sont entièrement contrôlées. Les femelles pondent généralement directement, de nuit, dans les bacs d'élevage et les larves qui éclosent dans la journée suivante sont récupérées grâce à un système de trop-plein et un collecteur (Laubier-Bonichon, 1978). Bien que plusieurs femelles soient présentes dans les bacs, l'étude du rythme des pontes dans les bassins, et de la valeur de celles-ci, suggère que la ponte récoltée provienne d'un même couple. On ne peut toutefois totalement exclure l'hypothèse qu'au moins deux femelles puissent pondre la même nuit. Toutes les pontes recueillies ne sont pas élevées; chaque ponte conservée

est gardée isolément pour la reproduction ultérieure. L'origine de l'échantillon de *Penaeus japonicus* en F<sub>4</sub> étudié ici est représentée sur la figure 1.

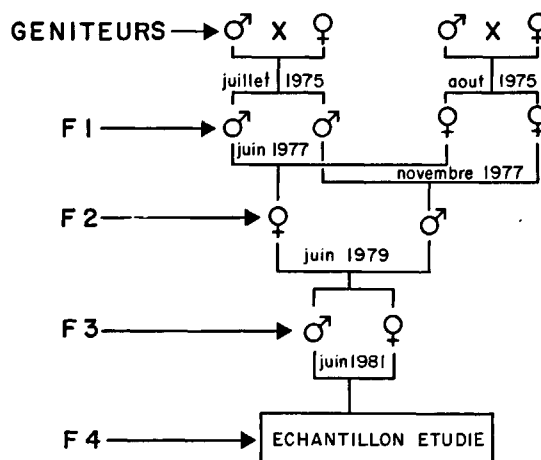


Figure 1

Schéma des croisements à l'origine de l'échantillon de *Penaeus japonicus* étudié ici.

Schematic representation of the various crosses producing the *Penaeus japonicus* sample studied.

### Analyse du polymorphisme

Au moment de l'étude, les crevettes étaient âgées d'environ huit mois et pesaient entre 3 et 5 g. A partir de chaque individu, deux extraits protéiques ont été préparés en broyant, d'une part, un morceau d'environ 1 cm<sup>3</sup> de muscle abdominal, et, d'autre part, la totalité du céphalothorax débarrassé de sa cuticule, dans 0,5 ml de solution de broyage contenant 8,5 g de NaCl et 40 mg de NADP/l (les crevettes ayant jeûné de nombreuses heures avant la dissection, il n'a pas été jugé utile de retirer le tube digestif). Après centrifugation à 25 000 g pendant 20 minutes, le surnageant a été prélevé et stocké à -80°C jusqu'au moment de l'analyse électrophorétique.

Les électrophorèses ont été réalisées en gel d'acrylamide pour l'analyse des amylases, et en gel d'amidon à 12% pour l'étude des autres systèmes enzymatiques. De nombreux systèmes de solutions tampon d'électrophorèse ont été testés et ceux qui ont donné les meilleures résolutions sont notés (tab. 1). Ces tampons sont les mêmes que ceux qui ont été utilisés par Worms et Pasteur (1982) : TC 8,0 et TC 6,7 sont des tampons à base de Tris et d'acide citrique à pH 8,0 ou 6,7, TEB 8,6 est un tampon à base de Tris et d'acide borique contenant de l'EDTA et à pH 8,6, TG 8,5 est un tampon à base de Tris et de glycine à pH 8,5, LiOH 8,3 est un tampon à base de Lithium hydroxyde à pH 8,3, TCB 8,7 est un tampon contenant du Tris, de l'acide borique et de l'acide citrique à pH 8,7 et TM 7,4 est un tampon contenant du Tris et de l'anhydride maléique à pH 7,4.

Les révélations des divers systèmes enzymatiques ont été faites selon les méthodes décrites par Worms et

Pasteur (1982) sauf pour les estérases qui ont été mises en évidence comme suit :

#### Méthode a

Incuber le gel 10 minutes à température ambiante et en agitant fréquemment, dans 40 ml d'une solution de tampon phosphate ( $\text{KH}_2\text{PO}_4$  0,068 M,  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  0,034 M) à pH 6,5 contenant 5 ml d'une solution d' $\alpha$ -naphthyl-propionate et 5 ml d'une solution de  $\beta$ -naphthyl-propionate, puis ajouter 80 mg de Fast Blue RR.

#### Méthode b

Incuber le gel dans les mêmes conditions que ci-dessus dans une solution contenant 40 ml de tampon phosphate, 5 ml d' $\alpha$ -naphthyl-propionate, 5 ml de  $\beta$ -naphthyl-propionate et 5 ml d' $\alpha$ -naphthyl-acétate, pendant 10 mn à température ambiante puis ajouter 80 mg de Fast Blue RR.

Les solutions de naphthyl-propionate et -acétate sont préparées en dissolvant 1 g de produit actif dans 100 ml d'acétone, et stockées au réfrigérateur.

## RÉSULTATS

### Description des systèmes enzymatiques

Sur les 25 systèmes protéiques testés, quatre (guanine-déaminase, nucléoside-phosphorylase, 6-phosphogluconate-déshydrogénase et glucose-6-phosphate-déshydrogénase) ont montré une activité enzymatique trop faible ou trop diffuse pour permettre une étude approfondie. De même, l'isocitrate-déshydrogénase n'a pu être révélée que très sporadiquement et n'a pas été étudiée.

Une seule bande a été révélée sur les gels colorés pour les amylases, les anhydrases carboniques, les  $\beta$ -galactosidases, les glyoxalases, les lactate-déshydrogénases, les malico-enzymes, les phosphatases acide et alcaline, les glucose-phosphate-isomérases et les phosphoglucomutases, indiquant que chacune de ces enzymes est codée par un gène unique qui est monomorphe dans la population étudiée.

Tableau 1  
Systèmes enzymatiques étudiés chez *Penaeus japonicus*.  
Enzyme systems investigated in *Penaeus japonicus*.

Enzymes	Locus	Allèles détectés	Échantillons examinés		Activité dans		Système d'électrophorèse
			♂	♀	CP*	MA**	
Adénylate-kinases	Ak-1	1	10	11	0	+	TC 8,0
	Ak-2	1	44	41	0	+++	TC 8,0
Alcool-déshydrogénases	Sdh-1	1	44	41	++	++	TC 8,0
	Sdh-2	1	44	41	0	++	TC 8,0
Aldéhyde-oxydases	Ao-1	1	17	17	++	+	TEB 8,6
	Ao-2	1	17	17	++	0	TEB 8,6
$\alpha$ -amylase	Amy	1	17	17	+++	+	TG 8,5
Anhydrase carbonique	Car	1	28	24	++	++	TC 6,7
Estérases	Es-1	1	25	39	+++	0	LiOH 8,3
	Es-2	1	8	34	+	++	LiOH 8,3
	Es-3	2	23	37	+++	0	LiOH 8,3
	Es-4	1	24	35	++	0	LiOH 8,3
	Es-5	1	4	10	+	0	LiOH 8,3
	Es-6	2	8	16	++	0	LiOH 8,3
	Es-7	1	12	12	0	++	LiOH 8,3
	Es-8	2	24	38	+++	0	LiOH 8,3
$\beta$ -Galactosidase	Gal	1	17	11	++	0	TCB 8,7 ou TEB 8,6
Aspartate-amino-transférases	Aat-1	1	45	31	+++	+++	TC 8,0
	Aat-2	1	45	33	+++	+++	TC 8,0
$\alpha$ -Glycérophosphate-déshydrogénases	Gpd-1	1	27	37	0	++	TC 8,0 ou TM 7,4
	Gpd-2	1	12	12	0	+++	Tm 7,4
Glyoxalase	Glo	1	29	12	++	+++	TEB 8,6
Hexose-phosphate-déshydrogénase	Hpd-1	1	45	31	0	++	TC 8,0
Lactate-déshydrogénase	Ldh	1	28	24	0	+++	TC 6,7
Leucine-amino-peptidases	Lap-1	1	10	10	++	0	TC 6,7
	Lap-2	1	10	10	0	++	TC 6,7
	Lap-3	2 ou 3?	17	17	+++	+	TC 6,7 et LiOH 8,3
	Lap-4	1	17	17	+++	+	TC 6,7 ou LiOH 8,3
Malate-déshydrogénases	Mdh-1	1	45	41	0	++	TC 8,0 ou TC 6,7
	Mdh-2	1	45	41	0	+++	TC 8,0 ou TC 6,7
Malico-enzyme	Me	1	18	17	0	++	TC 6,7
Mannose-6-phosphate-isomérases	Mpi-1	1	3	4	0	+	TC 8,0
	Mpi-2	2	44	41	+++	+++	TC 8,0
Phosphatase acide	Acp	1	33	19	0	+++	TC 6,7
Phosphatase alcaline	Akp	1	17	17	+++	+	LiOH 8,3
Glucose-phosphate-isomérase	Gpi	1	33	19	0	+++	TC 6,7
Phosphoglucomutase	Pgm	1	50	36	+++	+++	TC 8,0

\* CP = céphalothorax; \*\* MA = muscle abdominal. Les activités désignées par +++ étaient fortes, ++ moyennes, + faibles (et généralement pas étudiées), le signe 0 indique qu'elles n'ont pu être mises en évidence. La différence de taille des effectifs étudiés pour chaque locus provient du fait que lors de la mise au point des techniques d'électrophorèse, certains échantillons ont été épuisés avant que la totalité des locus soient examinés.

Deux isozymes ont été mises en évidence pour les adénylate-kinases, les sorbitol-déshydrogénases, les aldéhyde-oxydases, les aspartate-amino-transférases, les  $\alpha$ -glycérophosphate-déshydrogénases et les malate-déshydrogénases. Sauf pour les aspartate-amino-transférases (*Aat-1* et *Aat-2*) qui présentent des activités similaires dans le muscle abdominal et le céphalothorax, toutes ces enzymes ont montré des différences soit d'activité entre les différentes isozymes, soit de spécificité tissulaire ou de spécificité de substrats (tab. 1). Chaque isozyme est donc codée par un gène distinct, et dans notre échantillon tous ces gènes sont homozygotes pour le même allèle.

Trois isozymes présentant une activité d'hexose-phosphate-déshydrogénase ont été détectées, mais seule l'isozyme la plus lente électrophorétiquement (*Hdp-1*) a pu être étudiée, les autres étant d'une activité trop faible pour permettre des interprétations génétiques fiables. *Hpd-1* n'est présente que dans le muscle abdominal et est monomorphe, les deux autres isozymes ne sont actives que dans le céphalothorax.

Quatre gènes codant des leucine-amino-peptidases ont été identifiés. *Lap-1* est monomorphe et code une enzyme de migration cathodique qui n'est active qu'après électrophorèse en système TC 6,7 dans le céphalothorax. *Lap-2* est également monomorphe et code une enzyme relativement peu active qui n'a été mise en évidence que dans le muscle abdominal. *Lap-3* et *Lap-4* codent des enzymes très actives (ou très abondantes) dans le céphalothorax mais très faibles dans le muscle abdominal. *Lap-4*, le gène codant l'enzyme la plus anodique, est monomorphe dans notre échantillon de crevettes. *Lap-3*, par contre, est polymorphe pour au moins deux allèles; malheureusement, et cela malgré nos essais répétés, il n'a pas été possible de trouver un système de tampon d'électrophorèse permettant une séparation satisfaisante des différents allèles.

Les extraits de céphalothorax ont montré la présence de nombreuses isozymes ayant une activité d'estérase, alors que seulement deux ont été révélées dans le muscle caudal (fig. 2). Les estérases du muscle caudal sont faciles à identifier: la plus cathodique, *Es-2*, utilise préférentiellement le  $\beta$ -naphthyl-propionate et se colore en rouge et la plus anodique, *Es-7*, utilise préférentiellement l' $\alpha$ -naphthyl-propionate et se colore en noir quand la méthode (a) est utilisée. *Es-2* et *Es-7* sont monomorphes dans l'échantillon que nous avons analysé.

Dans le céphalothorax, nous avons pu identifier, en partant de l'enzyme la plus cathodique:

*Es-1*: un gène monomorphe dans notre échantillon qui code une enzyme utilisant préférentiellement l' $\alpha$ -naphthyl-propionate (couleur noire).

*Es-2*: un gène monomorphe également actif dans le muscle caudal qui code une enzyme utilisant préférentiellement le  $\beta$ -naphthyl-propionate (couleur rouge).

*Es-3*: un gène polymorphe codant des isozymes de couleur brune (c'est-à-dire utilisant dans des proportions à peu près équivalentes l' $\alpha$ - et le  $\beta$ -naphthyl-propionate).

*Es-4* et *Es-5*: des gènes monomorphes, le premier codant une enzyme utilisant préférentiellement le  $\beta$ -naphthyl-propionate (couleur rouge), le second utilisant à la fois l' $\alpha$ - et le  $\beta$ -naphthyl-propionate (couleur brune).

*Es-6*: un gène polymorphe codant des isozymes très peu actives avec la méthode (a) mais bien colorées avec la méthode (b). Les allozymes de *Es-6* hydrolysent donc plus facilement l' $\alpha$ -naphthyl-acétate que l' $\alpha$ -naphthyl-propionate.

*Es-8*: un gène polymorphe qui code deux allozymes de migrations électrophorétiques distinctes et qui utilisent préférentiellement l' $\alpha$ -naphthyl-propionate (couleur noire).

Enfin, les zymogrammes des mannose-6-phosphate-isomérases présentaient deux ou trois isozymes. L'une de faible activité, présente seulement dans le muscle caudal, a la même mobilité électrophorétique chez tous les individus et est donc codée par un gène monomorphe (*Mpi-1*). Les deux autres, très actives dans le muscle caudal et l'hépatopancréas représentent deux allozymes codées par les allèles du gène *Mpi-2* (fig. 3).



Figure 2

Zymogrammes d'estérases révélées après électrophorèse d'extraits de céphalothorax (échantillons de 1 à 15) et de muscle abdominal (échantillons de 16 à 26) en utilisant la méthode « a » de révélation (les allozymes codées par le gène *Es-6* ne sont pas révélées). A = photos de deux gels et B = interprétation schématique de ces gels. Les sigles ○, ● et ⊙ précédant ou suivant le nom de chaque locus indiquent la « couleur » des allozymes révélées: ○ = couleur rouge correspondant à l'utilisation préférentielle du  $\beta$ -naphthyl-propionate, ● = couleur noir correspondant à l'utilisation préférentielle de l' $\alpha$ -naphthyl-propionate et ⊙ = couleur brune correspondant à l'utilisation simultanée de l' $\alpha$ - et du  $\beta$ -naphthyl propionate. Les individus numérotés de 1 à 9 proviennent de l'étude présente; les individus de 10 à 15 viennent de l'étude de Cahu *et al.* (sous presse), où les gènes *Es-1* et *Es-5* sont polymorphes.

*Esterase patterns obtained after electrophoresis of cephalothorax (samples 1-15) and abdominal muscle (samples 16-26) extracts when the staining method « a » is used (allozymes encoded by *Es-6* gene are not visible here due to the absence of  $\alpha$ -naphthyl-acetate as substrate). A = photographs of gels and B = schematic representation of the zymograms. ○, ● and ⊙ signs preceding or following the loci names indicate respectively a red, black or brown colour of the allozymes, corresponding to the preferential use of  $\beta$ -naphthyl-propionate (red),  $\alpha$ -naphthyl propionate (black) or both  $\alpha$ - and  $\beta$ -naphthyl propionate as substrates. Individuals numbered 1 through 9 come from the present study, those numbered 10 through 15, which show a polymorphism at the *Es-1* and *Es-5* loci, were studied by Cahu *et al.* (in press).*

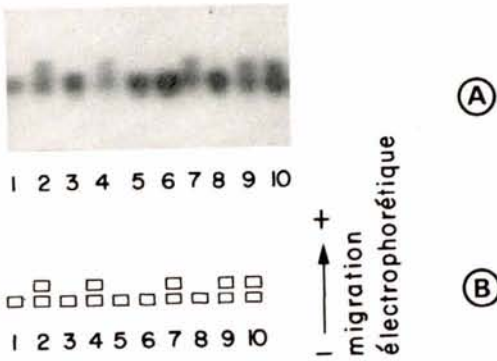


Figure 3

Zymogramme des mannose-phosphate-isomérases (locus *Mpi-2*) montrant des individus homozygotes pour l'allèle *Mpi-2*<sup>100</sup> (N<sup>os</sup> 1, 3, 5, 6 et 8) et des individus hétérozygotes pour les allèles *Mpi-2*<sup>100</sup> et *Mpi-2*<sup>120</sup> (N<sup>os</sup> 2, 4, 7, 9 et 10). A est une photo de gel et B sa représentation schématique.

Zymograms of mannose-phosphate-isomerase gene (*Mpi-2*) showing homozygotes for the *Mpi-2*<sup>100</sup> allele (N<sup>os</sup> 1, 3, 5, 6 and 8) and heterozygotes for the *Mpi-2*<sup>100</sup> and *Mpi-2*<sup>120</sup> alleles. A = photograph of a gel and B = its schematic representation.

Répartition des génotypes aux locus polymorphes

Sur les 37 gènes qui ont été identifiés dans cette étude, 5 se sont révélés polymorphes (*Lap-3*, *Mpi-2*, *Es-3*, *Es-6* et *Es-8*). Comme nous l'avons déjà mentionné, les allèles de *Lap-3* n'ont pas pu être distingués de façon satisfaisante et nous n'avons pas pu étudier la répartition des génotypes à ce locus.

Les répartitions des divers génotypes aux locus *Mpi-2*, *Es-3*, *Es-6* et *Es-8* sont données dans le tableau 2. Nous constatons que :

- 1) il n'existe aucune différence entre mâles et femelles, ce qui indique que chaque gène est très probablement localisé sur un autosome; et
- 2) la nature des génotypes aux quatre locus, et leur distribution à trois locus (*Mpi-2*, *Es-3* et *Es-6*) sont compatibles avec l'hypothèse que les animaux examinés proviennent d'un couple unique, donc d'une seule ponte. En effet, sachant que chez *Penaeus japonicus* la

ponte de chaque femelle ne peut être fécondée que par un mâle (il ne peut y avoir de paternité multiple), il est très improbable que deux ou plusieurs pontes de même constitution au niveau d'au moins trois locus distincts aient été produites dans une même nuit.

DISCUSSION

L'étude présentée ici a montré que l'échantillon de crevettes étudiées (fig. 1), crevettes qui, rappelons-le, sont toutes nées dans la même nuit d'un même bac d'élevage, est très vraisemblablement issu d'un seul couple comme l'attestent les fréquences génotypiques observées au niveau de trois gènes (*Es-3*, *Es-6* et *Mpi-2*). Cette observation, bien qu'elle ne fournisse pas la preuve que toutes les crevettes nées dans les mêmes conditions viennent des mêmes parents, corrobore les conclusions de Laubier-Bonichon (1978) basées sur des observations biologiques.

Ainsi, les croisements successifs qui ont donné l'échantillon analysé étaient sans doute largement consanguins (fig. 1). Malgré cela, nous avons constaté que 5 des 37 gènes étudiés ségrégeaient pour deux allèles au moins. En d'autres termes, environ 13% du génome était encore polymorphe. Ne possédant pas la population naturelle d'origine (c'est-à-dire les géniteurs), il est difficile d'estimer si ce polymorphisme a significativement diminué au cours des quatre générations d'élevage, et notre seul recours est de comparer nos résultats avec ceux que d'autres auteurs ont décrits sur des populations de Pénéides (tab. 3), tout en tenant compte que cela pose certains problèmes dus à la nature de notre échantillon. Les généticiens utilisent généralement deux indices pour décrire le polymorphisme des populations naturelles : a) *P*, le taux de polymorphisme, est la fréquence des gènes polymorphes (un gène étant considéré comme polymorphe quand son allèle le plus

Tableau 2

Distribution des génotypes aux locus polymorphes *Mpi-2*, *Es-3*, *Es-6* et *Es-8*.

Genotype distribution at the polymorphic loci *Mpi-2*, *Es-3*, *Es-6* and *Es-8*.

Génotypes	Effectifs observés			Différence entre sexes	Génotypes parentaux supposés
	♂	♀	Total		
<i>Mpi-2</i> <sup>100</sup> / <i>Mpi-2</i> <sup>100</sup>	23	18	41	$X^2 = 0,596, 1 \text{ ddl}$	<i>Mpi-2</i> <sup>100</sup> <i>Mpi-2</i> <sup>100</sup> × <i>Mpi-2</i> <sup>100</sup> <i>Mpi-2</i> <sup>120</sup>
<i>Mpi-2</i> <sup>100</sup> / <i>Mpi-2</i> <sup>120</sup>	21	23	44		
Total	44	41	85	$P > 0,05$	$X^2 = 0,106, 1 \text{ ddl}, P > 0,05$
<i>Es-3</i> <sup>100</sup> <i>Es-3</i> <sup>100</sup>	8	20	28	$X^2 = 2,116, 1 \text{ ddl}$	<i>Es-2</i> <sup>100</sup> <i>Es-2</i> <sup>100</sup> × <i>Es-2</i> <sup>100</sup> <i>Es-2</i> <sup>110</sup>
<i>Es-3</i> <sup>100</sup> <i>Es-3</i> <sup>110</sup>	15	17	32		
Total	23	37	60	$P > 0,05$	$X^2 = 0,267, 1 \text{ ddl}, P > 0,05$
<i>Es-6</i> <sup>90</sup> <i>Es-6</i> <sup>90</sup>	2	3	5	$X^2 = 4,200, 2 \text{ ddl}$	<i>Es-6</i> <sup>100</sup> <i>Es-6</i> <sup>90</sup> × <i>Es-6</i> <sup>100</sup> <i>Es-6</i> <sup>90</sup>
<i>Es-6</i> <sup>90</sup> <i>Es-6</i> <sup>100</sup>	3	9	12		
<i>Es-6</i> <sup>100</sup> <i>Es-6</i> <sup>100</sup>	3	4	7		
Total	8	16	24	$P > 0,05$	$X^2 = 0,334, 2 \text{ ddl}, P > 0,05$
<i>Es-8</i> <sup>100</sup> <i>Es-8</i> <sup>100</sup>	14	27	41	$X^2 = 4,350, 2 \text{ ddl}$	<i>Es-8</i> <sup>100</sup> <i>Es-8</i> <sup>80</sup> × <i>Es-8</i> <sup>100</sup> <i>Es-8</i> <sup>80</sup>
<i>Es-8</i> <sup>100</sup> <i>Es-8</i> <sup>80</sup>	7	9	16		
<i>Es-8</i> <sup>80</sup> <i>Es-8</i> <sup>80</sup>	3	3	6		
Total	24	39	63	$P > 0,05$	$X^2 = 53,793, 2 \text{ ddl}, P < 0,001$

Tableau 3

Variabilité génétique observée chez quelques espèces de pénéides. \* Valeurs calculées par nous-mêmes d'après les données des auteurs. \*\*  $P_{95}$  = taux de polymorphisme en considérant qu'un locus est polymorphe quand la fréquence de son allèle le plus commun ne dépasse pas 0,95. \*\*\* = taux d'hétérozygotie.

Genetic variability observed in some Peneid species. \* Values computed by ourselves from the data of the authors. \*\*  $P_{95}$  = polymorphism rate when a locus is considered polymorphic if the frequency of its most common allele is no higher than 0.95. \*\*\* H = heterozygosity.

Espèces	Nombre de locus étudiés	$P_{95}$ **	H***	Références
<i>Penaeus aztecus</i>	24	—	0,076	Lester, 1979
» <i>duorarum</i>	24	—	0,092	Lester, 1979
» <i>esculentus</i>	37	0,081*	0,033	Mulley et Latter, 1980
» <i>latisulcatus</i>	37	0,081*	0,032	Mulley et Latter, 1980
» <i>longistylus</i>	37	0*	0,006	Mulley et Latter, 1980
» <i>merguiensis</i>	25	0,040	0,008	Nelson et Hedgecock, 1980
» <i>merguiensis</i>	37	0,027*	0,008	Mulley et Latter, 1980
» <i>monodon</i>	37	0*	0,008	Mulley et Latter, 1980
» <i>plejebus</i>	37	0,054*	0,022	Mulley et Latter, 1980
» <i>setiferus</i>	26	0,083	0,018	Nelson et Hedgecock, 1980
» <i>setiferus</i>	24	—	0,089	Lester, 1979
» <i>semisulcatus</i>	37	0,081*	0,017	Mulley et Latter, 1980
<i>Metapenaeus bennetae</i>	37	0,108*	0,020	Mulley et Latter, 1980
» <i>eboracensis</i>	37	0,027*	0,019	Mulley et Latter, 1980
» <i>endeavouri</i>	37	0,108*	0,030	Mulley et Latter, 1980
» <i>ensis</i>	37	0,054*	0,013	Mulley et Latter, 1980
» <i>insolitus</i>	37	0,054*	0,010	Mulley et Latter, 1980
» <i>macleayi</i>	37	0,054*	0,026	Mulley et Latter, 1980
<i>Penaeus japonicus</i>	35	0,130	0,071	Présente étude

commun a une fréquence inférieure ou égale à 0,95 —  $P_{95}$  — ou 0,99 —  $P_{99}$  — selon les auteurs); et b)  $H$ , le taux d'hétérozygotie, est la proportion des gènes hétérozygotes chez un individu donné quand la population considérée est panmictique. Ainsi, ni le  $P = 0,13$ , ni le  $H = 0,071$  que nous pouvons calculer sur nos *Penaeus japonicus* ne sont strictement comparables à ceux que nous trouvons dans la littérature, car aucun des gènes polymorphes détectés ne peut avoir un allèle de fréquence inférieur à 0,25 et notre échantillon n'est pas panmictique.

Toutefois, notons que ces valeurs sont très comparables à celles qui ont été trouvées chez 12 espèces de *Penaeus* et 6 espèces de *Metapenaeus*. Il semblerait donc que malgré une consanguinité probable, l'élevage des *Penaeus japonicus* que nous avons examinés ait conservé un degré de polymorphisme qui n'est pas inférieur à la valeur moyenne du groupe des Penaeides. Cette observation paraît confirmée par les résultats obtenus sur 11 souches maintenues en élevage depuis 1 à 5 générations et issues de géniteurs différents (Cahu *et al.*, sous presse).

## RÉFÉRENCES

Cahu C., Pasteur N., Laubier A., 1983. Biochemical polymorphism among the *Penaeus japonicus* strains maintained in the Centre Océanologique de Bretagne, sous presse.

Laubier-Bonichon A., 1975. Induction de la maturation sexuelle et ponte chez la crevette *Penaeus japonicus* Bate en milieu contrôlé, *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 281, 2013-2016.

Laubier-Bonichon A., 1978. Ecophysiologie de la reproduction chez la crevette *Penaeus japonicus*. Trois années d'expérience en milieu contrôlé, *Oceanol. Acta*, 1, 2, 135-150.

Lester L. J., 1979. Population genetics of Penaeid shrimp from the Gulf of Mexico, *J. Hered.*, 70, 175-180.

Mulley J. C., Latter B. D. H., 1980. Genetic variation and evolutionary relationships within a group of thirteen species of Penaeid prawns, *Evolution*, 34, 906-916.

Nelson K., Hedgecock D., 1980. Enzyme polymorphism and adaptive strategie in the Decapode Crustacea, *Am. Natur.*, 116, 2, 238-280.

Worms J., Pasteur N., 1982. Polymorphisme biochimique de la palourde, *Venerupis decussata*, de l'étang du Prévost (France), *Oceanol. Acta*, 6, 4, 395-397.