

# COMITÉ COMBINÉ DES VERTÉBRÉS MARINS ET DES CÉPHALOPODES

Président : Prof. E. TORTONÈSE (Italie)

## BIOLOGIE COMPARÉE DE TROIS ESPÈCES MÉDITERRANÉENNES DE *DIPLodus* (PISCES SPARIDAE)

par Enrico TORTONÈSE

Trois espèces de Sargues sont bien connues en Méditerranée, étant parmi les Sparidés les plus communs de cette mer : *Diplodus annularis* (L.), *D. vulgaris* (GEOFFR.) et *D. sargus* (L.). Ils sont très voisins par leurs caractères morphologiques et biologiques. Les aires de distribution se surimposent largement; tous les trois existent dans la Méditerranée tout entière. Dans le golfe de Gênes, où nous les avons plus particulièrement étudiés, ils se montrent avec la même fréquence. Une quatrième espèce *D. trifasciatus* (RAF.), est beaucoup moins répandue dans les eaux méditerranéennes et est très rare dans le golfe génois; elle n'est donc pas envisagée dans cette étude.

Il est très facile de reconnaître les trois *Diplodus* indiqués plus haut, bien que leur aspect général soit très semblable. Il suffit de rappeler que tous ont une tache noire bien marquée sur le pédoncule caudal; en plus, il y a une autre bande noire verticale derrière la tête chez *D. vulgaris* et quelques lignes noires verticales sur les côtés chez *D. sargus*.

Ces poissons partagent les caractères biologiques suivants :

- 1) ils vivent près de la côte;
- 2) ils sont plus ou moins grégaires;
- 3) ils sont remarquablement euryhalins;
- 4) ils se nourrissent surtout d'animaux; la nourriture fut étudiée par ARA (1937), qui trouva dans leur estomac des annélides, géphyriens, mollusques, crustacés, échinodermes; d'après d'autres auteurs, les Sargues seraient omnivores, car ils mangent aussi des algues; ARA ne remarqua pas de différences alimentaires entre les trois espèces;
- 5) ils ont des œufs pélagiques, sphériques, avec une goutte d'huile; les premiers stades de développement, décrits par RANZI (1933), sont très semblables;
- 6) ils sont hermaphrodites, comme l'a bien montré D'ANCONA (1945), en expliquant que la gonade est toujours bisexuée au début et perd ce caractère avec des modalités variables selon les espèces; l'hermaphrodisme devient de plus en plus accusé en passant de *D. annularis* à *D. vulgaris* et à *D. sargus*.

On donnera maintenant des renseignements particuliers pour chaque espèce, en l'envisageant dans son ensemble et non pas dans le golfe de Gênes seulement. Les considérations comparatives et générales feront suite.

*D. annularis* est la plus petite espèce, atteignant une longueur maxima de 18 cm. On le trouve dans toute la Méditerranée, dans la Mer Noire, dans l'Atlantique oriental depuis la partie sud du golfe de Gascogne jusqu'au Sénégal. Il vit surtout sur les fonds de sable et les prairies

de posidonies, mais se montre aussi moins abondant près des rochers. Il est plus euryhalin que les autres espèces, étant fréquent aux embouchures des fleuves et pénétrant souvent dans les lagunes et les étangs salés. La reproduction a lieu d'avril à août. La tache noire caudale se montre chez les jeunes de 13 mm de longueur; à 25-30 mm on remarque 6-7 bandes obscures verticales, qui ensuite sont plus ou moins effacées. L'hermaphrodisme qui a été récemment étudié par SALEKOVA (1963), est seulement initial, car bientôt se développe seulement soit la partie testiculaire de la gonade, soit celle ovarique.

*D. vulgaris*, qui pour sa taille est intermédiaire entre les autres espèces, a la même distribution que le précédent, mais ne semble pas exister dans la Mer Noire <sup>(1)</sup>, tandis qu'il est connu aux Açores. On le rencontre près des côtes rocheuses, pas loin des sables, souvent dans le voisinage des rochers isolés sur celles-ci. Il s'éloigne des rivages plus facilement que les autres Sargues; n'est pas si euryhalin, étant plus difficile de l'observer dans les lagunes saumâtres. Il se reproduit de septembre à novembre; sa tête devient alors bleuâtre, avec une bande brune frontale. La tache noire caudale apparaît la première (17 mm); la bande antérieure est ébauchée à 28 mm. L'hermaphrodisme a un degré intermédiaire par rapport aux autres espèces.

*D. sargus* est le plus grand des trois Sargues envisagés ici, sa longueur atteignant 40 cm. Il a la distribution la plus étendue, puisqu'on le rencontre dans toute la Méditerranée, dans la Mer Noire <sup>(1)</sup>, dans l'Atlantique oriental (depuis la partie sud du golfe de Gascogne jusqu'à l'Afrique méridionale) et central (Açores et Bermudes), dans l'Océan Indien occidental (Natal, Madagascar, Arabie, golfe Persique, Karachi). Il est le plus commun Sargue au Sénégal, où il forme souvent de grands essaims. En Angola il est rare et on le pêche sur le sable (POLL, 1954), tandis qu'en Afrique du sud il vit sur les fonds rocheux (SMITH, 1950). Il est justifié de douter que toutes ces populations soient réellement conspécifiques; d'après SMITH les grands individus de l'Afrique du sud sont presque uniformément noirs, ce qui ne se voit jamais en Méditerranée <sup>(2)</sup>. *D. sargus* habite les côtes rocheuses et aussi les prairies de posidonies. Il est assez euryhalin; se trouve souvent aux embouchures des fleuves et pénètre dans les lagunes saumâtres au début de l'été, pour y séjourner parfois jusqu'à octobre. Il est grégaire à l'état jeune, mais montre une tendance à devenir solitaire à l'état adulte. La période de la reproduction va d'avril à juin. La tache noire caudale paraît à 15 mm de longueur environ, les lignes verticales à 20 mm. L'hermaphrodisme est plus marqué que chez les autres espèces et l'inversion sexuelle, de mâle à femelle, est probable.

Comme il a été remarqué ci-dessus, les trois espèces qui font l'objet de cette étude montrent des caractères morphologiques très semblables et ont une distribution qui coïncide sur de grandes étendues, qui comprennent toute la Méditerranée. A une telle absence de séparation géographique doit correspondre un autre type de divergence par lequel l'isolement reproductif est assuré.

Aucun des trois *Diplodus* n'est particulièrement spécialisé au point de vue morphologique ou biologique. On n'observe aucune variation par rapport à l'ambiant et la variabilité elle-même paraît être négligeable, tout au moins dans l'aire méditerranéenne. On doit envisager deux types de divergence: écotopique et écobiotique. La première se rattache aux biotopes où l'espèce vit de préférence, la deuxième à la nutrition et à la reproduction. Le schéma suivant est utile pour les considérations qui vont suivre:

	<i>D. annularis</i>	<i>D. vulgaris</i>	<i>S. sargus</i>
Taille . . . . .	petite	moyenne	grande
Habitat . . . . .	posidonies, rochers	rochers, au large	rochers, posidonies
Epoque reprod. . .	printemps, été	automne	printemps
Hermaphrodisme	minimum	moyen	maximum
Distribution . . .	Méditerranée, Atlantique	Méditerranée, Atlantique	Méd., Atl., Indien
Euryhalinité . . .	élevée	réduite	élevée

(1) SLASTENENKO (1956) décrit « *Sargus sargus* » parmi les poissons de la Mer Noire, mais sa figure est un *D. vulgaris* (p. 374, f. 81); dans les indications bibliographiques données par cet auteur deux espèces sont confondues. Dans la Mer de Marmara, les trois *Diplodus* coexistent.

(2) Nous avons d'ailleurs examiné deux grands exemplaires du cap de Bonne Espérance, tout à fait semblables à ceux de la Méditerranée.

Il est important de remarquer que la divergence écotopique est envisagée ici seulement par rapport à la Méditerranée et plus particulièrement au golfe de Gênes. Dans plusieurs endroits de celui-ci nous avons bien souvent observé les trois espèces coëxistant près des rochers couverts d'algues. Nous avons de très bonnes raisons pour supposer que les caractères biologiques de ces poissons varient géographiquement, de façon que les différences écotopiques et même écobiotiques peuvent devenir plus faibles ou plus nettes selon les localités. Il suffit de rappeler que *D. sargus*, c'est-à-dire un typique habitant de nos fonds rocheux, vit en Angola sur le sable, et que plusieurs auteurs indiquent *D. annularis* simplement comme un poisson de rocher, alors que dans le golfe de Gênes il est plus nombreux sur les posidonies. Dans ce dernier golfe — où n'arrivent pas de fleuves importants et où il n'y a pas de lagunes ni d'étangs salés — le comportement euryhalin reste plutôt potentiel que réel.

Si l'on considère la distribution géographique de ces Sparidés et les endroits où ils vivent, on constate aisément qu'ils ne sont pas complètement sympatriques, ni complètement allotopiques (nous acceptons les nouveaux adjectifs « syntopic » et « allotopic » proposés par RIVAS, 1964, pour indiquer la coëxistence ou non de deux espèces dans le même macrohabitat).

La divergence écobiotique est évidente en ce qui concerne la reproduction des Sargues, s'exprimant par les différences de l'époque reproductive et du degré de l'hermaphrodisme. En ce qui se rattache à la nutrition, au contraire, elle semblerait nulle si l'on tient compte des listes des proies qui ont été données par ARA (1937) : néanmoins, il y a lieu de remarquer que les différentes tailles des Sargues impliquent certainement une grandeur différente des animaux avalés, même si ceux-ci appartiennent en grand nombre aux mêmes espèces. Une sélection des proies est donc probable.

Bien plus que celle géographique, la séparation écotopique et écobiotique — telle qu'on l'envisage chez des espèces sympatriques — exige des barrières efficaces qui empêchent l'hybridation (HUXLEY, 1944). Aux modalités de propagation on doit donc attribuer une importance de premier plan; nous ne connaissons pas d'hybrides entre les *Diplodus* méditerranéens, ni en nature, ni obtenus en aquarium; la séparation génétique paraît donc bien établie. D'après MAYR (1963) « ... the basic problem of speciation is to explain the origin of the gaps between sympatric species ». Bien que l'origine de l'isolement cité ci-dessus demeure inconnue, nous pouvons essayer de préciser comment il se préserve : pour cela, il faut indiquer les différences écotopiques et écobiotiques entre les espèces.

De tout ce qu'on a rapporté plus haut, il ressort que :

a) la divergence entre *D. sargus* et *D. vulgaris* est surtout écobiotique, étant exprimée par les différences de l'époque reproductive, du degré de l'hermaphrodisme et de l'euryhalinité;

b) la divergence entre *D. sargus* et *D. annularis* est surtout écotopique, car le premier préfère les fonds rocheux et le second les fonds à posidonies; en plus, ils se trouvent dans les conditions extrêmes (maximum et minimum respectivement) en ce qui concerne l'hermaphrodisme; *D. sargus* occupe une aire beaucoup plus étendue, en rapport probable avec la capacité d'occuper plusieurs niches écologiques lorsqu'il n'y a pas de compétiteurs;

c) la divergence entre *D. vulgaris* et *D. annularis* est évidemment écotopique et écobiotique.

On connaît une douzaine d'espèces de *Diplodus* en Atlantique, dont 9-10 dans la partie centrale et orientale (Europe, Afrique) et deux dans la partie occidentale (Amérique), deux dans l'Océan Indien (partie occidentale), une dans la Mer Rouge, aucune dans le Pacifique. Peut-être y a-t-il une raison de retenir la région est-atlantique comme le centre de dispersion du genre, qui aurait peuplé ensuite l'Atlantique occidentale, des États-Unis à l'Argentine, et une portion restreinte de l'Océan Indien. On peut aussi supposer que *D. sargus* était à l'origine allopatrique par rapport à *D. annularis* et *D. vulgaris*. Ces deux dernières espèces pourraient être apparues en

conséquence d'une spéciation sympatrique, c'est-à-dire en conséquence du processus à l'égard duquel les auteurs ne sont pas d'accord : tandis que HUBBS (1961) le considère possible, MAYR (1963) le nie. Il est d'ailleurs bien difficile soit d'envisager une origine allopatrique pour tous les *Diplodus* méditerranéens, soit de sortir de considérations purement théoriques.

Musée d'Histoire Naturelle, Gênes.

### BIBLIOGRAPHIE

- ARA (L.), 1937. — Contributo allo studio dell'alimentazione dei Pesci. *Sargus vulgaris, annularis, sargus*. — *Boll. Pesca, pisc. idrob.*, **13** : 371-381, 4 fig.
- ANCONA (U.D'), 1945. — L'ermafroditismo nel genere *Diplodus*. — *Boll. Soc. ital. Biol. sper.*, **20** : 9-10, pl. 1-3.
- HUBBS (C.L.), 1940. — Speciation of Fishes. — *Amer. Nat.*, **74** : 198-211.  
— 1961. — Isolating Mechanisms in the Speciation of Fishes. — *Vert. Spec., Univ. Texas Symp.*, p. 5-23.
- HUXLEY (J.), 1944. — Evolution, the modern Synthesis. — *London* : 1-645.
- MAYR (E.), 1963. — Animal Species and Evolution. — *Harvard Univ. Press*, p. XIV + 797.
- POLL (M.), 1954. — Poissons. IV. Téléostéens Acanthoptérygiens. — *Exp. Ocean. Belge Atl. sud. res. sci.*, **4**, 3 a : 1-390, 107 fig., pl. I-IX.
- RANZI (S.), 1933. — Sparidae in *Fauna e Flora nel Golfo di Napoli*, **38** (2) : 177-384, fig. 167-263, pl. XII-XXX.
- RIVAS (L.R.), 1964. — A Reinterpretation of the Concepts « Sympatric » and « Allopatric » with Proposal of the Additional Terms « Syntopic » and « Allotopic ». — *Syst. Zool.*, **13** (1) : 42-43.
- SALEKHOVA (L.P.), 1963. — Hermaphroditism of *Diplodus annularis*. — *Trav. Sebast. Biol. Stat.*, **14** : 257-286, (en russe; *non vidi*).
- SLASTENENKO (E.), 1956. — Karadeniz havzasi baliklari (The Fishes of the Black Sea Basin). — *Istanbul*, p. 711 + XLIX, 142 fig.
- SMITH (J.L.B.), 1950. — The Sea Fishes of Southern Africa. — *Centr. New Agenc. S. Afr.*, p. XVI + 550, 1100 fig., 103 pl.
-