

PROBLÈMES DE SPÉCIATION ET DE SÉLECTION DANS LA MER ET DANS LES EAUX DOUCES

par UMBERTO D'ANCONA.

Institut de Zoologie et d'Anatomie comparée. Université de Padoue.

L'orientation actuelle des études génétiques et écologiques vers les recherches de génétique de populations, d'analyse statistique des entités systématiques infraspécifiques et de la signification quantitative des facteurs du milieu et de leur action sélective nous amènent à considérer avec intérêt les phénomènes de microévolution au niveau de l'espèce.

Pour cela, il paraît intéressant de comparer entre eux des milieux différents, qui, à cause de leur uniformité ou de leur variabilité dans le temps et dans l'espace, peuvent exercer différentes pressions sélectives et par conséquent représenter des facteurs évolutifs d'intensité diverse.

A ce point de vue, il est surtout intéressant de comparer les espèces et les unités infraspécifiques vivant sur les terres émergées avec les espèces vivant dans les eaux et, parmi ces dernières, de comparer les espèces marines avec les espèces d'eau douce.

Il suffit de considérer la multiplicité des familles, des genres et des espèces chez les Arthropodes terrestres en comparaison avec la plus grande uniformité des groupes marins, même si ceux-ci sont plus nombreux, pour constater avec quelle intensité plus grande a agi le processus de différenciation sur les terres émergées.

Dans le milieu marin nous trouvons encore des espèces qui, à travers de longues périodes géologiques, n'ont presque pas varié; ainsi parmi les Foraminifères, les Brachiopodes, les Mollusques Bivalves, les Crinoïdes, plusieurs espèces subsistent inchangées le long d'époques géologiques de millions d'années.

Les recherches dans les abîmes des océans, qui ont pris récemment un grand essor, ont permis de découvrir plusieurs formes primitives; il suffit de rappeler les Coelacanthes, les Pogonophores, les Monoplacophores. Et nous sommes autorisés à prévoir la découverte de faunes jusqu'ici inconnues.

Dès à présent, on peut dire que les grands abîmes abritent souvent des formes archaïques, qui se sont conservées dans ce milieu seulement. Les eaux abyssales des océans représentent en effet le milieu biologique le plus constant, aussi bien dans le temps que dans l'espace.

A côté de celui-ci, le milieu pélagique des océans présente aussi une grande uniformité spatiale et une stabilité saisonnière, moins évidente naturellement dans les couches plus superficielles qui sont soumises à des variations, surtout près des côtes.

Cela explique la large diffusion des espèces pélagiques. Je citerai seulement quelques exemples parmi les formes que je connais le mieux. Il suffit de rappeler pour les Poissons les Thunnidés, les Scombéroïdés et les Clupéidés, dont les espèces ont en général de très larges aires de distribution. Parmi les Thunnidés le germon (*Germo alalunga* Gmelin), le bonite (*Katsuwonus pelamis* L.), le thon rouge (*Thunnus thynnus* L.) sont largement répandus de l'Atlantique jusqu'au Pacifique.

Parmi les Scombéroïdés, aussi bien le scombre atlantique (*Scomber scombrus* L.) que le japonais (*Scomber japonicus* Houttuyn) ont de vastes aires de distribution. On peut faire la même remarque à propos de plusieurs espèces appartenant aux genres *Sardina*, *Sardinella*, *Sardinopsis*, parmi les Clupéidés. Mais chez les Clupéidés on trouve assez souvent (chez le hareng, la sardine) des subdivisions en races géographiques occupant des aires plus ou moins limitées. On peut dire que dans ces cas la différenciation se limite aux niveaux infraspécifiques.

Dans le genre pélagique *Bregmaceros*, que nous avons étudié récemment (D'ANCONA et CAVINATO), à côté de quatre espèces ayant une aire de distribution plus ou moins limitée, nous avons trouvé trois autres espèces, *B. nectabanus*, *B. maclellandii* et *B. atlanticus*, vivant aussi bien dans l'Atlantique que dans l'Indo-Pacifique. En particulier *B. maclellandii* est répandu dans l'Atlantique de l'orient à l'occident et dans l'Indo-Pacifique de l'Afrique au Pacifique central.

Et nous pourrions citer de nombreux exemples semblables, surtout à propos des poissons bathypélagiques.

En général toutes ces espèces sont davantage limitées dans leur expansion par des conditions écologiques et en premier lieu par la température, que par des barrières géographiques. Les deux blocs continentaux des Amériques et de l'Euro-Afrique, orientés dans le sens méridien, séparent en effet la plupart des habitants des zones les plus chaudes de l'Atlantique et

de l'Indo-Pacifique. Au contraire à des latitudes plus méridionales on trouve fréquemment entre l'Atlantique et l'Océan Indien une continuité dans la distribution des formes plus tolérantes aux eaux froides.

Tout à fait différente est la condition des formes littorales. Parmi celles-ci, on observe en effet bien des espèces dont l'aire de distribution limitée peut donner lieu à de véritables endémismes et à la formation de races géographiques (voir à ce sujet : SARÀ [1957]). Mais il ne faut pas oublier que de nombreuses espèces sédentaires ou peu mobiles à l'état adulte, ont aussi des phases larvaires ou des stades pélagiques mobiles, qui assurent leur diffusion et leur dispersion. Il suffit de penser aux stades larvaires pélagiques des Porifères, des Coelentérés, des Polychètes, des Cirripèdes, des Mollusques Gastéropodes et Bivalves, des Bryozoaires, des Echinodermes, des Téléostéens benthiques, etc., ou aux stades médusoïdes planctoniques des Hydrozoaires et aux formes épitoques des Polychètes. Nous pourrions faire les mêmes remarques à propos des Algues, mais je limiterai mon exposé au monde animal. Il s'agit cependant de dispersions moins étendues que celles des animaux typiquement pélagiques. Par conséquent, parmi la faune marine littorale nous trouvons assez fréquemment des cas de polymorphisme et nous pouvons observer des processus de spéciation en cours, que nous ne rencontrons pas dans le milieu pélagique.

Dans certains groupes, le polymorphisme est si accentué qu'il en dérive souvent de grandes confusions taxonomiques. A ce propos, parmi les Téléostéens, je citerai en premier lieu les Labridés.

Récemment BATTAGLIA (1961) se référant à la littérature parue a passé en revue les cas connus de polymorphisme chez les animaux marins.

Certaines de ces espèces polymorphes ont été aussi l'objet de recherches génétiques. BATTAGLIA rappelle les recherches de TEISSIER et de ses collaborateurs sur l'isopode *Sphaeroma ser-ratum*, celles de SABBADIN sur l'ascidien *Botryllus schlosseri*, de FOX et PANTIN sur l'actinie *Metridium senile*, de STAIGER sur *Purpura lapillus*, de BOCQUET sur l'isopode *Jaera marina* et d'autres.

Je désire plus particulièrement signaler les recherches de BATTAGLIA. Chez le Copépode Harpacticoïde *Tisbe reticulata*, il a démontré qu'il s'agit d'un polymorphisme adaptatif et que chaque génotype présente un optimum différent en ce qui concerne, soit la salinité, soit la température.

U. W. GENT

Ces exemples et d'autres démontrent comment peuvent se manifester des processus adaptatifs différentiels en milieux littoraux hétérogènes, entraînant la prévalence de quelques génotypes sur d'autres, et comment d'un polymorphisme initial on peut arriver à des processus de spéciation.

Ces processus de spéciation sont bien plus évidents dans les eaux intérieures, où on trouve fréquemment des espèces proches et plus particulièrement des genres avec de nombreuses espèces.

Une telle condition se vérifie surtout dans les eaux saumâtres littorales, caractérisées par leur instabilité et par leurs variations rapides (D'ANCONA, 1959 et précédents). C'est le milieu représenté notamment par les lagunes de l'Adriatique septentrional, dues aux alluvions des fleuves de la plaine padano-vénitienne où les conditions (température, salinité, oxygénation, etc.) se transforment et se renouvellent rapidement.

Dans ce milieu, comme le note BATTAGLIA, le polymorphisme génétique représente une condition d'adaptation avantageuse. Ici on n'aboutit pas à la formation d'espèces endémiques, mais, fréquemment, nous trouvons des espèces qui sont caractéristiques des eaux saumâtres et qui, transportées par des facteurs occasionnels, peuvent parfois apparaître dans des milieux semblables même discontinus ou éloignés (BRUNELLI, 1934; BACCI, 1954). Ceci explique la présence dans les eaux lagunaires de plusieurs espèces de *Gobius* (CAVINATO, 1952) et explique surtout l'apparition soudaine d'espèces importées accidentellement de milieux analogues.

Ainsi vers 1822 (NARDO) dans la lagune de Venise est apparu le Téléostéen *Aphanius fasciatus* (syn. : *Cyprinodon calaritanus*), en 1922 le Polychète *Mercierella enigmatica* (Fauvel) (D'ANCONA, 1941), en 1957 une espèce considérée nouvelle du genre *Argulus* (D'ANCONA, 1960).

Dans ces milieux saumâtres littoraux se rencontrent aussi des formes endémiques, le plus souvent subsécifiques. Ainsi, *Syngnathus abaster* a donné naissance à des formes locales : dans l'étang du Pineto en Corse au *S. microchirus* de MOREAU, dans quelques oueds de l'Algérie, de la Cyrénaïque et de l'Égypte au *S. algeriensis* de PLAYFAIR et LETOURNEUX, dans le lac de Ganzirri près de Messine à une autre forme décrite par moi-même (*S. ganzirriensis*) (D'ANCONA, 1934).

Des processus évolutifs plus importants se sont vérifiés dans les eaux douces continentales, caractérisées par une plus grande discontinuité.

Il suffit de considérer que les Téléostéens des eaux douces sont représentés par un très grand nombre d'espèces, même s'ils appartiennent à beaucoup moins d'ordres et de familles que ceux de la mer.

A ce point de vue on doit tenir compte de l'origine plus ou moins anciennes des eaux intérieures et de la durée des processus évolutifs qui se sont déroulés en leur sein.

Aussi bien les bassins lacustres que les systèmes fluviaux sont sujets à des transformations relativement rapides et par conséquent la configuration actuelle, sinon l'origine de la plupart des lacs et des systèmes fluviaux actuels sont récentes.

Il est intéressant de comparer à ce sujet les faunes des eaux douces américaines et euro-asiatiques.

Selon L. S. BERG (1932) dans les eaux douces de toute l'Union Soviétique et des pays limitrophes vivent en tout 318 espèces de poissons (1), y compris celles qui y immigrent temporairement. Parmi celles-ci, 230 espèces ou sous-espèces vivent dans la seule Russie d'Europe et 276 en Russie d'Asie. Au contraire, selon JORDAN, EVERMANN et CLARK (1930), on connaît bien 1.220 espèces ou sous-espèces de l'Amérique septentrionale et centrale, jusqu'aux confins du Venezuela et de la Colombie, y compris celles qui y immigrent.

De même dans les eaux intérieures de l'Union Soviétique sont représentées 32 familles de poissons (y compris les Cyclostomes) (2), tandis que, en Amérique septentrionale et centrale, il y en a au moins 60. Parmi ces familles, 22 sont communes aux deux aires, tandis que dans l'Union Soviétique on trouve 10 familles inconnues en Amérique, et dans celle-ci 38 qui sont au contraire absentes de l'Union Soviétique.

L'examen comparatif des Bivalves d'eau douce conduit à des résultats similaires. Ils sont représentés en Amérique septentrionale par un nombre beaucoup plus grand d'espèces qu'en Europe.

Selon PENNAK (1953) on connaît pour les Etats-Unis de 500 à 600 espèces d'*Unionidae* et plusieurs centaines d'espèces de *Sphaeriidae*, familles auxquelles appartiennent presque tous les Bivalves de la région.

En comparaison, quelques dizaines de Bivalves d'eau douce seulement sont connues en Europe; moins de 40 espèces ou sous-espèces en Europe centrale d'après EHRMANN, 50 en France selon GERMAIN (1931), 33 en Roumanie d'après GROSSU (1962).

(1) 375 selon une récente révision par le même auteur (1948-1949).

(2) 36 selon la révision déjà citée (Berg, 1948-1949).

Des différences aussi sensibles entre la richesse de la faune d'eau douce de l'Amérique septentrionale et celle de l'Eurasie septentrionale peuvent être expliquées, en partie (et cela semble le cas des Bivalves) par un processus évolutif sur place, plus prolongé et plus intense, en partie (et cela semble le cas des Téléostéens) par une colonisation répétée de la part d'un plus grand nombre de familles d'origine marine.

Cette différence de richesse faunistique peut être attribuée à l'influence des glaciations en corrélation avec les différences des systèmes hydrographiques et orographiques des deux continents.

L'Europe et, dans une moindre mesure, l'Asie septentrionale, ont été en grande partie couvertes de glaciers au cours des glaciations pléistocènes. La plupart des fleuves, qui dans la partie septentrionale de l'Eurasie coulent du sud au nord, se sont par conséquent formés ou ont pris leur configuration actuelle à une époque récente et n'ont pu être colonisés qu'après le retrait de la dernière glaciation. Dès lors, la faune actuelle des fleuves et des lacs de ces continents doit être considérée d'immigration récente en provenance de mers ayant un bas degré de salinité ou de bassins d'eau douce, qui après le retrait des glaciers ont pu communiquer avec les systèmes fluviaux actuels.

Envisageant l'origine de la faune actuelle des eaux douces de l'Europe centrale et occidentale, THIENEMANN (1950) la considère en partie comme une faune de refuge glaciaire, en partie comme une faune d'invasion postglaciaire.

En Europe et en Asie les espèces septentrionales, repoussées vers le sud par les glaciations, se retirèrent dans les aires de refuge circum-méditerranéenne et ponto-caspique (STANKOVIĆ, SEGERSTRALE, 1962). Dans celles-ci ensuite, elles furent en partie détruites ou restèrent reléguées sans pouvoir retourner vers le nord.

L'Amérique septentrionale aussi a été soumise aux glaciations quaternaires, mais ici, étant donné l'orientation nord-sud des principaux systèmes fluviaux (bassin du Mississipi), elles ont au contraire repoussé la faune préexistante vers le sud, et après le retrait des glaciers, celle-ci a pu se répandre à nouveau vers le nord et envahir les aires actuelles (KENDEIGH, 1961).

Déjà cette comparaison entre les formes américaines et eurasiatiques nous montre combien la richesse faunistique des eaux intérieures dépend de leur possibilité d'être colonisées par des espèces immigrées et du déroulement des processus de spéciation en leur sein.

C'est pour cela que les bassins lacustres d'origine géologique ancienne offrent une plus grande richesse faunistique et abritent souvent de nombreuses espèces proches qui constituent ce qu'on appelle des « essaims d'espèces » (« species flocks ») (MAYR, BROOKS). Il suffit de rappeler les 240 espèces endémiques d'Amphipodes du Baïkal (KOZHOV), les 133 Cyclidés presque tous endémiques du Tanganyika (POLL, 1956) et les 178 du Nyassa, en tenant compte des 50 millions d'années du Baïkal, des 13 millions du Tanganyika et des 500.000 années du Nyassa. BROOKS (1950) pense que cette multiplicité d'espèces voisines serait due à une spéciation intralacustre par isolement topographique et par changement des conditions physico-chimiques. C'est aussi l'opinion de POLL (1950, 1952) pour le Tanganyika. MAYR au contraire tend à admettre que la présence d'espèces voisines dans un même lac serait due à des invasions multiples en provenance d'eaux proches ou bien à l'union d'eaux précédemment séparées.

A côté des lacs d'origine tertiaire de l'Asie centrale et de l'Afrique, l'Europe possède des lacs anciens seulement dans la Péninsule Balkanique, tel celui d'Ochrid. Bien que l'origine géologique de ce dernier ne soit pas tout à fait certaine, on retient cependant (STANKOVIĆ, 1960; THIENEMANN, 1950) qu'il est préglaciaire, formé au moins dans le pliocène inférieur et que sa faune, riche en endémismes, est tertiaire et qu'elle dérive de l'ancienne faune néogène circum-méditerranéenne. Pour la faune du lac Ochrid aussi STANKOVIĆ admet une spéciation intralacustre prévalente.

Au contraire, tous les autres lacs européens sont d'origine quaternaire postglaciaire et doivent avoir été colonisés par des faunes provenant de bassins fluviaux et lacustres différents des actuels, ou de bassins lagunaires d'origine marine ayant une faible salinité. Bien qu'on admette aussi (voir SEGERSTRALE) quelques cas d'évolution au niveau spécifique en connexion avec les glaciations pléistocènes, l'origine récente de ces lacs n'a pas donné un temps suffisant aux processus microévolutifs pour qu'ils dépassent le niveau subsppécifique.

Dans le lac de Garde qui, au cours de la dernière glaciation, était couvert de glaciers, nous trouvons deux formes endémiques de poissons de niveau subsppécifique dérivées d'espèces euryhalines qui se sont installées dans le lac : le *Salmo trutta carpio*, voisin de la truite lacustre (D'ANCONA et MERLO, 1958) et l'*Alosa fallax lacustris*, forme sédentaire de l'espèce migratrice potamo- toque *Alosa fallax* (syn. *A. finta*).

A la différence des eaux douces superficielles, les eaux souterraines, qui ont subi des transformations mineures au cours des époques géologiques récentes et qui sont sujettes à des modifications limitées dans le temps, sont souvent caractérisées par la présence de formes archaïques repréentant des lignées d'origine marine qui ont peuplé les eaux continentales (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1960).

C'est justement dans les eaux phréatiques et interstitielles qu'on trouve des représentants de groupes qui témoignent d'une vaste dispersion d'origine évidemment ancienne. Je rappellerai les Bathynellacés, présents dans plusieurs pays européens, mieux encore, les rares représentants des Thermosbénacés, dont le genre *Thermosbaena* a été trouvé en Afrique septentrionale (Tunisie), tandis que le genre *Monodella* est jusqu'ici connu seulement dans quelques localités italiennes et balkaniques (RUFFO, 1957). Très intéressante aussi est la distribution des espèces du genre *Ingolfiella*, en partie marines abyssales, en partie souterraines phréatobies (RUFFO, 1961).

Pour montrer le caractère conservateur des eaux souterraines, il convient de rappeler que dans les grottes de la Péninsule Salentine (Pouilles) l'on a trouvé le Décapode *Typhlocaris salentina*, le Mysidacé *Spelaeomysis Bottazzii* et le Thermosbénacé *Monodella stygicola*. Ce sont toutes des espèces endémiques dont les formes plus voisines sont présentes dans des localités très éloignées. De même dans la Péninsule Balkanique on trouve aussi de nombreuses formes endémiques souterraines dérivées d'une faune circum-méditerranéenne tertiaire (STANKOVIĆ).

A la différence de ces eaux souterraines, la plupart des eaux douces superficielles permettent, grâce à leur origine récente, d'étudier avec une bonne documentation leur colonisation faunistique et par conséquent le phénomène de la spéciation.

Tant les eaux courantes que les eaux stagnantes présentent, outre leur discontinuité, une grande hétérogénéité, due à la nature géologique de leur substrat et à l'influence des facteurs climatiques, qui sont particulièrement variables dans les petites masses d'eau. Tous ces facteurs agissent d'une manière sélective sur les êtres vivants et, par conséquent, plus grandes seront la discontinuité, l'hétérogénéité, la variabilité du milieu, plus intense devrait être le processus de spéciation et plus variée la composition faunistique.

Les bassins lacustres d'une certaine étendue, malgré la discontinuité et la variabilité saisonnière des facteurs du milieu,

offrent néanmoins à leurs habitants une relative stabilité qui leur donne une physionomie caractéristique. C'est ce qu'on observe surtout chez le plancton.

Chaque bassin lacustre a en effet un faciès planctonique différent, même quand deux lacs voisins sont en communication entre eux, comme cela se produit par exemple en Italie pour les lacs de Levico et de Caldonazzo ou de Chiusi et de Montepulciano. Dans ces milieux cependant on ne relève pas d'endémismes locaux, mais seulement une structure particulière des populations planctoniques, composées par des espèces ubiquistes ayant généralement une vaste distribution.

Le zooplancton lacustre, à l'exclusion des Protozoaires, est constitué essentiellement de Rotifères, de Copépodes et de Cladocères. Il paraît donc très intéressant de suivre les processus de spéciation dans ces groupes.

Selon PENNAK, tous les Rotifères sont des cosmopolites potentiels. On constate la même chose pour la plupart des Cladocères pélagiques et pour quelques espèces de Copépodes du genre *Cyclops*, tandis que les Diptomidés semblent être plus localisés.

La vaste dispersion de plusieurs formes du zooplancton lacustre peut certainement être attribuée à la facilité avec laquelle elles sont transportées et répandues même à des distances considérables par les oiseaux migrateurs, l'homme et d'autres agents biotiques et abiotiques, surtout aux stades d'œuf et de formes de conservation, comme cela a été souvent démontré (THIENEMANN, 1950).

Pour cela la diffusion d'espèces planctoniques ou la présence d'espèces particulières dans des lacs divers doivent être mises en relation avec la possibilité qu'ont ces espèces de s'établir et de s'adapter aux conditions imposées par les nouveaux milieux, plutôt qu'avec leurs possibilités, toujours grandes, de dispersion.

Les différences individuelles et les variations qui caractérisent les populations de certaines espèces habitant des bassins lacustres différents sont souvent purement phénotypiques, mais quand elles sont de nature génotypique, on doit les rapporter à la succession de générations qui est très rapide en comparaison avec la dispersion génique.

A ce propos il nous faut remarquer que parmi les trois groupes mentionnés ci-dessus (Rotifères, Copépodes, Cladocères), les Rotifères et les Cladocères, bien que taxonomiquement très peu voisins, présentent des mécanismes reproductifs très semblables,

qui nous amènent à penser qu'il s'agit d'un phénomène d'adaptation aux mêmes conditions écologiques. La reproduction parthénogénétique permet en effet une multiplication rapide et par suite la formation de populations nombreuses en peu de semaines, si bien que les communautés planctoniques lacustres peuvent se reconstituer chaque année après la raréfaction ou la disparition hivernale.

Chez les espèces planctoniques des Cladocères et des Rotifères, la forte variabilité individuelle et saisonnière a été souvent à l'origine d'incertitudes dans les déterminations taxonomiques, qui ont porté à considérer comme des espèces ou des entités systématiques subsécifiques, des aspects phénotypiques dus à la « norme de réaction » (WOLTERECK), sans que soit connue la base génétique de celle-ci.

C'est seulement avec le progrès de nos connaissances que la variabilité individuelle de plusieurs espèces pélagiques de Rotifères et de Cladocères a été recherchée dans des phénomènes d'hybridation ou de variabilité génétique, outre une certaine plasticité somatique sous l'influence des conditions du milieu.

Il s'agit d'autre part de groupes zoologiques pour lesquels nos connaissances cytologiques sont pauvres ou nulles et que leur reproduction essentiellement ou exclusivement parthénogénétique tend à scinder en clones. Bien qu'il soit question de reproduction parthénogénétique diploïde et que l'on puisse admettre entre les différents clones des phénomènes de recombinaison génique, le flux des gènes entre ces clones est ralenti ou gêné (voir aussi BANTA, 1939).

Il s'ensuit la présence d'un nombre considérable de formes différentes et variables, aussi bien dans le temps que dans l'espace, pour lesquelles il sera toujours difficile et souvent arbitraire de faire une classification, celle-ci demeurant incertaine et sujette à des révisions continuelles.

En particulier le genre *Daphnia* aurait besoin d'être réexaminé selon les critères modernes de la signification de l'espèce.

Pour les Daphnies européennes, à défaut d'une révision récente satisfaisante, nous ne pouvons ni préciser les entités spécifiques certaines, ni indiquer leur distribution. Un travail de ce genre a été effectué récemment par BROOKS (1957) pour les espèces nord-américaines. Cet auteur distingue 15 espèces de *Daphnia*, dont 8 sont communes avec le vieux monde, 3 communes à l'Amérique du Nord et du Sud, 4 seulement néarctiques; toutes, même ces dernières, ont d'autre part une vaste,

distribution. *Daphnia dubia*, qui parmi toutes les espèces américaines a la distribution la plus limitée, est toutefois répandue dans tous les états de la Nouvelle-Angleterre, qui comprennent de nombreux bassins lacustres. Cependant les diverses espèces présentent différentes préférences pour divers habitats : étangs, lacs grands ou petits, lacs de montagne ou de plaine, etc. Elles ne présentent pas une distribution géographique différente, mais sont surtout caractéristiques de certains habitats et de différentes conditions écologiques. C'est une condition caractérisée aussi par le fait que dans le même lac peuvent coexister plusieurs formes et que la composition de cette association peut varier au cours des années (BROOKS, 1957).

Quant à l'adaptabilité des Daphnies à de nouveaux milieux, l'introduction par WOLTERECK dans le lac de Nemi, près de Rome (1913-14) d'une population de *Daphnia cucullata* provenant du lac Frederiksborg au Danemark a constitué une expérience intéressante.

Cette espèce n'existait pas auparavant dans le lac de Nemi et on pensait (WOLTERECK) qu'elle ne se trouvait pas en général au sud des Alpes. Cette conviction apparaît aujourd'hui moins certaine, étant donné que des formes semblables à *D. cucullata* ont été observées par la suite dans quelques lacs italiens (Piediluco près de Rieti, lac de Revine près de Vittorio Veneto et d'autres).

La Daphnie importée à Nemi se multiplia et resta isolée et distincte de l'espèce indigène *Daphnia longispina*; son isolement était probablement favorisé parce que les périodes de reproduction amphigoniques ne coïncidaient pas : *D. longispina* en présentait une au printemps, *D. cucullata* une en automne, à laquelle s'ajouta dans le nouveau milieu une période limitée au printemps (VOLTERRA, 1926).

Ainsi les deux formes purent coexister pendant plusieurs années avec la disparition ou la raréfaction alternée de *D. cucullata*, due probablement à une compétition interspécifique, étant donné l'affinité des niches écologiques respectives (D'ANCONA, 1942).

De nouvelles conditions de milieu ont été suscitées lorsqu'on vida en partie le lac entre 1928 et 1932 et que l'on fit descendre son niveau de 34 à 12 mètres, niveau qui après 1932 recommença à monter, atteignant vers 1942 une hauteur presque constante.

L'apparition de Cladocères littoraux dans le plancton pélagique caractérisa la période d'abaissement. En ce qui concerne les Daphnies, on observa d'abord une exceptionnelle abondance et une production intense d'éphippies; puis en 1932 les deux formes disparurent pour réapparaître en 1934 avec des caractères différents de ceux de la période précédente et parfois avec des aspects différentiels moins nets. Durant cette époque l'abondance des deux espèces a été variable; quelquefois elles étaient plus rares, souvent y apparaissaient de nombreux individus sexués.

Un événement qui frappa notre attention fut l'observation entre 1930 et 1932 de quelques Daphnies dont la classification était douteuse (D'ANCONA et VOLTERRA, D'ANCONA, 1949). Nous fûmes très incertains quant à l'interprétation d'un tel fait; nous avons pensé alors qu'il pouvait s'agir d'hybrides ou de mutations. Aujourd'hui il nous semble plus probable qu'il s'agissait d'hybridation.

Pour LIEDER (1956) et BROOKS (1957) les populations de Cladocères planctoniques peuvent varier, outre les mutations, à la suite d'« hybridation introgressive » (selon Anderson). Celle-ci peut avoir lieu quand de nouveaux complexes géniques sont introduits dans la population et qu'ils peuvent s'insérer dans le complexe génique (pool) préexistant, à l'occasion de cycles amphigoniques. Naturellement ce phénomène se vérifiera plus aisément dans les milieux restreints (étangs, petits lacs) où peu de générations parthénogénétiques alternent avec les générations amphigoniques. Dans ces cas les individus ayant un même patrimoine génique seront moins nombreux que dans un grand lac, dans lequel au cours d'une année peuvent se succéder 15-20 générations parthénogénétiques, comprenant des centaines de milliers d'individus engendrés par la même mère (D'ANCONA et VOLTERRA, D'ANCONA, 1949). En cette condition les populations de Daphnies présentent une certaine stabilité (D'ANCONA, 1955), un état d'homéostasie génétique qui peut être attribué à la persistance de clones particuliers parthénogénétiques diploïdes, qui selon BANTA sont pour la plupart hétérozygotes.

Un autre fait intéressant fut l'observation en 1931 de deux formes de *Daphnia longispina* nettement distinctes, l'une pourvue d'une tête allongée et l'autre ronde, expression probable de deux clones différents.

Je crois que tous ces phénomènes peuvent être rapportés aux changements des conditions du milieu (thermiques, trophiques,

etc.) causés indirectement par l'abaissement du niveau du lac. Pendant cette période apparut une augmentation remarquable de la reproduction amphigonique, qui a offert une plus grande possibilité d'hybridation entre les clones préexistants et ceux éventuellement importés. Ces derniers, étant donné les nouvelles conditions de milieu, ont eu plus de facilité de s'établir et de s'insérer dans la communauté. De plus les modifications du milieu ont pu exercer une pression sélective différentielle sur les divers clones parthénogénétiques de cette population, issus des recombinaisons géniques survenues pendant la phase reproductive amphigonique.

Je pense que l'on peut attribuer à cet ensemble de facteurs les changements observés chez les Daphnies de Nemi par VOLTERRA-D'ANCONA (1938) après que le lac fut revenu à son état primitif.

Des phénomènes semblables ont été relevés sur les Rotifères du même lac par PARISE (1960). Les espèces pélagiques de ce groupe, estimées à une centaine environ (PENNAK), présentent elles aussi, comme nous venons de le remarquer, un cosmopolitisme lié à leur facilité de dispersion.

Chez les Rotifères aussi nous trouvons des clones parthénogénétiques isolés, pour lesquels PEJLER (1956, 1958) admet la possibilité d'hybridations introgressives comme mécanisme de spéciation. Celles-ci auraient lieu à l'occasion de périodes amphigoniques, qui chez les espèces lacustres sont moins fréquentes que chez celles d'étang et peuvent même quelquefois être absentes.

Toujours à l'occasion de l'abaissement du niveau du lac de Nemi et dans les années qui le suivirent, PARISE a observé la disparition de quelques espèces et l'apparition d'autres. Pour quelques espèces, il y a eu une substitution entre formes voisines appartenant au même genre. On peut donc admettre que pour quelques espèces de Rotifères, de nouveaux clones se sont installés dans le lac, dont les conditions étaient modifiées, et qu'ont eu lieu des hybridations entre les clones préexistants et ceux récemment immigrés.

Tant pour les Cladocères que pour les Rotifères, qui font partie de populations planctoniques lacustres, nous pouvons donc retenir que les principaux mécanismes intervenant dans le jeu des processus microévolutifs, sont la diffusion facile des clones, l'isolement génique dû à la reproduction parthénogénétique prévalente et l'hybridation entre clones voisins.

Parmi les populations planctoniques lacustres, celles des Copépodes sont au contraire génétiquement plus stables que celles des Cladocères et des Rotifères (PIROCCHI, 1947). Il est vraisemblable que la reproduction parthénogénétique joue un rôle important dans cette différence de comportement.

En effet chez les espèces qui se reproduisent exclusivement par parthénogénèse le flux génique entre clones voisins est rendu impossible : il en résulte que les clones eux-mêmes restent isolés et que la formation de populations panmictiques selon l'actuel concept génétique d'espèce est inexistante. Pour les populations à reproduction parthénogénétique cyclique le flux génique entre clones voisins sera conditionné au contraire par la fréquence des cycles amphigoniques. Il y aura donc des clones temporaires qui, ayant la possibilité de fusionner en une seule espèce à l'occasion des cycles amphigoniques, pourront être considérés comme des parties d'un pool génique commun (MAYR, 1957).

Malgré la facilité de dispersion de ces organismes, les difficultés d'établissement écologique dues aux conditions de milieu différentes et à la compétition avec les populations préexistantes et l'isolement génétique qui suit la parthénogénèse, pourront déterminer une certaine stabilité des populations planctoniques lacustres, qui peut cependant être altérée lorsque surviennent des changements dans les conditions du milieu. Ces changements faciliteront donc la pénétration de nouveaux complexes géniques, en causant par hybridation introgressive des modifications dans la structure génétique des populations.

Sans doute des phénomènes semblables peuvent se vérifier avec plus de facilité quand, à cause de l'évolution naturelle du milieu lacustre ou de variations soudaines des conditions de milieu, la niche écologique change de structure et par conséquent la pression sélective se modifie.

Cet ensemble de considérations nous porte à admettre qu'il existe pour le plancton de nos lacs postglaciaires des conditions particulières de spéciation, qui pour la plupart, demeurent au niveau subsppécifique.

Naturellement l'étendue du milieu lacustre et la densité des populations planctoniques qui l'habitent influenceront sensiblement sur ces processus de spéciation. Dans les grands lacs, dont les masses d'eau sont imposantes, vivent vraisemblablement des populations planctoniques plus stables, soit à cause de la moindre fréquence des périodes amphigoniques chez les Cladocères et les

Rotifères, soit à cause de la plus forte compétition à laquelle les formes immigrées doivent faire face.

A une autre échelle, de semblables phénomènes de différenciation phénotypique endémique se vérifient aussi chez quelques espèces à reproduction amphigonique, qui, à cause de leur isolement, ont porté à la distinction de formes allopatriques, bien que celles-ci conservent la possibilité de croisements féconds. Le cas le plus caractéristique est celui des Corégones, chez lesquels on peut distinguer plusieurs formes qui peuvent, quoique avec difficulté, être encadrées dans des schèmes spécifiques. SVÄRDSON (1958), pour les Corégones des lacs suédois, pense à un pareil processus de spéciation sympatrique comme conséquence d'une introgression. Cette interprétation peut probablement être proposée aussi pour les truites du Lac de Garde (D'ANCONA et MERLO).

En conclusion nous notons donc que l'examen comparatif des processus microévolutifs dans différentes conditions de milieu peut offrir un grand intérêt; que la faune marine présente généralement une plus grande stabilité que la faune terrestre; que les eaux abyssales conservent des formes archaïques disparues ailleurs; que la faune pélagique montre une vaste dispersion et une grande uniformité avec des séparations plus écologiques que zoogéographiques.

Nous notons au contraire dans le milieu littoral des cas fréquents de polymorphisme et dans les eaux saumâtres littorales nous assistons en particulier à des manifestations de forte pression sélective.

D'autre part nous remarquons l'importance, pour les eaux douces, de l'ancienneté plus ou moins grande de leur origine. Seuls les bassins fluviaux et lacustres d'origine au moins tertiaire offrent des exemples de processus évolutifs au niveau supraspécifique, tandis que dans les eaux d'origine postglaciaire ils ne dépassent pas dans la plupart des cas le niveau spécifique.

Nous notons encore dans le milieu planctonique lacustre, surtout pour les groupes à parthénogénèse cyclique ou exclusive, une stabilité relative des populations, malgré leur dispersion facile et l'immigration d'individus étrangers, stabilité qui peut cependant être rompue lorsque les conditions écologiques du milieu se modifient.

Les problèmes microévolutifs en mer et en eau douce offrent donc des perspectives intéressantes aussi bien au généticien qu'à l'écologiste.

BIBLIOGRAPHIE

- BACCI, G. (1954). — Alcuni rilievi sulle faune di acque salmastre. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **25**, 380.
- BANTA, A. M. (1939). — Studies on the physiology, genetics and evolution of some Cladocera. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, **513**.
- BATTAGLIA, B. (1955). — Differenziamento stagionale e geografico in popolazioni naturali di un copepode bentonico marino (*Porcellidium fimbriatum* Claus). *Arch. Ocean. Limnol.*, **10**, 151.
- BATTAGLIA, B. (1959). — Il poliformismo adattativo e i fattori della selezione nel Copepode *Tisbe reticulata* Bocquet. *Arch. Ocean. Limnol.*, **11**, 305.
- BATTAGLIA, B. (1960). — Ricerche sull'azione della selezione naturale in popolazioni sperimentali di un copepode marino. *Arch. Ocean. Limnol.*, **12**, 145.
- BATTAGLIA, B. (1961). — Problemi di adattamento di popolazioni nell'ambiente marino. *Boll. Zool.*, **28**, 125.
- BERG, L. S. (1932). — *Les poissons des eaux douces de l'U.R.S.S et des pays limitrophes*. 3^e éd., Leningrad.
- BERG, L. S. (1948-1949). — *Ribi presnizh vod SSSR i sopredelnizh stran*. 4. ed., Leningrad.
- BROOKS, J. L. (1950). — Speciation in ancient lakes. *Quart. Rev. Biol.*, **25**, 30, 131.
- BROOKS, J. L. (1957). — The species problem in freshwater animals. In : Mayr, E. — *The species problem*. *Amer. Ass. Advanc. Science Publ.*, **50**, 81.
- BROOKS, J. L. (1957). — The systematics of North American *Daphnia*. *Mem. Connecticut Acad.*, **13**, 1.
- BRUNELLI, G. (1934). — Le caratteristiche biologiche dell'ambiente lagunare e degli stagni salmastri. *Boll. Pesca Piscicolt. Idrobiol.*, **10**.
- CAVINATO, G. (1952). — Revisione dei *Gobius* della Laguna Veneta. *Arch. Ocean. Limnol.*, **7**, 1.
- D'ANCONA, U. (1934). — Le specie mediterranee del genere *Syngnathus*. *Comit. Talass. It. Mem.*, **210**.
- D'ANCONA, U. (1941). — Problemi e programmi di ricerche faunistiche nell'ambiente biologico della Laguna di Venezia. *Boll. Soc. Veneziana St. Nat.*, **2**, 118.
- D'ANCONA, U. (1942). — Relazione sulle ricerche idrobiologiche e idrografiche compiute nel Lago di Nemi. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, **41**, 235.
- D'ANCONA, U. (1955). — The stability of lake planktonic communities. *Proc. Int. Ass. Limnology*, **12**, 31.
- D'ANCONA, U. (1959). — The classification of brackish waters with reference to the North Adriatic lagoons. *Arch. Ocean. Limnol.*, **11**, Suppl. 93.
- D'ANCONA, U. (1960). — Une invasion d'*Argulus* dans la lagune de Venise. *Revue Suisse Hydrol.*, **22**, 40.
- D'ANCONA, U. e CAVINATO, E. — Bregmacerotidae (Sous presse).
- D'ANCONA, U. and MERLO, S. (1958). — Speciation in Italian trouts with special reference to those of Lake Garda. 15th Int. Congr. Zoo., 141.
- D'ANCONA, U. e VOLTERRA D'ANCONA, L. (1949). — Le dafnie di Nemi in un venticinquennio di osservazioni. *Ricerca Scientif.*, Suppl. **19**.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. (1960). — *Biologie des eaux souterraines littorales et continentales*. Paris.
- EHRMANN P. — Weichtiere, Mollusca in : P. Bromer, etc. — *Die Tierwelt Mitteleuropas*, **2**, sans date.
- GERMAIN, L. (1931). — Mollusques terrestres et fluviatiles. II. *Faune de France*, **22**.
- GROSSU, A. V. (1962). — Bivalvia (Solci). *Fauna Republicii Populare Romine, Mollusca*, **3**.

- KENDEIGH, S. Ch. (1961). — *Animal ecology*. Englewood Cliffs, N. J.
- KOZHOV, N. (1963). — *Lake Baikal and its life*. The Hague.
- JORDAN, D. S., EVERMANN, B. W. and CLARK, H. W. (1930). — Check list of the fishes and fishlike vertebrates of North and Middle America North of the Northern boundary of Venezuela and Colombia. *U.S. Dept. of Commerce, Bureau of Fisheries, Rept. Pt. 2*.
- LIEDER, U. (1956). — Introgressive Hybridisation als Evolutionsfaktor bei den Gattungen *Bosmina* und *Daphnia* (Crustacea, Cladocera). *Naturwissenschaften*, **43**, 207.
- MAYR, E. (1942). — *Systematics and the origin of species*. New York.
- MAYR, E. (1953). — Geographic speciation in marine invertebrates. *Proc. 14. Int. Congr. Zool. Copenhagen*, 145.
- PARISE, A. (1960). — I Rotiferi del Lago di Nemi dal 1922 al 1943. *Arch. Ocean. Limnol.*, **12**, 1.
- PEJLER, B. (1956). — Introgression in planktonic Rotatoria with some points of view on its causes and conceivable results. *Evolution*, **10**, 246.
- PEJLER, B. (1958). — Taxonomic studies on planktonic Rotatoria. In : Hedberg, O. — Systematic of to-day. *Acta Universitatis Upsaliensis*, **6**, 240.
- PENNAK, R. W. (1953). — *Fresh-water invertebrates of the United States*. New York.
- PIROCCHI L. (1947). — Struttura e vicenda delle biocenosi mesoplanctoniche del Lago Maggiore. *Mem. Ist. It. Idrobiol.*, **3**, 57.
- POLL, M. (1950). — Histoire du peuplement et origine des espèces de la faune ichthyologique du Lac Tanganika. *Ann. Soc. r. zool Belgique*, **81**, 111.
- POLL, M. (1952). — Ségrégation géographique et formation des espèces. *Ann. Soc. r. zool. Belgique*, **83**, 211.
- POLL, M. (1958). — Poissons Cichlidae. *Expl. Hydrobiol. Lac Tanganika*, **3**, (5). B. — *Inst. r. Sci. nat. Belgique*, Bruxelles.
- RUFFO S. (1957). — Le attuali conoscenze sulla fauna cavernicola della regione pugliese. *Mem. Biogeogr. Adriatica*, **3**, 1.
- RUFFO, S. (1961). — Problemi relativi allo studio della fauna interstiziale iporreica. *Boll. Zool.*, **28**, 273.
- SARA, M. (1957). — Problemi di speciazione negli ambienti marini. *Attualità zool.*, **9** (Suppl. *Arch. Zool. Ital.*, **42**), 273.
- SEGERSTRALE, S. G. (1962). — The immigration and prehistory of the glacial relicts of Eurasia and North America. A survey and discussion of modern views. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, **47**, 1.
- STANKOVIC, S. (1960). — *The Balkan Lake Ohrid and its living world*. Den Haag.
- SVARDSON, G. (1958). — Interspecific hybrid populations in *Coregonus*. *Uppsala Universitets Arsskrift*, **6**, 231.
- THIENEMANN, A. (1950). — Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. *Die Binnengewässer*, **18**, Stuttgart.
- VOLTERRA, L. (1926). — Dafnie pelagiche di due laghi dell'Italia Centrale. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, **15**, 31, 204.
- VOLTERRA D'ANCONA, L. (1938). — Un nuovo periodo di ricerche sulle Dafnie di Nemi (1930-1935). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, **37**, 571.
- WOLTERECK, R. (1920). — Variation und Artbildung. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, **9**, 1.