

L'IDENTIFICATION DES RACES ET DES POPULATIONS DE SARDINES

IDENTIFICATION OF RACES AND POPULATIONS OF SARDINES

par FRANCISCO NAVARRO
Institut océanographique de Madrid (Espagne)

Résumé

L'auteur passe en revue les divers caractères proposés pour différencier plus ou moins nettement les « races » de la sardine. Il conclut que le problème est encore à résoudre et qu'il faut poursuivre les recherches.

Abstract

The author reviews the different characteristics suggested for differentiating more or less clearly the "races" of the sardine. He concludes that the problem is still to be solved and that it is necessary to continue research work.

* * *

POUR la plupart des naturalistes, la sardine, dès qu'elle ne fut pas confondue avec le sprat et depuis que Walbaum la dénomma en 1792 *Olupea pilchardus*, était une « bonne espèce », une unité taxonomique inattaquable. Les tentatives pour la scinder en espèces distinctes ou en entités sous-spécifiques bien définies ont parfois échoué. C'est ainsi que la *Sardina dobrogica* de la mer Noire, créée en 1905 par Antipa, n'a pas été acceptée dans la suite.

Néanmoins, l'hypothèse que la sardine méditerranéenne n'est pas entièrement identique à la sardine atlantique a fait son chemin.

Dans cette voie, Regan, en 1916, réserva pour la seconde le nom de *Sardina pilchardus*, en considérant la première comme une sous-espèce: *Sardina pilchardus sardina* Risso, 1826. (Il est à rappeler que la priorité du nom spécifique *sardina* appartient depuis 1801 au naturaliste espagnol Asso.)

Chabanaud (1926) va plus loin, puisqu'il décide qu'il s'agit de deux espèces distinctes: la *Sardina pilchardus* (Walb.) de l'Atlantique et la *Sardina sardina* (Risso) de la Méditerranée. Enfin, De Buen (1927) ne parle respectivement que d'une « morpha » *pilchardus* (Walb.) et d'une « morpha » *sardina* (Asso); évidemment, ces entités manquent de précision taxonomique.

A présent, presque tous les chercheurs acceptent l'autorité de l'illustre Professeur L. Fage, n'envisageant pour la sardine que l'existence de « races » géographiques. Malheureusement, l'ambiguïté taxonomique est tellement grande qu'un même auteur nomme parfois une seule entité sous-spécifique sous les termes les plus divers: variété, race, type, groupement, population, forme, etc.

Tout récemment, Letaconnoux (1953) est revenu à l'opinion que *S. sardina* (Risso) et *S. pilchardus* (Walb.) sont deux espèces parfaitement distinctes.

Quoi qu'il en soit, les soi-disant études raciales portent sur des caractères à deux types: les caractères physiologiques et les caractères morphologiques (anatomiques, métriques et numériques).

I. Les caractères physiologiques

Les époques de maturité et de ponte, la longévité, le taux de croissance, les variations de poids, le rythme d'engraissement, etc., sont des caractères à considérer. Leur connaissance, bien que complémentaire de celle des caractères morphologiques, est parfois de la plus grande importance. Mais, en général, ils ne sont pas susceptibles d'élaboration mathématique.

II. Les caractères anatomiques

F. de Buen (1919) croyait que la forme et la grandeur des denticules insérés sur l'axe des branchiospines servaient à différencier les sardines atlantiques et méditerranéennes. Or, Andreu (1953) a nié la validité d'un tel caractère différentiel: les denticules sont à forme et à grandeur très variables et leurs caractéristiques sont semblables chez les sardines de l'une et de l'autre provenance.

Plus tard, Chabanaud (1926), en établissant les différences spécifiques entre *Sardina pilchardus* et *S. sardina*, signala que sur la langue de celle-ci l'on trouve un osselet, le prosohyal, placé au devant du glossohyal, tandis que le prosohyal est absent chez la sardine atlantique.

Personne n'avait tenté de vérifier ou de réfuter l'assertion de Chabanaud. Ce sont Letaconnoux et Andreu qui tout récemment (1953) ont montré l'erreur de Chabanaud, la présence du prosohyal étant constante chez les sardines des deux provenances.

III. Les caractères métriques

Les proportions du corps servent parfois à différencier les populations géographiquement isolés d'une même espèce, mais il faut agir avec grande prudence pour appliquer ce critère aux études raciales.

D'abord la technique des mensurations doit être uniforme. Ensuite, il faut étudier un matériel très abondant, où toutes les tailles sont bien représentées. En effet, la croissance des régions du corps par rapport à la longueur totale n'est pas toujours isométrique; le plus souvent la croissance est allométrique, et le signe et la valeur de l'allométrie changent au cours de la vie du poisson. Enfin, il faut tenir compte du possible dimorphisme sexuel révélé par certains des caractères.

Les compilations de Murat (1935), de F. de Buen (1937) et de Desbrosses (1950) montrent combien pauvres sont les données acquises sur la sardine. Cependant, depuis 1940, les études se sont grandement développées et de certains indices biométriques il est possible de tirer des conséquences concernant la différenciation des races géographiques.

- a) *La longueur latérale de la tête*, exprimée en pourcentage de la longueur totale, est le caractère le mieux étudié.

C'est Fage (1920) le premier qui a signalé que les sardines du golfe du Lion ont la tête plus courte que celles du golfe de Gascogne et que l'indice est encore plus élevé chez la sardine du Portugal. Dans la suite, les recherches se sont accumulées pour les populations des côtes atlantiques de France (surtout à Saint-Jean-de-Luz), de Santander, de Vigo, du Portugal, du Maroc, des Açores et de Madère, ainsi qu'en Méditerranée (Malaga, Baléares, Algérie, Italie, Grèce).

J'ai essayé de comparer les séries de données les plus complètes publiées jusqu'à ce jour, et il faut avouer que les résultats sont décevants. Non seulement le critère pour la mensuration de la tête et de la longueur totale n'a pas été uniforme, mais il est en outre évident que les erreurs et le facteur personnel affectent grandement les résultats.

Cependant, plusieurs faits semblent définitivement acquis:

1. L'allométrie négative de la croissance de la tête a été constatée chez les adultes; la valeur de l'indice décroît 1,5-2,0 dès la taille de 10 cm à celle de 20 cm. Des exceptions (très intéressantes à étudier) ont été signalées en Bretagne, à Santander et au Portugal pour des sardines de grande taille.
 2. La valeur de l'indice chez la sardine du Maroc (Casablanca) est d'une unité plus grande que chez la sardine du Portugal et excède de deux unités celle du golfe de Gascogne. Or cette décroissance du sud au nord n'est pas une loi, puisque les sardines des Açores et de Madère ont la tête bien plus courte que celles de Casablanca et du Portugal.
 3. En mer d'Alboran, en Algérie et aux Baléares l'indice est presque le même qu'au Portugal. La sardine de la Méditerranée orientale (Grèce), d'après le matériel peu abondant étudié, est à tête courte, plus courte que celle de la sardine du golfe de Gascogne.
 4. D'après les recherches détaillées de Creac'h (1951) à Saint-Jean-de-Luz, l'indice céphalique «tend à décroître au fur et à mesure que le nombre de vertèbres augmente chez les individus d'une même taille». Il s'ensuit que les caractères «longue tête» et «faible moyenne vertébrale» sont liés chez la sardine.
 5. Le dimorphisme sexuel (tête plus longue chez les mâles que chez les femelles) n'a été constaté que comme une vague et inconstante «tendance».
- b) Les distances préventrale, prédorsale et préanale, mesurées le plus souvent en projection sur l'axe du corps, sont exprimées par les indices $D_i = L/D$, $V_i = L/V$ et $A_i = L/A$.

Les résultats acquis sur la variation des indices au cours de la croissance du poisson et sur le dimorphisme sexuel qu'ils peuvent déceler sont très intéressants, mais la confrontation des données publiées en vue de la distinction des races devient inutile. Les courbes représentatives des diverses populations sont tellement rapprochées qu'elles se trouvent dans la limite des écarts possibles des valeurs moyennes. Les erreurs de mensuration et le facteur personnel dépassent la variation réelle du caractère étudié.

Cependant il faut signaler que Furnestin (1950) montre que la sardine marocaine se distingue légèrement de la sardine du golfe de Gascogne par la position de la dorsale, des ventrales et de l'anus, bien que seul l'indice Di puisse être utilisé comme caractère racial complémentaire. Par contre, Creac'h attache plus d'importance à l'indice Ai, qui tend à augmenter avec le nombre des vertèbres: le caractère « distance préanale longue » est lié au caractère « nombre faible de vertèbres ».

- c) *D'autres caractères métriques* ont été étudiés chez la sardine: la hauteur et la grosseur maxima du corps, la longueur de la tête en profil dorsal, le diamètre horizontal de l'œil, la longueur des nageoires dorsale et anale à leur base, la longueur de la caudale, etc.

Les données acquises, peu nombreuses, manquent d'intérêt racial. Ils ne sont rappelés ici que pour mémoire.

De ce qui précède l'on peut déduire que l'intérêt de l'étude des caractères métriques est théorique plutôt que pratique. Plus que les indices biométriques en eux-mêmes, ce qui nous importe est de connaître leur corrélation avec les caractères méristiques et physiologiques. Une fois que la corrélation entre un caractère métrique et un autre numérique a été constatée mathématiquement, les recherches ultérieures peuvent se limiter au second, dont l'appréciation est bien plus aisée.

Néanmoins il est désirable de parfaire les études biométriques en Méditerranée, en adoptant pour les recherches des normes uniformes. Je pense que pour diminuer les risques d'erreur dans les mensurations il serait convenable d'exprimer la taille du poisson par la longueur à la fourche (*fork length*), procédé déjà suivi par les spécialistes portugais. Les facteurs de conversion en longueur totale et en longueur « standard » seront établis en même temps. De plus, attention doit être prêtée au raccourcissement *post mortem*.

La mensuration de la longueur latérale de la tête comporte une grande imprécision, dépendant aussi du facteur personnel. Evidemment il vaudrait mieux mesurer la longueur supérieure de la tête, dont les repères ne sont pas affectés par les déformations du poisson mort.

D'habitude, la distance préanale est mesurée du museau à l'anus. Je pense que l'insertion du premier rayon de la nageoire anale serait un repère plus convenable. Quoi qu'il en soit, les auteurs devront toujours indiquer la technique employée dans les mensurations.

IV. Les caractères numériques

- a) Il n'est pas toujours facile de compter sans erreur les rayons des nageoires, excepté ceux des pelviennes, dont le nombre, huit, est spécifique (cependant l'on trouve environ 4 % d'exemplaires ayant sept et neuf rayons).

La valeur comparative des données publiées est négligeable et les recherches se sont portées de préférence sur le nombre de rayons de la dorsale. En réalité, la seule série de dénombrements basés pour toutes les nageoires sur un matériel de volume suffisant correspond à la sardine de Minorque (Massuti et Oliver, 1948) dont voici les valeurs moyennes: dorsale = 17,2; anale = 17,4; caudale = 21,5; thoracique = 15,8; pelvienne = 8.

- b) *Le nombre des branchiospines* insérées sur la branche ventrale du premier arc branchial est le plus remarquable des caractères mis en jeu par Regan (1916) pour séparer la *Sardina pilchardus sardina* (Risso) de la *S. pilchardus* (Walb.). La sardine méditerranéenne présente moins de 60 branchiospines et le pilchard atlantique plus de 60. Selon Regan la sardine de Madère, des Canaries et du Maroc appartient à la sous-espèce de Risso, bien que l'auteur donne seulement des chiffres pour celle de Madère.

Il est tout à fait surprenant qu'un tel caractère différentiel (de même que ceux allégués par Chabanaud) ait été négligé longtemps par les spécialistes de la sardine. En réalité, certains ichthyologistes systématiciens ont vérifié sur des échantillons de musée l'assertion de Regan, en confirmant que le nombre des branchiospines — ce qui était à prévoir — augmente avec la taille des poissons. Mais son utilisation sérieuse en études raciales est toute récente.

D'abord, Furnestin (1950b) en étudiant en 1947/48 deux centaines de sardines pêchées à Tanger a constaté la coexistence de sardines méditerranéennes et de sardines atlantiques différant par le nombre moyen de branchiospines, en plus par la moyenne vertébrale et par l'indice céphalique. Le nombre moyen de branchiospines est 58,4 chez les premières et 80,0 chez les secondes. Les données publiées par Furnestin sont insuffisantes pour établir le rapport entre ces chiffres et la taille des poissons.

Peu après, en 1948/49, j'ai repris la question sur 350 sardines de la mer d'Alboran (Navarro et collaborateurs, 1949). Le caractère méditerranéen des lots étudiés a été vérifié en cinq localités des côtes espagnoles et marocaines, le nombre moyen de branchiospines augmentant de 53,7 chez les sardines mesurant 120-129 mm à 65,7 chez celles de 180-199 mm, tandis que pour une autre localité (Estepona) la valeur moyenne est plus élevée: 64,7 pour les tailles 140-149 mm, 76,0 pour les tailles excédant 180 mm. Cependant, ces sardines d'Estepona sont du type méditerranéen quant à la longueur de la tête et quant à la formule vertébrale.

Letaconnoux (1953), a trouvé une moyenne de 52 branchiospines pour 10 sardines des Açores; ce chiffre est plus bas que pour la sardine de La Rochelle (moyenne = 64,9; $n = 12$). la taille des poissons n'est pas indiquée.

Plus récemment, Andreu (1953), en étudiant un abondant matériel de Vigo (nord-ouest de l'Espagne et de Castellón (est de l'Espagne) a montré que:

1. Le nombre de branchiospines croît avec la taille, le coefficient de corrélation étant bien plus grand en Atlantique qu'en Méditerranée (0,839 et 0,395, respectivement).
2. Les deux lignes de régression se croisent au point correspondant à 125 mm pour la taille et 59,5 pour les branchiospines; en dessous de ce point les sardines de Vigo ont en moyenne moins de branchiospines que celles de Castellón; au-dessus le croisement est à l'inverse.
3. Le nombre de branchiospines est un caractère à grande variabilité individuelle; dans une même population et pour des groupes de taille formés au demi-centimètre les chiffres extrêmes diffèrent en 20, et même en 25 unités; donc, pour les études comparatives il faut disposer d'un abondant matériel.

- c) A partir de 1920, date de la parution du travail fondamental de Fage, la *formule vertébrale* est devenue le principal caractère différentiel des « races » de sardines. La formule est exprimée par le nombre moyen de vertèbres (m. v.) dans les lots ou dans les populations, joint aux valeurs de la variabilité et de la probabilité statistique.

La caractérisation et les limites géographiques des races établies par Fage (deux pour la Méditerranée occidentale, deux pour l'Atlantique, en plus de l'hypothèse que les sardines des îles Açores formaient une cinquième race) ont été discutées par les auteurs postérieurs (Le Gall, Ramalho, de Buen, etc.) en s'appuyant sur des données nouvelles, mais réellement insuffisantes du point de vue mathématique.

Or, depuis 1940, les études sur la sardine ont gagné en extension géographique, de même qu'en intensité et en régularité, et l'on a pu montrer que la m. v. n'est pas toujours un caractère fixe constant, mais qu'elle est plus ou moins variable.

Pour une même population, la variation de la m. v. peut se produire dans un long délai, dans l'intervalle de plusieurs années, ou bien les changements se révèlent à un rythme plus accéléré; au cours de l'année, dans des lots prélevés à distance de quelques jours, l'on trouve des valeurs moyennes dont les différences sont statistiquement significatives.

Dans certaines régions, au Portugal par exemple, les variations n'apparaissent pas importantes et la recherche des causes possibles a été négligée. Par contre, dans d'autres régions la fréquence et l'intensité des changements de la m. v. sont si fortes que la tentative d'en trouver l'explication est devenue inéluctable. C'est le cas pour la sardine des Baléares, de Castellón, de Malaga, de Santander et du golfe de Gascogne.

Deux hypothèses s'opposent dans la copieuse bibliographie concernant ce passionnant problème. Pour l'école française, la transmission héréditaire du nombre de vertèbres est très stricte et rigide; donc les changements de la m. v. observés dans une région seront produits par l'immigration de populations à origine plus ou moins lointaine dont la m. v. est intrinsèquement différente de la m. v. de la sardine indigène ou autochtone. L'école que je me permets de dénommer espagnole accorde aux caractères méristiques une plus grande plasticité ou labilité, en acceptant pour la sardine l'interprétation phénogénétique appliquée par l'école scandinave aux variations des susdits caractères chez les clupéidés (hareng et sprat) et d'autres poissons des mers du nord.

En réalité, ni l'une ni l'autre de ces théories n'est soutenue à outrance. Les seules preuves directes de la théorie migratoire appartiennent aux expériences de marquage, et nous en sommes bien loin. La théorie de la phénogénèse considère que la plasticité des caractères méristiques doit être *in natura* bien plus petite que dans les expériences de laboratoire puisqu'elle sera contre-balancée par l'hérédité. Il est admis aussi qu'à travers la frontière de deux populations à m. v. intrinsèquement différentes, un échange mutuel plus ou moins ample devient possible.

La principale objection qui peut être faite à la théorie migratoire concerne le fait du métissage, qui aurait produit forcément et à court délai l'homogénéité définitive des populations. D'autre part, les auteurs français adeptes de cette théorie ont admis que si la ponte est à grande durée la population autochtone peut se fragmenter en types ou races saisonnières différant par leur moyenne vertébrale. Ceci, évidemment, devient une claire concession à la théorie de la phénogénèse.

Les preuves en faveur de la théorie phénotypique se sont accrues. Par exemple, chez une population relativement isolée, celle des îles Baléares, les écarts — statistiquement significatifs — de la m. v. trouvés pour des lots importants de sardinettes ne sont pas facilement explicables par des déplacements migratoires. De plus, pour les sardines de Vigo et de Malaga âgées à peine d'une année, il a été prouvé une corrélation positive entre la taille et le nombre de vertèbres, et l'interprétation du fait devient plus aisée par la phénogénèse que par l'immigration.

Je suis forcé à cette occasion d'exposer trop brièvement le problème. Je dois me limiter à signaler pour conclure qu'il faut poursuivre sur une plus grande échelle les expériences de marquage; mais il faut aussi tenir compte que pour les recherches à venir la considération de la réalité de la phénogénèse est la voie la plus profitable pour l'avancement de nos connaissances sur la biologie de la sardine.

Dans cette voie, j'estime qu'il est indispensable de constater d'abord les variations de la m. v. chez les larves planctoniques; vu leur jeune âge et vu la connaissance des courants marins, on peut déduire si la variabilité est phénotypique ou si, par contre, elle est la conséquence du déplacement des essaims. Quant aux adultes, la recherche sur les caractères méristiques doit viser leur corrélation avec le degré de maturité sexuelle, c'est-à-dire par rapport à la période de ponte, en étudiant les conditions océanographiques contemporaines.

Quoi qu'il en soit, il devient indubitable que les valeurs globales de la m. v., déduites d'observations poursuivies pendant quarante années, méritent une certaine transcendance taxonomique et biogéographique. Grosso modo, les résultats acquis sont les suivants:

1. Dans la Méditerranée occidentale (la mer d'Alboran exclue) la m. v. est légèrement supérieure ou inférieure à 51,50; ce chiffre décroît légèrement du nord au sud.
2. Dans la Méditerranée orientale (dans l'Adriatique et en Grèce) la m. v. est un peu plus petite que dans le bassin occidental. (Les résultats récemment acquis en Yougoslavie ont ébranlé cette assertion.)
3. Dans la mer d'Alboran, le chiffre moyen pour l'ensemble s'établit entre 51,2 et 51,3.
4. Tout le long des côtes atlantiques de l'Europe et de l'Afrique la m. v. décroît avec la latitude. Elle excède légèrement 52,0 en Cornouailles et sur les côtes de la France; puis, elle devient quelque peu inférieure à 52,0 dans les côtes du nord de l'Espagne. En Galicie, au Portugal et au sud de l'Espagne on trouve le même chiffre que dans la mer d'Alboran (51,2-51,3). Il est 50,5 environ au Maroc et devient inférieur à 50,3 sur la côte saharienne au sud du Cap Juby.
5. La m. v. de la sardine des îles atlantiques (Açores, Madère, Canaries), d'après les observations peu abondantes publiées, est relativement plus élevée que celle des populations des côtes continentales sous la même latitude: 51,6 aux Açores, 51,8 à Madère, 51,3 aux Canaries. L'isolement géographique et les circonstances du milieu sont peut-être la cause des « anomalies » observées chez la sardine des archipels atlantiques quant à la m. v. et à d'autres caractères.

En conclusion, la m. v., considérée isolément, n'est un caractère entièrement significatif que pour la comparaison de lots provenant des zones extrêmes de l'habitat atlantique de l'espèce (race atlantique septentrionale et race marocaine-saharienne). Pour des valeurs moyennes comprises entre 51,0 et 52,0 l'origine des lots restera incertaine.

CITATIONS

- B. ANDREU, 1953. *Bol. Inst. Esp. Océan.*, 62.
- F. DE BUEN, 1919. *Boletín de Pesca*, 30.
- F. DE BUEN, 1927. *Notas y Resúmenes Inst. Esp. Océan.*, II, 15.
- F. DE BUEN, 1937. *Com. Int. Expl. Médit., Rapp. et Pr.-Verb.*, 10.
- P. CHABANAUD, 1926. *Bull. Soc. Zool. France*, 51 (2).
- P. CREAC'H, 1951. *Revue Travaux Off. Pêches Marit.* 16.
- P. DESBROSSES, 1950. *Cons. Int. Expl. Mer, Rapp. et Pr.-Verb.*, 126.
- L. FAGE, 1920. *Rep. Danish Ocean. Exped. Médit.* 1908-10, II, A. 9.
- J. FURNESTIN, 1950. *Cons. Int. Expl. Mer, Rapp. et Pr.-Verb.*, 126, p. 37.
- J. FURNESTIN, 1950 b. *Ibidem*, p. 62.
- R. LETACONNOUX, 1953. *Vie et Milieu*, 4, 1, p. 37.
- M. MASSUTI et M. OLIVER, 1948. *Bol. Inst. Esp. Océan.*, 3.
- M. MURAT, 1935. *Bull. St. Aquic. Pêch. Castiglione* (1933, 2).
- F. NAVARRO et collaborateurs, 1949. *Bol. Inst. Esp. Océan.*, 17.
- C. T. REGAN, 1916. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 8 (18, 103).