

# LES ESTÉRASES DU SÉRUM DE *SARDINELLA AURITA* VALENCIENNES, 1847, *in* C.V. APPLICATION A L'ÉTUDE DES POPULATIONS

J. C. BARON

Océanographe biologiste de l'O.R.S.T.O.M. Centre O.R.S.T.O.M. de Dakar (Sénégal)

## RÉSUMÉ

Les estérases du sérum de *Sardinella aurita* sont étudiées par électrophorèse en gel d'amidon. Trois groupes principaux sont décrits en fonction de leurs mobilités électrophorétiques, leurs activités selon les substrats utilisés, leurs sensibilités à un inhibiteur organophosphoré, le dichlorvos et leur résistance à la chaleur. Par ordre de mobilité décroissante on trouve des acétyl-aliestérases thermolabiles Es I, des propionyl-aliestérases thermostables Es II, et des propionyl-acétyl-estérases Es III. Les trois groupes présentent un polymorphisme mais seul Es II, déterminé génétiquement par 6 allèles codominants, est utilisé comme moyen d'étude des stocks de *Sardinella aurita*. Ce groupe d'isoenzymes semble être indépendant du sexe et de la taille des individus. On note toutefois l'absence de l'allèle Es II<sup>E</sup> chez les 104 individus pêchés en avril dont la Lf  $\geq$  24,5 cm.

La comparaison des fréquences des gènes entre les poissons pêchés sur la petite côte du Sénégal en octobre-novembre 1971 et ceux pêchés en avril 1972 ne permet pas de conclure à la présence de deux stocks différents. Le problème dépasse le cadre des eaux sénégalaises et nécessite l'étude de poissons pêchés plus au sud (Guinée) et plus au nord (Mauritanie).

## ABSTRACT

The serum esterases of *Sardinella aurita* are analysed by starch gel electrophoresis and classified into three principal sets according to their electrophoretic mobility, their activity towards different substrates, their susceptibility to an organophosphate inhibitor, the dichlorvos, and their thermolability. Es I is a thermolabile acetyl-aliesterase, Es II a thermostable propionyl-aliesterase and Es III a propionyl-acetylestherase. Polymorphism is noted in all three sets of esterases but only Es II, controlled by 6 codominant alleles, is used for population genetic analysis. Es II seems to be independent of sex or fishes length. Es II<sup>E</sup> is absent in 104 fishes caught in april and with Lf  $\geq$  24,5 cm.

No significant differences have been established between the gene frequencies of *Sardinella aurita* fished during october-november 1971 and those fished in april 1972. To know if one or two stocks exist the study should be done with fishes from Guinea and Maurilania.

## INTRODUCTION

Deux espèces de sardinelles (Clupeidae) jouent un rôle économique important sur la côte Ouest d'Afrique : *Sardinella aurita* Val., 1847 in C.V. et *Sardinella maderensis* (LOWE, 1841) (1). L'aire de répartition de *Sardinella aurita* s'étend du parallèle 37° nord au parallèle 34° sud (POSTEL, 1959) et se compose de plusieurs stocks dont deux seraient présents dans les eaux sénégalaises.

BOELY (1971) distingue en effet deux populations :

1. Une population sénégal-mauritanienne qui semble liée aux eaux canariennes froides et salées (température de surface < 24 °C, salinité > 35 ‰) et qui migrerait entre le Rio de Oro et les Bissajos. Cette population arriverait aux alentours de la presqu'île du Cap-Vert vers janvier et disparaîtrait lors de la transgression des eaux tropicales (température de surface > 24 °C, salinité > 35 ‰).

2. Une population guinéo-sénégalaise qui serait liée aux eaux chaudes et dessalées venant de Guinée (température de surface > 24 °C, salinité < 35 ‰) et qui migrerait vers le nord jusqu'à la presqu'île du Cap-Vert en septembre-octobre pour repartir vers le sud en novembre.

C'est dans le but d'aider à la différenciation de ces deux stocks probables qu'un polymorphisme biochimique déterminé génétiquement a été recherché au niveau des protéines sériques de *Sardinella aurita*. Après avoir étudié les transferrines qui se sont révélées être monomorphiques (BARON, 1971), nous avons entrepris l'étude des estérases.

Pour pouvoir effectuer une analyse génétique des populations de *Sardinella aurita* basée sur l'étude du polymorphisme des estérases sériques, nous nous sommes intéressés dans une première partie à la nature des estérases et à leur déterminisme génétique. Dans une deuxième partie, nous avons utilisé un système d'isoenzymes particulier Es II comme moyen d'étude des populations comme cela a déjà été fait pour d'autres poissons (FUJINO, 1970). C'est en analysant les fréquences des gènes déterminant le système d'estérases considéré qu'il est alors possible de comparer entre eux les divers lots de *Sardinella aurita* et plus particulièrement les lots pêchés en eau chaude et dessalée (octobre-novembre), vis-à-vis de ceux pêchés en eau froide et salée (avril).

## 1. MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les *Sardinella aurita* étudiées ont été pêchées au Sénégal à deux périodes de l'année pour lesquelles il semble que les populations soient différentes : octobre-novembre 1971 et avril 1972. Le détail des caractéristiques des différents lots est donné dans le tableau I.

Les sérums prélevés sont conservés à — 30° jusqu'au moment d'être utilisés. Les mêmes sérums traités avant et après 5 mois de congélation ne présentent pas d'altération des estérases étudiées. Par contre, après plusieurs décongélations successives des bandes estérasiques se trouvent très atténuées comme cela arrive pour certains types d'estérases du plasma de cheval (GAHNE, 1965). Les sérums sont analysés par électrophorèse en gel d'amidon selon la méthode de SMITHIES (1955) suivie d'une révélation des estérases (HUNTER et MARKERT, 1957). Les zymogrammes obtenus sont ensuite comparés entre eux. Nous utilisons un gel d'amidon hydrolysé Connaught concentré à 12 % et un tampon discontinu lithium-borate, tris-citrique dérivé de celui de ASHTON mais de force ionique plus faible :

— solution 1 pH = 8,5	Hydroxyde de lithium acide borique eau distillée q.s.p.f.	5,244 g 30,920 g 5 litres
— solution 2 pH = 8,3	acide citrique Trishydroxyméthyl- aminométhane eau distillée q.s.p.f.	3,20 g 12,10 g 2 litres

La solution 1 est utilisée dans les bacs à électrodes et renouvelée au cours de l'électrophorèse par un système de goutte à goutte. Le tampon utilisé pour faire le gel est composé de 9 volumes de solution 2 pour 1 volume de solution 1. La migration est effectuée pendant 6 h 30 à 4,5 volts par cm. L'appareil utilisé, déjà décrit (BARON, 1972), permet de faire migrer jusqu'à 40 échantillons à la fois. Les sérums sont déposés sur des papiers Whatman de 9 × 9 mm que l'on introduit ensuite dans le gel. Après l'électrophorèse le gel est coupé transversalement en trois tranches et les estérases sont révélées.

Après avoir effectué l'étude détaillée des divers facteurs influant sur la révélation des estérases (BARON, 1972, *Doc. Sci. pr.*) c'est-à-dire : nature du tampon et de son pH, nature du substrat et

(1) Une mise au point récente groupe sous ce seul nom d'espèce les sardinelles parfois encore appelées *Sardinella eba* (Valenciennes 1847) et *Sardinella cameronensis* Regan 1917.

TABLEAU 1

Caractéristiques des différents lots de *Sardinella aurita* pêchées en 1971 et 1972 sur la petite côte du Sénégal. Les lots 34 et 35 n'ont pas servi dans cette étude. Le lot 30 correspond à des *Sardinella eba*. Les températures sont celles de l'eau de surface

N° du lot	Nombre d'individus analysés	Date et lieu de capture	Moyen de capture	Observations	Caractéristiques des poissons d'où les lots ont été tirés
29	44	12 octobre 1971 Palmarin (fonds de 10 m)	Sardinier	34 individus le 1 <sup>er</sup> coup (6 tonnes). 13 individus le 2 <sup>e</sup> coup (7 tonnes). Tp° = 29°3 et S ‰ = 34.39	19 < Lfcm < 24 Mode = 21 cm
31	68	19 octobre 1971 Joal (fonds de 14 m)	Sardinier	1 individu le 1 <sup>er</sup> coup. 24 individus le 2 <sup>e</sup> coup (1 tonne de <i>S. aurita</i> et <i>S. eba</i> mélangées). 27 individus le 3 <sup>e</sup> coup (9 tonnes). 15 individus le 4 <sup>e</sup> coup (23 tonnes). Tp° = 28°8 et S ‰ = 34.86	19,5 < Lfcm < 24 Mode = 22 cm
32	75	26 octobre 1971 Joal (fonds de 12 m)	Sardinier	81 individus sur un coup de 50 tonnes mélange de <i>S. aurita</i> , <i>S. eba</i> et <i>Chloroscombrus chrysurus</i> . Tp° = 27°3 et S ‰ = 35.04	18,5 < Lfcm < 23 Mode = 21 cm
33	109	29 octobre 1971 Thiaroye	Senne de plage	<i>S. aurita</i> en grande quantité dans la Baie de Gorée pendant 3 jours coïncidant avec une baisse de la Tp° de surface de 27°5 à 25°6 et S ‰ = 35.76 (upwelling). Lot très homogène.	20 < Lfcm < 25 Mode = 22 cm
36	99	17 novembre 1971 Gambie 13°20 N-16°55 E (fonds de 12 m)	N. R. LAURENT AMARO	Environ 300 individus sur un seul coup : 99 sérums individuels et 20 ml de sérums mélangés. Lot homogène de type guinéen. Ces poissons sont issus de la reproduction de l'automne 1970. Tp° = 26°1 et S ‰ = 34,73	17,5 < Lf < 23,5 Mode = 20 cm
37	249	28 avril 1972 M'Bour (fonds de 15 m)	N. R. LAURENT AMARO	249 individus sur un seul coup. Poissons gras ou très gras. Sérums opalescents chargés en lipides. Lot hétérogène de type sénégal-mauritanien. Les poissons correspondant aux modes 18 et 21 cm sont nés en saison froide. Tp° = 16°2 et S ‰ > 35	Poissons saignés 19,5 < Lf < 30,5 Échantillonnage 15,5 < Lf < 27 2 modes : 18 et 21 cm

du réactif coloré, température, nous avons retenu la solution suivante pour les révélations de routine des estérases de *Sardinella aurita* :

—	Tampon tris-Hcl	0,1 M pH = 7,5	200 ml
α —	Naphtylacétate	0,05 g	8 ml
	β —	Naphtylacétate	
	acétone	10 ml	
—	Fast blue BB salt		200 mg

Une deuxième solution révélatrice est aussi employée, elle diffère de la précédente par la nature du substrat qui est alors du β-naphtylpropionate. Les estérases se révèlent alors en rouge.

L'incubation, effectuée à la température du laboratoire (23°), dure environ 15 minutes.

Un inhibiteur enzymatique, le dichlorvos (2,2 dichlorovinyl-diméthylphosphate) est parfois employé à une concentration de 10<sup>-5</sup>M pour inhiber les

aliestéras. L'action d'autres inhibiteurs (parachloromercuribenzoate de sodium, ésérine ou physostigmine, carbaryl ou sévine) n'ayant pas d'action déterminante (BARON, 1972, *Doc. Sci. pr.*).

Après lavage et séchage les zymogrammes sont photographiés et les gels conservés dans un mélange de méthanol (2 litres), d'acide acétique (380 ml) et d'eau (2 litres).

Certains sérums sont analysés plusieurs fois, soit que les phénotypes du groupe d'estéras étudié aient besoin d'être confirmés soit qu'étant très nets ils servent d'échantillons repères dans les électrophorèses ultérieures.

## 2. PREMIÈRE PARTIE

### 2.1. Nature des estéras chez quelques poissons.

Nous ne reviendrons pas ici sur la classification générale des estéras d'AUGUSTINSSON (1961) et retiendrons de ses travaux l'absence d'aryléstérase, la haute concentration en aliestéras et la faible concentration en acétylcholinestéras chez les poissons qu'il a étudiés.

HOLMES *et al.* (1968) dans leur étude comparative des estéras de quelques vertébrés trouvent des résultats identiques à ceux d'AUGUSTINSSON en ce qui concerne les mammifères mais ne sont pas d'accord avec lui quant à l'appartenance des aryléstéras aux seuls mammifères. Ils en signalent la présence chez le poisson-chat où, si les carboxylestéras — dont une thermolabile — sont abondantes, la présence de cholinestérase n'a pas été détectée.

RIDGWAY *et al.* (1970) étudient, principalement à partir d'extraits de tissus, les estéras de *Clupea harengus*. Ils séparent par électrophorèse en gel d'amidon 4 groupes d'estéras toutes inhibées par un composé organophosphoré, le dichlorvos  $10^{-4}M$  montrant ainsi que les estéras du hareng sont toutes des aliestéras. Chez *Fundulus heteroclitus*, HOLMES et WHITE (1970) mettent en évidence dans des extraits de tissus au moins 15 isoenzymes répartis en 6 à 8 groupes. Un seul de ces groupes est présent à tous les stades du développement alors que les autres apparaissent progressivement. Deux groupes sont résistants au diisopropylfluorophosphate (DFP)  $10^{-4}M$  : l'un hydrolysant mieux l' $\alpha$ -naphtylacétate que l' $\alpha$ -naphtylbutyrate est considéré comme étant une aryléstérase, l'autre (Er-1) est aussi actif avec les 2 substrats. Quatre groupes sont inhibés par le DFP  $10^{-4}M$  et non par l'ésérine  $10^{-4}M$  donc classés comme carboxylestéras (aliestéras). Ils sont composés de deux groupes hydrolysant davantage l' $\alpha$ N-butyrate et de deux groupes hydrolysant de la

même façon l' $\alpha$ N-butyrate et l' $\alpha$ N-acétate. Chez *Prolopterus anneclens* (poisson Dipneuste) DUPÉ et BOCKELÉE-MORVAN (1968) mentionnent la présence d'une acétylcholinestérase peu importante dans le plasma et n'hydrolysant que le perchlorate d'acétylcholine (mais pas l'acétyl- $\beta$ -méthylcholine ni la butyrylcholine).

Rappelons enfin, à propos des composés organophosphorés, que KNOWLES (1968) a trouvé dans des extraits de foie de *Lepomis macrochirus* et d'*Ictalurus punctatus* des enzymes capables de dégrader le dichlorvos et le D.F.P.

### 2.2. Polymorphisme des estéras chez quelques poissons téléostéens.

Le tableau 3 rapporte sous forme condensée quelques travaux effectués sur les estéras de poissons soit à partir d'extraits de tissus (muscles, foie, intestin, cœur, etc.), soit à partir du sérum. Le cas de l'analyse par UTTER (1969) des estéras de l'humeur vitrée de *Merluccius productus* est à souligner. L'humeur vitrée est en effet facile à prélever et contient certaines protéines identiques à celles du sérum (Transferrine par exemple).

NYMAN (1965-67) a effectué un travail d'investigation sur de nombreux poissons d'eau douce (Salmonidae, cyprinidae, percidae, etc.). MÖLLER *et al.* (1967) ont étudié principalement les gadidae. FUJINO *et al.* (1967-68) et SPRAGUE (1967) ont montré la présence d'un polymorphisme des estéras chez les thunnidae. Pour *Thunnus alalunga* et *Katsuwonus pelamis* il conduit à une étude des populations (voir le paragraphe 3.1.). *Thunnus obesus* possède un système déterminé par 2 allèles codominants donnant 2 phénotypes. SPRAGUE ayant trouvé 3 bandes et 4 phénotypes propose l'action d'un troisième allèle et d'un gène récessif. Chez *Thunnus albacares* il y a un système  $E_{YF}$  déterminé par 2 allèles codominants. *Thunnus macoyii* possède un système d'estéras décrit par SPRAGUE comme étant déterminé par 4 allèles codominants donnant 4 bandes et 5 phénotypes.

Pour les Clupeidae dont fait partie *Sardinella aurita* les recherches ont surtout porté sur le hareng et le sprat. Chez *Clupea harengus*, ODENSE *et al.* (1969) trouvent 9 bandes dans des extraits de cœur et de muscle blanc.  $E_5$  à  $E_1$  seraient sous contrôle génétique. Le type le plus fréquemment rencontré possède 3 bandes ( $E_1$ ,  $E_2$  et  $E_3$ ) et les homozygotes sont rares. SIMONARSON *et al.* (1969) décrivent 10 bandes dans des extraits de muscles et trouvent 56 phénotypes différents d'estéras sur 249 individus. NÆVDAL (1969) étudie les estéras du sérum de 2191 individus par électrophorèse en gel mixte amidon-agar. Il décrit deux groupes

TABLEAU 2

Nature des estérases chez quelques vertébrés inférieurs (+ = présence, — = absence, Ac. = acétyl, Bu. = Butyryl, Pro. = propionyl)

Familles et espèces	Tissus	Arylestérases	Allestérases (carboxyles- térases)	Cholines- térases	Références
<b>BATRACIENS</b>					
Grenouille <i>Hyla aurea</i>	plasma sérum	— —	+Pro. +	Bu-Pro. +Ac. < Bu.	AUGUSTINSSON 1961 HOLMES <i>et al.</i> 1968
<b>POISSONS</b>					
<b>OSTEICHTHYIENS</b>					
<b>TELEOSTEENS</b>					
<b>CLUPEIDAE</b>					
<i>Clupea harengus</i>	sérum cœur et foie muscles	— — +(?)	+groupe 2 +Ac.+Bu. +(?)	— — +(?)	RIDGWAY <i>et al.</i> 1970 RIDGWAY <i>et al.</i> 1970 SIMONARSON 1969
<i>Sardinella aurita</i>	sérum	Es III Pro. (acétyles- térase)	Es I Ac. Es II Pro.	—	BARON (cette publication)
<b>SALMONIDAE</b>					
<i>Salmo salar</i>	foie	—	+	—	WILKINS 1969
<b>ESOCIDAE</b>					
Brochet	plasma	—	+Pro.	+Ac.	AUGUSTINSSON 1961
<b>GATOSTOMIDAE</b>					
<i>Calostomus clarkii</i>	sérum	—	+Pro.	—	KOEHN <i>et al.</i> 1967
<b>SILURIDAE</b>					
<i>Cnidoglanis megastomus</i>	sérum foie et intestin	+ +Ac.	+ +Ac.	— —	HOLMES <i>et al.</i> 1968 HOLMES <i>et al.</i> 1968
<b>ANGUILLIDAE</b>					
Anguille	plasma	—	+Bu.—Pro.	+Ac.	AUGUSTINSSON 1961
<b>CYPRINODONTIDAE</b>					
<i>Fundulus heteroclitus</i>	foie, intestin et muscles	+Er <sub>1</sub> Ac.—Bu. +Er <sub>2</sub> Bu.	+ +Es <sub>1</sub> , Es <sub>2</sub> Ac.—Bu. + +Es <sub>3</sub> , Es <sub>4</sub> , Bu.	—	HOLMES <i>et al.</i> 1970
<b>GADIDAE</b>					
morue	plasma	—	+Ac.	+Ac.	AUGUSTINSSON 1961
<b>CENTRARCHIDAE</b>					
<i>Pomoxis annularis</i> <i>Pomoxis nigromaculatus</i>	muscles, foie muscles, foie	+ +(Acétyles- térase)	+ +	— —	METCALF <i>et al.</i> 1972
<b>CICHLIDAE</b>					
<i>Tilapia macrochir</i>		—	+	—	MALECHA <i>et al.</i> 1968
<b>DIPNEUSTES</b>					
<i>Protopterus annectens</i>	plasma	?	?	+Ac.	DUPÉ <i>et al.</i> 1968
<b>CHONDRICHTHYIENS</b>					
requin	plasma	—	+Pro.	+Ac.	AUGUSTINSSON 1961
<b>CYCLOSTOMES</b>					
	plasma	—	+Pro.	—	AUGUSTINSSON 1961

TABLEAU 3  
Polymorphisme des estérases chez quelques poissons Téléostéens

FAMILLES ET ESPÈCES	SÉRUM	TISSUS	RÉFÉRENCES
<p>CLUPEIDAE</p> <p><i>Clupea harengus</i></p> <p><i>Sardinella aurita</i></p> <p><i>Sardinella maderensis</i> (LOWE, 1841) (= <i>Sardinella eba</i>)</p> <p><i>Sardina pilchardus</i></p> <p><i>Sprattus sprattus</i></p>	<p>3 variants importants F, M, S<sub>1</sub>-S<sub>2</sub></p> <p>6 variants secondaires f<sub>1</sub>, f<sub>2</sub>, f<sub>3</sub>, m<sub>1</sub>, m<sub>2</sub>, s</p> <p>4 groupes-Es 2 important</p> <p>3 groupes importants : Es I, Es II, Es III Es II : 6 allèles</p> <p>2 groupes secondaires : Es IV, Es V</p> <p>variations individuelles</p> <p>variations (21 types pour 170 individus)</p> <p>variations individuelles</p>	<p>9 variants E<sub>1</sub> à E<sub>9</sub>-E<sub>1</sub> à E<sub>5</sub> sous contrôle génétique</p> <p>10 variants</p> <p>4 groupes Es I : 5 allèles (3 fréquents, 2 rares)</p> <p>3 groupes. Es II : variations</p> <p>1 groupe : 5 allèles Es m<sup>A-E</sup></p>	<p>NAEVDAL, 1969</p> <p>ODENSE <i>et al.</i>, 1969</p> <p>SIMONARSON <i>et al.</i>, 1969</p> <p>RIDGWAY <i>et al.</i>, 1970</p> <p>BARON, 1972</p> <p>BARON (<i>non publié</i>)</p> <p>KRAJNOVIC-OZRETIC, 1969</p> <p>MÖLLER <i>et al.</i>, 1967</p> <p>HOWLETT <i>et al.</i>, 1969</p>
<p>ENGRAULIDAE</p> <p><i>Anchoviella guinensis</i></p>		<p>muscles blancs et cœur : Es r, 3 variants</p> <p>muscles rouges : Es l, variation</p>	<p>BARON (<i>non publié</i>)</p>
<p>SALMONIDAE</p> <p><i>Coregonus lavarelus</i></p> <p><i>Salmo salar</i></p> <p><i>S. gairdneri</i></p> <p><i>S. trutta</i></p> <p><i>Salvelinus namaycush</i></p> <p><i>S. fontinalis</i></p> <p><i>S. alpinus</i></p>	<p>monomorphique</p> <p>monomorphique</p> <p>monomorphique</p> <p>monomorphique</p> <p>monomorphique</p> <p>2 variants. Hybrides</p>	<p>variations individuelles</p> <p>monomorphique</p> <p>diff. populations</p> <p>E<sub>1</sub>, E<sub>2</sub> : 2 allèles</p> <p>A, B, C, D : 7 variants</p> <p>monomorphique</p> <p>monomorphique</p> <p>monomorphique</p>	<p>NYMAN, 1965-67</p> <p>NYMAN, 1965-67</p> <p>NYMAN, 1967</p> <p>WILKINS, 1969</p> <p>NYMAN, 1967</p> <p>NYMAN, 1965-67</p> <p>NYMAN, 1967</p> <p>NYMAN, 1967</p> <p>NYMAN, 1965-67</p>
<p>OSMERIDAE</p> <p><i>Osmerus eperlanus</i></p>	<p>monomorphique</p>		<p>NYMAN, 1965-67</p>
<p>ESOCIDAE</p> <p><i>Esox lucius</i></p>	<p>variations individuelles</p>		<p>NYMAN, 1965</p>
<p>CATOSTOMIDAE</p> <p><i>Catostomus clarkii</i></p> <p><i>C. platyrhynchus</i></p> <p><i>C. santaanae</i></p> <p><i>C. sp.</i> (6 espèces)</p> <p><i>Ictiobius cyprinellus</i></p>	<p>2 allèles : Es I<sup>a</sup> et Es I<sup>b</sup></p> <p>monomorphique. Es I<sup>B</sup> (+hybrides)</p> <p>monomorphique Es I<sup>A</sup></p> <p>monomorphiques Es I<sup>AB</sup></p> <p>2 allèles Es II<sup>a</sup>, Es II<sup>b</sup></p>		<p>KOEHN et RASMUSSEN, 1967</p> <p>KOEHN et RASMUSSEN, 1967</p> <p>KOEHN et RASMUSSEN, 1967</p> <p>KOEHN et RASMUSSEN, 1967</p> <p>KOEHN et JOHNSON, 1967</p>

FAMILLES ET ESPÈCES	SÉRUM	TISSUS	RÉFÉRENCES
CYPRINIDAE			
<i>Alburnus alburnus</i>	2 variants		NYMAN, 1965-66
<i>Abramis blicca</i>	monomorphique		NYMAN, 1965-66
<i>Leusciscus rutilus</i>	2 allèles	rare variants	NYMAN, 1965-66
<i>L. erythrophthalmus</i>		rare variant	NYMAN, 1965-66
<i>Notropis stramineus</i>		3 allèles dont 1 rare	KOEHN <i>et al.</i> , 1971
ANGUILLIDAE			
<i>Anguilla anguilla</i>	3 régions électrophorétiques (1-2, 5-6, 7-8) déterminées chacune par 2 allèles.	Variations	PANTELOURIS <i>et al.</i> , 1968
CYPRINODONTIDAE			
<i>Fundulus heteroclitus</i>		6 à 8 loci déterminant 15 isoenzymes.	HOLMES <i>et al.</i> , 1970
SILURIDAE			
<i>Cnidoglanis megastomus</i>		5 groupes	HOLMES <i>et al.</i> , 1968
GADIDAE			
<i>Gadus morhua</i>	3 phénotypes monomorphique	variations ontogéniques	NYMAN, 1965-66 MÖLLER <i>et al.</i> , 1967
<i>Lota lota</i>	pas de variation		NYMAN, 1965-66
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	monomorphique		MÖLLER <i>et al.</i> , 1967
<i>Merluccius productus</i>		humour vitrée : 5 allèles	UTTER, 1969
<i>Molva molva</i>	variations individuelles		MÖLLER <i>et al.</i> , 1967
<i>Pollachius virens</i>	monomorphique		MÖLLER <i>et al.</i> , 1967
MUGILIDAE			
<i>Mugil metzelaari</i>		Variations individuelles : 7 types sur 89 individus.	BARON ( <i>non publié</i> )
CENTRARCHIDAE			
<i>Pomoxis annularis</i>		Transmission à F <sub>1</sub> et F <sub>2</sub> Hybrides.	METCALF <i>et al.</i> , 1972
<i>P. nigromaculatus</i>			
<i>Lepomis gulosus</i>		2 isoenzymes principaux	WHITT <i>et al.</i> , 1972
<i>L. microlophus</i>		1 isoenzyme supplémentaire (RE-EST) non développé chez l'hybride	
PERCIDAE			
<i>Acerina cernua</i>	2 variants		NYMAN, 1965-66
<i>Perca fluviatilis</i>	2 variants		NYMAN, 1965-66
POMATOMIDAE			
<i>Pomatomus saltatrix</i>	2 allèles		EDMONDS ( <i> cité par DE LIGNY, 1969</i> )

FAMILLES ET ESPÈCES	SÉRUM	TISSUS	RÉFÉRENCES
POMADASYDAE <i>Pomadasyds jubelini</i>	Esr monomorphique (sur 5 individus). Une fraction très lente chez 1 individu		BARON (non publié)
CICHLIDAE <i>Tilapia macrochir</i>	2 allèles Es <sup>F</sup> , Es <sup>s</sup>		MALECHA <i>et al.</i> , 1968
SCOMBRIDAE <i>Scomber japonicus</i> <i>S. scombrus</i> <i>Scomberomorus tritor.</i> (CUVIER, 1831)	Variations individuelles 7 allèles (English investigations) Es r monomorphique (sur 3 individus)		BARON (non publié) JAMIESON <i>et al.</i> , 1969 BARON (non publié)
HISTIOPHORIDAE <i>Tetrapturus albida</i>	2 allèles		EDMUNDS (cité par DE LIGNY, 1969)
SCORPAENIDAE <i>Sebastes viviparus</i>	Variations individuelles		MÖLLER <i>et al.</i> , 1967
THUNNIDAE <i>Katsuwonus pelamis</i> <i>Thunnus alalunga</i> <i>T. albacares</i> <i>T. obesus</i> <i>T. thynnus maccoyii</i>	3 allèles importants : Es J <sup>1,2,3</sup> 3 allèles rares 2 allèles (Pacifique) 3 allèles (Atlantique) système E <sub>AL</sub> 3 allèles (Atlantique) 2 allèles système E <sub>VF</sub> 3 allèles. 1 gène récessif 2 allèles système E <sub>BE</sub> 4 allèles		FUJINO <i>et</i> KANG, 1968 FUJINO <i>et</i> KANG, 1968 SERENE, 1969 FUJINO <i>et</i> SPRAGUE, 1967 SPRAGUE, 1967 FUJINO <i>et</i> KANG, 1968 SPRAGUE, 1967
PLEURONECTIDAE <i>Platichthys flesus</i> <i>Pleuronectes platessa</i>	6 allèles gouvernant chacun 3 bandes 3 variants		DE LIGNY, 1968 DE LIGNY, 1968

d'estérases qui seraient sous contrôle génétique, l'un rapide donnant des bandes faibles ( $f_1, f_2, f_3, m_1, m_2, s$ ) et l'autre moins rapide donnant des bandes fortes ( $F_1, F_2, M_1, S_1, S_2$ ). RIDGWAY *et al.* (1970) décrivent un système utilisé pour différencier les populations (voir paragraphe 3.1.). Chez *Sprattus sprattus*, HOWLETT *et al.* (1969) décrivent 5 bandes d'estérases sous la dépendance de 5 allèles (voir paragraphe 3.1.).

Chez les Scombridae, *Scomber scombrus* présente un polymorphisme des estérases du sérum (voir paragraphe 3.1.). WILKINS (1969) décrit chez *Salmo*

*salar* (Salmonidae) 7 types d'estérases non spécifiques à partir d'extraits de foie de 272 individus et DE LIGNY (1968) trouve chez *Pleuronectes flesus* (Pleuronectidae) des types d'estérases déterminés génétiquement par des allèles codominants gouvernant 3 bandes chacun.

Les résultats obtenus dans l'étude des estérases chez les différents poissons permettent de constater soit l'absence de polymorphisme soit l'existence de variations dont le déterminisme génétique n'est pas prouvé soit enfin l'existence pour un groupe d'estérases d'un polymorphisme déterminé généti-

quement. Ce dernier cas est le plus intéressant puisqu'il peut être utilisé à des fins de différenciation entre plusieurs populations.

Enfin d'intéressantes investigations de génétique peuvent être abordées avec l'étude des estérases chez les poissons. KOEHN *et al.* (1961) se sont attachés à élucider chez les *catostomidae* un problème d'allèles déterminant des estérases dont l'activité varie avec la température. Chez *Catostomus clarkii*, KOEHN (1969) montre que les fréquences des allèles responsables du polymorphisme des estérases du sérum varient avec la température. L'activité à 37° de l'estérase de l'homozygote déterminé par Es 1<sup>a</sup> est 10 fois supérieure à celle de l'estérase de l'homozygote déterminé par Es 1<sup>b</sup>. A zéro degré l'activité de l'estérase de l'homozygote déterminé par Es 1<sup>b</sup> est 10 fois supérieure à celle de l'estérase déterminée par Es 1<sup>a</sup>.

Les Centrarchidae, facilement élevés en aquarium permettent d'étudier la transmission de gènes chez une même espèce mais aussi chez des espèces différentes, les hybrides étant viables et souvent féconds. METCALF *et al.* (1972) étudient la transmission et l'expression des gènes déterminant les

estérases dans les générations F1 et F2 d'hybrides de *Pomoxis annularis* et *P. nigromaculatus*. WHITT *et al.* (1972) mettent en évidence la répression chez l'hybride d'un allèle paternel responsable d'une estérase (RE - EST) extraite du cerveau de *Lepomis microlophus*, l'espèce maternelle *L. gulosus* ne possédant pas cette estérase RE - EST.

### 2.3. Nature des estérases de *Sardinella aurita*.

On peut classer les estérases de *Sardinella aurita* d'après leurs mobilités électrophorétiques décroissantes en gel d'amidon en trois groupes importants Es I, Es II et Es III (fig. 1) que l'on retrouve chez tous les individus et que l'on peut considérer comme étant sous la dépendance de gènes à trois loci différents Es 1, Es 2 et Es 3. Au cours d'une analyse électrophorétique en gel de polyacrylamide à concentration progressivement croissante (1) on retrouve très nettement ces trois groupes classés dans le même ordre en fonction de leurs poids moléculaires croissants (fig. 2). Il est remarquable de noter à cette occasion que cette expérience a été effectuée avec des pools de sérums de *Sardinella aurita* qui

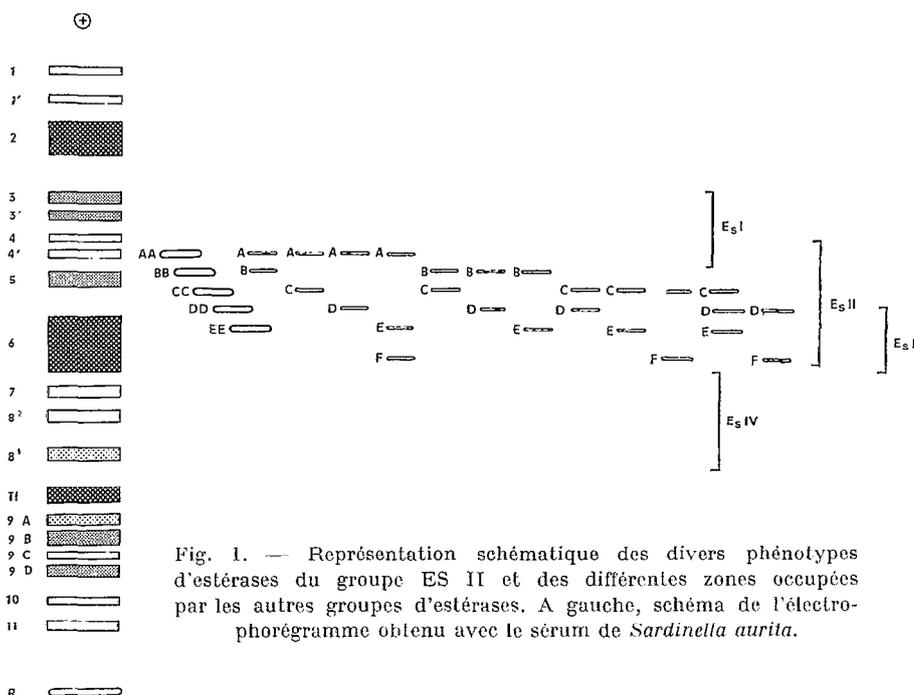
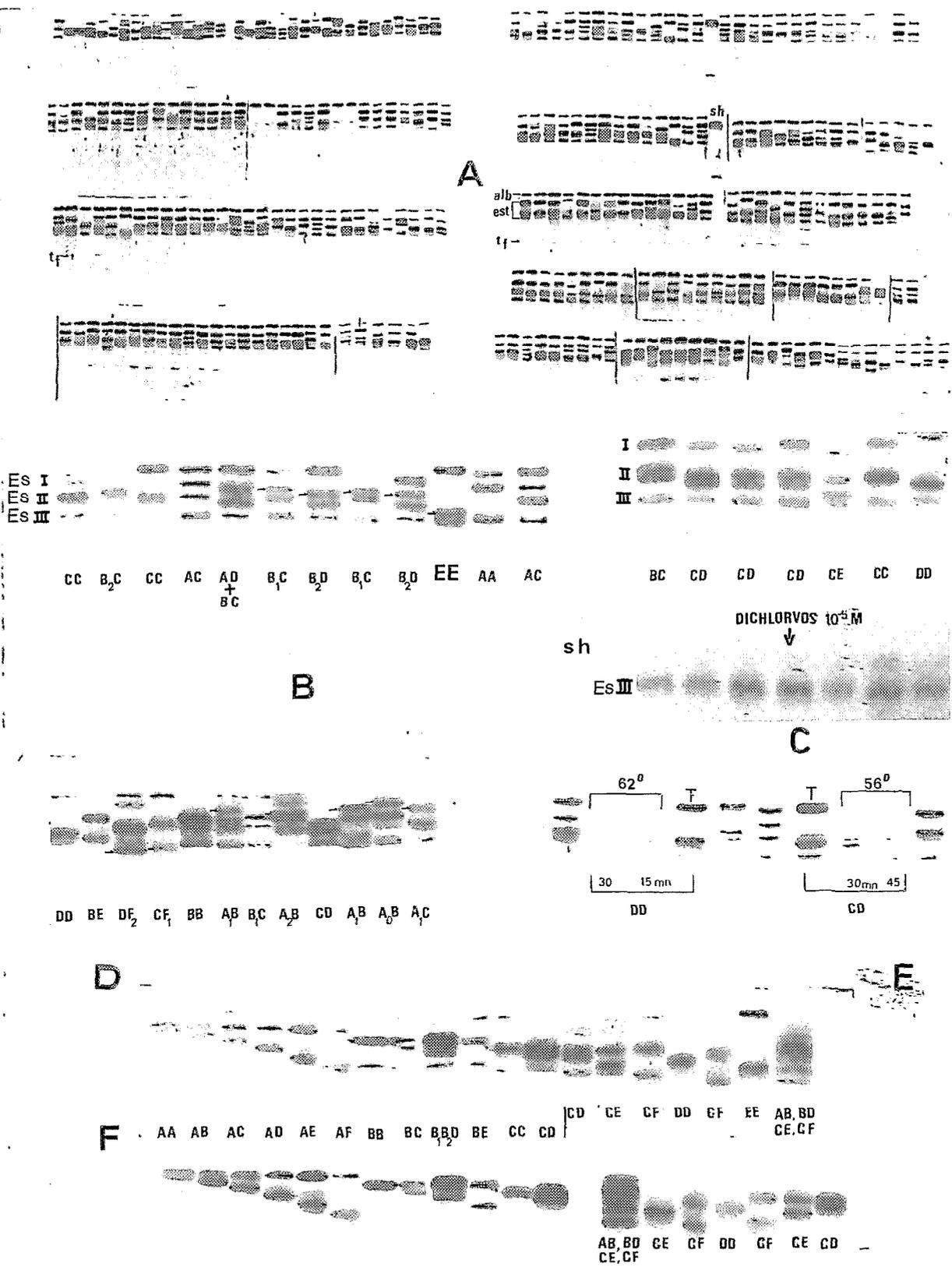


Fig. 1. — Représentation schématique des divers phénotypes d'estérases du groupe ES II et des différentes zones occupées par les autres groupes d'estérases. A gauche, schéma de l'électrophorogramme obtenu avec le sérum de *Sardinella aurita*.

(1) L'électrophorèse a été effectuée en gel de polyacrylamide à concentration croissante de 4 à 24 % avec le matériel Gradipore. Tampon tris-borate-EDTA de pH = 8,28 et

17 heures de migration à 70 volt au redresseur de courant (39 à 17mA).



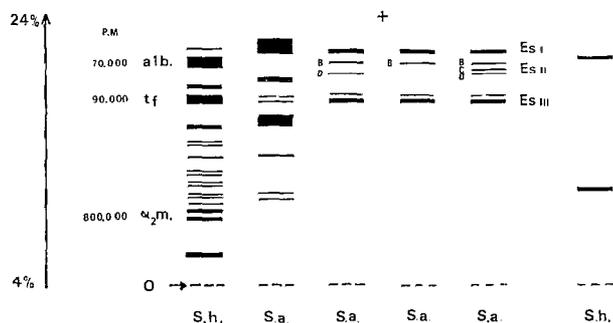


Fig. 2. — Schéma représentatif de l'électrophorèse effectuée en gel de polyacrylamide à gradient de concentration de 4 à 24% (Gradipore). Tampon Trisborate-Edta de pH = 8,28. Migration à 70 volts (39 à 17 mA) pendant 17 heures. Révélation des protéines totales (à gauche) au noir amide 10B et des estérases (à droite) avec la solution utilisée pour la révélation en gel d'amidon. Le sérum humain (S.H.) sert de référence et en particulier l'albumine et la transferrine de poids moléculaires 70 à 90 000 ainsi que l'estérase lente (révélée en brun) et l'estérase rapide (révélée en rose). Quatre pools de sérums de *Sardinella aurita* ont été utilisés. Le premier (à gauche) a été révélé au noir amide 10B et montre une albumine de poids moléculaire inférieur à l'albumine humaine. Les trois autres ont subi la révélation des estérases, Es I et Es III se colorant en brun et Es II en violet. On retrouve de façon très précise les bandes correspondant aux phénotypes déterminés en gel d'amidon : BD (hétérozygote), B (homozygote) et BGD (pool de BG, BD et GD).

avaient été conservés plusieurs mois congelés à - 30° puis lyophilysés et enfin reconstitués 5 mois plus tard à 43 g/l de protéines avec de l'eau distillée : les trois groupes d'estérases sont restés très actifs et ont été très bien identifiés à partir de 8 µl de sérum.

L'analyse en gel d'amidon révèle aussi de faibles traces d'estérases entre Es III et la transferrine (Es IV) et entre la transferrine et le point de départ de la migration (Es V).

(2) KINGSBURY et MASTERS (1970) donnent des poids moléculaires comparables pour certaines estérases de mammifères :

— a) 47 à 55 000 chez le rat } Carboxylestérases  
47 à 69 000 chez le mouton } (sous-groupe V)

— b) 72 à 76 000 chez le mouton } Carboxylestérases  
77 à 79 000 chez le porc } (sous-groupes I et II)  
79 à 81 200 chez le bœuf }  
et d'autres de poids moléculaires plus élevés.

— c) 87 000 chez le porc } Acétylestérases  
88 000 chez le bœuf } (sous-groupe I)

← légende planche ci-contre.

A — Electrophoregrammes de près de 300 sérums de *Sardinella aurita* avec révélation des estérases suivie de la coloration des protéines totales.

B — Zynogramme des estérases de 12 sérums de *S. aurita* et d'un sérum humain (S.H.). Les trois principaux groupes d'estérases sont indiqués ainsi que les génotypes correspondants du groupe Es II où l'on remarque le génotype rare EE et les positions B<sub>1</sub> et B<sub>2</sub> occupées par la bande B.

C — Zynogramme des estérases de 7 sérums de *S. aurita*. En haut : révélation normale de la tranche inférieure du gel. En bas : révélation après incubation de la tranche moyenne dans le dichlorvos 10<sup>-5</sup>M. Seul Es III est alors révélé.

D — Zynogramme des estérases de 12 sérums de *S. aurita* montrant la bande très rare F (DF<sub>2</sub>, CF<sub>1</sub>) et les positions A<sub>0</sub>, A<sub>1</sub>, et A<sub>2</sub> occupées par la bande A.

E — Action de la température sur les 3 principaux groupes d'estérases de *S. aurita*. Incubation à 62° : seul Es II subsiste (témoin DD). Incubation à 56° : Es I est dénaturé (témoin CD).

F — Zynogrammes des estérases de sérums de *S. aurita* représentant 16 génotypes différents de Es II (5 homozygotes et 11 hétérozygotes). En haut : révélation avec α-N-acétate + β-N-acétate. En bas : révélation avec β-N propionate.

### 2.3.1. GROUPE D'ESTÉRASES Es I.

Ce groupe d'estérases a la plus grande mobilité électrophorétique relative et un poids moléculaire inférieur à 70.000<sup>(2a)</sup>. Il se révèle selon une ou deux bandes, parfois aucune, d'intensité variable. Ces bandes occupent plusieurs positions, les plus lentes se trouvant au niveau des bandes rapides de Es II. Le polymorphisme est net et l'existence d'allèles au locus Es I est probable.

Les estérases de ce groupe sont inhibées par le dichlorvos 10<sup>-5</sup>M mais non par l'ésérine ou le p. CMB et sont dénaturées après une incubation de 30 mn à 56 °C. Ce sont des ALIESTERASES (CARBOXYLESTERASES) thermolabiles à rapprocher de la carboxylestérase thermolabile de faible poids moléculaire décrite chez le poisson-chat *Cnidogobius megastomus* par HOLMES. L'ordre de préférence des substrats pour la révélation de ce groupe d'estérases étant l'α-N-acétate, l'α-N-propionate puis l'α-N-butyraté on peut les appeler ACÉTYL-ALIESTERASES thermolabiles (type morue d'AUGUSTINSSON). Il pourrait être comparé au groupe rapide d'estérases du sérum du hareng décrit par NAEVDAL (voir paragraphe 2.2.).

### 2.3.2. GROUPE D'ESTÉRASES Es II.

Ce groupe d'estérases se distingue très bien des groupes voisins par la couleur violette due à la révélation utilisée, les autres estérases se révélant en brun. Il apparaît sous la forme d'une ou 2 bandes (exceptionnellement 3) d'intensité et de mobilité variables et de poids moléculaires compris entre 70.000 et 80.000<sup>(2b)</sup>. Les bandes occupent 5 positions principales A, B, C, D, E (très rarement F) correspondant à des vitesses de migration relative décroissantes et à des poids moléculaires croissants. Les bandes les moins rapides se trouvent au niveau du

groupe Es III mais s'en distinguent par leur capacité d'hydrolyser le  $\beta$ N-propionate (comme les isoenzymes lentes du groupe I chez *Homarus americanus* se distinguent du groupe II en hydrolysant l' $\alpha$ N-butyrate).

Les estérases de ce groupe sont inhibées par le dichlorvos  $10^{-5}M$  mais non par l'ésérine ou le p. CMB et ne sont pas dénaturées par une incubation de 30 mn à  $56^{\circ}$ . Ce sont des *ALIESTERASES* (*CARBOXYLESTERASES*) *thermostables* à rapprocher des carboxylestérases *thermostables* que l'on trouve en forte concentration dans le sérum de quelques mammifères et du canard *Cairina moschata* (HOLMES *et al.*, 1968). L'ordre de préférence des substrats pour la révélation de ce groupe d'estérases étant l' $\alpha$ N-propionate, l' $\alpha$ N-butyrate, l' $\alpha$ N-acétate puis le  $\beta$ N-propionate on peut les appeler *PROPIONYL-ALIESTERASES thermostables*. Ce groupe Es II est de nature identique à l'estérase Es I de *Calosomus clarkii* décrite par KOEHN et RASMUSSEN (1967). Il peut aussi être comparé au groupe lent d'estérases du sérum du hareng décrit par NÆVDAL. Le polymorphisme très net de ce groupe ainsi que la possibilité de l'isoler des groupes voisins par sa coloration différentielle, l'élimination de Es I par la chaleur, l'utilisation de  $\beta$ N-propionate (peu utilisé par Es III) et les différences de poids moléculaire, l'a fait choisir en priorité pour une étude de génétique des populations. On verra plus loin que ce groupe est probablement déterminé génétiquement par 5 ou 6 gènes alléomorphes au locus Es 2.

L'ensemble des deux groupes Es I et Es II est comparable aux aliésterases du groupe 2 décrit par RIDGWAY *et al.* dans le plasma du hareng et qui comporte jusqu'à 7 bandes.

### 2.3.3. GROUPE D'ESTÉRASES ES III.

Ce groupe d'estérases sous la dépendance du locus Es 3, a une mobilité électrophorétique plus faible que les deux autres et le poids moléculaire le plus élevé : 90.000<sup>(2e)</sup>. Il se révèle selon plusieurs bandes : la bande principale, toujours très visible, est la plus lente, et des bandes secondaires de moins en moins visibles vers l'anode (faisant penser à la présence de sous unités) migrent au niveau de Es II. Ce groupe d'estérases n'est *pas inhibé par le dichlorvos*  $10^{-5}M$  ni par l'ésérine mais ne l'est pas non plus par le p. CMB. et il est toujours présent après dialyse du sérum contre de l'eau distillée. On peut considérer cette enzyme comme étant de type intermédiaire entre les aliésterases et les arylestérases ou *ACÉTYLESTÉRASES* selon les critères employés par HOLMES et MASTERS (1967). Elle se distingue d'ailleurs des deux aliésterases précédentes par

d'autres caractères : elle est sensible à la forme  $\alpha$  ou  $\beta$  du substrat, se révélant moins bien avec le  $\beta$ N-acétate qu'avec l' $\alpha$ N-acétate, et ne se révèle pas du tout avec le  $\beta$ N-propionate dans des sérums conservés congelés quelques mois alors qu'elle hydrolyse toujours l' $\alpha$ N-propionate.

Es III est beaucoup moins thermolabile que Es I et ne se colore pas en violet comme Es II. L'ordre de préférence des substrats pour la révélation de Es III est :  $\alpha$ N-propionate,  $\alpha$ N-acétate et  $\alpha$ N-butyrate ; on peut donc appeler ces estérases *PROPIONYL-ACÉTYLESTÉRASES*. Ce groupe d'estérases est à rapprocher de l'aliésterase lente du plasma de l'anguille, de Er I décrit chez *Fundulus heteroclitus* (où l'auteur n'a pas utilisé le p. CMB.) et de l'aryléstérase Ar II du plasma des mammifères qui hydrolyse les composés organophosphorés.

### 2.3.4. GROUPE D'ESTÉRASES ES IV ET ES V.

D'autres bandes d'estérases apparaissent faiblement sur les zymogrammes : elles se révèlent mieux avec un substrat de forme  $\beta$  et hydrolysent mieux le  $\beta$ N-acétate que le  $\beta$ N-propionate. Nous avons appelé Es IV les bandes comprises entre le groupe Es III et la transferrine et Es V une bande révélée en rose avec le mélange  $\alpha$ N-acétate +  $\beta$ N-acétate. Es V se situe au niveau de la fraction 9 du sérum et coïncide avec une fraction lipidique mise en évidence à l'Oil red O.

### 2.4. Étude génétique du groupe d'estérases Es II.

Posons comme principe que les stocks présumés de sardinelles que nous essayons de définir représentent chacun une population où n'importe lequel des individus peut s'accoupler à n'importe quel autre sans choix et sans limitation de déplacement et qu'il n'y a ni mutation, ni sélection au sein de cette population. Dans ce cas les proportions à l'origine des différents gènes déterminant les estérases se maintiennent de génération en génération selon la loi de HARDY-WEINBERG.

Supposons de plus que le système d'estérases Es II mis en évidence par électrophorèse dépende de 6 gènes alléomorphes codominants Es II<sup>A</sup>, Es II<sup>B</sup>, Es II<sup>C</sup>, Es II<sup>D</sup>, Es II<sup>E</sup> et Es II<sup>F</sup>. De façon générale le nombre de combinaisons obtenues avec n allèles pris deux par deux est égal à  $n + (n - 1) + (n - 2) + \dots + 1 = n \frac{(n+1)}{2}$  ; dans le cas qui nous occupe il existe  $6 \frac{(6+1)}{2} = 21$  génotypes possibles dont 2 seulement (FF et BF) n'ont pas été trouvés

et impliquent l'action de l'allèle très rare Es II<sup>F</sup>. Il est donc préférable de grouper l'allèle Es II<sup>F</sup> avec l'allèle rare Es II<sup>E</sup> et de considérer l'hypothèse selon laquelle le système d'estérases Es II dépendrait de 5 gènes allélomorphes codominants de fréquences p, q, r, s, t. Les fréquences théoriques des 15 génotypes alors possibles sont les suivantes :

AA - p<sup>2</sup> AB - 2 pq BC - 2 qr CD - 2 rs DE - 2 st  
 BB - q<sup>2</sup> AC - 2 pr BD - 2 qs CE - 2 rt  
 CC - r<sup>2</sup> AD - 2 ps BE - 2 qt  
 DD - s<sup>2</sup> AE - 2 pt  
 EE - t<sup>2</sup>

Analysons le système d'estérases Es II du lot 33 par exemple. Le tableau 4 donne les fréquences

TABLEAU 4

Fréquence des gènes Es II<sup>A</sup>, B, C, D, E du lot 33

Nature des gènes	Lot 33	
	Effectifs	Fréquence
Es II <sup>A</sup> .....	18	0,082
Es II <sup>B</sup> .....	71	0,326
Es II <sup>C</sup> .....	77	0,353
Es II <sup>D</sup> .....	51	0,234
Es II <sup>E</sup> .....	1	0,004
Es II <sup>A+E</sup> = Es II <sup>A*</sup>	19*	0,087
Totaux.....	218	0,999

des gènes observés qui permettent de calculer les effectifs théoriques définis précédemment d'après la loi de distribution de HARDY-WEINBERG. La distribution de fréquences observée pour les génotypes du système d'estérases Es II diffère de celle calculée à partir de notre hypothèse génétique et pour savoir si cette hypothèse de travail est valable il faut rechercher si l'écart constaté entre les deux distributions peut être imputé à l'échantillonnage ou non. On est amené à caractériser la divergence entre les deux distributions par un test de  $\chi^2$  (chi. 2). Pour comparer entre elles des classes d'effectifs suffisants nous avons d'abord groupé l'allèle rare Es II<sup>F</sup> (Es II<sup>F</sup> n'a pas été détecté dans le lot 33) avec l'allèle peu fréquent Es II<sup>A</sup> (Es II<sup>A+E</sup> = Es II<sup>A\*</sup>) ce qui abaisse le nombre de génotypes possibles à 10. Ensuite les deux génotypes de faible effectif A\*A\* et A\*D sont réunis en une seule classe (tableau 5).

Dans le cas présent le  $\chi^2$  trouvé ( $\chi^2 = 5,24$ ) n'infirme pas notre hypothèse de travail selon

TABLEAU 5

Distribution des divers génotypes du lot 33. Le test du  $\chi^2 = 5,24$  confirme l'hypothèse génétique (0,50 > probabilité > 0,30) puisque avec 5 degrés de liberté il y a au moins 30 % de chances pour que  $\chi^2$  égale ou dépasse 6,06

Estérases Es II	Effectifs du Lot 33		(obs.-cal.) <sup>2</sup> cal.
	Observés	Calculés	
Génotypes			
A* A* } A* D } .....	2 { 5 { 7	0,82 { 4,44 { 5,26	0,57
B B.....	10	11,58	0,22
C C.....	17	13,58	0,86
D D.....	4	5,97	0,65
A* B.....	7	6,18	0,11
A* C.....	3	6,69	2,03
B C.....	23	25,09	0,17
B D.....	21	16,63	1,15
C D.....	17	18,01	0,05
Totaux.....	109	108,99	$\chi^2 = 5,24$
Homozygotes..	33	31,95	0,03
Hétérozygotes..	76	77,04	0,01
Totaux.....	109	108,99	$\chi^2 = 0,04$

laquelle le groupe d'isoenzymes Es II du lot 33 mis en évidence par électrophorèse est contrôlé génétiquement par 5 allèles codominants. La comparaison entre homozygotes et hétérozygotes indique en outre un bon équilibre génétique. L'analyse des autres lots (voir deuxième Partie) confirme notre hypothèse génétique avec une sécurité équivalente et l'analyse détaillée du lot 37 (tableaux 15 et 18), permet de penser qu'elle est indépendante du sexe et de la taille des poissons adultes.

En conclusion le groupe d'isoenzymes Es II de *Sardinella aurita* peut donc être considéré comme étant contrôlé génétiquement par 5 gènes alléliques codominants.

REMARQUES.

Les différentes bandes mises en évidence par électrophorèse et correspondant au système d'estérases Es II se révèlent avec des intensités variables qui traduisent très probablement un caractère quantitatif. Les bandes des homozygotes sont généralement plus larges et leur coloration est plus intense que celles des hétérozygotes. Ce caractère quantitatif pourrait traduire des activités différentes selon les isoenzymes envisagées et mériterait d'être étudié. Certaines constatations enfin soulèvent des problèmes non élucidés :

1. La bande A semble occuper deux niveaux principaux

différents très rapprochés  $A_1$  ou  $A_2$  selon quelle est plus ou moins rapide. L'électrophorèse d'un mélange d'homozygotes  $A_2$  et  $A_1$  se traduisant par la présence d'une seule bande sur le zymogramme. Une seule fois sur les 127 bandes A observées nous avons trouvé une bande très rapide  $A_0$ . (Planche I, D).

2. La bande B occupe 3 niveaux différents  $B_1$ , B,  $B_2$ , la bande B de l'homozygote s'étendant presque toujours des niveaux  $B_1$  à  $B_2$  alors que chez les hétérozygotes on observe  $B_1$ , B ou  $B_2$  et même parfois  $B_1 B_2$ . (Planche I, B, D).

3. Une troisième bande, faible, est parfois visible au niveau de C ou D. Il pourrait s'agir d'une bande du groupe Es III dont l'indétermination subsiste du fait que le dichlorvos n'est pas employé systématiquement.

### 3. DEUXIÈME PARTIE

#### 3.1. Les estérases comme moyen d'étude des populations de poissons.

Pour l'étude des populations de poissons on recherche des estérases présentant un polymorphisme déterminé génétiquement et donnant lieu à la formation d'isoenzymes. Les isoenzymes sont les formes multiples d'une enzyme donnée que l'on trouve dans un même organisme et ayant des activités catalytiques similaires (SHAW, 1960). Le terme est employé soit dans un sens large pour nommer toutes les bandes révélées sur un même zymogramme soit dans un sens restreint aux seules enzymes de structure similaire.

L'interprétation de l'intensité et du nombre des bandes est délicate, des variations pouvant être dues à des facteurs très différents et nullement génétiques. Ainsi l'intensité de certains types d'estérases du plasma de cheval varie après plusieurs décongelations successives (GAHNE, 1965) et au cours de l'électrophorèse sur acétate de cellulose le sérum albumine bovine se révèle par une bande en tampon phosphate, et par deux bandes en tampon phosphate-borate (CANN et GOAD). Ce dernier résultat prouvant qu'une seule macromolécule peut donner deux zones par interaction avec les ions borate sans traduire pour autant une hétérogénéité.

L'interprétation est rendue encore plus difficile lorsque les enzymes étudiées donnent lieu à la formation de *subunités* ou de *polymères*. CLEGG et Mc CABE (cités par FUJINO, 1970) décrivent un système d'aliestérases dans le foie de *Katsuwonus pelamis* composé de 4 subunités 1, 2, 3, 4 sous la dépendance de 4 allèles codominants et formant des *dimères*. Seuls les dimères 1-1, 1-2, 1-3 et 1-4 ont été trouvés sur les 121 individus étudiés.

Enfin, pour tester valablement des hypothèses concernant la génétique des populations il faut que le système utilisé comporte plus de phénotypes que d'allèles (COTTERMAN, 1954).

Voyons l'utilisation des estérases dans l'étude des populations de trois familles de poissons commerciaux, les clupeidae, scombridae et thunnidae :

#### CLUPEIDAE

*Clupea harengus* : RIDGWAY *et al.* (1970) décrivent parmi les aliestérases extraites du cœur et du foie un groupe (le groupe 1, le plus rapide) composé de 5 bandes sous la dépendance de 5 allèles codominants. Les différentes bandes sont alors présentes seules ou par paires, les 2 bandes les plus rares (la plus rapide et la plus lente) n'apparaissent qu'à l'état d'hétérozygote. *Deux populations distinctes sont caractérisées par des fréquences différentes pour 2 des 5 allèles considérés*. Le groupe 2, très actif dans le plasma comporte jusqu'à 7 bandes distinctes.

*Sprattus sprattus* : HOWLETT *et al.* (1969) à partir d'extraits de muscles de 53 individus étudiés par électrophorèse en gel d'amidon décrivent 5 bandes d'estérases (révélées par l' $\alpha$ N-acétate et le fast-blue RR) dans une région de faible migration. Ces 5 bandes A, B, C, D, E seraient sous la dépendance de 5 gènes donnant 15 génotypes théoriques. Dans le premier lot de 33 individus où l'allèle  $Esm^B$  est rare les génotypes EE, AE, CE et DE sont absents; dans le deuxième lot de 20 individus l'allèle  $Esm^A$  est absent et seulement 7 génotypes ont été trouvés. Les auteurs suggèrent que les 2 lots soient considérés comme issus de 2 stocks de sprats différents en se basant sur les différences observées dans les fréquences des gènes rapportées ci-dessous :

	$Esm^A$	$Esm^B$	$Esm^C$	$Esm^D$	$Esm^E$
Lot 1 :	0,167	0,273	0,227	0,318	0,015
Lot 2 :	0,000	0,175	0,175	0,375	0,275

Nous remarquons que l'absence de  $Esm^A$  chez 20 individus (lot 2) ne prouve pas son absence dans la population correspondante. Il est en outre risqué de tirer des conclusions avec un lot de 20 individus où 15 phénotypes différents sont théoriquement possibles.

#### SCOMBRIDAE

*Scomber scombrus* : Une étude concertée entre trois laboratoires européens (Lowestoft, Ijmuiden et Bergen) a été effectuée par JAMIESON, DE LIGNY et NÆVDAL sur les estérases du sérum de plus de 3.500 individus. JAMIESON trouve 7 allèles codominants déterminant 28 phénotypes théoriques dont 21 trouvés expérimentalement. Trois lots sont en équilibre génétique et représentent un seul stock. On constate dans les autres lots des *excès d'homozygotes conduisant à penser qu'il s'agit de mélanges*. DE LIGNY groupe 2 à 2 les bandes difficiles à différencier sur les zymogrammes (e, f et r, s). Elle

constate une grande *divergence entre les phénotypes observés et ceux calculés chez les mâles de plus de 30 cm* de la région sud de la mer du nord mais non chez les mâles de 26 à 30 cm. NÆVDAL constate aussi un excès d'homozygotes indiquant un mélange de stocks alors qu'il ne semble pas y avoir de stocks régionaux. Il attire l'attention sur une sélection possible contre les hétérozygotes (hétérozis négatif) et sur une erreur possible de lecture des bandes lorsque l'une d'entre elles, trop faible, passe inaperçue et fait conclure à un homozygote.

THUNNIDAE

La synthèse effectuée par FUJINO (1970) sur les études de biochimie génétique des thons rapporte en particulier les travaux de FUJINO et KANG et ceux de SPRAGUE sur les estérases de 5 espèces dont deux ont donné lieu à une étude des populations : *Thunnus alalunga* et *Katsuwonus pelamis*.

*Thunnus alalunga* possède un système d'estérases  $E_{AL}$  indépendant du sexe et déterminé par 3 allèles codominants donnant 3 phénotypes dont l'un se trouve uniquement dans l'Océan Atlantique, les deux autres étant présents à la fois dans l'Atlantique et le Pacifique. SÉRÈNE (1969) ayant étudié 165 individus du nord-est de l'Atlantique compare ses résultats à ceux obtenus par FUJINO sur des individus de l'Atlantique sud et conclut à l'identité des deux populations.

*Katsuwonus pelamis* : Cette espèce possède un système d'estérases  $E_{sj}$  déterminé par 3 allèles codominants (3 bandes et 6 phénotypes) qui a permis de séparer les populations de l'ouest-Pacifique de celles du centre et de l'est-Pacifique. Trois bandes rares supplémentaires portent à 10 le nombre de phénotypes réellement observés.

Dans l'Océan Atlantique aucun des 5 systèmes génétiques employés sur les 215 individus de la mer des Caraïbes et les 105 individus du golfe de Guinée n'a pu démontrer une hétérogénéité de la population de *K. pelamis* ni permettre de la distinguer des populations est et centre-Pacifique. La distinction est par contre très nette avec la population ouest-Pacifique.

3.2. Étude des populations de *Sardinella aurita* de Dakar.

Le problème qui se pose pour l'exploitation des *Sardinella aurita* à Dakar est le suivant :

Les *Sardinella aurita* pêchées au cours de l'année par les sardiniers Dakarais sont-elles prélevées sur un ou sur plusieurs stocks de poissons ? Pour BOELY (1971) « il semble que nous soyons en présence sur les côtes du Sénégal de deux populations en relation

avec les différentes masses d'eau qui se succèdent sur ces côtes ».

— une population sénégal-mauritanienne semblant liée aux eaux canariennes froides et salées et qui serait exploitée approximativement de janvier à juin.

— une population guinéo-sénégalaise qui serait liée aux eaux chaudes et dessalées venant de Guinée et qui serait exploitée de septembre à novembre.

Il était donc clair qu'il fallait effectuer pour chacune des deux périodes trois prélèvements distincts à quelques jours d'intervalle dans les eaux de Guinée, de Sénégambie et de Mauritanie, c'est-à-dire dans la zone de pêche des sardiniers dakarais (ce que nous avons pu faire) qui est une zone de variation hydrologique, mais aussi au sud (Guinée) et au nord (Mauritanie) de cette zone ce qui n'a pu être fait faute de moyens à la mer. Nous verrons au cours de la discussion les conséquences d'un échantillonnage restreint à une zone qui pourrait être une zone de mélange.

L'étude a porté sur 391 individus de la période octobre-novembre 1971 et sur 249 individus du mois d'avril 1972 (tableau 1).

3.2.1. POPULATION D'OCTOBRE-NOVEMBRE 1971

Cinq prélèvements ont été effectués : trois sur un sardinier (lots 29, 31 et 32), un à la senne de plage (lot 33) et le dernier sur le navire de recherche « Laurent Amaro » (lot 36).

3.2.1.1. Étude des lots 29, 31 et 32. — Le tableau 6 indique les génotypes observés pour les différents lots. Afin de réunir dans un même groupe ces trois

TABLEAU 6

Distribution des divers génotypes des lots 29, 31 et 32

Es II Génotypes	Effectifs observés		
	Lot 29	Lot 31	Lot 32
A A*	2	3	1
B B	2	11	11
C C	6	2	5
D D	1	4	1
A B	2	5	3
A*C	4	9	4
A*D	1	3	6
B C	9	12	14
B D	10	10	10
C D	3	9	20
Totaux	40	68	75

TABLEAU 7

Test d'hétérogénéité entre les lots 29, 31 et 32  
 $\chi^2 = 6,75 + 1,79 + 5,32 = 13,86$  pour  $\nu = 8$

Es II	Lots 29+31+32		Lot 29			Lot 31			Lot 32			
	Génotypes	Effectifs	Pourcentages	Calculés	obs.	(obs.-cal.) <sup>2</sup> cal.	Calculés	obs.	(obs.-cal.) <sup>2</sup> cal.	Calculés	obs.	(obs.-cal.) <sup>2</sup> cal.
A A*	6	3,30	1,32	18,84	16	0,42	2,24	26	0,40	2,47	20	1,15
A*B	10	5,46	2,20				3,71			4,09		
A*C	17	9,29	3,72				6,32			6,97		
A*D	10	5,46	2,20				3,71			4,09		
C C	13	7,10	2,84				4,83			5,32		
D D	6	3,30	1,32	2,24	2,47							
B B	24	13,11	5,24	2	2,00	8,91	11	0,49	9,83	11	0,14	
B C	35	19,13	7,65	9	0,24	13,01	12	0,08	14,35	14	0,00	
B D	30	16,39	6,56	10	1,80	11,14	10	0,12	12,29	10	0,43	
C D	32	17,49	7,00	3	2,29	11,89	9	0,70	13,12	20	3,60	
Totaux	183	100,03	40,05	40	$\chi^2_{29} = 6,75$	68,00	68	$\chi^2_{31} = 1,79$	75,00	75	$\chi^2_{32} = 5,32$	

TABLEAU 8

Fréquences et intervalles de confiance des fréquences des gènes du groupe 1 (lots 29, 31 et 32). L'intervalle de confiance est calculé pour un coefficient de sécurité de 95 % avec la formule  $f \pm 2 \sqrt{\frac{f(1-f)}{n}}$ . Pour les pourcentages voisins de zéro on a utilisé le tableau F p. 68 du livre de M. LAMOTTE (1971)

Nature des gènes	Groupe 1 (lots 29+31+32)	
	Effectifs	Fréquences
Es IIA	42	0,083 < 0,1147 < 0,147
Es IIB	123	0,286 < 0,3361 < 0,386
Es IIC	110	0,252 < 0,3005 < 0,348
Es IID	85	0,187 < 0,2322 < 0,277
Es IIE+F	6	0,006 < 0,0164 < 0,031
Es IIA+E+F = Es IIA*	48*	0,1311*
Totaux	366	1,0000

lots pêchés au même endroit sur une période de 15 jours un test d'hétérogénéité a été effectué (tableau 7). Le nombre insuffisant d'effectifs de certaines classes nécessite un regroupement qui entraîne une baisse importante du degré de liberté ( $\nu = 8$ ). Si la valeur du  $\chi^2 = 13,86$  ne permet pas de conclure à l'hétérogénéité des lots la probabilité est faible et confirme le fait sur lequel nous avons déjà insisté qu'il est préférable d'effectuer un seul prélèvement d'effectif élevé plutôt que plusieurs

TABLEAU 9

Distribution des 183 génotypes du groupe 1 (lots 29, 31 et 32), et test de conformité par le calcul du  $\chi^2$  ( $\nu = 5$ ). La comparaison entre les homozygotes et les hétérozygotes indique un très bon équilibre génétique

Es II	Effectifs du groupe 1 (lots 29+31+32)		(obs.-cal.) <sup>2</sup> cal.	
	Génotypes	Observés		Calculés
A A* } D D }	6 } 6 }	12	3,14 } 9,87 } 13,01	0,08
B B	24	20,66	0,54	
C C	13	16,52	0,75	
A* B	10	16,12	2,32	
A* C	17	14,42	0,46	
A* D	10	11,14	0,11	
B C	35	36,95	0,05	
B D	30	28,55	0,07	
C D	32	25,54	1,63	
Totaux	183	182,91	$\chi^2 = 6,01$	
Homozygotes	49	50,19	0,03	
Hétérozygotes	134	132,72	0,01	
Totaux	183	182,91	$\chi^2 = 0,04$	

d'effectifs faibles car il est parfois difficile de les considérer comme issus d'une même population.

Nous considérons que les lots 29, 31 et 32 sont

issus d'une même population et nous les groupons par la suite sous la dénomination de *groupe 1*.

Le tableau 8 donne la fréquence des gènes observés pour ce groupe.

La distribution de fréquence des 183 génotypes du groupe 1 (tableau 9) est conforme à la distribution théorique calculée à l'aide de la fréquence des gènes selon la loi de HARDY-WEINBERG ( $\chi^2 = 6,01$  pour  $\nu = 5$ ) et la comparaison entre les homozygotes et les hétérozygotes indique un très bon équilibre génétique.

3.2.1.2. *Étude du lot 33.*

Ce lot correspond à des poissons capturés à la senne de plage à Thiaroye au moment d'une remontée d'eau froide (poussée d'upwelling) entraînant une baisse de la température de l'eau de surface de 27°5 à 25°6 et coïncidant avec l'apparition durant 3 jours de nombreux bancs de sardinelles en baie de Gorée. C'est un lot homogène (figure 3) de sex ratio équilibré : 50,5 % de mâles pour 49,5 % de femelles. Ce lot a servi à l'étude génétique du groupe d'estérases Es II (se reporter au chapitre 2.4 et aux tableaux 4 et 5).

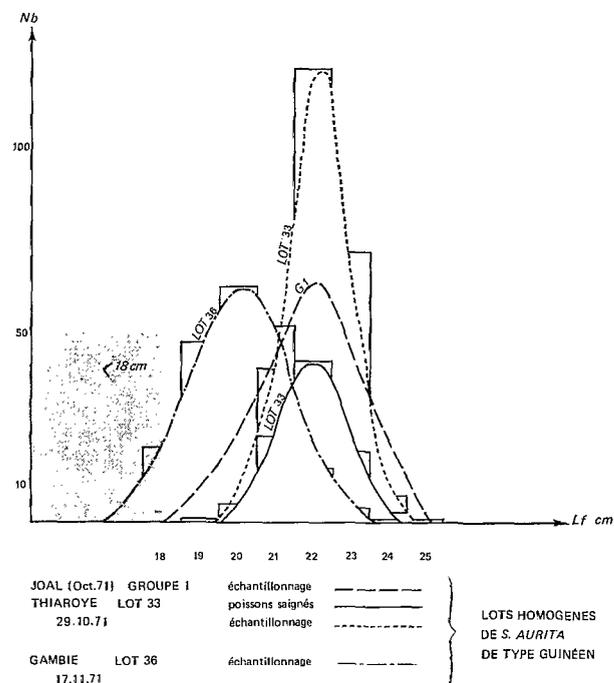


Fig. 3. — Courbes de fréquences des longueurs des *Sardinella aurita* pêchées en octobre-novembre au Sénégal.

3.2.1.3. *Étude du lot 36.*

Les poissons de ce lot ont été pêchés en Gambie le 17 novembre 1971 dans des eaux encore chaudes

(température de surface = 26°). Ils sont légèrement plus petits (Lf de mode = 20 cm) que ceux des lots précédents mais constituent un groupe homogène (figure 3) issu de la reproduction de l'automne 1970.

Le tableau 11 donne la distribution des divers génotypes observés, elle est en accord avec la distribution calculée selon la loi de Hardy-Weinberg et là encore l'équilibre génétique semble réalisé. Le tableau 10 indique la fréquence des gènes observés pour le lot 36.

TABLEAU 10

Fréquences des gènes et intervalles de confiance des fréquences des gènes du lot 36

Nature des gènes	Effectifs	Fréquences
Es IIA.....	22	0,070 < 0,1111 < 0,168
Es IIB.....	59	0,235 < 0,2980 < 0,361
Es IIC.....	61	0,239 < 0,3081 < 0,377
Es IID.....	55	0,215 < 0,2778 < 0,341
Es IIE.....	1	0,000 < 0,0050 < 0,028
Es IIA+IE = Es IIA*....	23*	0,1161*
Totaux.....	198	1,0000

TABLEAU 11

Distribution des divers génotypes du lot 36. Le calcul du  $\chi^2$  indique un très bon équilibre génétique

Es II Génotypes	Effectifs		(obs.-cal.) <sup>2</sup> cal.
	Observés	Calculés	
A A* } .....	1 } 7	1,33 } 7,72	0,07
A* D } .....	6 } .....	6,39 } .....	
B B.....	9	8,79	0,00
C C.....	11	9,40	0,27
D D.....	12	7,64	2,49
A* B.....	7	6,85	0,01
A* C.....	8	7,08	0,12
B C.....	20	18,18	0,17
B D.....	14	16,39	0,35
C D.....	11	16,95	2,09
Totaux.....	99	99,00	$\chi^2 = 5,57$
Homozygotes..	33	27,16	1,25
Hétérozygotes..	66	71,84	0,47
Totaux.....	99	99,00	$\chi^2 = 1,72$

TABLEAU 12

Test d'hétérogénéité entre les lots 33 et 36  
 $\chi^2 = 10$  pour  $v = 8$

Es II	Lots 33+36		Lot 33			Lot 36		
	Effectifs	Pourcentages	Calculés	obs.	$\frac{(\text{obs.}-\text{cal.})^2}{\text{cal.}}$	Calculés	obs.	$\frac{(\text{obs.}-\text{cal.})^2}{\text{cal.}}$
A A* } A*D }	14	6,73	7,33	7	0,00	6,66	7	0,02
B B.....	19	9,13	9,95	10	0,00	9,04	9	0,00
C C.....	28	13,46	14,67	17	0,37	13,32	11	0,40
D D.....	16	7,69	8,38	4	2,29	7,61	12	2,53
A*B.....	14	6,73	7,33	7	0,01	6,66	7	0,02
A*C.....	11	5,28	5,76	3	1,32	5,23	8	1,46
B C.....	43	20,67	22,53	23	0,00	20,46	20	0,01
B D.....	35	16,82	18,34	21	0,38	16,65	14	0,42
C D.....	28	13,46	14,67	17	0,37	13,32	11	0,40
Totaux.....	208	99,97	108,96	109	$\chi^2_{33} = 4,74$	98,95	99	$\chi^2_{36} = 5,26$

La simple comparaison des distributions de fréquence des génotypes des lots 33 et 36 (tableau 12) ne permet pas de penser qu'ils puissent être issus de populations différentes ( $\chi^2 = 10$ ,  $v = 8$ ).

### 3.2.2. POPULATION D'AVRIL 1972 :

Un seul prélèvement (lot 37) a été effectué sur la petite côte du Sénégal le 28 avril 1972 dans des eaux froides (température de surface = 16°). Les poissons pêchés étaient tous gras (annexe 2), et s'alimentaient sur un plancton très abondant. Le tiers des individus, mâles et femelles, étaient aux stades sexuels 4 et 5 et aucune concentration larvaire n'avait été détectée (1). Ce lot, hétérogène présente à l'échantillonnage deux modes importants l'un à 18 cm et l'autre à 21 cm (fig. 4). Les courbes des fréquences des longueurs des poissons saignés fait apparaître un troisième « mode » à 27 cm dû au fait que nous avons choisi les individus les plus grands pour satisfaire à l'hypothèse selon laquelle les individus supérieurs à 25 cm caractériseraient le stock sénégal-mauritanien (BOELY, 1971). La courbe de fréquences des longueurs des poissons saignés diffère donc de celle de l'échantillonnage mais se rapproche de la courbe d'un échantillonnage effectué

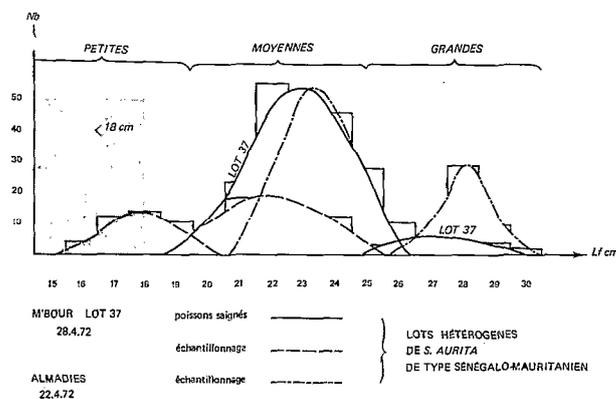


Fig. 4. — Courbes de fréquences des longueurs des *Sardinella aurita* pêchées en avril 1972 au Sénégal.

la semaine précédente sur un sardinier qui avait pêché plus au nord (Pointe des Almadies) et qui rend compte de la présence de grandes *Sardinella aurita*. (Lf mode = 28 cm).

Le sex ratio est déséquilibré en faveur des mâles (58 %) malgré notre choix pour les grands individus chez qui le pourcentage des mâles est inférieur à celui observé pour les individus <24 cm (tableau 13).

(1) F. CONAND, *Communication personnelle*. Entre Gambie et Cap-Vert aucune concentration de larves de *S. aurita* n'a été détectée les 20 avril et 8 mai. Par contre le 23 mai, sur les fonds de 200 à 600 m (13°20' N) on note de très grosses concentrations de larves.

TABLEAU 13

Sexe ratio des individus du lot 37 en fonction de la longueur

Sexe	Lf cm		Totaux
	Lf < 24,5 cm	Lf ≥ 24,5 cm	
Mâles.....	86	59	145
Femelles.....	58	45	103
Totaux.....	144	104	248
Pourcentage de mâles.....	60 %	57 %	58 %

Le tableau 14 donne la distribution des divers génotypes observés. L'excès d'homozygotes est plus grand pour ce lot qu'il n'a jamais été pour les lots pêchés en octobre-novembre alors même que le  $\chi^2 = 3,07$  des distributions de fréquences indique une très bonne conformité avec la loi de HARDY-WEINBERG (0,70 < probabilité < 0,60).

TABLEAU 14

Distribution des 249 génotypes du lot 37. La comparaison entre homozygotes et hétérozygotes indique un excès d'homozygotes

Es II Génotypes	Effectifs		$\frac{(\text{obs.}-\text{cal.})^2}{\text{cal.}}$
	Observés	Calculés	
A A* } A* D } .....	6 / 15	14,93	0,00
B B.....	30	24,75	1,11
C C.....	27	26,35	0,02
D D.....	18	17,22	0,03
A* B.....	13	13,14	0,30
A* C.....	14	15,62	0,17
B C.....	46	51,08	0,50
B D.....	38	41,30	0,26
C D.....	43	42,61	0,68
Totaux.....	249	249,00	$\chi^2 = 3,07$
Homozygotes..	81	70,63	1,52
Hétérozygotes..	168	178,37	0,60
Totaux.....	249	249,00	$\chi^2 = 2,12$

Les fréquences des gènes du lot 37 sont données dans le tableau 15.

TABLEAU 15

Fréquences des gènes et intervalles de confiance pour un coefficient de sécurité de 95 %

Nature des gènes	Lot 37	
	Effectifs	Fréquences
Es IIA.....	45	0,064 < 0,0904 < 0,116
Es IIB.....	157	0,274 < 0,3153 < 0,356
Es IIC.....	162	0,284 < 0,3253 < 0,366
Es IID.....	131	0,224 < 0,2630 < 0,302
Es IIE+IF.....	3	0,000 < 0,0060 < 0,013
Es IIA+IIE+IF = Es IIA*..	48*	0,0964*
Totaux.....	498	1,0000

Dans l'hypothèse où le lot 37, hétérogène, serait un mélange de *Sardinella aurita* dont les grands individus seraient typiques de la population sénégalomauritanienne nous avons traité séparément les poissons dont la longueur à la fourche est supérieure à 24,5 cm (tableau 16).

Les différences constatées sont peu importantes et si le rapport entre homozygotes et hétérozygotes ainsi que la conformité à la distribution théorique sont légèrement meilleurs chez les grands individus, les deux sous-groupes restent absolument comparables. Il faut remarquer cependant que les génotypes tels que nous les avons regroupés dans les distributions de fréquences ne font pas apparaître l'allèle rare Es IIE ce qui dans le cas présent offre un intérêt puisqu'il n'a pas été détecté chez les individus de plus de 24,5 cm. Cet allèle n'a été trouvé que deux fois pour le lot 37, à l'état hétérozygote, dans les génotypes : DE (mâle, stade 2, Lf = 22 cm) et AE+IF (mâle, stade 4, Lf = 23,5 cm)

La fréquence des gènes chez les grands individus est donc différente de celle observée pour les autres individus comme le fait apparaître le tableau 17. En particulier l'allèle rare Es IIE est absent chez les grands individus et la fréquence du gène Es IIB y est plus grande.

L'analyse des génotypes en fonction du sexe ne fait pas apparaître d'hétérogénéité due au sexe. On constate pour les mâles une meilleure conformité à la distribution théorique avec paradoxalement un plus grand excès d'homozygotes que pour les femelles.

TABLEAU 16

Distribution des génotypes du lot 37 en fonction de la longueur (sur 248 individus)

Génotypes	Effectifs dont la Lf < 24,5 cm			Effectifs dont la Lf ≥ 24,5 cm		
	Observés	Calculés	$\frac{(\text{obs.-cal.})^2}{\text{cal.}}$	Observés	Calculés	$\frac{(\text{obs.-cal.})^2}{\text{cal.}}$
A A* } A*D } .....	5 } 11 6 }	8,64	0,64	4	6,23	0,79
B B.....	16	14,31	0,37	14	10,38	1,26
C C.....	15	15,23	0,00	12	11,00	0,90
D D.....	11	9,96	0,10	7	7,19	0,00
A*B.....	7	8,75	0,35	6	6,32	0,02
A*C.....	8	9,03	0,11	6	6,52	0,04
B C.....	27	29,52	0,21	19	21,32	0,25
B D.....	19	23,88	0,99	18	17,25	0,00
C D.....	30	24,63	1,17	18	17,79	0,00
Totaux.....	144	143,95	$\chi^2 = 3,94$	104	104,00	$\chi^2 = 3,26$
Homozygotes.....	47	40,84	0,92	34	29,53	0,67
Hétérozygotes.....	97	103,11	0,36	70	74,47	0,26
Totaux.....	144	143,95	$\chi^2 = 1,28$	104	104,00	$\chi^2 = 0,93$

TABLEAU 17

Fréquences des gènes du lot 37 en fonction de la longueur

Nature des gènes	Lf < 24,5 cm		Lf ≥ 24,5 cm	
	Effectifs	Fréquence	Effectifs	Fréquence
Es II <sup>A</sup> .....	28	0,097	17	0,082
Es II <sup>B</sup> .....	85	0,295	71	0,341
Es II <sup>C</sup> .....	95	0,330	66	0,317
Es II <sup>D</sup> .....	77	0,267	54	0,260
Es II <sup>E</sup> .....	3	0,010	0	0,000
Es II <sup>A+B</sup> = Es II <sup>A*</sup> ...	31*	0,1076*	17*	0,0817*
Totaux.....	288	0,9999	208	0,9999

## 3.2.3. COMPARAISON ENTRE LES DEUX POPULATIONS.

Les deux populations que nous venons d'étudier du point de vue de leur polymorphisme biochimique présentent des caractéristiques biologiques différentes :

— la première population se trouve dans des eaux chaudes et dessalées (température > 25°, salinité < 35 ‰), les individus sont de tailles comparables, la population présentant une courbe de fréquences des longueurs unimodale (figure 3) et le sex ratio est équilibré (lot 33 : 50,5 % de mâles) (1).

— la deuxième population se trouve dans des eaux froides et salées (température ≈ 16°, salinité > 35 ‰), les individus sont de tailles très variables, la population présentant une courbe de fréquence plurimodale (figure 4) et le sex ratio est déséquilibré en faveur des mâles (lot 37 : 58 % de mâles) (1) comme cela a déjà été signalé par PROBATOV *et al.* (1960).

L'étude du polymorphisme du groupe d'estérases Es II permet-elle de dire si les deux populations sont génétiquement distinctes ? En d'autres termes les fréquences des allèles déterminant le groupe d'estérases Es II sont-elles significativement différentes ? Le tableau 19 regroupe les fréquences des différents gènes ainsi que leurs intervalles de confiance et la figure 5 représente graphiquement les intervalles de confiance des gènes.

(1) Il est intéressant de comparer ces chiffres à ceux donnés par POSTEL en 1959 qui ne trouve que 35 % de mâles sur 75 exemplaires pris en surface.

TABLEAU 18

Distribution des génotypes du lot 37 en fonction du sexe (248 individus)

Es II	Effectifs mâles			Effectifs femelles		
	Observés	Calculés	$\frac{(\text{obs.}-\text{cal.})^2}{\text{cal.}}$	Observés	Calculés	$\frac{(\text{obs.}-\text{cal.})^2}{\text{cal.}}$
A A* } A*D } .....	3 } 5 } 8	8,70	0,05	3 } 4 } 7	6,17	0,22
B B.....	18	14,41	0,89	12	10,24	0,49
C C.....	18	15,34	0,46	9	10,90	0,33
D D.....	10	10,03	0,00	8	7,12	0,10
A*B.....	7	8,81	0,37	6	6,26	0,01
A*C.....	9	9,09	0,00	5	6,46	0,32
B C.....	28	29,74	0,10	18	21,13	0,46
B D.....	22	24,05	0,17	15	17,08	0,25
C D.....	25	24,81	0,13	23	17,62	1,64
Totaux.....	145	144,98	$\chi_m^2 = 2,17$	103	102,98	$\chi_f^2 = 3,82$
Homozygotes.....	49	41,13	1,50	32	29,21	0,26
Hétérozygotes.....	96	103,85	0,59	71	73,77	0,10
Totaux.....	145	144,98	$\chi^2 = 2,09$	103	102,98	$\chi^2 = 0,36$

Il ressort immédiatement de cette comparaison que pour les 5 allèles les fréquences sont voisines et les intervalles de confiance se recouvrent largement. Si l'allèle rare Es II<sup>e</sup> offre la particularité d'être absent chez les grands individus ( $L_f > 24,5$  cm) de la population d'avril, il ne permet pas de singulariser l'ensemble du lot 37.

L'étude du groupe d'estérases Es II de *Sardinella aurita* ne permet donc pas de faire de distinction entre les individus pêchés en octobre-novembre et ceux pêchés en avril. Les fréquences très voisines des gènes principaux Es II<sup>b</sup>, Es II<sup>c</sup>, Es II<sup>d</sup> des deux populations semblent indiquer une bonne stabilité du groupe d'estérases Es II au sein de ces populations.

On est donc en présence soit d'une population unique banale (1), soit d'une population unique où les géniteurs se retrouvent sur une même aire de ponte avec panmixie au cours de la reproduction puis sélection diversifiante possible ensuite des adultes les uns allant vivre dans des eaux chaudes et dessalées, les autres dans des eaux froides et salées.

On ne peut cependant pas écarter l'hypothèse de BOELY pour deux raisons. La première est que l'on peut aussi avoir affaire à deux populations issues d'une population ancestrale commune, ayant gardé des fréquences géniques identiques pour Es II mais s'étant fixées dans des aires géographiques et des conditions de milieu différentes n'ayant pas entraîné pour autant de sélection au niveau de Es II.

Ces deux populations se reproduisent alors séparément et constituent deux stocks de pêche et il n'est pas exclu que dans ce dernier cas chacune des deux populations, trouvant dans les eaux côtières du Sénégal, à deux périodes différentes de l'année, des conditions convenant à sa reproduction, s'y reproduise tour à tour avec un maximum en avril-mai pour la population sénégal-mauritanienne puis un autre en octobre pour la population guinéo-sénégalaise.

Une étude enzymatique plus poussée et en particulier quantitative et cinétique permettrait de savoir si certaines isoenzymes sont fabriquées en plus grande quantité par rapport à d'autres selon la température où se trouve l'individu. Il y a à l'origine un intérêt

(1) POSTEL semblait considérer en 1959 l'existence d'une seule population au Sénégal : «... les adultes arrivent en masse en avril-mai, dans un double mouvement du large vers la côte et du sud vers le nord... on les rencontre jusqu'en décembre, avec néanmoins une coupure assez marquée en août-septembre». Pour cet auteur les migrations seraient assez restreintes et s'effectueraient en profondeur plutôt qu'en surface, les immatures étant peu sensibles aux variations des conditions du milieu et se maintenant à la côte.

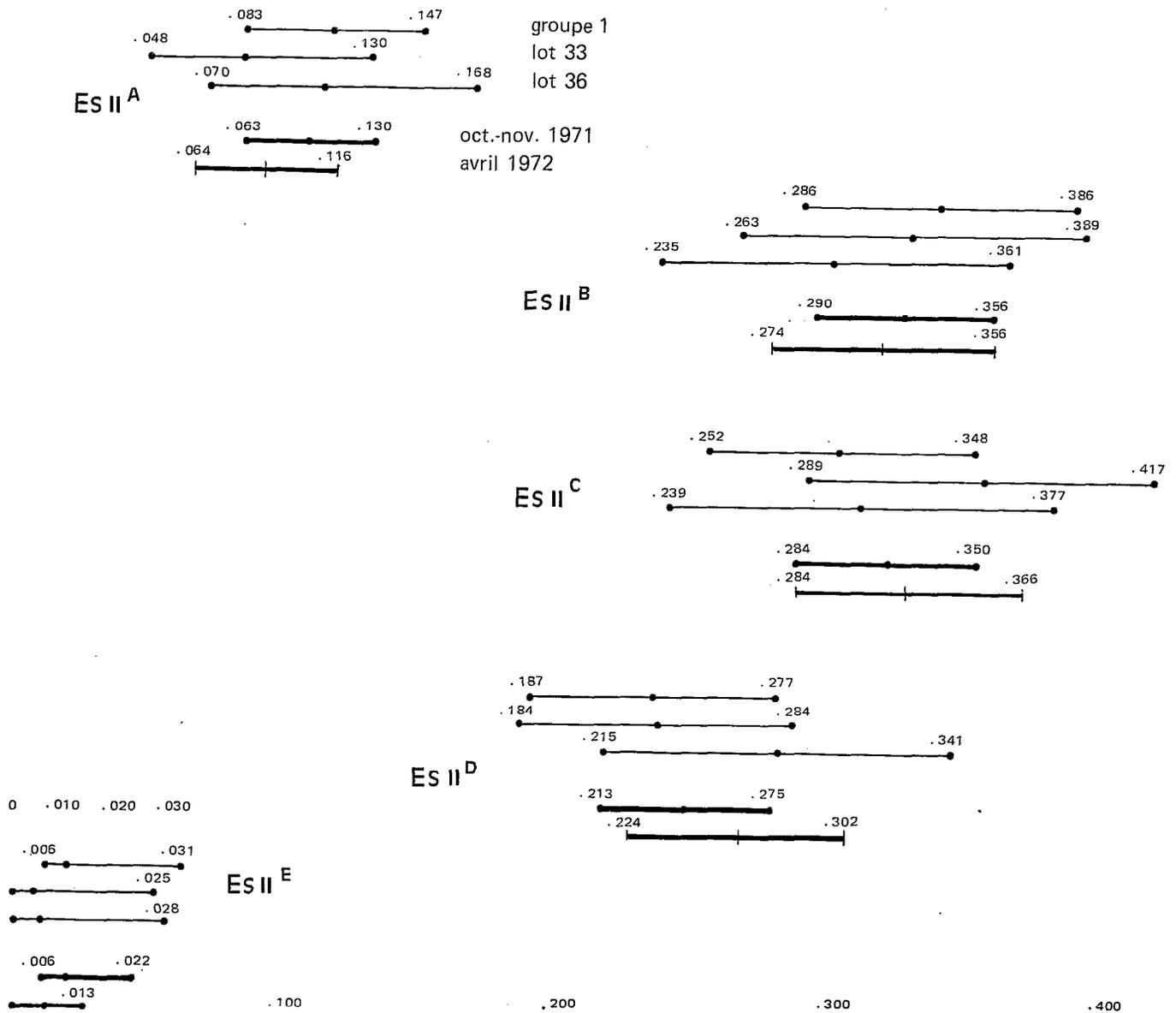


Fig. 5. — Comparaison entre les fréquences des allèles Es II<sup>A</sup>, B, C, D, E du système d'estérases Es II du sérum de *Sardinella aurita*. Les intervalles de confiance des fréquences sont représentés en traits fins pour le groupe 1, le lot 33 et le lot 36 et en traits forts pour l'ensemble groupe 1+lot 33+lot 36 (pêchés en octobre-novembre 1971) et pour le lot 37 (pêché en avril 1972).

certain pour des poissons migrateurs à posséder un équipement enzymatique diversifié leur permettant de s'adapter à des conditions de milieu différentes (1). Dans le cas présent il semble que l'excès d'homozygotes constaté chaque fois puisse traduire une force contraire au maintien de ce polymorphisme.

La seconde raison est liée à la zone de prélèvement des différents lots qui pourrait être une zone de mélange. Dans ce cas s'il y avait des différences des gènes déterminant Es II entre deux populations mélangées au moment du prélèvement, elles n'apparaîtraient pas forcément (voir discussion).

(1) Les différentes isoenzymes résultent d'erreurs au cours de la duplication des gènes et les différences d'activité correspondantes (selon la nature et la concentration du substrat, le pH, la température) pourraient être utilisées pour s'adapter à des changements de l'environnement ou simplement subsister par manque de nocivité (SHAW, 1960).

TABLEAU 19

Fréquences et intervalles de confiance des gènes déterminant le groupe d'estérases Es II dans les divers lots étudiés. L'intervalle de confiance est calculé pour un coefficient de sécurité de 95 % avec la formule  $f \pm z \sqrt{\frac{f(1-f)}{n}}$ . Pour les pourcentages voisins de zéro on a utilisé le tableau F p. 68 du livre de LAMOTTE (1971)

Nature des gènes	Population d'octobre-novembre 1971			
	Groupe 1	Lot 33	Lot 36	Groupe 1 + lot 33 + lot 36
Es II <sup>A</sup> .....	0,083 < 0,115 < 0,147	0,048 < 0,082 < 0,130	0,070 < 0,111 < 0,168	0,083 < 0,105 < 0,130
Es II <sup>B</sup> .....	0,286 < 0,336 < 0,386	0,263 < 0,326 < 0,389	0,235 < 0,298 < 0,361	0,290 < 0,323 < 0,356
Es II <sup>C</sup> .....	0,252 < 0,300 < 0,348	0,289 < 0,353 < 0,417	0,239 < 0,308 < 0,377	0,284 < 0,317 < 0,350
Es II <sup>D</sup> .....	0,187 < 0,232 < 0,277	0,184 < 0,234 < 0,284	0,215 < 0,278 < 0,341	0,213 < 0,244 < 0,275
Es II <sup>E</sup> .....	0,006 < 0,016 < 0,031	0,000 < 0,004 < 0,026	0,000 < 0,005 < 0,028	0,005 < 0,010 < 0,022

Nature des gènes	Population d'avril 1972		
	Lot 37	Lf < 24,5 cm	Lf > 24,5 cm
Es II <sup>A</sup> .....	0,064 < 0,090 < 0,116	0,097	0,082
Es II <sup>B</sup> .....	0,274 < 0,315 < 0,356	0,295	0,341
Es II <sup>C</sup> .....	0,284 < 0,325 < 0,366	0,330	0,317
Es II <sup>D</sup> .....	0,224 < 0,263 < 0,302	0,267	0,260
Es II.....	0,000 < 0,006 < 0,013	0,010	0,000

## 4. DISCUSSION

Le choix d'un caractère biochimique déterminé génétiquement est un bon moyen pour typer des populations. Les différences génétiques se traduisant par des substitutions d'acides aminés dans la protéine étudiée peuvent être détectées par des différences de charges électriques globales. L'analyse électrophorétique est alors une technique bien adaptée à cette recherche. Les enzymes sont utilisées fréquemment et donnent des résultats satisfaisants. Seulement, dans un organisme tel que celui d'un poisson, il existe de très nombreuses enzymes ayant évolué indépendamment et il n'est pas possible de savoir à l'avance laquelle présente la variation susceptible de différencier des populations intraspécifiques.

Nous avons déjà étudié pour *Sardinella aurita* le groupe d'estérases du sérum Es II (polymorphique) et la transferrine (monomorphique), mais il existe beaucoup d'autres systèmes possibles pouvant conduire à un « marquage biochimique » des populations. Pour les *Katsuwonus pelamis* de l'Océan Atlantique pas moins de 5 systèmes génétiques ont été étudiés, aucun n'ayant décelé une hétérogénéité dans la population Atlantique.

Dans l'étude qui nous occupe, il aurait été intéressant d'étudier des enzymes extraites de tissus (muscles, foie, cerveau, etc.), puisque c'est dans les

cellules qu'elles sont synthétisées, plutôt que dans le sérum où elles se trouvent en transit et peut être aussi dans un état différent. Mais le sérum peut être analysé directement alors que l'extraction des enzymes à partir de tissus demande des broyages et des manipulations nombreuses nécessitant une aide technique.

Nous avons vu au cours du traitement des données qu'il est parfois difficile de considérer plusieurs échantillons comme issus d'un même groupe alors que la question ne se poserait pas si l'on prélevait en une fois un effectif suffisant, ce qui suppose des moyens à la mer appropriés. Ainsi l'échantillonnage d'avril 1972 (249 poissons en une seule fois) apporte une précision plus sûre que celui d'octobre-novembre 1971 où les 395 poissons étudiés ont été prélevés en 5 fois sur une période de un mois en 5 lieux différents, divers paramètres pouvant intervenir à notre issu d'un prélèvement à l'autre.

Un point très important dans le cas qui nous occupe est de savoir si les échantillons prélevés ne sont pas issus de mélanges car la loi de HARDY-WEINBERG qui est ensuite utilisée pour l'étude génétique ne permet pas de distinguer si un lot donné est un mélange ou non de deux populations génétiquement distinctes. C'est le cas par exemple des deux populations de *Katsuwonus pelamis* du Pacifique séparées par FUJINO grâce à la fréquence des trois gènes du système d'estérases Es I : pour

un mélange des deux populations les résultats obtenus avec la même hypothèse génétique ne sont pas infirmés par la loi de HARDY-WEINBERG, les fréquences des gènes sont intermédiaires à celles des deux populations et l'on ne peut pas conclure à la présence de deux stocks. C'est donc d'après des hypothèses sérieuses, établies au cours d'études classiques sur des populations supposées différentes qu'une étude génétique des populations appliquée à la différenciation des stocks peut être entreprise et les prélèvements doivent tout d'abord être faits sur des populations non mélangées.

Dans le cas présent c'est d'abord au Rio de Oro et en Mauritanie puis en Guinée que doivent être fait les prélèvements puisque les *Sardinella aurita* capturées à Dakar se regrouperaient dans ces deux régions. Pour BOELY (1970) la population sénégal-mauritanienne migrerait des Bissajos, au sud, au Rio de Oro au nord où elle se stabiliserait entre 21° et 24° de latitude nord de juillet à octobre. Cette population pourrait en outre être subdivisée en deux groupes : l'un mauritanien se déplaçant entre 24° et 19° nord et l'autre sénégal-mauritanien se déplaçant entre le Cap Blanc et le Cap Vert. Il faut donc effectuer les prélèvements pendant la période juillet-octobre au Rio de Oro, au sud du Cap Blanc puis, durant la même période où ces populations sont localisées au nord du Cap Vert, effectuer un prélèvement dans les eaux guinéennes chaudes et dessalées. On doit donc pouvoir trouver en dehors des eaux sénégalaises une partie des arguments explicatifs de la situation des *Sardinella aurita* au Sénégal. Il faudrait enfin pouvoir effectuer au Sénégal des prélèvements sur les fonds de 100 à 200 mètres où de grosses concentrations d'adultes et de larves sont signalées.

La petite côte sénégalaise semble être à la fois un lieu de passage latitudinal et le siège de mouvements du large vers la côte (1) en relation avec des maximums de ponte, avril-mai pour la population sénégal-mauritanienne et octobre pour la population guinéo-sénégalaise (2). Un deuxième maximum de ponte pouvant avoir lieu respectivement en Mauritanie et en Guinée pour les deux populations. On pourrait alors proposer en tenant compte des diverses particularités rencontrées et de la présence d'individus toute l'année dans les eaux sénégalaises un schéma des migrations permettant d'établir un calendrier des prélèvements (Annexe 1).

Nous avons du, au cours de l'étude des estérases, nous attacher au groupe présentant le polymorphisme le plus pratique pour effectuer un traitement génétique. Cependant trois groupes principaux (Es I, Es II, Es III) existent, probablement déterminés par 3 loci différents et l'on peut se demander si indépendamment des différences observées selon les substrats hydrolysés ces 3 groupes ne jouent pas des rôles plus ou moins importants selon les conditions du milieu. Nous avons vu par exemple que seul Es I était détruit à 56°. Il serait intéressant de déterminer l'activité enzymatique des différentes isoenzymes en fonction de la température entre 16 °C et 28 °C par exemple les optimums pouvant être différents pour les différentes isoenzymes (les révélations de routine des zymogrammes ont été effectuées à la température du laboratoire, 22 °C).

Enfin d'autres techniques pourraient être employées comme l'étude de l'équipement chromosomique. Cette technique employée surtout avec des poissons d'eau douce à des fins taxonomiques permet de connaître le nombre fondamental de chromosomes des diverses espèces (ROBERTS, 1964-Post, 1965). Elle peut mettre en évidence des mécanismes d'isolement génétique par production d'hybrides ne donnant pas de descendants (SCHELL, 1966).

## 5. CONCLUSION

L'étude des estérases du sérum de *Sardinella aurita* et plus particulièrement du groupe Es II déterminé génétiquement par 4 allèles principaux (Es II<sup>A</sup>, <sup>B</sup>, <sup>C</sup>, <sup>D</sup>) et 2 rares (Es II<sup>E</sup>, <sup>F</sup>) n'a pas montré de différences significatives dans les fréquences des gènes des individus pêchés à Dakar en octobre-novembre 1971 et en avril 1972.

*Rien ne permet de dire à la suite de cette analyse du polymorphisme biochimique des estérases que ces individus sont issus de deux populations génétiquement distinctes.*

Une étude identique effectuée sur des *Sardinella aurita* de Mauritanie et de Guinée apporterait

(1) Pour PROBATOV (1960) les *Sardinella aurita* adultes se concentreraient sur le plateau continental loin des eaux côtières dessalées pendant la saison des pluies sur les fonds de 70 à 90 mètres. Il y aurait deux pontes annuelles par individu mais étalées dans le temps pour l'ensemble de la population.

(2) CONAND (1971) étudiant la répartition des très jeunes larves de *Sardinella aurita* confirme l'existence d'un stock guinéen remontant jusqu'au Cap-Vert avec les eaux dessalées pour pondre en octobre et d'un stock sénégal-mauritanien pondant en mai sur le rebord du plateau continental au sud du Cap-Vert et migrant vers le nord.

certainement des précisions sur ce point car la petite côte du Sénégal semble être une zone de passage de populations de sardinelles.

La poursuite éventuelle du programme de différenciation des stocks de *Sardinella aurita* de la côte ouest d'Afrique par des moyens biochimiques supposerait des moyens à la mer permettant d'effectuer des prélèvements de poissons en des lieux et à des moments de l'année précis.

L'existence d'un laboratoire suffisamment équipé en matériel et d'une équipe de travail compétente serait alors indispensable pour analyser correctement un nombre important d'échantillons vis à vis, par exemple, de leurs équipements enzymatiques.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 29 janvier 1973.

## BIBLIOGRAPHIE

- AUGUSTINSSON (K. B.), 1961. — Multiple forms of esterase in vertebrate blood plasma. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 94 : 844-860.
- BARLOW (J.), RIDGWAY (G. J.), 1971. — Polymorphisms of esterase isozymes in the American lobster (*Homarus americanus*). *J. Fish. Res. Bd.* Canada 28 : 15-21.
- BARON (J.-C.), 1970. — Remarques concernant le programme de sérologie appliqué à l'étude des sardinelles de la côte Ouest d'Afrique, DOC n° 570/J.C.B./MAD. C.R.O. Abidjan, 14 p. *multigr.*
- BARON (J.-C.), 1971. — Les transferrines de deux espèces de sardinelles : *Sardinella aurita* (C.V.) et *Sardinella eba* (C.V.),  *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., vol. IX, n° 1* : 85 à 96.
- BARON (J.-C.), 1973. — Note sur les protéines sériques de *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 in *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* vol. XI, n° 2 : 133-169.
- BARON (J.-C.), 1972. — Étude préliminaire des estérases du sérum de *Sardinella aurita* (C.V.). Doc. Sci. Pro. n° 001. Centre O.R.S.T.O.M. de Dakar, 44 pp. *multigr.*
- BARON (J.-C.), 1972. — Note sur un nouvel appareil d'électrophorèse horizontale pour gel d'amidon. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* vol. X-3 : 251-262.
- BOELY (T.), 1971. — La pêche industrielle de *Sardinella aurita* dans les eaux sénégalaises de 1966 à 1970. C.R.O. Dakar D.S.P. n° 31, miméo. 33 p.
- CANN (J. R.), GOAD (W. B.), 1965. — Two or more electrophoretic zones from a single macromolecule. *Ann. N.Y. Ac. Sc.* : 638-649.
- CONAND (F.), CREMOUX (J. L.), 1972. — Distribution et abondance des larves de sardinelles dans la région du Cap-Vert de septembre 1970 à août 1971. C.R.O., Dakar D.S.P. n° 36 miméo 23 p.
- COTTERMAN (C. W.), 1954. — Estimation of gene frequencies in nonexperimental populations *In Statistics and mathematics in biology* Ed. O. Kempthorne. The Iowa State College Press, Ames, Iowa : 149-465.
- CREMOUX (J. L.), 1972. — Observations océanographiques effectuées en 1971. C.R.O. Dakar D.S.P. n° 40, 100 p. *multigr.*
- DUPÉ (M.), BOCKELÉE-MORVAN (M. L.), 1968. — Mise en évidence d'une cholinestérase spécifique au niveau du système nerveux central et du système circulatoire chez un dipneuste (*Protopterus annectens*) *Soc. Biol. Ouest Africain* : 823-829.
- FUJINO (K.), 1970. — Immunological and biochemical genetics of tunas. *Trans. Am. Fish. Soc.*, vol. 99, 1 : 152-178.
- FUJINO (K.), KANG (T.), 1968. — Serum esterase groups of pacific and atlantic tunas. *Copeia* 1 : 56-63.
- GAHNE (B.), 1966. — Studies on the inheritance of electrophoretic forms of transferrins, albumins, préalbumins and plasma esterases of horses. *Genetics* 53 : 681-694.
- GIBBLET (E. R.), 1969. — Pseudocholinesterase in Genetic markers in human blood. Blackwell scientific publications. Oxford, 629 p.
- HARRIS (H.), 1971. — The principles of human biochemical genetics. North Holland publishing Company Amsterdam, 328 p.
- HOLMES (R. S.), MASTERS (C. J.), 1967. — The developmental multiplicity and isoenzyme status of avian esterases. *Biochim. biophys. Acta*, 132 : 379-399.
- HOLMES (R. S.), MASTERS (C. J.), WEBB (E. G.), 1968. — A comparative study of vertebrate esterase multiplicity. *Comp. Biochem. Physiol.* 26 : 837-852.
- HOLMES (R. S.), WHITT (G. S.), 1970. — Developmental genetics of the esterase isoenzymes of *Fundulus heteroclitus*. *Biochemical genetics*. 4 : 474-480.
- HOWLETT (G.), JAMIESON (A.), 1969. — A system of muscle esterase variants in the sprat (*Sprattus sprattus*) I.C.E.S., special meeting on the « Biochemical and Serological identification of fish stocks », 8 p. *multigr.*
- HUNTER (R. L.), MARKERT (C. L.), 1957. — Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels. *Science*, 125 : 1294-1295.
- JAMIESON (A.), LIGNY (W. de), NAEVDAL (G.), 1969. — Serum esterases in mackerel, *Scomber scombrus* L. I.C.E.S. special meeting on « The biochemical and serological identification of fish stocks », 13 p. *multigr.*
- KAMINSKI (M.), 1969. — Étude des enzymes et protéines sériques de la caille. *Bull. Biol.* 3-4 : 420-434.
- KINGSBURY (N.), MASTERS (C. J.), 1969. — Molecular weight interrelationships in the vertebrate esterases. *Biochim. Biophys. Acta* 200 : (58-69).
- KNOWLES (C. O.), 1968. — Degradation of organophosphates by fish liver phosphatases. *J. Fish. Res. Bd. Canada*. 25, 8 : 1571-1579.
- KOEHN (R. K.), RASMUSSEN (D. I.), 1967. — Polymorphic and monomorphic serum esterase heterogeneity in catostomid fish populations. *Biochem. Genet.* 1 : 131-144.
- KOEHN (R. K.), 1969. — Esterase heterogeneity : dynamics of polymorphism. *Science* 163 : 943, 944.

- KOEHN (R. K.), PEREZ (J. E.), MERRIT (R. B.), 1971. — Esterase enzyme function and genetical structure of populations of the fresh water fish, *Notropis stramineus* Am. Nat. 105 : 51-69.
- KRAJNOVIC-OZRETIC (M.), 1969. — Analyses of whole blood proteins in the Adriatic sardine (*Sardina pilchardus* Walb.). I.C.E.S., Spéc. Meeting on «The biochemical and serological identification of fish stocks.» N° 28, Dublin.
- LAMOTTE (M.), 1971. — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. 2<sup>e</sup> édition Masson et Cie. Paris, 144 p.
- LATNER (A. L.), SKILLEN (A. W.), 1968. — Isoenzymes of the hydrolases. 4. Esterases in Isoenzymes in biology and medicine. Academic Press, London, 289 p.
- LIGNY (W. de), 1968. — Polymorphism of plasma esterase in flounder and plaice. Genet. Res. Camb. 11 : 179-182.
- LIGNY (W. de), 1969. — Serological and biochemical studies on fish populations. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 7 : 411-513.
- MALECHA (R. S.), ASHTON (G. C.), 1968. — Inbreeding in fresh water fish populations using transferrins and esterases as markers. XI European Conf. An. Blood group and bioch. polymorphism, Warsaw, 1968.
- MAYNARD (E. A.), 1964. — Esterases in Crustacean nervous system. 1 Electrophoretic studies in lobsters. J. Exp. Zool. 157 : 251-266.
- METCALF (R. A.), et al., 1972. — A comparative analyses of the tissue esterases of the white crappie (*Pomoxis annularis* RAFINESQUE) and black crappie (*Pomoxis micromaculatus* LESUEUR) by electrophoresis and selective inhibitors. Comp. Biochem. physiol. 41 : 27-38.
- METCALF (R. A.), WHITT (G. S.), CHILDERS (W. F.), 1972. — Inheritance of esterases in the white crappie (*Pomoxis annularis*), black crappie (*P. micromaculatus*), and their F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> interspecific hybrids. Anim. Blood Groups Biochim. Genetic 3 : 19-33.
- NAEVDAL (G.), 1969. — Distributions of multiple forms of lactate dehydrogenase, aspartate amino-transferase and serum esterase in herring samples from norwegian water. I.C.E.S., special meeting on «The biochemical and serological identification of fish stocks.» N° 16, 9 p. *multigr.*
- NYMAN (L.), 1965. — Species specific proteins in freshwater fishes and their suitability for a «protein taxonomy». Hereditas, 53 : 117-126.
- ODENSE (P. H.), ALLEN (T. M.), 1969. — A biochemical comparison of some atlantic herring population. I.C.E.S., Special meeting on «The Biochemical and Serological identification of fish stocks», 11 p. *multigr.*
- PANTELOURIS (E. M.), PAYNE (R. H.), 1968. — Genetic variation in the eel I. The detection of haemoglobin and esterase polymorphisms. Genet. Res. Camb. 11 : 319-325.
- POST (A.), 1965. — Vergleichende Untersuchungen der Chromosomenzahlen bei Süßwasser Teleostern. z. zool. Syst. Evol. 3 : 47-93.
- POSTEL (E.), 1959. — Rapport sur la sardinelle (*Sardinella aurita* Valenciennes) (Atlantique Africain) in Proceedings of the world scientific meeting on the biology of sardines and related species. Rome 14-21 sept. 1959.
- PROBATOV (A. N.), PROSVIROV (E. S.), RYABIKOV (O. G.), 1960. — Scientific fishery investigations in the middle atlantic region. Trans. from Soviet Fisheries Investigations in North European Seas. Moscow 1960 : 405-412.
- ROBERTS (F. L.), 1964. — A chromosome study of twenty species of centrarchidae. J. Morphol. 115 : 401-418.
- RIDGWAY (G. J.), SHERBURNE (S. W.), LEWIS (R. D.), 1970. — Polymorphism in the esterase of atlantic herring. Trans. of the American Fisheries Soc., vol. 99, 1 : 147-151.
- SHEEL (J. J.), 1966. — Notes on phenotypy, distribution, and systematics of *Aphyosemion bivittatum* (LOENNBORG) with remarks on the chromosome number in the Rivulinae. Ichthyologica, The aquarium journal : 261-278.
- SERENE (Ph.), 1969. — Esterase of the north-east atlantic albacore stock. I.C.E.S. Special meeting on «The biochemical and serological identification of fish stocks», n° 33, 8 p. *multigr.*
- SHAW (C. R.), 1960. — Isozymes : classification, frequency and significance. Int. Rev. Cytol. 25 : 297-332.
- SHAW (C. R.), PRASAD (R.), 1970. — Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. Biochemical Genetics 4 : 297-320.
- SIMONARSON (B.), WATTS (D. G.), 1969. — Muscle esterase and protein variants in stocks of herring from Blackwater, Dunmore and Ballantrae. I.C.E.S., special meeting on «The Biochemical and Serological identification of fish stocks», 6 p. *multigr.*
- SMITHIES (O.), 1955. — Zone electrophoresis in starch gels : group variation in the serum proteins of normal human adults. Biochem. J. 61 : 629-641.
- TASHIAN (R. E.), 1969. — The esterases and carbonic anhydrases of human erythrocytes in Biochemical methods in red cell genetics. Ed. by Jorge J. Yunis. Academic Press. New-York, 530 p.
- THURSTON (R. V.), 1967. — J. Fish. Res. Bd. Can. 24 : 2.169-2.188.
- UTTER (F. M.), HODGINS (H. O.), 1969. — Biochemical polymorphisms in the pacific Hake (*Merluccius productus*). Spec. Meet. on «The biochemical and serological identification of fish stocks», n° 25, 8 p. *multigr.*
- WEBB (E. C.), 1964. — The nomenclature of multiple enzyme forms. Experientia, 20 : 592.
- WHITT (G. S.), CHO (P. L.), CHILDERS (W. F.), 1972. — Preferential inhibition of allelic isoenzyme synthesis in an interspecific sunfish hybrid. J. Exp. Zool. 179 : 271-282.
- WILKINS (N. P.), 1969. — Biochemical and serological studies on atlantic salmon (*Salmo salar* L.). I.C.E.S., special meeting on the «Biological and serological identification of fish stocks.»

ANNEXE I

Le schéma proposé ci-dessous (fig. 7) tente d'intégrer un certain nombre de données biologiques et hydrologiques (travaux de l'équipe des chercheurs du C.R.O. de Dakar-Thiaroye) avec nos observations personnelles et replace les poissons pêchés pour l'étude des estérases sériques dans un contexte plus général. Les jeunes sardinelles issues de la ponte des adultes sur le plateau sénégalais resteraient à la côte où les conditions hydrologiques peuvent être très différentes de celles que l'on note pour les adultes. Ainsi un maximum de larves est trouvé sur le plateau en mai-juin 1971 quand la température de surface est supérieure à 20°. Les jeunes vivent alors en eau chaude pendant 6 mois. Nous avons pêché de tels individus le 5 novembre 1971 en baie de Gorée à la senne de plage à l'occasion d'une arrivée d'eau froide sous-jacente (tableau 20). La classe modale des longueurs est 8-8,5 cm (fig. 6) ce qui correspond bien aux poissons issus de la reproduction de juin. Ce sont des individus de cette classe qui constitueraient le mode Lf = 18 cm du lot 37 pêché en avril 1972.

Nb. d'individus

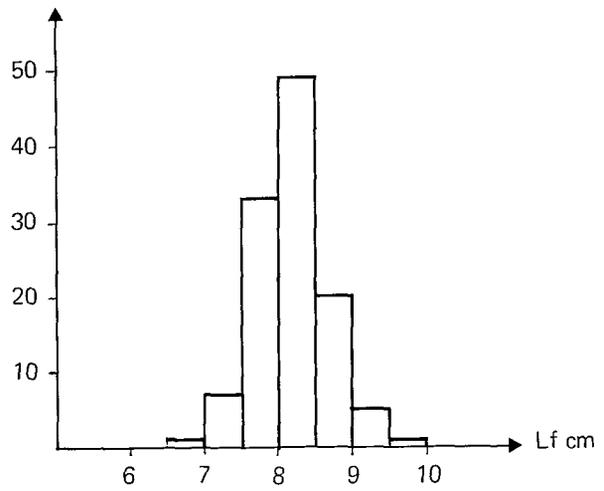


Fig. 6

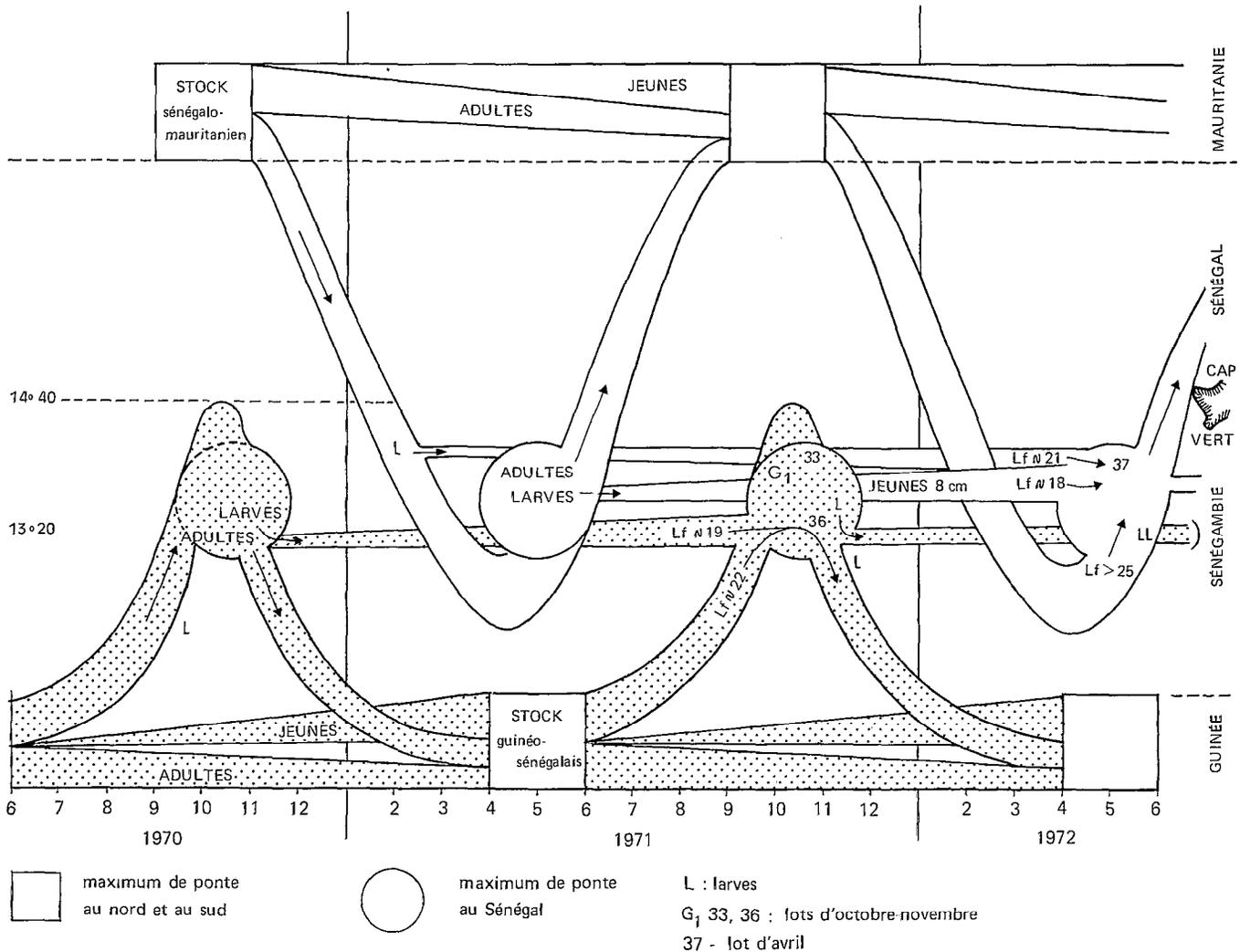


Fig. 7. — Schéma proposé pour expliquer la présence alternée de deux stocks possibles de *S. aurita* sur la petite côte du Sénégal au cours de l'année. Les mouvements du targe vers la côte ne sont pas représentés ici.

TABLEAU 20

Température de l'eau en baie de Gorée. Station côtière A  
(CREMOUX, 1972)

Date	25.10.71	4.11.71	10.11.71	24.11.71	Décembre 1971
Tp° 1 m..	27° 93	25° 19	25° 40	19° 00	< 20°
Tp° 10 m.	24° 89	16° 96	25° 28	18° 39	< 20°

## ANNEXE 2

Caractéristiques des *Sardinella aurita* du lot 33 pêchés à la senne de plage le 29 octobre 1971 à Thiaroye. Température de surface = 25°6 et salinité = 35,76 ‰. Sexe : M = mâle, F = femelle, stades de 2 à 5. (Lf et sexe n'ont été relevés qu'à partir du 18<sup>e</sup> individu).

Nos	Lf cm	Sexe et stade
18	23	m 3
19	22	f 3
20	21,5	m 4
21	21	m 4
22	22	m 3
23	21,5	m 4
24	20,5	m 3
25	21,5	m 2
26	21	f 4
27	22	f 3
28	23,5	f 3
29	21	f 4
30	22	m
31	21,5	m 4
32	22	m 3
33	22	f 4
34	22	m 4
35	23	f 4
36	21,5	f 4
37	25	f 4
38	23	m 4
39	23	f 4
40	22,5	f 4
41	22,5	m 4
42	21	m 4
43	20	m 3
44	23	m 4
45	22	m 4
46	21,5	f 3
47	22,5	m 4
48	21	m 3
49	22,5	m 4
50	23,0	m 4
51	23,0	f 4
52	24,0	f 3-4
53	23,0	f 4
54	22,5	f 4
55	22,5	m 4
56	22,0	m 4

Nos	Lf cm	Sexe et stade
57	23,0	f 4
58	23,5	f 4
59	21,5	f 3
60	22,0	f 4
61	20,5	f 3
62	22,0	m 4
63	21,5	m 4
64	22,5	f 3
65	22,0	m 4
66	22,0	f 4
67	21,5	f 3
68	22,5	f 3
69	22,0	m 4
70	22,5	f 4-5
71	22,0	m 4
72	22,5	m 4
73	23,0	f 4
74	23,0	f 4
75	23,0	f 4
76	23,5	f 4
77	23,5	f 3
78	22,0	m 3
79	21,5	m 4
80	21,0	m 4
81	21,5	m 4
82	22,0	f 4
83	21,0	m 4
84	22,0	f 4
85	21,0	m 4
86	24,0	m 4
87	22,0	m 4
88	21,0	f 4
89	22,0	m 4
90	22,5	m 4
91	22,0	m 4
92	23,0	f 4
93	21,0	f 4
94	22,5	f 3-4
95	22,0	f 4
96	22,5	m 4
97	22,5	f 4
98	22,0	f 3
99	22,5	m 4
100	21,5	f 4
101	21,5	m 4
102	22,0	m 4
103	22,5	m 4
104	23,0	f 4
105	22,5	m 4
106	20,5	f 4
107	22,0	m 4
108	23,5	f 4
109	24,0	f 4
110	22,0	m 4

ANNEXE 3

Caractéristiques des 249 *Sardinella aurita* du lot 37 pêchées le 28 avril 1972 à M'Bour sur les fonds de 15 mètres, température de surface 16°2 et Salinité >35 ‰. Sexe : M = mâle, F = femelle, stades de 2 à 5. Graisses : TG = très gras, G = gras. (Stades sexuels et état graisseux n'ont été relevés que sur les 116 premiers individus)

N <sup>os</sup>	Sexe	Lf cm	Grais- ses	N <sup>os</sup>	Sexe	Lf cm	Grais- ses
1	M2	23,0	.	29	F2	22,5	G
2	M2	22,0	.	30	F2	22,0	G
3	M2	21,0	.	31	M3	24,0	G
4	M2	24,0	TG	32	M4	25,5	TG
5	M3	24,0	TG	33	M2	23,5	TG
6	F4	25,5	TG	34	M3	24,5	G
7	M2	24,5	TG	35	F3	27,5	G
8	F4	25,0	TG	36	M3	23,5	G
9	M2	23,0	TG	37	M2	22,5	.
10	M2	23,0	TG	38	F3	23,0	G
11	M3	23,5	TG	39	M4	23,5	G
12	F4	26,5	TG	40	M3	25,0	G
13	M4	23,5	TG	41	F3	24,5	G
14	M2	22,5	TG	42	M2	23,5	G
15	M2	23,0	TG	43	M5	28,5	TG
16	F2	25,0	G	44	M5	29,5	TG
17	M4	25,5	TG	45	F4	23,5	G
18	M2	23,5	TG	46	F2	22,5	G
19	M2	23,5	G	47	F2	24,5	G
20	M2	21,5	TG	48	M3	28,5	G
21	F2	21,0	TG	49	F2	24,0	G
22	F4	29,0	G	50	M2	26,0	G
23	F2	22,0	G	51	F2	24,5	G
24	F4	25,5	G	52	M4	24,5	G
25	M2	22,5	TG	53	M4	23,5	G
26	M3	23,0	G	54	M4	24,5	G
27	M3	25,0	G	55	F2	23,5	G
28	F2	22,0	G	56	F2	25,0	TG
57	M4	25,5	G	116	F2	24,5	G
58	F5	26,0	G	117	M	26,5	.
59	F2	24,0	G	118	M	24,5	.
60	M3	25,5	G	119	M	23,5	.
61	F5	30,5	G	120	F	23,5	.
62	M5	29,5	G	121	M	23,0	.
63	F2	25,0	G	122	F	24,0	.
64	F3	25,0	G	123	F	23,5	.
65	F5	30,5	TG	124	F	25,0	.
66	M3	24,5	G	125	M	26,5	.
67	F2	25,5	TG	126	M	23,5	.
68	M4	25,5	G	127	F	24,5	.
69	M4	25,5	G	128	M	24,5	.
70	F2	25,0	G	129	M	25,5	.
71	F2	24,5	G	130	F	22,0	.
72	M4	24,5	G	131	F	25,0	.
73	F	23,0	.	132	M	23,5	.
74	F5	29,0	G	133	F	24,5	.
75	M5	26,0	G	134	F	24,5	.
76	M2	23,5	TG	135	F	26,0	.
77	M3	24,5	G	136	M	23,5	.
78	M3	23,0	G	137	M	26,0	.

N <sup>os</sup>	Sexe	Lf cm	Grais- ses	N <sup>os</sup>	Sexe	Lf cm	Grais- ses
79	F4	26,5	TG	138	M	24,0	.
80	M4	28,0	G	139	M	25,0	.
81	M4	28,5	G	140	M	29,5	.
82	M3	25,5	G	141	F	23,5	.
83	M2	25,5	TG	142	M	24,0	.
84	M4	29,5	TG	143	M	25,0	.
85	M3	24,5	G	144	M	23,5	.
86	F4	24,5	G	145	M	23,0	.
87	M3	25,0	G	146	M	24,0	.
88	M2	22,5	TG	147	M	27,5	.
89	F2	23,0	TG	148	F	22,5	.
90	M4	24,5	G	149	F	26,0	.
91	F2	24,5	G	150	F	26,0	.
92	F3	23,5	G	151	F	22,0	.
93	M4	26,5	G	152	F	25,0	.
94	M3	25,5	G	153	F	24,0	.
95	F2	23,0	G	154	F	21,5	.
96	M5	26,5	G	155	M	22,0	.
97	M3	23,5	G	156	F	24,5	.
98	M2	25,5	TG	157	M	22,0	.
99	F2	26,5	G	158	M	20,5	.
100	M2	23,5	G	159	F	21,0	.
101	M4	27,5	G	160	M	22,5	.
102	M2	26,0	G	161	F	21,5	.
103	M2	24,0	G	162	F	22,5	.
104	F4	27,5	G	163	M	24,5	.
105	M4	24,5	G	164	F	22,5	.
106	F4-5	24,5	.	165	M	22,5	.
107	M2	24,5	G	166	F	22,5	.
108	M2	22,5	G	167	M	21,0	.
109	F4	26,5	G	168	M	21,5	.
110	F2	24,5	G	169	M	26,0	.
111	M3	23,5	G	170	M	22,5	.
112	M4	27,0	TG	171	F	30,5	.
113	M3	22,5	G	172	M	23,0	.
114	M2	23,5	G	173	M	22,5	.
115	M4	25,5	G	174	F	23,5	.
175	F	19,5	.	231	M	24,5	.
176	M	25,0	.	214	M	23,0	.
177	M	23,5	.	215	M	22,5	.
178	F	27,5	.	216	M	21,5	.
179	M	25,5	.	217	M	23,5	.
180	F	23,5	.	218	M	25,0	.
181	M	20,5	.	219	.	.	.
182	F	22,5	.	220	F	22,5	.
183	F	22,0	.	221	F	24,0	.
184	F	21,5	.	222	M	22,5	.
185	M	21,0	.	223	F	21,5	.
186	F	22,5	.	224	F	23,0	.
187	M	24,5	.	225	M	23,0	.
188	M	21,0	.	226	F	25,5	.
189	M	21,0	.	227	M	24,0	.
190	M	24,5	.	228	M	24,0	.
191	M	22,5	.	229	F	26,0	.
192	M	21,5	.	230	M	24,0	.
193	F	23,5	.	231	M	21,5	.
194	F	23,5	.	232	M	21,5	.
195	F	24,0	.	233	M	24,0	.
196	M	22,5	.	234	M	22,5	.

N <sup>os</sup>	Sexe	Lf cm	Grais- ses	N <sup>os</sup>	Sexe	Lf cm	Grais- ses
197	M	24,0		235	M	22,5	
198	F	22,5		236	M	21,5	
199	M	23,5		237	F	21,5	
200	M	22,5		238	F	24,0	
201	M	20,5		239	M	20,0	
202	F	22,5		240	F	25,0	
203	M	21,5		241	F	26,5	
204	F	23,0		242	F	21,0	
205	F	23,0		243	F	22,5	
206	M	22,0		244	M	24,5	
207	M	22,5		245	M	24,5	
208	M	24,0		246	F	22,5	
209	F	22,5		247	M	25,0	
210	F	24,5		248	F	23,0	
211	F	22,5		249	F	22,5	
212	F	22,5					