

COMPARAISON DES FREQUENCES RACIALES D'UN CRUSTACE LITTORAL, *SPHAEROMA SERRATUM*, AUX CANARIES ET SUR D'AUTRES COTES ATLANTIQUES INSULAIRES OU CONTINENTALES

PAR

H. HOESTLANDT

Professeur de Zoologie à l'Université libre de Lille.

INTRODUCTION.

Les archipels atlantiques posent aux biogéographes des problèmes sur la pénétration, la répartition et l'évolution des espèces végétales et animales répandues dans ces îles; l'étude géologique de ces mêmes îles n'apporte pas actuellement d'éléments satisfaisant d'explication. La plupart des biogéographes rapprochent la flore et la faune des Canaries, de Madère et de l'archipel du Cap Vert avec la flore et la faune du Nord-Ouest africain qui leur fait face; quant aux Açores, ils tendent à les relier à l'Europe. A notre connaissance, les études effectuées antérieurement tiennent compte de comparaisons entre genres ou entre espèces sans examiner les rapprochements ou les différences au niveau subsppécifique ou racial¹. Le présent travail s'attache à ce dernier point de vue.

Actuellement, une telle étude n'a d'intérêt qu'à certaines condi-

¹ Il faut cependant signaler une exception pour l'espèce humaine: les Canaries seraient peuplées par deux ou trois types raciaux en provenance du continent africain à une époque postérieure au Paléolithique (Verneau, 1887; Lester, 1946).

tions. Les diverses races d'une même espèce doivent être génétiquement bien définies, ce qui exige d'abord des élevages de laboratoire avec des croisements rigoureusement étudiés selon les lois de la Génétique mendélienne classique. Les stations examinées doivent être nettement isolées les unes des autres par des barrières biologiques. Les prélèvements effectués dans chaque station doivent obéir aux exigences actuelles de la Statistique pour que chaque prélèvement reflète l'état réel de la population examinée. Enfin, les résultats de chaque prélèvement doivent être transcrits en pourcentages ou fréquences raciales. On peut alors comparer les diverses populations et peut-être découvrir certains aspects de leur évolution. Cet ensemble de recherches fait partie d'une branche des Sciences Biologiques appelée "Génétique des Populations".

M A T É R I E L .

Il est nécessaire de choisir une espèce dont les populations sont abondantes pour satisfaire aux lois statistiques; les stations doivent être bien délimitées afin qu'il n'y ait pas d'échanges habituels entre stations voisines. Dans l'étude présente, c'est à un petit *Crustacé Isopode* de la zone intercotidale que l'on s'est adressé: *Sphaeroma serratum* (Fabricius). Ce Sphérome, d'origine lusitanienne ou méditerranéenne, habite les côtes méditerranéennes ou atlantiques; nous ne l'avons étudié que sur les côtes atlantiques où il vit depuis le Nord-Ouest de l'Irlande (Donegal), le Nord du pays de Galles (Holyhead), le Boulonnais français (Cap Blanc Nez) jusqu'au Sud de la Mauritanie (Cap Blanco), soit entre les latitudes Nord 54° 30' et 20° 50'. Cette espèce habite également les trois archipels que nous avons prospectés: Açores, Madère et Canaries; nous n'avons pas encore examiné l'archipel du Cap Vert où la température de la surface de la mer est plus élevée que dans les autres archipels, ce qui laisse subsister un doute sur l'existence de cette espèce au Cap Vert.

Sphaeroma serratum ne vit que sur les côtes rocheuses (dans les anfractuosités ou sous les pierres); il est limité à la zone littorale, ou plus exactement légèrement au dessous du niveau supérieur des marées de morte-eau. L'espèce manque le long des côtes de sable ou dans les estuaires vaseux, ainsi que sur les côtes rocheuses qui sont fortement battues par les vagues du large et dépourvues de tout abri.

HISTORIQUE.

Dans l'espèce choisie, les races étudiées ont été nettement définies à la suite d'études de Génétique mendélienne classique (Bocquet, Lévi et Teissier, 1951). Ces races se distinguent les unes des autres par des caractères faciles à observer, directement dépendants du chromatisme des individus: ceci exige donc l'étude du matériel vivant dans les quarante-huit heures qui suivent la capture avant que les colorations ne s'atténuent. Sept types polychromatiques ont été décrits à partir des populations de la Bretagne française; voici la signalisation sommaire de ces types dont les cinq premiers correspondent à un polychromatisme structural et les deux derniers à un polychromatisme additionnel. *Albicans* (A) est d'aspect rigoureusement uniforme, soit blanc, soit gris, soit presque noir selon l'état des chromatophores; *Discretum* (D) est tacheté; *Lunulatum* (L) a des plages blanches (frontales, latérales et postérieures); *Ornatum* (O) a l'aspect marbré résultant de la juxtaposition de plages blanches et rouge-brunâtres; *Signatum* (S) porte trois bandes blanches longitudinales. Ces cinq types structuraux (sauf O) possèdent des pigments colorés de teinte noire. Les deux autres types qui peuvent porter l'un des dessins antérieurement décrits sont colorés par des chromatophores rouges *Rubrum* (R), ou orangés *Aurantiacum* (Au).

Après avoir défini ces types, Bocquet, Lévi et Teissier (1951) ont étudié les populations sphéromiennes de vingt stations de la Bretagne française, avec plus de quarante prélèvements et avec examen de 55.000 individus. Ils ont établi le tableau de fréquence des principaux phénotypes ainsi que celui de fréquence des allèles dominants. Des recherches ultérieures ont prouvé la stabilité des fréquences, preuve de la stabilité des gènes et de l'isolement pratique entre stations voisines.

Au cours des sept dernières années, nous avons examiné de nombreuses stations de la même espèce, le long des côtes atlantiques de l'Europe, depuis le Nord-Ouest des Îles Britanniques jusqu'au Déroit de Gibraltar, ainsi qu'aux îles Scilly (au large de la Cornouaille anglaise) et aux Açores: 130.000 Sphéromes répartis dans cent trente stations ont été examinés (Hoestlandt, 1952, 1954, 1955, 1956 a, 1956 b).

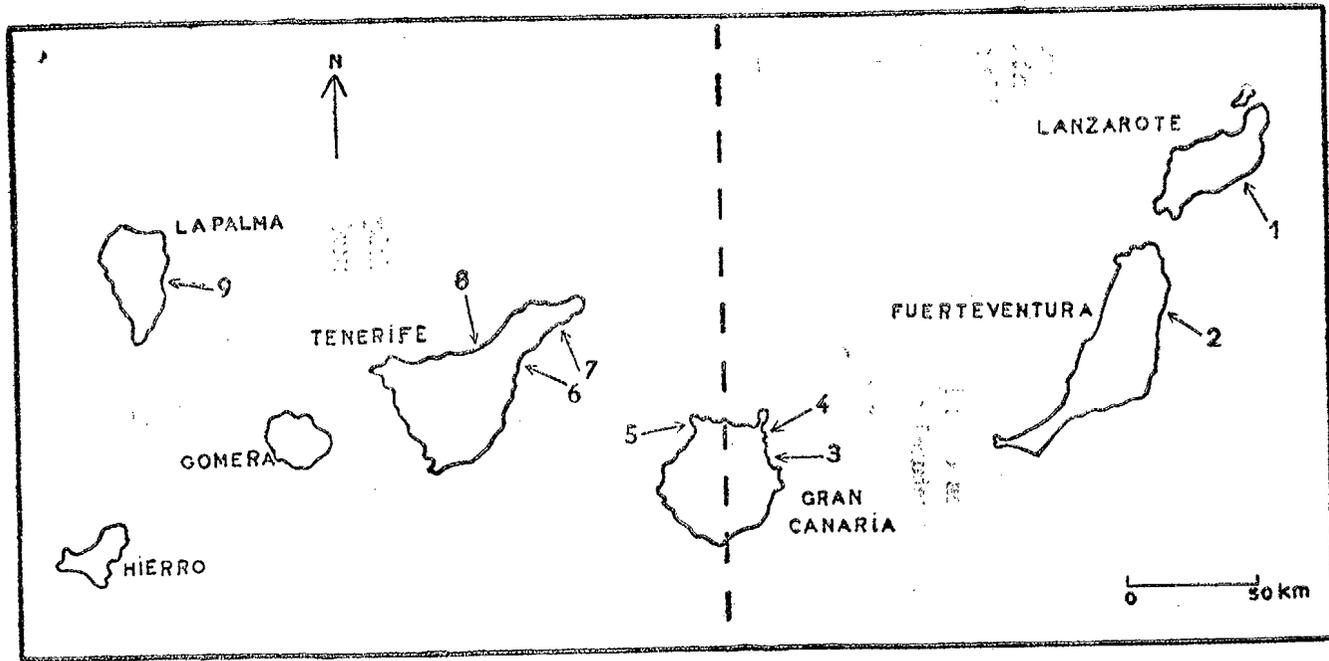


Figure I.

RECHERCHES CANARIENNES.

Au cours de l'année 1957, nous avons exploré les archipels des Canaries et de Madère, grâce à une Mission du Centre National de la Recherche Scientifique française². Les stations sont rares, car les côtes des îles atlantiques sont toujours fortement battues par les vagues; les baies abritées sont pratiquement inexistantes; les stations sont situées le plus souvent au pied des digues et sur leur face Sud abritée des vents dominants du Nord. Il arrive que des populations soient trop peu importantes pour permettre l'examen statistique qui nécessite normalement un millier d'individus.

L'archipel des Canaries est situé sous les latitudes Nord 27° à 29° et les longitudes Ouest 13° à 18°; il est composé de sept îles principales orientées d'Est en Ouest sur une longueur de 500 kilomètres; l'île la plus proche de la côte africaine (Fuerteventura) n'est distante du Cap Juby (Río de Oro) que de 115 kilomètres. Cinq îles furent explorées: Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria, Tenerife et La Palma. Neuf stations ont pu être retenues: elles sont pointées sur la carte de la figure I sous les numéros 1 à 9. Voici la description de ces stations:

Île de Lanzarote.

STATION 1. *Arrecife*.—La station est située sur la côte Est de l'île, entre la ville d'Arrecife et l'Isla del Francés, en bordure d'une petite baie non navigable à l'Ouest du Puerto de Naos; c'est au pied de l'usine de conserves de poissons que les Sphéromes ont été ramassés; ils sont très nombreux sous les pierres, par celles-ci sont bien abritées de la vague, en raison de l'étroit goulot qui relie la baie à la mer (prélèvement de 1.416 Sphéromes).

Une seconde station se localise à Arrecife dans la partie Sud du bas-port, au pied même des Isletes de Fermina; le petit nombre de

² Nous tenons à adresser nos remerciements à Monsieur l'Attaché Culturel de l'Ambassade de France à Madrid ainsi qu'à Monsieur le Président de l'Alliance Française de Gran Canaria, qui ont grandement facilité nos recherches dans l'archipel des Canaries.

captures n'a pas permis d'établir de statistique, mais les phénotypes ne diffèrent pas de ceux ramassés dans la station 1.

Des recherches effectuées à Punta Grande (2 km. au Nord d'Arrecife), à Arrieta (25 km. au Nord d'Arrecife) et à El Golfo (milieu de la côte Ouest) demeurèrent vaines.

Ile de Fuerteventura.

STATION 2. *Puerto del Rosario.* — Cette station de la côte Est de l'île est au fond du port de Puerto del Rosario, au Sud du quai et par conséquent à l'abri de celui-ci. Quelques blocs rocheux affleurent du sable et les Sphéromes abondent sous les quelques pierres qui reposent à la surface de la roche (prélèvement de 1.102 Sphéromes).

A 1 km. au Sud du port, la côte est plus fortement battue, mais sous de gros blocs de pierre on retrouve des Sphéromes, qui sont trop peu nombreux pour permettre l'étude statistique. Dans le Sud-Est de l'île, à Gran Tarajal, au Sud du quai du port, il y avait quelques rares Sphéromes, sans qu'aucune autre population ne soit trouvée sur les 6 kilomètres de côte explorée aux environs. A Gran Tarajal, comme à 57 km. par route au Sud de Puerto del Rosario, les phénotypes sont les mêmes qu'à Puerto del Rosario et Arrecife.

Ile de Gran Canaria.

STATION 3. *La Laja.* — C'est une station de la côte Est de l'île à 10 kilomètres au Sud du Port de Las Palmas. La station est immédiatement au Nord de la plage sablonneuse de La Laja; elle est protégée par des hauts-fonds qui découvrent à marée basse; les Sphéromes ne se trouvent que sous les grosses pierres (prélèvement de 980 Sphéromes).

STATION 4. *Las Palmas.* — Cette station est également sur la côte Est de l'île, immédiatement au Sud de la plage des Alcarabaneras; elle est protégée des tempêtes par la longue digue du Puerto de La Luz (il faut souligner que la construction de la partie terminale de cette digue ne remonte qu'à quelques années); les Sphéromes sont très

nombreux sous les pierres de cette station de Las Palmas (prélèvement de 1.117 Sphéromes).

STATION 5. *Puerto de Sardina*.—Ce port est situé sur la côte Ouest, mais près de l'extrémité nordique de celle-ci; de petits quais à demi démolis abritent partiellement les pierres de la zone intercotidale; les Sphéromes sont nombreux sous ces pierres (prélèvement de 1.040 Sphéromes).

D'autres recherches, soit entre les stations 4 et 5 (face Ouest de La Isleta, El Bañadero) soit au Sud de la station 3 (Taliarte, Melenara, Punta de la Salineta, Punta de Gando) demeurèrent vaines.

Ile de Tenerife.

STATION 6. *Candelaria*.—Cette station de la côte est partiellement protégée par des hauts-fonds; les Sphéromes ne se trouvent que sous de grosses pierres (prélèvement de 1.112 Sphéromes).

STATION 7. *Santa Cruz de Tenerife*.—Cette station est à 3 km. au Nord-Est de la ville de Santa Cruz, au pied de la "Digue Muelle del Este", sous de gros blocs de pierre dans une zone demi-agitée (prélèvement de 447 Sphéromes). Il n'y a pas de Sphéromes dans le port proprement dit de Santa Cruz, car ce dernier est totalement pollué par le mazout.

STATION 8. *Puerto de la Cruz*.—La station est au pied même de la ville de Puerto de la Cruz, à l'abri d'une petite digue (prélèvement de 431 Sphéromes).

D'autres recherches sur la côte Ouest de cette île (Punta de San Juan, Puerta de la Tijera) demeurèrent vaines; sur la côte Sud (Los Cristianos), les Sphéromes étaient trop peu nombreux pour donner lieu à une étude statistique; ils ne présentent d'ailleurs que les types des autres stations de cette même île.

Ile de La Palma.

STATION 9. *Santa Cruz de la Palma*.—C'est à 2 kilomètres au Sud de la ville, à la hauteur du tunnel routier, qu'il existe une station

importante; les Sphéromes vivent sous des pierres abritées des vagues par de gros blocs rocheux (prélèvement de 954 Sphéromes). D'autres recherches dans le port même de Santa Cruz n'ont fourni que quelques Sphéromes sans autres types raciaux que dans la station étudiée. D'autres recherches sur la côte Est à Puntallana (10 km. au Nord de Santa Cruz) et sur la côte Oest à Tazacorte, demeurèrent sans résultat.

* * *

L'ensemble des neuf stations retenues pour les études statistiques a fourni 8.599 Sphéromes. Le tableau I donne pour chaque station l'effectif du prélèvement et le pourcentage des divers phénotypes correspondant aux races génétiques polychromatiques.

TABLEAU I

N.º	STATION	Effectif	A	D	L	O	S	R	Au
1.	Arrecife	1.416	1,2	55,3	23,2	2,5	1,5	16,0	—
2.	Puerto del Rosario	1.102	3,2	74,3	10,1	2,3	3,2	6,5	—
3.	La Laja	980	0,3	82,3	—	—	0,9	16,4	—
4.	Las Palmas	1.117	—	79,4	1,1	0,8	3,8	14,6	—
5.	Puerto de Sardina	1.040	7,3	92,6	—	—	—	—	—
6.	Candelaria	1.112	1,4	98,5	—	—	—	—	—
7.	Santa Cruz (Tenerife)	447	2,0	97,9	—	—	—	—	—
8.	Puerto de la Cruz	431	1,1	98,8	—	—	—	—	—
9.	Santa Cruz (La Palma)	954	0,9	99,0	—	—	—	—	—

Ce tableau prouve l'existence de deux lots de populations. Dans le premier lot (1-4), les stations sont riches en phénotypes: A est presque toujours présent mais rare; D est souvent abondant, il contient d'ailleurs quelques types "bicolores" semblables à ceux qui ont été trouvés dans l'Algarve portugais, aux Açores et au Maroc; L montre une fine bande foncée sur la bordure des plages blanches antérieure et postérieure, ce qui n'existe pas sur les Sphéromes d'Europe, mais se retrouve également au Maroc; il y a des "*pseudo-lunulatum*" tels que les ont définis Bocquet, Lévi et Teissier (1951); O montre parfois un pigment noir. Au est le seul phénotype qui manque. Dans le second lot (5-9), les stations sont très pauvres en phénotypes puisque l'on n'y ramasse que les deux races les plus fréquentes des

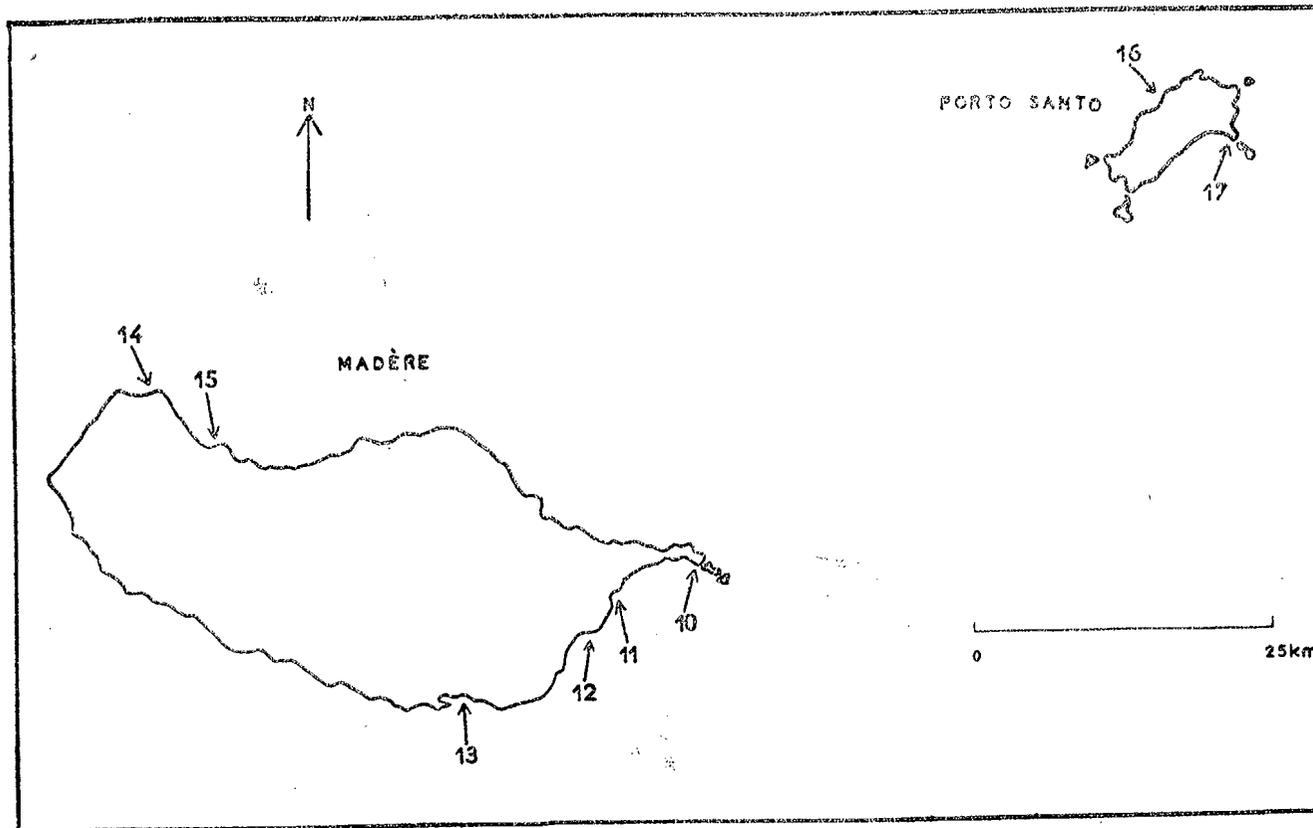


Figure II.

côtes atlantiques d'Europe; de plus, tous les individus sont clairs, et D n'est jamais bicolore; enfin la première de ces races (A) y est rare, puisque D a une fréquence toujours supérieure à 90 % et même à 97 % dans 4 stations. La ligne de séparation entre ces deux lots est méridienne, passe par le milieu de Gran Canaria (ligne pointillée de la figure I) et divise les Canaries en deux régions que l'on peut dénommer "Canaries orientales" et "Canaries occidentales". La division en deux lots ne se base que sur un nombre réduit de stations, mais cette division correspond à une séparation climatique retentissant sur le peuplement végétal et animal. C'est ainsi que l'aspect général de la végétation dans les archipels aboutit aux mêmes groupements: les îles orientales de Lanzarote et de Fuerteventura ainsi que la moitié Est de Gran Canaria ont un aspect désertique ou semi-désertique, alors que la moitié Ouest de Gran Canaria et les îles de Tenerife, La Palma, Hierro et Gomera sont beaucoup plus verdoyantes. Ceci a été étudié par Engler (1879) puis résumé par Bourcart (1946); on l'observe facilement lorsque l'on survole en avion les diverses îles de cet archipel. L'étude des Amphibiens et des Reptiles (Bertin, 1946) aboutit à la distinction de trois zones: Lanzarote et Fuerteventura d'une part; Tenerife, La Palma, Hierro et Gomera d'autre part; Gran Canaria constituant un groupe isolé avec une espèce et trois variétés propres se rapproche pourtant des îles occidentales. Enfin l'examen des Coléoptères, entrepris par Wollaston (1865) et repris plus récemment par Peyerimhoff (1946), aboutit à la conclusion d'une différence très nette entre les deux îles orientales Lanzarote et Fuerteventura et les autres îles ou îles occidentales de l'Archipel. On retrouve donc à l'échelon racial des populations de *Sphaeroma serratum* ce que d'autres naturalistes ont remarqué pour des espèces, des genres, ou même des groupes zoologiques.

RECHERCHES MADÉRIENNES.

L'archipel de Madère (Figure II) possède deux îles habitées: Madère et Porto Santo, distantes l'une de l'autre de cinquante kilomètres. Cet archipel se trouve entre les latitudes Nord 32° et 33°, et les longitudes Ouest 18° et 19°; il est à 500 kilomètres au Nord des Ca-

naries et à 700 kilomètres à l'Ouest de Safi (Maroc) ³. Dans ces deux îles, huit stations (N.° 10 à 17) ont été retenues; en voici la description:

Ile de Madère.

Il y a quatre stations sur la face Sud de l'île et deux sur la face Nord.

STATION 10. *São Lourenço*.—La station est localisée à 500 mètres à l'Ouest de la pointe de São Lourenço; cette pointe est elle-même prolongée vers l'Est par l'ilheu dos Desembarcadouros. La station est au pied de la Casa del Sardinha, au fond d'une baie à peine indiquée, près d'un petit débarcadère; c'est sous les pierres que les Sphéromes sont abondants (prélèvement de 1.248 Sphéromes). Il y a d'autres stations voisines sur la face Sud de cette pointe rocheuse.

STATION 11. *Machico*.—Les Sphéromes sont au pied de la route qui relie Machico au quai Est du petit port; les pierres sont abritées, mais le substrat est mi-rocheux, mi-sableux (prélèvement de 421 Sphéromes).

STATION 12. *Santa Cruz*.—La station est à cent mètres à l'Ouest du quai (prélèvement de 891 Sphéromes).

STATION 13. *Funchal*.—C'est à l'Est de la ville que se trouve la station, au pied du hameau appelé Santa Maria Major, sous des pierres elles-mêmes recouvertes par des galets roulés (prélèvement de 479 Sphéromes).

D'autres Sphéromes ont été ramassés à 4 km. à l'Ouest de Funchal, à hauteur de l'ilheu do Gorgulho, mais en trop petit nombre pour être étudiés statistiquement.

STATION 14. *Porto Moniz*.—C'est au pied de la commune, à 500 mètres à l'Ouest du ruisseau de Porto Moniz, sous de grosses pierres (prélèvement de 568 Sphéromes).

STATION 15. *Seixal*.—C'est également au pied de la commune, à 500 mètres à l'Ouest du ruisseau de Seixal, sous de grosses pierres (prélèvement de 1.120 Sphéromes).

³ Nous sommes vivement reconnaissant à Monsieur l'Attaché Culturel de l'Ambassade de France à Lisbonne et à Monsieur le Recteur du Séminaire de Funchal pour les nombreux services qu'ils nous ont rendus.

Ile de Porto Santo.

Malgré les nombreuses recherches effectuées, deux stations seulement ont été découvertes.

STATION 16. *Fonte de Areia*.—C'est au Nord-Ouest de l'île, dans la baie dénommée Porto da Fonte de Areia que les Sphéromes ont été ramassés; la station a été retenue malgré sa pauvreté (prélèvement de 287 Sphéromes).

STATION 17. *Pedras Altas*.—Cette station est à l'extrémité Sud-Est de l'île; les Sphéromes y sont abondants (prélèvement de 1.193 Sphéromes).

* * *

Le tableau II donne les fréquences des phénotypes dans les diverses stations.

T A B L E A U I I

N.º	STATION	Effectif	A	D	L	O	S	R	Au
10.	São Lourenço	1.248	0,7	99,3	--	--	--	--	--
11.	Machico	421	3,0	97,0	--	--	--	--	--
12.	Santa Cruz	891	12,6	87,4	--	--	--	--	--
13.	Funchal	479	29,6	70,3	--	--	--	--	--
14.	Porto Moniz	568	4,2	95,7	--	--	--	--	--
15.	Seixal	1.120	5,0	94,9	--	--	--	--	--
16.	Fonte de Areia	287	3,1	96,8	--	--	--	--	--
17.	Pedras Altas	1.193	4,2	95,7	--	--	--	--	--

L'examen du tableau II nous met en présence de populations très pauvres en types chromatiques et peu différentes les unes des autres. On pourrait d'ailleurs assimiler ces différences entre stations à des modifications peu importantes d'une unique population répartie en sous-populations dans les deux îles de l'archipel madérien (la station 13 possède un taux nettement plus élevé de race A, mais cette station est située dans la seule baie importante de l'archipel).

Si l'on compare les populations madériennes et les populations canariennes, la similitude entre Madère et les "Canaries Occidentales" est frappante, tant par la comparaison des Tableaux I et II que par la faible pigmentation des Sphéromes, constatée au moment du prélèvement. Dès lors, l'ensemble des Sphéromes, de ces deux archipels se classe en deux lots: Canaries Orientales d'une part, Canaries Occidentales et Madère d'autre part. Malgré la distance qui sépare les deux groupes du second lot, on peut considérer que celui-ci n'est cons-

titué que d'un seul type de population. Remarquons que ce rapprochement sur le plan racial correspond à des rapprochements fauniques entre Madère et les Canaries Occidentales, ce qui a été principalement souligné pour les Mammifères et les Oiseaux (Heim de Balsac, 1936; Volsoe, 1955) ainsi que pour les Coléoptères (Uyttenboogaard, 1946).

Les Sphéromes de Madère proviendraient-ils des Canaries Occidentales? C'est l'hypothèse la plus vraisemblable. Mais pourquoi les Sphéromes canariens se divisent-ils en deux lots? Il semble que le lot oriental corresponde à une invasion plus récente, mais il faut remarquer que cette invasion ne serait pas dépendante des importants transports maritimes actuels: en effet l'un des deux grands ports canariens (Santa Cruz de Tenerife) ne possède que le second lot alors que son activité maritime est plus ancienne que celle du port de Las Palmas qui possède le premier lot.

COMPARAISON AVEC LES POPULATIONS D'AUTRES CÔTES ATLANTIQUES.

Le Maroc.—Au cours de nos recherches de 1957, il ne nous a pas été possible de nous rendre sur la côte africaine du Río de Oro, qui fait face aux Canaries. C'est sur la côte atlantique du Maroc⁴ que sont examinées quelques stations. Trois stations satisfaisantes sont inventariées sur cette côte fortement battue et peu abritée (Figure III); la première à 20 km. au Sud de Casablanca, sur la plage des Tamaris (commune de Dar Bouazza) (Station 18); la seconde à 25 km. au Nord de Casablanca, à Fedala (Station 19); ces deux stations sont abritées des vagues du large par des hauts-fonds. La troisième station est à Tanger, à l'Ouest de la digue portuaire, au pied de la Medina, dans un petit bloc rocheux isolé au milieu d'une plage de sable (Station 20). Le Tableau III donne les fréquences des phénotypes de ces stations marocaines.

T A B L E A U I I I

N.º	STATION	Effectif	A	D	L	O	S	R	Au
18.	Les Tamaris	898	7,3	51,4	4,8	9,2	—	24,6	2,3
19.	Fedala	1.187	14,5	52,8	12,9	2,5	—	13,2	3,8
20.	Tanger	629	6,8	55,3	13,6	1,1	0,3	17,8	4,9

⁴ Nous remercions M. le Professeur Panouse, de la Faculté des Sciences de Rabat, et ses collaborateurs, qui ont facilité notre travail.

Si l'on compare ces résultats à ceux des Tableaux I et II, on rapproche facilement les populations du Maroc et celles des Canaries orientales, mais sans les identifier. En effet, les tableaux montrent

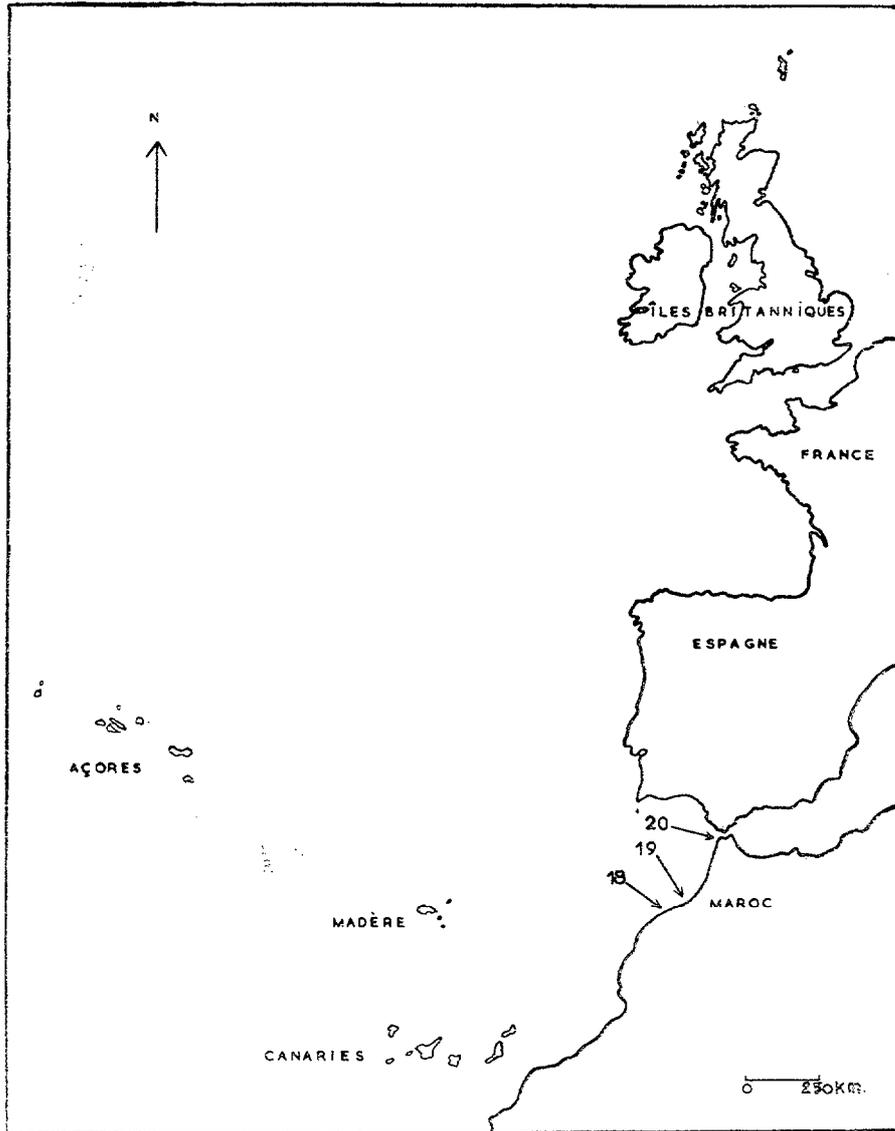


Figure III.

que le phénotype Au n'est présent qu'au Maroc, que S y est rarissime, et que A y est relativement abondant. En outre, l'examen direct des Sphéromes marocains montre plus de variations dans l'aspect des phénotypes: ces variations se retrouvent d'ailleurs identiques chez un nombre important d'individus et portent à croire à l'existence de types sousraciaux, ce qui n'apparaît pas chez les Sphéromes des Canaries orientales. Malgré ces légères différences, il est vraisemblable que le peuplement sphéromien des Canaries orientales fût effectué à partir du Continent Nord-Ouest d'Afrique. Cela correspond d'ailleurs aux rapprochements de l'ensemble de la flore et de la faune des îles de Lanzarote et de Fuerteventura avec le Nord-Ouest africain.

La question du mode de pénétration se pose. Y aurait-il eu passage par la bordure littorale d'un "pont" reliant les Canaries orientales au continent africain? Un assez grand nombre de biologistes et de géographes suppose une relation continentale de l'ensemble des îles Canaries avec le continent africain et reporte à une époque récente (souvent en plein Quaternaire) la coupure qui est à l'origine de cet archipel (Schaff, 1899; Germain, 1913; Jeannel, 1946; Bravo, 1954; Migliorini, 1955). Mais leur raisonnement se base sur des observations biogéographiques et non sur des preuves géologiques. D'autres biologistes, auxquels se joignent des géologues, soulignent la nature volcanique de ces îles et ne découvrent aucune preuve satisfaisante d'une liaison récente avec le continent africain (Wallace, 1900; Navarro, 1926; Balachowsky, 1946; Volsoe, 1955). Il est certain que le fait d'une liaison entre l'Archipel canarien et le Continent africain n'aide pas à comprendre l'existence de deux types nettement différents de populations sphéromiennes aux Canaries. Il est plus naturel de songer à un transport passif de Sphéromes continentaux (bois flottants par exemple) pour la partie orientale des Canaries, ce qui aurait pu se passer en plein Quaternaire.

Quant aux Sphéromes de la partie occidentale, qui sont très pauvres en mutants, il est probable qu'ils sont parvenus en ces îles en une époque antérieure à celle de la pénétration dans les Canaries orientales. Il est évident que les Sphéromes de Madère ont la même origine que ceux des Canaries occidentales. Les biologistes, géologues et géographes sont également divisés sur le problème de la liaison récente entre Madère et l'Afrique par un "pont". L'archipel de Madère est

volcanique et il existe à Madère, comme aux Canaries, des sédiments remontant à l'helvétien (terrasses de 400 m. d'altitude). Tout porte à croire que l'île de Madère présentait déjà à l'helvétien la même topographie qu'aujourd'hui (Ribeiro, 1949). Si certaines distributions zoologiques semblent demander l'existence d'un pont (Jeannel, 1946; Vandel, 1957), d'autres s'expliquent à partir d'un isolement insulaire tout en soulignant la parenté de la flore et de la faune entre Madère et les Canaries (Wallace, 1900; Volsoe, 1955). Il est possible que Madère fût peuplé en Sphéromes de la même manière que les Canaries occidentales en une période plus froide que la période actuelle.

Les Açores.—Un nouveau problème est posé par les Sphéromes des Açores étudiés en 1955 (Hoestlandt, 1956). Cet archipel s'étend d'Est en Ouest, sur une longueur de 500 km. à l'Ouest du continent Européen à hauteur de Lisbonne (cf. Figure III). Les stations à *Sphaeroma serratum* y sont moins nombreuses que dans les autres archipels car les côtes sont plus violemment battues et les abris plus rares; il a été possible d'établir le tableau des fréquences pour huit stations (8.367 individus) réparties dans quatre îles parmi les six qui furent explorées. Voici le tableau des résultats:

TABLEAU IV

N.º	STATION	Effectif	A	D	L	O	S	R	Au
21.	Villa Franca do Campo	1.602	4,4	72,9	12,0	—	—	10,4	—
22.	Rosto do Cao	887	8,2	65,2	16,0	—	—	10,5	—
23.	Ponta Delgada	1.116	1,5	57,8	23,2	—	—	17,2	—
24.	Porto Martins	910	6,4	63,4	12,9	—	0,6	16,5	—
25.	São Matheus	1.073	1,1	53,9	1,5	—	0,5	42,7	—
26.	Caldera de Santo Cristo	1.032	3,3	63,4	3,2	—	—	30,0	—
27.	Lajes	1.133	0,3	71,0	6,9	—	—	21,6	—
28.	Madalena	634	0,9	34,5	—	—	—	64,5	—

Si l'on met à part les 12 phénotypes S trouvés en deux stations, le peuplement des Açores se caractérise par les races A, D, L, R, avec les variations de fréquence importantes pour les types L et R; O et Au manquent. Il demeure évident que l'aspect présenté par les populations des Açores ne se rapproche aucunement des deux lots antérieurement étudiés, Canaries occidentales et Canaries orientales. Pour

l'ensemble des biologistes qui ont étudié la flore ou la faune des Açores, la parenté de ces îles avec le continent Européen ne fait aucun doute. On pourrait poser la même affirmation pour les races de *Sphaeroma serratum* en soulignant une moins grande variété raciale dans l'Archipel que sur le Continent. Ce dernier caractère se retrouve d'ailleurs pour d'autres populations insulaires de Sphéromes, telles que celles d'Irlande et des îles Scilly (Hoestlandt, 1952, 1954, 1955). Les Açores sont volcaniques comme l'étaient les archipels précédemment étudiés et leurs sédiments remontent à la même époque. Les biologistes sont également divisés sur le mode de peuplement de cet archipel et certains souhaitent l'existence d'un "pont" reliant ces îles au continent européen. Avec Barrois (1886), nous penserons que ces îles furent "toujours isolées au sein de l'océan". Leur peuplement aurait pour cause des transports passifs accidentels.

CONCLUSION.

L'étude de la distribution géographique des races de *Sphaeroma serratum* dans les îles atlantiques des Açores, de Madère et des Canaries souligne la parenté entre ces îles et les continents européen ou africain, mais n'exige pas l'existence de "pont" à la fin du tertiaire ou au début du quaternaire. En s'inspirant des vues de Suess (1900), on peut estimer que la formation de ces archipels remonterait à la fin du Miocène (Pontien). Cette surrection aurait eu lieu alors que se formaient les continents Ouest de l'Europe et de l'Afrique, ainsi que les portions Nord et Sud de l'Océan Atlantique. Ces archipels seraient probablement formés par des poussées éruptives internes sous forme de "laccolithes". Au cours de ces mouvements, les sédiments miocènes présents dans ces trois archipels et facilement datés auraient surgi au-dessus du niveau de la mer pour atteindre la côte actuelle de 100 à 400 m. selon les îles. Postérieurement au Miocène ou au début du Quaternaire, il n'y aurait eu que des mouvements beaucoup plus réduits sans aucune formation de ponts entre les archipels et les continents⁵.

Comment expliquer l'existence des populations actuelles des Sphé-

⁵ Nous remercions Monseigneur G. Delepine, membre de l'Institut, pour les divers renseignements qu'il nous a communiqués.

romes dans ces archipels? Il est d'abord nécessaire de tenir compte de l'examen des populations actuelles aux limites nordiques d'extension (Irlande, Pays de Galles, Boulonnais) (Hoestlandt, 1952, 1954, 1955; Hoestlandt et Teissier, 1952); les races y sont peu nombreuses et principalement ou uniquement composées de A et D. D'autre part, le continent européen (ainsi que le Maroc) a connu une ou plusieurs périodes glaciaires au cours du Quaternaire; on peut penser qu'en climat froid les Sphéromes, limités à des régions moins septentrionales que maintenant, étaient pauvres en variétés raciales. Il est possible que Madère et les Canaries aient été peuplées en une telle époque. L'isolement insulaire et l'absence d'abris pleinement satisfaisants pour permettre une prolifération très importante des populations n'ont pas facilité l'évolution de ces stations vers une pluralité raciale malgré le climat très tempéré actuel. L'archipel des Açores aurait été peuplé en une période plus tardive, en recevant alors des Sphéromes continentaux présentant plus de variation raciale. Enfin les Canaries orientales auraient été peuplées plus récemment encore par des Sphéromes provenant du continent africain. Tous les transports de Sphéromes auraient été passifs et naturels (bois flottants, oiseaux, etc.).

R É S U M É .

La fréquence des races polychromatiques du *Crustacé* intercotidal *Sphaeroma serratum* a été étudiée dans trois archipels atlantiques (Canaries, Madère et Açores). On peut distinguer trois types très nets de populations ainsi réparties: Canaries orientales; Canaries occidentales et Madère; Açores.

Dans les Canaries orientales, les Sphéromes sont riches en mutants (6 mutants) et s'apparentent nettement aux populations du Maroc (7 mutants).

Aux Açores, les Sphéromes sont peu variés (4 mutants) et peuvent s'apparenter aux populations européennes les plus septentrionales.

Quant au troisième type de population, localisé à la fois dans les Canaries occidentales et dans l'archipel de Madère, il ne comporte que deux races. Ce type de population ne se rapproche que des populations

qui sont actuellement aux limites d'extension nordique de l'espèce.

Il est possible que ces îles volcaniques aient été peuplées en Sphéromes à des époques différentes du Quaternaire, sans qu'il soit nécessaire d'envisager l'existence de "ponts continentaux".

BIBLIOGRAPHIE

- BALACHOWSKY, A. (1946): *Etude biogéographique des Coccoidea des îles Atlantides (Canaries et Madère)*. "Mém. Soc. Biogéogr.", 8, pp. 209-218.
- BARROIS, TH. (1888): *Catalogue des Crustacés marins recueillis aux Açores*. Lille, 110 p.
- BERTIN, L. (1946): *Le peuplement des îles Atlantides en Vertébrés Hétérothermes*. "Mém. Soc. Biogéogr.", 8, pp. 87-107.
- BOCQUET, C., LEVI, C., et TEISSIER, G. (1951): *Recherches sur le polychromatisme de "Sphaeroma serratum" F.* "Arch. Zool. Exp.", 87, pp. 245-297.
- BOURCART, J. (1946): *Géologie des îles Atlantides*. "Mém. Soc. Biogéogr.", 8, pp. 9-40.
- BRAVO, T. (1954): *Geografía General de Canarias*. I, Goya. Santa Cruz de Tenerife.
- FERNÁNDEZ NAVARRO, L. (1926): *Îles Canaries*. "Inst. Geol. Esp.", 126 p.
- GERMAIN, L. (1913): *Le problème de l'Atlantide et la Zoologie*. "Ann. Géogr.", 22, pp. 210-226.
- HEIM DE BALSAC, H. (1936): *Biogéographie des Mammifères et des Oiseaux de l'Afrique du Nord*. "Suppl. Bull. Fr. Belg.", 21, 446 p.
- HOESTLANDT, H. (1952): *Sur le polychromatisme de populations de "Sphaeroma serratum" le long des côtes d'Irlande*. "C. R. Ac. Sc. Paris", 235, pp. 1.052-1.054.
- HOESTLANDT, H. (1954): *Recherches complémentaires sur le polychromatisme de populations de "Sphaeroma serratum" le long des côtes d'Irlande*. "C. R. Ac. Sc. Paris", 238, pp. 2.360-2.362.
- HOESTLANDT, H. (1955): *Etudes de populations de "Sphaeroma serratum" le long du littoral de la Grande-Bretagne*. "C. R. Ac. Sc. Paris", 240, pp. 916-919.
- HOESTLANDT, H. (1956 a): *Examen de populations de "Sphaeroma serratum" sur les côtes de la péninsule ibérique*. "C. R. Ac. Sc. Paris", 243, pp. 1.561-1.563.
- HOESTLANDT, H. (1956 b): *Etudes de populations de "Sphaeroma serratum" sur les côtes de l'archipel des Açores*. "C. R. Ac. Sc. Paris", 243, pp. 1.630-1.633.
- HOESTLANDT, H. (1957): *Aspects phénotypiques de populations de "Sphaeroma serratum" sur les côtes de Madère, des Canaries et du Maroc atlantique*. "C. R. Ac. Sc. Paris", 245, pp. 2.410-2.413.
- HOESTLANDT, H., et TEISSIER, G. (1952): *Sur le polychromatisme des "Sphaeroma serratum" du littoral Boulonnais*. "C. R. Ac. Sc. Paris", 234, pp. 667-669.
- JEANNEL, R. (1946): *Les îles Atlantides*. "Mém. Soc. Biogéogr.", 8, pp. 59-65.
- LESTER, P. (1946): *Le peuplement humain des Canaries*. "Mém. Soc. Biogéogr.", 8, pp. 67-86.
- MIGLIORINI (1955): *Africa*. Unione Tipografico Torinese, 821 p.
- PEYERIMHOFF, P. (1946): *Les Coléoptères des Atlantides et l'élément atlantique*. "Mém. Soc. Biogéogr.", 8, pp. 153-197.
- RIBEIRO, O. (1949): *L'île de Madère*. "Congr. Intern. Geogr. Lisbonne".
- ROUCH, J. (1946): *Océanographie et climatologie des îles Atlantides*. "Mém. Soc. Biogéogr.", 8, pp. 41-53.

- SCHARFF, R. F. (1899): *The history of the European Fauna*. Scott, London, 364 p.
- SUESS, E. (1900): *La face de la Terre*, I-III. Collin, Paris.
- UYTTENBOOGAART, L. (1946): *Le peuplement des îles Atlantides. Conclusion à tirer de la faune des Coléoptères*. "Mém. Soc. Biogéogr.", 8, pp. 135-152.
- VANDEL, A. (1957): *Le genre "Atlantidium" (Crustacé Isopodes); sa genèse; son intérêt évolutif et biogéographique*. "C. R. Ac. Sc. Paris", 245, pp. 773-777.
- VERNEAU, R. (1887): *Rapport sur une mission scientifique dans l'archipel canarien*. "Arch. Miss. Scient. Litt. Paris", 3, 12, pp. 579-817.
- VOLSOE, H. (1955): *The Breeding Birds of the Canary Islands. II, Origin and History of the Canarian Avifauna*. "Vidensk. Meddel.", 117, pp. 117-178.
- WALLACE, A. R. (1900): *The coleoptera of Madeira as illustrating the origin of insular Faunas*. "Studies, Scientific Social", I, pp. 251-266.
- WOLLASTON, T. V. (1865): *Coleoptera Atlantidium, being an enumeration of the Coleopterous Insects of the Madeiras, Salvages, and Canaries*. London, 526 p.