

BIOSYSTÉMATIQUE DU COMPLEXE *SOLEA VULGARIS* DU GOLFE DU LION (POISSONS, TÉLÉOSTÉENS, SOLÉIDÉS) Génétique, morphologie et étude méristique

Jean-Pierre QUIGNARD *, Nicole PASTEUR ** et Suzanne SHEHATA *

- * Laboratoire d'Ichthyologie.
- ** Institut des Sciences de l'Évolution, Laboratoire de Génétique.
Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
place E.-Bataillon, 34060 Montpellier, France.

Abstract

BIOSYSTEMATICS OF THE *SOLEA VULGARIS* COMPLEX (Teleostean, Soleidae). GENETICS, MORPHOLOGY AND MERISTIC STUDY.

A study of biochemical genetics morphology demonstrates that the two subspecies (or forms) *Solea vulgaris typica* and *S. v. aegyptiaca* described by CHABANAUD (1927) are sympatric and sexually isolated in the Golfe du Lion. These two taxa are therefore distinct species : *Solea vulgaris* QUENSEL, 1806 and *Solea aegyptiaca* CHABANAUD, 1927. This last taxon is described for the first time in the Golfe du Lion. *S. vulgaris* appears relatively homogenous genetically as well as morphologically in the Atlanto-mediterranean area ; *S. aegyptiaca* shows some morphological variations but no important genetic differentiation in the different regions of Mediterranean.

Résumé

BIOSYSTÉMATIQUE DU COMPLEXE *SOLEA VULGARIS* (Poissons, Téléostéens, Soléidés). GÉNÉTIQUE, MORPHOLOGIE ET ÉTUDE MÉRISTIQUE.

Une étude de génétique biochimique associée à une analyse morphométrique et méristique a révélé que les sous-espèces (ou formes) *Solea vulgaris typica* et *S. v. aegyptiaca* décrites par CHABANAUD (1927) sont sympatriques et ne s'hybrident pas dans le golfe du Lion. Ces deux taxons sont donc des espèces distinctes : *Solea vulgaris* QUENSEL, 1806, et *Solea aegyptiaca* CHABANAUD, 1927 ; ce dernier taxon est signalé pour la première fois dans le golfe du Lion. Dans la province atlanto-méditerranéenne, *Solea vulgaris* montre une homogénéité relative, tant sur le plan génétique que morphologique et méristique. Au contraire, *Solea aegyptiaca*, bien que très homogène génétiquement, présente quelques différences morphologiques.

La systématique actuelle des *Solea* repose essentiellement sur l'analyse des caractères morpho-biométriques et méristiques. Ces caractères variant souvent avec le milieu ne donnent pas toujours une information précise sur le degré d'isolement génétique existant entre les diverses formes morphologiques observées dans une espèce. Ainsi deux formes (ou sous-espèces) ont été décrites par CHABANAUD, 1927, chez *Solea vulgaris* QUENSEL, 1806. La première, *typica*, occuperait les côtes de l'Atlantique, de la Scandinavie au Sénégal, ainsi que les côtes de la Méditerranée ; la seconde, *aegyptiaca*, a été trouvée sur les côtes de la Méditerranée, de la Tunisie à la mer du Levant, ainsi qu'en haute et basse Adriatique.

Au cours d'une étude sur les différenciations génétique et morphologique des *Solea vulgaris* vivant en pleine mer et dans les étangs salés du golfe du Lion, nous avons observé l'existence de deux formes légèrement différentes morphologiquement et génétiquement isolées l'une de l'autre. Nous décrivons ici nos résultats et montrons que les deux formes du golfe du Lion correspondent aux taxons *vulgaris* et *aegyptiaca* de CHABANAUD (1927) qui doivent désormais être considérés comme deux espèces biologiques distinctes.

Matériel et méthodes.

Les soles étudiées ont été prélevées dans l'océan Atlantique sur les côtes de Bretagne au large de Loctudy (échantillon A) et en Méditerranée dans le golfe du Lion, en mer golfe de l'Espiguette (échantillon B), et dans les étangs salés palavasiens (échantillons C et D), ainsi que dans le golfe de Gabès (échantillon E).

Enzymes	Locus	Organes	Tampons ¹
Aspartate-amino-transférases	Aat-1	Foie	TC 6,4
	Aat-2	Muscle	TC 8,0
	Aat-4	Muscle	TC 8,0
Phosphatases acides	Acp	Foie	TC 6,4
Estérases	Es-1	Foie et rein	Tris-HCl
	Es-2	Rein	Tris-HCl
	Es-3	Foie et rein	Tris-HCl
Guanine-déaminase	Gda	Foie	TC 8,0
Glyoxalase	Glo	Foie et muscle	TEB 8,6
Glycérophosphate-déshydrogénases	Gpd-1	Muscle	TC 8,0
	Gpd-3	Foie	TC 8,0
Glucose-phosphate-isomérases	Gpi-1	Muscle	Poulik
	Gpi-2	Foie	Poulik
Lactate-déshydrogénases	Ldh-1	Muscle	Poulik
	Ldh-2	Muscle	Poulik
	Ldh-3	Cœur	Poulik
Malate-déshydrogénases	Mdh-1	Foie et muscle	TC 8,0 ou TC 6,7
	Mdh-2	Foie et muscle	TC 8,0 ou TC 6,7
Malico-enzymes	Me-1	Muscle	TC 8,0
	Me-2	Muscle	TC 8,0
Phosphoglucomutases	Pgm-1	Cœur	Poulik
	Pgm-2	Muscle	Poulik
Protéines musculaires	Pt-1	Muscle	Poulik
	Pt-2	Muscle	Poulik
	Pt-3	Muscle	Poulik
	Pt-4	Muscle	Poulik
Sorbitol-déshydrogénases	Sdh	Foie	TC 8,0
Super-oxyde-dismutases	Sod-1	Foie (et muscle)	TC 8,0
	Sod-2	Foie	TC 8,0

(1) Tampons d'électrophorèse décrits par SELANDER et al., 1971.

TABL. 1. — Systèmes enzymatiques étudiés dans le complexe *Solea vulgaris*
TABLE 1. — Enzymatic systems studied in the *Solea vulgaris* complex

Selon l'éloignement du lieu de pêche, ces soles ont été transportées au laboratoire sur de la glace pilée ou dans de l'azote liquide. Sur chaque poisson, on a prélevé : 1 g de muscle squelettique, 1 g de foie, cœur, rein et œil. Ces éléments ont été broyés dans 0,5 ml de solution saline, puis centrifugés à 20 000 g pendant vingt minutes. Les extraits ainsi obtenus ont été conservés à -70°C jusqu'au moment de l'étude électrophorétique. Les carcasses de chaque individu ont été conservées pour les analyses biométriques et morphologiques.

L'étude électrophorétique a été réalisée sur gels d'amidon hydrolysé selon la technique de MORETTI *et al.* (1957). Les révélations enzymatiques ont été faites selon les techniques de SELANDER *et al.* (1971) et de HARRIS et HOPKINSON (1976). Le tableau 1 donne la liste des locus mis en évidence, ainsi que les tissus et les conditions électrophorétiques dans lesquels ils ont été étudiés. Pour chaque catégorie d'enzymes, les locus ont été nommés par des numéros d'ordre croissant du locus codant les allozymes ayant la mobilité électrophorétique la plus cathodique à celui codant les allozymes les plus anodiques. Les allèles de chaque locus ont été désignés par des indices, l'indice de référence « 100 » étant arbitrairement donné à l'allozyme la plus commune dans la population du golfe de l'Espiguette.

Résultats.

La planche I donne quelques exemples de zymogrammes observés chez les soles étudiées. La révélation des glucose-phosphate isomérases après électrophorèse d'extraits de tissu musculaire permet d'étudier deux locus Gpi-1 et Gpi-2 ; les allozymes de Gpi-1 apparaissent sous forme de taches fortement colorées après 10 minutes d'incubation comme le montre la planche I-1 où trois génotypes sont représentés : (a) Gpi-1^{100/100} avec une bande de migration électrophorétique lente, (b) Gpi-1^{120/120} avec une bande de migration électrophorétique rapide et (c) Gpi-1^{100/120} avec trois bandes régulièrement espacées ; après 2 heures d'incubation, les allozymes de Gpi-1 ont tellement « diffusé » qu'on ne peut plus les interpréter génétiquement (pl. I-2) ; par contre celles de Gpi-2 apparaissent assez nettement et quatre génotypes sont représentés ici : (a) Gpi-2^{95/95}, (b) Gpi-2^{100/100}, (c) Gpi-2^{100/110} et (d) Gpi-2^{95/120}. On remarque (pl. I-1 et 2) la présence d'une zone comportant une ou deux bandes ayant des migrations électrophorétiques intermédiaires par rapport à celles des allozymes de Gpi-1 et Gpi-2 ; ces bandes correspondent à des molécules formées par l'hybridation des chaînes polypeptidiques codées par ces deux locus (GOUCHA, 1982).

Le zymogramme 3 a été obtenu après la révélation des estérases contenues dans des extraits de rein. Trois taches sont observées chez chaque individu et chacune a été interprétée comme le produit d'un locus distinct du fait que leurs variations de mobilité électrophorétique sont indépendantes ; ici seuls des homozygotes sont représentés. Le zymogramme 4 a été obtenu après révélation des glycérophosphate-deshydrogénases contenues dans des extraits de tissu musculaire. Seul le locus Gpd-1 est révélé (ici trois génotypes sont reconnaissables : (a) Gpd-1^{95/95}, (b) Gpd-1^{100/100} et Gpd-1^{95/120}).

Le même travail a été réalisé sur des extraits de tissu musculaire et de foie (pl. I-4b).

Le zymogramme 5, obtenu après la révélation globale des protéines contenues dans des extraits de tissu musculaire, présente quatre zones de bandes (dont les variations de mobilité électrophorétique sont indépendantes) ont chacune été attribuées à un locus distinct.

Le zymogramme 6 a été obtenu après révélation des amino-aspartate transaminases contenues dans des extraits de tissus musculaires. Deux zones de bandes correspondant chacune à un locus distinct sont révélées. Ici tous les individus étaient homozygotes au locus Aat (allèle Aat-2¹⁰⁰) et au locus Aat-4 (allèle Aat-4⁸⁰ pour les quatre individus de gauche, Aat-4¹⁰⁰ pour les autres).

Les zymogrammes 7 et 8 ont été obtenus après révélation des lactate-déshydrogénases contenues dans des extraits de tissu musculaire. Après 30 minutes d'incubation (pl. I-7), seules les allozymes du locus Ldh-2 sont visibles et quatre génotypes sont représentés ici : (a) Ldh-2^{70/70}, (b) Ldh-2^{70/100}, (c) Ldh-2^{100/100} et (d) Ldh-2^{100/110}. Après 14 heures d'incubation, une tache de faible intensité apparaît sous les allozymes du locus Ldh-2 ; sa vitesse de migration électrophorétique étant indépendante de celle des allozymes du locus Ldh-2, elle a été attribuée à un locus nommé Ldh-1.

Le zymogramme 9, des lactate-déshydrogénases contenues dans les extraits de cœur, a été réalisé à partir des individus ayant servi à établir les zymogrammes 7 et 8. Ici deux taches sont présentes chez chaque sole ; la tache la plus cathodique a été attribuée au locus Ldh-3, l'autre correspond probablement à une molécule formée par l'hybridation des polypeptides codés par Ldh-3 et Ldh-2 ou Ldh-1.

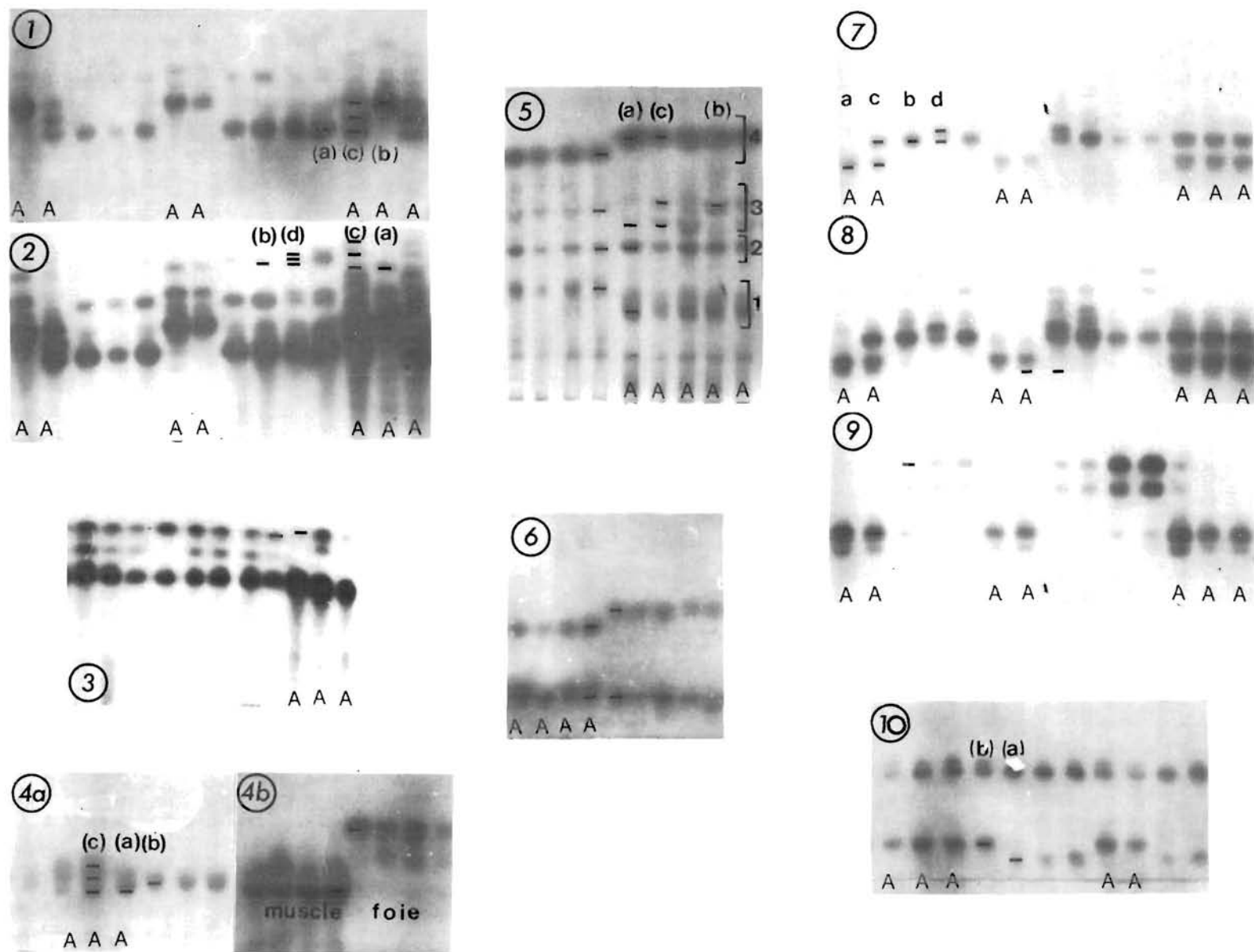


PLANCHE I. — Comparaison de quelques zymogrammes de *S. vulgaris* et *S. aegyptiaca* (A) ; les photos sont disposées de façon à ce que la cathode soit située vers le bas et l'anode vers le haut. 1 et 2 : glucose-phosphate-isomérases, 3 : estérases, 4 : malate-déshydrogénases, 5 : protéines musculaires, 6 : aspartate-amino-transférases, 7, 8 et 9 : lactate-déshydrogénases et 10 : malate-déshydrogénases (voir texte).

PLATE I. — Comparison of *S. vulgaris* and *S. aegyptiaca* (A) zymograms ; photographs are disposed so that the cathode is situated at the bottom and the anode on the top. 1 and 2 : glucose-phosphate isomerases, 3 : esterases, 4 : malate dehydrogenase, 5 : muscular proteins, 6 : aspartate amino-transférases, 7, 8 and 9 : lactate dehydrogenases and 10 : malate dehydrogenases.

Enfin, sur le zymogramme 10, des malate-déshydrogénases révélées dans des extraits de muscle, deux locus ont été identifiés ; deux génotypes sont présentés pour le locus Mdh-1 : (a) Mdh-1^{100/100} et (b) Mdh-1^{110/110}.

Les études morphométrique et méristique ont porté sur les échantillons utilisés en électrophorèse dont les caractéristiques sont précisées dans les tableaux 4 et 5. Pour établir une diagnose générale des espèces nous faisons appel à de nombreux auteurs qui ne sont pas nécessairement cités dans la bibliographie sauf s'ils indiquent dans leurs travaux des caractères remarquables.

Etude génético-biochimique.

L'étude du polymorphisme a porté sur 29 locus codant 14 catégories d'enzymes (tabl. 1). Chez toutes les soles examinées, les locus Es-1, Sod-2, Ldh-1, Pgm-1 et Pt-2 se sont révélés monomorphes pour le même allèle.

Echantillons prélevés dans les étangs salés palavasiens.

Quand la totalité des soles prélevées dans les étangs palavasiens sont considérées, la répartition des génotypes observés est très significativement différente ($P < 0,001$) de celle que l'on attend dans une population panmictique (c'est-à-dire en équilibre de Hardy-Weinberg) à 15 des 20 locus polymorphes (tabl. 2). En particulier, il n'existe aucun hétérozygote aux locus dialléliques Es-2, Glo, Gpd-3, Ldh-3, Mdh-1, Pt-1 et Pt-4.

Les génotypes observés à ces six derniers locus permettent de diviser l'échantillon des étangs palavasiens en deux groupes biochimiques. Le groupe I est homozygote pour les allèles Es-2¹⁰⁰, Glo¹⁰⁰, Gpd-3¹⁰⁰, Ldh-3¹⁰⁰, Mdh-1¹⁰⁰, Pt-1¹⁰⁰ et Pt-4¹⁰⁰ ; le Groupe II est homozygote pour les allèles Es-2¹⁰⁵, Glo⁸⁰, Gpd-3¹¹⁰, Ldh-3⁷⁰, Mdh-1¹¹⁰, Pt-1⁸⁰ et Pt-4¹¹⁰. Dans chacun de ces groupes, les locus polymorphes apparaissent alors en équilibre de Hardy-Weinberg sauf au locus Aat-1 dont les allozymes ont des migrations électrophorétiques très voisines ce qui peut avoir entraîné des erreurs d'interprétation des zymogrammes (tabl. 2). Nous pouvons donc conclure que les étangs palavasiens sont colonisés par deux types de *Solea* qui ne s'hybrident pas et correspondent, par conséquent, à deux espèces distinctes.

Echantillons prélevés en mer.

Les *Solea* prélevées en Méditerranée dans le golfe de l'Espiguette et dans l'océan Atlantique sur les côtes de Bretagne sont génétiquement très semblables entre elles et avec les individus du groupe biochimique I des étangs palavasiens. Non seulement ces soles sont monomorphes pour les mêmes allèles aux locus Es-2, Glo, Gpd-3, Ldh-3, Mdh-1, Pt-1 et Pt-4 (tabl. 3), mais, de plus, les fréquences alléliques observées aux autres locus étudiés ne sont pas significativement différentes sauf au locus Sdh ($\chi^2 = 9,49$ pour 2 ddl, $P < 0,05$).

Les soles prélevées dans le golfe de Gabès se rattachent aux individus du groupe biochimique II observés dans les étangs palavasiens par la présence des mêmes allèles fixés aux locus Es-2, Glo, Gpd-3, Ldh-3, Mdh-1, Pt-1 et Pt-4 (tabl. 3). Toutefois, elles en diffèrent significativement par les fréquences alléliques observées à trois locus : Gpi-1 ($\chi^2 = 11,52$, 2ddl, $P < 0,01$), Gpi-2 ($\chi^2 = 11,93$, 2 ddl, $P < 0,01$) et Ldh-2 ($\chi^2 = 11,17$, 1 ddl, $P < 0,001$).

Etudes biométriques et méristiques.

Les tableaux 4 et 5 donnent quelques caractéristiques métriques et méristiques relevées sur les individus des cinq échantillons étudiés. Il apparaît que les soles du groupe biochimique I (échantillons A, B et C), quelle que soit leur provenance (Atlantique ou Méditerranée, mer ou lagunes) sont très semblables entre elles et se distinguent assez bien par leurs caractères méristiques des soles du groupe biochimique II dont les échantillons D et E proviennent des étangs salés palavasiens (golfe du Lion) et du golfe de Gabès. La divergence entre les groupes I et II est particulièrement nette au niveau du nombre de vertèbres : (groupe I : 47-51 ; groupe II : 41-44).

De par leurs caractères méristiques (tabl. 4) et métriques (tabl. 5) les individus du groupe I (échantillons A, B et C) appartiennent à l'espèce *Solea vulgaris* QUENSEL, 1806, redécrite par CHABANAUD (1927) en temps que *S. vulgaris forma typica* et dont les caractéristiques essentielles sont :

- rayons de la nageoire dorsale : Atlantique et Méditerranée, D = 69-93 (PAGOTTO, 1971, Haute Adriatique : 62-88 ; ALBUQUERQUE, 1954-56, Portugal, max. 97) ;

Phénotypes	Total		Groupe I ^a		Groupe II ^a	
	Obs.	Att.	Obs.	Att.	Obs.	Att.
Aat-1 100	21	15,26	17	12,07	4	4
80	14	8,27	14	9,04	0	0
100-80	11	22,47	11	20,89	0	0
χ^2 (1 ddl)	11,9***		9,4***		N.S.	
Aat-2 120	0	0,05	0	0,003	0	0,2
100	76	76,05	67	67,05	9	9,2
120-100	4	3,90	1	0,94	3	2,6
χ^2 (1 ddl)	0,1 N.S.		0,1 N.S.		0,2 N.S.	
Aat-4 100	46	36,79	46	46,01	0	0
80	12	2,82	0	0,02	12	12
100-80	2	20,39	2	1,97	0	0
χ^2 (1 ddl)	48,8***		0,1 N.S.		N.S.	
Es-2 105	9	2,06	0	0	9	9
100	30	23,12	30	30	0	0
105-100	0	13,82	0	0	0	0
χ^2 (1 ddl)	39,2***		N.S.		N.S.	
Es-3 110	10	1,68	0	0,03	10	10
100	65	56,75	65	65,04	0	0
110-100	3	19,56	3	2,93	0	0
χ^2 (1 ddl)	57,2***		0,1 N.S.		N.S.	
Gpd-1 115	1	1,14	1	0,094	0	0,4
100	59	47,08	59	60,67	0	0,4
95	6	0,81	0	0	6	6,4
85	0	0	0	0	0	0
115-100	13	14,64	13	15,14	0	0
115-95	4	1,91	0	0	4	3,2
115-85	0	0,11	0	0,12	0	0
100-95	0	12,32	0	0	0	0
100-85	1	0,73	1	0,96	0	0
95-85	0	0,10	0	0,00	0	0
χ^2	(51,4 ; 6 ddl)***		(0,5 ; 3 ddl) N.S.		(0,6 ; 1 ddl) N.S.	
Gpd-3 110	9	4,77	0	0	9	9
100	8	3,76	8	8	0	0
110-100	0	8,47	0	0	0	0
χ^2	(17 ; 1 ddl)***		N.S.		N.S.	
Gpi-1 120	12	3,75	0	0,03	12	12,25
100	64	56,22	62	62,10	2	2,25
80	0	0,01	0	0,03	0	0
120-100	13	28,90	2	1,92	11	10,5
120-80	0	0,41	0	0,06	0	0
100-80	2	1,57	2	1,92	0	0
χ^2	(28,5 ; 3 ddl)***		(0,1 ; 3 ddl)***		(0,1 ; 1 ddl) N.S.	
Gpi-2 120	1	0,41	0	0	1	1,38
110	0	0,06	0	0,08	0	0
100	46	32,03	46	46,08	0	0
95	12	3,77	0	0	12	12,38
120-110	0	0,15	0	0	0	0
120-100	0	7,30	0	0	0	0
120-95	9	2,51	0	0	9	8,25
110-100	4	2,69	4	3,84	0	0
110-95	0	0,92	0	0	0	0
100-95	0	21,99	0	0	0	0
χ^2	(72,7 ; 6 ddl)***		(0,1 ; 1 ddl) N.S.		(0,2 ; 1 ddl) N.S.	

Phénotypes	Total		Groupe I ^a		Groupe II ^a	
	Obs.	Att.	Obs.	Att.	Obs.	Att.
Ldh-2 110	1	0,22	1	0,31	0	0
100	57	44,97	57	51,72	0	1,38
90	0	0,07	0	0,09	0	0
70	14	4,40	0	0	14	15,4
110-100	7	6,27	7	8	0	0
110-90	0	0,24	0	0	0	0
110-70	0	1,96	0	0	0	0
100-90	5	3,39	5	4,41	0	0
100-70	12	29,23	0	0	12	9,2
90-70	0	1,08	0	0	0	0
χ ²	(40,9 ; 6 ddl)***		(2,4 ; 2 ddl) N.S.		(2,4 ; 1 ddl) N.S.	
Ldh-3 100	61	50,24	61	61	0	0
70	13	2,29	0	0	13	13
100-70	0	21,46	0	0	0	0
χ ²	(73,9 ; 1 ddl)***		N.S.		N.S.	
Mdh-1 110	23	6,24	0	0	23	23
100	62	45,17	62	62	0	0
110-100	0	33,59	0	0	0	0
χ ²	(49,3 ; 1 ddl)***		N.S.		N.S.	
Mdh-2 100	90	91,42	67	67,09	23	23
80	0	0,03	0	0,03	0	0
100-80	3	3,11	3	2,88	0	0
χ ² (1 ddl)	0,1 N.S.		0,1 N.S.		N.S.	
Pgm-2 100	90	91,08	63	62,43	27	27
100-110	1	0,91	1	1,27	0	0
100-90	1	0,91	1	1,27	0	0
χ ² (1 ddl)	0,1 N.S.		0,1 N.S.		N.S.	
Pt-1 100	61	51,65	61	61	0	0
80	11	1,69	0	0	11	11
100-80	0	18,66	0	0	0	0
χ ² (1 ddl)	71,6***		N.S.		N.S.	
Pt-3 105	0	0,08	0	0	0	0,5
100	62	51,29	62	62	0	0
95	8	1,47	0	0	8	8,5
105-100	0	4,09	0	0	0	0
105-95	5	0,69	0	0	5	4,1
100-95	0	17,37	0	0	0	0
χ ²	(79,7 ; 3 ddl)***		N.S.		(0,7 ; 1 ddl) N.S.	
Pt-4 110	18	4,05	0	0	18	18
100	62	48,05	62	62	0	0
110-100	0	27,90	0	0	0	0
χ ² (1 ddl)	80***		N.S.		N.S.	
Sdh 100	24	21,02	23	22,79	1	0,5
80	6	3,03	1	0,78	5	4,5
100-80	10	15,95	8	8,43	2	3,0
χ ² (1 ddl)	5,3*		0,1 N.S.		0,5 N.S.	
Sod-1 100	47	47,10	42	42	5	5,4
80	0	0,08	0	0	0	0,4
100-80	4	3,82	0	0	4	3,1
χ ² (1 ddl)	0,1 N.S.		N.S.		0,7 N.S.	

***, **, * Correspond à P < 0,001, 0,01, 0,05, respectivement.

(a) Voir texte pour la définition des groupes biochimiques I et II.

TABLE 2. — Phénotypes observés (Obs.) et attendus (Att.) (sous l'hypothèse d'un équilibre de Hardy-Weinberg) chez les soles du complexe *Solea vulgaris* occupant les étangs palavasiens.

TABLE 2. — Observed and expected (Hardy-Weinberg equilibrium) phenotypes among fishes of the *Solea vulgaris* complex living in the lagoons near Palavas.

Locus	Allèles	GROUPE I			GROUPE II	
		Bretagne A	Espiguette B	Etangs C	Etangs D	Etangs E
Aat-1	100	0,55	0,44	0,56	1	1
	80	0,45	0,56	0,44	0	0
	(n)	(11)	(7)	(42)	(4)	(10)
Aat-2	120	0,05	0,02	0,01	0,13	0,05
	100	0,90	0,96	0,99	0,87	0,95
	80	0,05	0,02	0	0	0
(n)	(11)	(28)	(68)	(12)	(20)	
Aat-4	100	1	0,94	0,98	0	0,05
	80	0	0,06	0,02	1	0,95
	(n)	(11)	(28)	(48)	(12)	(20)
Acp	110	0,28	0,44	0,15	0	0
	100	0,72	0,56	0,58	1	1
	90	0	0	0,27	0	0
(n)	(11)	(8)	(46)	(8)	(14)	
Es-1	100	1	1	1	1	1
	(n)	(11)	(8)	(63)	(11)	(20)
Es-2	105	0,05	0	0	1	1
	100	0,95	1	1	0	0
	(n)	(11)	(8)	(30)	(9)	(20)
Es-3	110	0,05	0	0,02	1	1
	100	0,95	1	0,98	0	0
	(n)	(11)	(8)	(68)	(10)	(20)
Gda	100	0,90	1	1	1	1
	80	0,10	0	0	0	0
	(n)	(11)	(8)	(32)	(4)	(14)
Glo	100	1	1	1	0	0
	80	0	0	0	1	1
	(n)	(11)	(8)	(40)	(6)	(10)
Gpd-1	115	0,13	0,16	0,11	0,20	0,15
	100	0,87	0,84	0,88	0	0
	95	0	0	0	0,80	0,83
	85	0	0	0,01	0	0,02
(n)	(11)	(55)	(74)	(10)	(20)	
Gpd-3	110	0	0	0	1	1
	100	1	1	1	0	0
	(n)	(4)	(8)	(8)	(9)	(14)
Gpi-1	120	0	0,02	0,02	0,70	0,98
	100	1	0,98	0,96	0,30	0,02
	80	0	0	0,02	0	0
	(n)	(11)	(55)	(66)	(25)	(20)
Gpi-2	120	0	0	0	0,25	0
	110	0,13	0,02	0,04	0	0
	100	0,87	0,98	0,96	0	0
	95	0	0	0	0,75	1
(n)	(11)	(42)	(50)	(22)	(20)	
Ldh-1	100	1	1	1	1	1
	(n)	(11)	(53)	(70)	(26)	(13)
Ldh-2	110	0	0,11	0,07	0	0
	100	1	0,88	0,89	0,23	0
	90	0	0,01	0,04	0	0
	70	0	0	0	0,77	1
	(n)	(11)	(56)	(70)	(26)	(20)

Locus	Allèles	GROUPE I			GROUPE II	
		Bretagne A	Espiguette B	Etangs C	Etangs D	Etangs E
Ldh-3	100	1	0,99	1	0	0
	90	0	0,01	0	0	0
	70	0	0	0	1	1
	(n)	(11)	(55)	(61)	(13)	(20)
Mdh-1	110	0	0	0	1	1
	100	1	1	1	0	0
	(n)	(11)	(55)	(62)	(23)	(20)
Mdh-2	100	0,95	0,97	0,98	1	1
	80	0,05	0,03	0,02	0	0
	(n)	(11)	(56)	(70)	(23)	(20)
Me-1	100	1	1	1	—	1
	(n)	(11)	(8)	(11)	—	(4)
Me-2	105	0,04	0,01	0	—	0
	100	0,96	0,98	1	—	0
	80	0	0,01	0	—	1 00
	(n)	(11)	(53)	(65)	—	(14)
Pgm-1	100	1	1	1	1	1
	(n)	(9)	(3)	(18)	(11)	(20)
Pgm-2	110	0	0,03	0,01	0	0,02
	100	1	0,94	0,98	1	0,96
	90	0	0,02	0,01	0	0,02
	(n)	(11)	(33)	(65)	(27)	(20)
Pt-1	100	1	1	1	0	0
	80	0	0	0	1	1
	(n)	(11)	(54)	(61)	(11)	(20)
Pt-2	100	1	1	1	1	1
	(n)	(11)	(54)	(62)	(11)	(20)
Pt-3	105	0	0	0	0,19	0
	100	1	1	1	0	0
	95	0	0	0	0,81	1
	(n)	(11)	(54)	(62)	(18)	(20)
Pt-4	110	0	0	0	1	1
	100	1	1	1	0	0
	(n)	(11)	(54)	(62)	(18)	(20)
Sdh	110	0	0	0	0	0,06
	100	0,45	0,85	0,84	0,19	0,64
	90	0,55	0,15	0,16	0,81	0,30
	(n)	(11)	(9)	(32)	(9)	(15)
Sod-1	100	1	1	1	0,78	0,95
	80	0	0	0	0,22	0,05
	(n)	(11)	(29)	(42)	(9)	(19)
Sod-2	100	1	1	1	1	1
	(n)	(11)	(8)	(13)	(9)	(19)

TABLE 3. — *Fréquences alléliques observées dans les groupes biochimiques I et II du complexe Solea vulgaris* (n : nombre d'échantillons).

TABLE 3. — *Allelic frequencies observed among the biochemical groups I and II of the Solea vulgaris complex* (n : number of samples).

Caractères	Effectifs	Extrêmes	Moyenne	Mode	Ecart-type
GROUPE BIOCHIMIQUE I : <i>Solea vulgaris</i>					
Echantillon A (mer, Bretagne)					
nb. rayons dorsaux	11	78-94	85,08	?	4,46
nb. rayons anaux	12	65-75	69,50	?	3,15
nb. vertèbres	11	48-50	49,00	49	0,63
Echantillon B (mer, golfe du Lion)					
nb. rayons dorsaux	190	72-89	81,43	83	3,20
nb. rayons anaux	191	62-74	67,60	67-68	2,48
nb. vertèbres	200	47-51	49,20	49	0,79
Echantillon C (étangs palavasiens)					
nb. rayons dorsaux	95	75-80	81,64	83	3,43
nb. rayons anaux	93	62-74	67,28	67	2,87
nb. vertèbres	112	47-50	48,93	49	0,80
GROUPE BIOCHIMIQUE II : <i>Solea aegyptiaca</i>					
Echantillon D (étangs palavasiens)					
nb. rayons dorsaux	28	70-82	75,18	76	2,78
nb. rayons anaux	28	56-66	60,82	63	2,75
nb. vertèbres	45	41-44	43,15	44	0,85
Echantillon E (golfe de Gabès)					
nb. rayons dorsaux	61	68-79	73,70	75	2,73
nb. rayons anaux	60	53-65	59,30	59-60	2,13
nb. vertèbres	60	41-43	42,17	42	0,59

TABL. 4. — Caractères méristiques relevés sur les soles étudiées.

TABLE 4. — Meristic characters observed on the studied *Solea*.

Caractères	GROUPE BIOCHIMIQUE I		GROUPE BIOCHIMIQUE II	
	Golfe du Lion Echantillon B	Etangs palavasiens Echantillon C	Etangs palavasiens Echantillon D	Golfe de Gabès Echantillon E
Effectifs	18	45	25	28
Lt	13,5-17,9	12,5-22,0	13,8-17,9	13,9-17,9
H	4,1- 5,7	4,0- 6,6	4,6- 5,9	4,0- 5,2
T	2,5- 3,4	2,4- 3,5	2,5- 3,4	2,8- 3,5
Lt/H	2,9- 3,5	2,6- 3,3	2,6- 3,8	2,7- 3,5
Lt/T	4,5- 6,2	5,2- 6,2	4,7- 5,8	4,7- 5,4
Régression de H sur Lt				
équation	$H = 0,31 Lt - 0,20$	$H = 0,32 Lt - 0,23$	$H = 0,34 Lt - 0,14$	$H = 0,37 Lt - 1,30$
r	0,98	0,85	0,90	0,65
Sdy	0,37	0,58	0,65	0,51
sb	0,010	0,020	0,025	0,043
Régression de T sur Lt				
équation	$T = 0,16 Lt + 0,20$	$T = 0,15 Lt + 0,37$	$T = 0,16 Lt + 0,50$	$T = 0,32 Lt + 0,58$
r	0,97	0,75	0,97	0,86
Sdy	0,25	0,44	0,35	0,33
sb	0,010	0,010	0,060	0,020

TABL. 5. — Caractères morphométriques. H = extrêmes de la hauteur maximum du corps en cm. Lt = extrêmes de la longueur totale en cm. r = coefficient de régression. sb = écart type de la pente. Sdy = erreur type. T = extrêmes de la longueur de la tête en cm.

TABLE 5. — Morphometric characters. H = ranges of maximum height of the body. Lt = ranges of total length in cm. r = correlation coefficient. sb = standard error of the slope. Sdy = standard error. T = ranges of the length of the head.

- rayons de la nageoire anale : Atlantique et Méditerranée, A = (53) 54-79 (PAGOTTO, 1971, Haute Adriatique : 51-72 ; BAUCHOT et PRAS, 1980, max. 80) ;
- vertèbres (nombre total urostyle compris) : Atlantique et Méditerranée, Vt = (45) 46-52 (CHABANAUD, 1927, Atlantique oriental, min. 41 ; DUNKER et LADIGES, 1960, min. 42) ;
- tache noire très nette à l'angle supéro-postérieur des nageoires pectorales ;
- membranes reliant les nageoires dorsale et anale au pédicule caudal bien développées ;
- écailles situées au-dessus du tube nasal de la face supérieure aussi longues que celui-ci.

Localités	Rayons dorsaux	Rayons anaux	Vertèbres	Références
Golfe du Lion	70-82	56-66	41-44	Présente étude
Haute Adriatique	62-73	51-59	39-42	PAGOTTO, 1971
Albanie	76	64-65	—	TORTONÈSE, 1946
Nord Tunisie	68-78	55-64	41-43 (44)	GOUCHA, 1982
Golfe de Gabès	65-77	55-64	—	ALDEBERT et PICHOT, 1970
Golfe de Gabès	68-79	53-65	41-43	Présente étude
Égypte	69-87	53-72	41-43	CHABANAUD, 1927

TABL. 6. — Caractères numériques de *S. aegyptiaca* de diverses origines géographiques

TABLE 6. — Numerical characters of *S. aegyptiaca* of various geographical origins

Les individus du groupe biochimique II (échantillons D et E, tabl. 4 et 5) peuvent être rattachés à la forme *aegyptiaca* de *Solea vulgaris* décrite par CHABANAUD (1927) dont les principales caractéristiques sont :

- rayons de la nageoire dorsale : Méditerranée orientale (CHABANAUD, 1927), D = 69-87 ; Méditerranée et Adriatique (tabl. 6), D = 62-87 ;
- rayons de la nageoire anale : Méditerranée orientale (CHABANAUD, 1927), A = 53-72 ; Méditerranée et Adriatique (tabl. 6), A = 51-72 ;
- vertèbres (nombre total urostyle compris) : Méditerranée orientale (CHABANAUD, 1927), Vt = 41-43 ; Méditerranée et Adriatique (tabl. 6), Vt = 39-44 ;
- tache noirâtre assez diffuse sur l'angle supéro-postérieur des pectorales ;
- membranes reliant les nageoires dorsale et anale au pédicule caudal peu développées ;
- écailles situées au-dessus du tube nasal de la face oculée moins longues que celui-ci.

Discussion et conclusion.

L'analyse génético-biochimique, méristique et morphométrique a permis de reconnaître, pour la première fois dans le golfe du Lion, deux groupes de soles qui correspondent aux formes *typica* (groupe biochimique I, échantillons A, B et C) et *aegyptiaca* (groupe biochimique II, échantillons D et E) de *Solea vulgaris* décrites par CHABANAUD (1927).

L'isolement sexuel entre ces deux groupes est indiscutable puisqu'il a été constaté dans un biotope (golfe du Lion) où ils vivent en sympatrie. Il en est de même dans le golfe de Tunis (GOUCHA, 1982 ; GOUCHA et PASTEUR, 1982) et certainement en basse et haute Adriatique (TORTONÈSE, 1946 ; PAGOTTO, 1971). Ces deux groupes de soles sympatriques appartiennent donc à des espèces distinctes. Etant donné ce que nous avons dit précédemment, ces deux espèces sont *Solea vulgaris* QUENSEL, 1806, et *Solea aegyptiaca* CHABANAUD, 1927. Génétiquement, ces deux espèces sont bien différenciées l'une de l'autre comme l'atteste les distances génétiques de Nei (D = 0,721 – 0,860) et les populations de chaque espèce sont génétiquement très semblables (D = 0,003 – 0,010 chez *S. vulgaris* et D = 0,001 chez *S. aegyptiaca*) (tabl. 7).

D'un point de vue morphologique et méristique, l'espèce *S. aegyptiaca* semble constituée de populations assez différentes les unes des autres. Ainsi, si l'échantillon (E) du golfe de Gabès présente les caractéristiques qui correspondent bien à celles indiquées par CHABANAUD (1927), l'échantillon (D) des étangs palavasiens s'en distingue par le nombre de rayons à la nageoire anale, le nombre de vertèbres ainsi que le rapport Lt/H (tabl. 4 et 5). De plus, les données de PAGOTTO (1971) concernant des individus de haute Adriatique divergent nettement de celles relevées sur nos échantillons (E et D) ainsi que de celles indiquées par les autres auteurs (tabl. 6).

Les deux échantillons de *S. vulgaris* que nous avons étudiés paraissent relativement semblables morphologiquement (tabl. 4 et 5). Notons toutefois que nos résultats sont assez différents de ceux publiés par ALBUQUERQUE (1956) pour le Portugal et les îles adjacentes et surtout par PAGOTTO (1971) pour la haute Adriatique.

I D	SOLEA VULGARIS			SOLEA AEGYPTIACA	
	Bretagne A	Espiguette B	Etangs C	Etangs D	Gabès E
A	—	0,9899	0,9915	0,4863	0,4677
B	0,0102	—	0,9967	0,4643	0,4230
C	0,0085	0,0033	—	0,4716	0,4704
D	0,7209	0,7672	0,7516	—	0,9999
E	0,7599	0,8604	0,7542	0,0001	—

TABL. 7. — Identités (I) et distances (D) génétiques de Nei (1972) observées entre les diverses populations de Solea.

TABLE 7. — Nei's genetic identities (I) and distances (D) observed between the various Solea populations.

En conclusion, l'ancien taxon *Solea vulgaris* est en réalité un complexe de deux espèces *S. vulgaris* Quensel, 1806, proprement dit et *S. aegyptiaca* Chabanaud, 1927, qui vivent en sympatrie dans certaines zones de leur répartition géographique en Méditerranée.

REMERCIEMENTS

Le travail décrit ici a été subventionné par l'A.T.P. C.N.R.S./C.N.E.X.O. "Bases biologiques de l'aquiculture".

BIBLIOGRAPHIE

- ALBUQUERQUE (R.M.), 1954-56. — Peixes de Portugal e Ilhas adjacentes. — *Port. Acta Biol.* (B) 5 : 1164.
- ALDEBERT (Y.) et PICHOT (P.), 1970. — Observations sur les Hétérosomes de la Méditerranée orientale (secteur Tuniso-libyen). — *Journées Ichthyol. C.I.E.S.M.* : 57-60.
- ALDEBERT (Y.), 1968. — Observations sur la morphologie et la biologie de quelques Poissons hétérosomes du golfe du Lion. — *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 19 (2) : 233-236.
- BAUCHOT (M.-L.) et PRAS (A.), 1980. — Guide des Poissons marins d'Europe. — Lausanne, Paris : Delachaux et Niestlé : 427.
- CHABANAUD (P.), 1927. — Les soles de l'Atlantique oriental nord et des mers adjacentes. — *Bull. Inst. Océanogr., Monaco*, 488 : 67.
- DUNCKER (G.) et LADIGES (W.), 1960. — Die Fische der Nordmark. — Hamburg : Kommissionsverlag Cram, de Gruyter et Co. : 432.
- HARRIS (H.) et HOPKINSON (D.A.), 1976. — Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. — Amsterdam : North-Holland Publ. Co.
- GOUCHA (M.), 1982. — Etude morphologique, biologique, génétique et biochimique de trois espèces de soles du genre *Solea* QUENSEL, 1806 des côtes tunisiennes — Thèse de Doctorat de spécialité, Université de Tunis, 192.
- GOUCHA (M.) et PASTEUR (N.), 1982. — Différenciation et systématique biochimiques des soles du genre *Solea* du golfe de Tunis. — XXVIII^e Congrès C.I.E.S.M., Cannes, 2-11 décembre 1982. Abstract.
- MORETTI (J.), BROUSSIER (G.) et JAYLE (M.-F.), 1957. — Réalisation technique et premières applications de l'électrophorèse sur gel d'amidon. — *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 39 : 593-605.
- NEI (M.), 1972. — Genetic distance between populations. — *Amer. Natur.*, 106 : 283-292.
- PAGOTTO (G.), 1971. — Presenza di *Solea vulgaris* forma aegyptiaca (CHABANAUD, 1927) in Alto Adriatico. — *Arch. Oceanogr. Limnol.*, 17 : 179-183.
- SELANDER (R.K.), SMITH (M.H.), YANG (S.Y.), JOHNSON (W.E.) et GENTRY (J.B.), 1971. — Biochemical polymorphism in the genus *Peromyscus*. I. Variation of the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). — *Studies in Genet., Univ. Texas Publ.*, No. 7103 : 49-90.
- TORTONÈSE (E.), 1946. — La presenza di *Solea vulgaris aegyptiaca* e di *Syngnatus tenuirostris* in Albania. — *Atti Soc. Ital. Sci. Nat.*, 85 : 171-173.