



HAL
open science

**CONTRIBUTION A L'ETUDE BIOLOGIQUE DE
SYMPHODUS ROSTRATUS BL. (PISCES :
LABRIDAE) EN RADE DE
VILLEFRANCHE-SUR-MER**

Suzanne Nival

► **To cite this version:**

Suzanne Nival. CONTRIBUTION A L'ETUDE BIOLOGIQUE DE SYMPHODUS ROSTRATUS BL. (PISCES : LABRIDAE) EN RADE DE VILLEFRANCHE-SUR-MER. *Vie et Milieu* , 1966, pp.1273-1316. hal-02947273

HAL Id: hal-02947273

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02947273v1>

Submitted on 23 Sep 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE BIOLOGIQUE
DE *SYMPHODUS ROSTRATUS*
BI. (*PISCES : LABRIDAE*)
EN RADE DE VILLEFRANCHE-SUR-MER

par Suzanne NIVAL
Station Zoologique,
06 - Villefranche-sur-Mer

SOMMAIRE

L'auteur a étudié les caractères méristiques et les allométries de croissance chez une population de *Symphodus rostratus* en baie de Villefranche. Très homogène, cette population se compose au mois de janvier de trois groupes d'âge (poissons de moins de un an, de un an révolu, de deux ans révolus). Chaque année, l'écaille de *S. rostratus* enregistre au printemps un anneau de croissance provoqué par ralentissement ou arrêt de la croissance, bien différent des stries concentriques ordinaires.

Le taux annuel de croissance, de 40 % pour la deuxième année, tombe à 10 % au cours de la troisième année. La reproduction a lieu en mai; par fécondation artificielle, le début du développement larvaire a été étudié.

Les résultats exposés ci-dessous constituent l'essentiel d'une thèse de troisième cycle d'Océanographie biologique soutenue à Paris le 27 mai 1964; la commission d'examen était composée de Messieurs les professeurs DRACH, BOUGIS et FRANÇOIS, que je tiens à remercier ici, ainsi que les chercheurs et membres du personnel de la Station Zoologique de Villefranche qui, de diverses manières, m'ont conseillée et aidée dans ce travail.

INTRODUCTION

La famille des Labridés a fait jusqu'à présent l'objet d'études peu nombreuses et dispersées, soit dans le domaine de l'expérimentation sur la croissance, pour quelques espèces de grande taille telles que *Labrus berggylta*, soit dans celui de la biologie générale, pour certains aspects originaux du comportement (nidification, parure de noces), soit encore dans celui de la systématique, remise en question par plusieurs travaux. Cependant elle a peu retenu l'attention des auteurs en vue d'un travail d'ensemble. Dans cette étude monographique, qui malheureusement a été interrompue

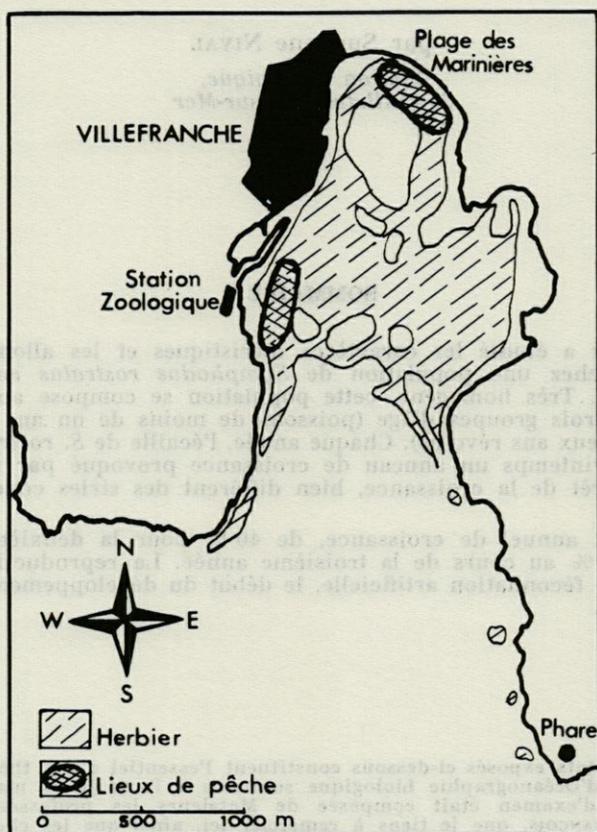


FIG. 1. — Baie de Villefranche.

après douze mois d'observations, j'ai envisagé quelques aspects de la biologie, de la croissance, et de la répartition au cours d'un cycle annuel de *Symphodus rostratus*, petit Labridé remarquable par son abondance dans les herbiers de posidonies de la baie de Villefranche.

I^{re} PARTIE

MÉTHODES ET SYSTÉMATIQUE

A. — MÉTHODES

Le matériel étudié (1 800 *Symphodus rostratus* des deux sexes) a été récolté en baie de Villefranche de novembre 1960 à décembre 1961 puis de janvier à mars 1963 sur l'herbier des Marinières et l'herbier du Laboratoire. Les engins de pêche sont des filets dits « rateaux » traînés sur le fond à 1,5 nœud environ; leurs mailles ont de 5,5 à 17 mm de côté.

Le nombre de prises par trait semble n'être lié ni à la température de l'eau ni à sa transparence, mais plutôt subir des variations dues au cycle saisonnier des posidonies ainsi qu'au cycle biologique de l'espèce.

Les techniques employées sont résumées ci-dessous (à l'exception de la fixation de certaines prises pour l'étude des contenus stomacaux, ces opérations sont toutes effectuées au laboratoire) :

Mensurations : Après anesthésie au MS 222. Précision : 1/2 mm;
 $E_r \leq 1,5 \%$.

Pesées :

- *Poissons* : Après élimination du contenu stomacal, anesthésie et essuyage. Précision : 0,05 g; $e_r \leq 3 \%$.
- *Gonades, foie* : Après essuyage. Précision : 0,001 g;
 $e_r \leq 10 \%$.

Ecailles : Collage sur lame dans l'albumine glycerinée. Etude et mesures au « Projectina ».

Histologie : Fixations : Bouin, Carnoy, alcool acétique.

Colorations principales : rouge solide-vert Lumière, trichrome de Masson, Groat.

Contenus stomacaux : Fixation : en mer, par injection de formol ou d'alcool à 95° Bé.

Marquages : En aquarium, après anesthésie, par section de rayons de la caudale.

B. — PLACE SYSTÉMATIQUE DE *SYMPHODUS ROSTRATUS*

I. — SYNONYMIE DE *Symphodus rostratus*

La systématique des Labridés est, de nos jours encore, assez confuse, et le genre *Symphodus* ou *Crenilabrus*, en particulier, a subi de nombreux remaniements; pour l'espèce *rostratus* les principales modifications sont consignées dans le tableau ci-dessous.

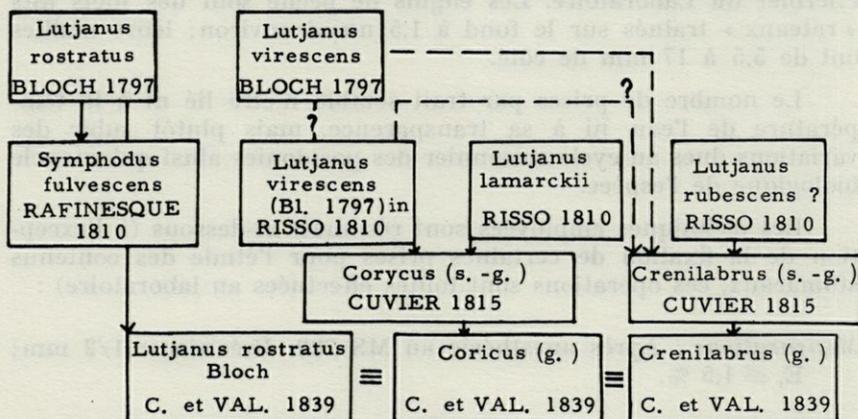


FIG. 2. — Synonymies de *Symphodus rostratus* Bloch.

De par son antériorité, *Symphodus* doit donc prévaloir. Cette dénomination est maintenant utilisée par la plupart des auteurs, en particulier BAUCHOT et BAUCHOT (1961) et LAHAYE (1961); nous l'avons donc adoptée.

II. — DISCUSSION DES CRITÈRES DE DÉTERMINATION DE *Symphodus rostratus*

Les plus récents critères de détermination de *Symphodus rostratus* sont ceux de LAHAYE (1961) :

- 2 à 3 rangées d'écaillés, au maximum, sur les joues;
- pas de tache ocellée sur l'opercule;
- 12 rayons, au maximum, aux nageoires pectorales;
- bouche très protractile, museau très long; forme très caractéristique;
- très grande variété de coloration.

Si l'absence de tache ocellée sur l'opercule, la protractilité de la bouche, la longueur du museau et la forme du corps sont des caractéristiques rencontrées sans exception chez *Symphodus rostratus*, les trois autres critères par contre admettent une certaine variabilité. Nous les envisagerons successivement :

a) Joues

Ce critère n'est sans doute pas infallible : MOREAU signale en effet sur les joues d'un *Symphodus rostratus* de grande taille 4 rangées d'écaillés d'un côté, 3 de l'autre.

b) Nageoires pectorales

Risso (1810) décrit un *Lutjanus rubescens* (p. 271) dont la formule radiaire comporte Pc. 14 et C. 12; ce « lutjan » est très vraisemblablement un *Symphodus rostratus* de la variété rouge décrite par LAHAYE et qu'on trouve également à Villefranche. On peut penser qu'une erreur s'est glissée dans la transcription du texte de Risso (Pc. 14 et C. 12 au lieu de Pc. 12) car nous n'avons jamais compté plus de 12 rayons aux pectorales de *Symphodus rostratus*.

c) Variétés de coloration

Nous avons insisté sur ce point, pensant que la très grande diversité de coloration qu'on rencontre chez *Symphodus rostratus* pouvait être due à la présence dans la population de Villefranche de variétés distinctes. Il n'en est rien.

Nous avons observé 4 types de coloration principaux (cf. fig. 3; les chiffres entre parenthèses se rapportent au Code Universel des Couleurs de E. SEGUY) :

— Type A : dominante vert vif, corps uni.

Corps vert vif uni (351, 366, 406). Ligne latérale soulignée de brun et de blanc. Ligne (1) blanche, ligne (2) brune. Appendice urogénital bleu foncé (491). Partie inférieure du corps vert clair (380), vert-jaune (225) ou mordorée. Haut de la tête vert foncé, dessous vert clair. Points bruns, parfois, sur les joues. Œil noir, cerné de rouge et de jaune. Nageoires vert clair (267) ou vert-jaune (225). Une tache sombre sur les premiers rayons épineux de la dorsale. Trois petites taches brunes ou blanches à la naissance de la caudale.

Pourcentage dans nos pêches : 45 %.

— Type A' : dominante vert vif, corps pointillé.

Mêmes nuances de coloration qu'en A, mais corps et nageoires pointillés de brun ou de gris. Dorsale et caudale frangées de noir. Lignes (1) et (2) et pédoncule caudal comme en A.

Pourcentage dans nos pêches : 23,5 %.

— Type B : dominante gris-brun.

Corps gris foncé ou brun foncé (701) ou gris-brun. Ventre plus clair, verdâtre. Ligne (1) blanche. Région operculaire sombre. Ligne (2) brune et blanche. Appendice urogénital bleu foncé (491) ou noir. Nageoires verdâtres. Anale, caudale, partie épineuse de la dorsale tachetées de gris, de brun, de brun rougeâtre (201, 134). Souvent une frange brune à la naissance des pectorales. Frange gris-brun barrant le pédoncule caudal.

Pourcentage dans nos pêches : 4,5 %.

— Type C : dominante rouge.

Corps rouge-orangé (203) tirant sur le brun (162, 691) sur le dos, sur le rose-orangé (174) près du ventre. Opercules violacés (609). Ligne latérale brune et blanche. Lignes (1) et (2) comme en A. Nageoires roses (164) ou rose-orangé (174) pointillées de rouge (157) et de brun-rouge (162), ainsi que la partie inférieure du corps, parfois le corps entier.

Pourcentage dans nos pêches : 8 %.

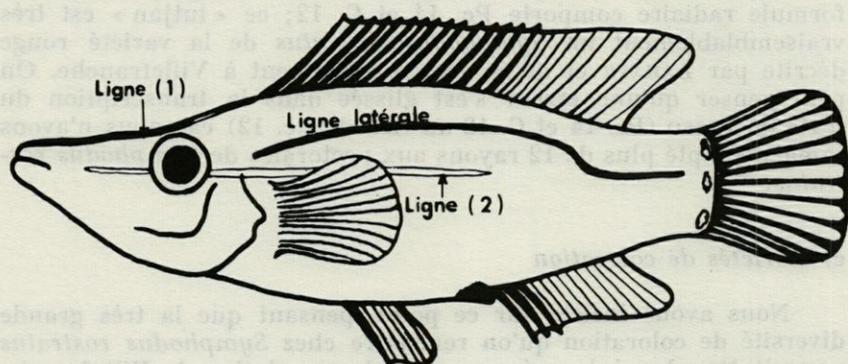


FIG. 3. — *Symphodus rostratus* Bloch.

Les 19 % restants sont de colorations intermédiaires entre les types définis plus haut. Cependant, au cours de six mois durant lesquels nous avons gardé des *Symphodus rostratus* en aquarium, nous n'avons pas observé de passage d'un type de coloration à un autre, mais seulement des modifications légères (déplacement de taches, etc.) et très transitoires.

Bien que parmi les jeunes individus pêchés nous ayons exclusivement rencontré le type de coloration A, nous ne pouvons établir s'il se produit au stade juvénile des changements de coloration tels que ceux décrits par FEDDERN (1963) chez *Bodianus*, ou s'il y a eu dans nos pêches sélection naturelle des jeunes de type A.

III. — ETUDE DE QUELQUES CARACTÈRES MÉRISTIQUES

a) Vertèbres

La moyenne vertébrale, établie sur 195 *Symphodus rostratus* des deux sexes, est de 30,866. Alors que LAHAYE donne dans sa diagnose du genre 30 à 34 vertèbres, nous en avons compté, selon le même mode de numération que cet auteur, de 30 à 33.

b) Nageoires

La formule radiaire s'établit comme suit : D XIV à XVI - 9 à 11; A III - 9 à 11; C 13; Pc 11 à 12; Pv I - 5.

Risso (1826) utilise la formule radiaire comme critère de détermination des trois espèces en lesquelles il scinde le genre *Lutjanus*; nous n'avons pas observé cette distinction, la répartition des principaux types de coloration que nous avons établis (correspondant grossièrement aux trois espèces de Risso) étant tout à fait indépendante du nombre de rayons des nageoires.

Cela infirme donc la scission en plusieurs espèces établie par Risso, ainsi que la distinction éventuelle de variétés, que nous tentions d'établir. On ne peut ici parler que de variétés de coloration.

IV. — ETUDE DES CARACTÈRES MÉTRIQUES; ALLOMÉTRIES

Cette étude a été entreprise en vue d'établir l'existence d'éventuelles allométries sexuelles ou de croissance (cf. TEISSIER, 1934 et 1948) et de déceler des variations raciales; si, de façon générale,

elle a failli à ce rôle, elle a cependant mis en évidence dans la croissance de *Symphodus rostratus* quelques particularités que nous verrons avec plus de détail, nous bornant à résumer dans le tableau ci-dessous l'ensemble des résultats.

(On a comparé à la croissance de la longueur totale du poisson la croissance des diverses dimensions, et établi pour chacune la droite de régression.)

DIMENSION ÉTUDIÉE	RAPPORT D'ALLOMÉTRIE (éventuellement)	RAPPORT DE LA DIMENSION ÉTUDIÉE A LA LONGUEUR TOTALE DU POISSON (valeurs extrêmes)
Longueur de la tête (du museau à l'indentation postérieure de la joue)	0,94	27 % — 31 %
Longueur de la base de la dorsale	Isométrie	40 %
Longueur de la base de l'anale	0,95	15 % — 17 %
Diamètre oculaire (longitudinal)	Isométrie	5 à 6,5 %
Distance interorbitaire ..	0,87	3,5 % — 5,5 %
Longueur préanale	1,05	54 % — 60 %

Les quelques particularités que nous avons observées par ailleurs sont les suivantes (Fig. 4) :

a) *Hauteur de la tête* (au niveau de l'œil)

La hauteur de la tête croît un peu plus rapidement que la longueur totale jusqu'à ce que le poisson atteigne une taille de 7,5 cm environ; puis la croissance se ralentit pour devenir isométrique ou même allométrique faiblement minorante. Hauteur de la tête : environ 14 % de la longueur totale.

b) *Longueur de la base de la pectorale*

Elle croît en isométrie avec le corps jusqu'à 7,5 cm de longueur totale environ (10 à 12 % de la longueur du corps). A partir

de cette valeur critique, elle cesse presque totalement de grandir (allométrie très fortement minorante, de rapport 0,13).

c) *Longueur préorbitaire*

Bien que la droite de régression soit mal définie, on constate un accident dans cette droite, aux environs de 7,5 cm de longueur totale.

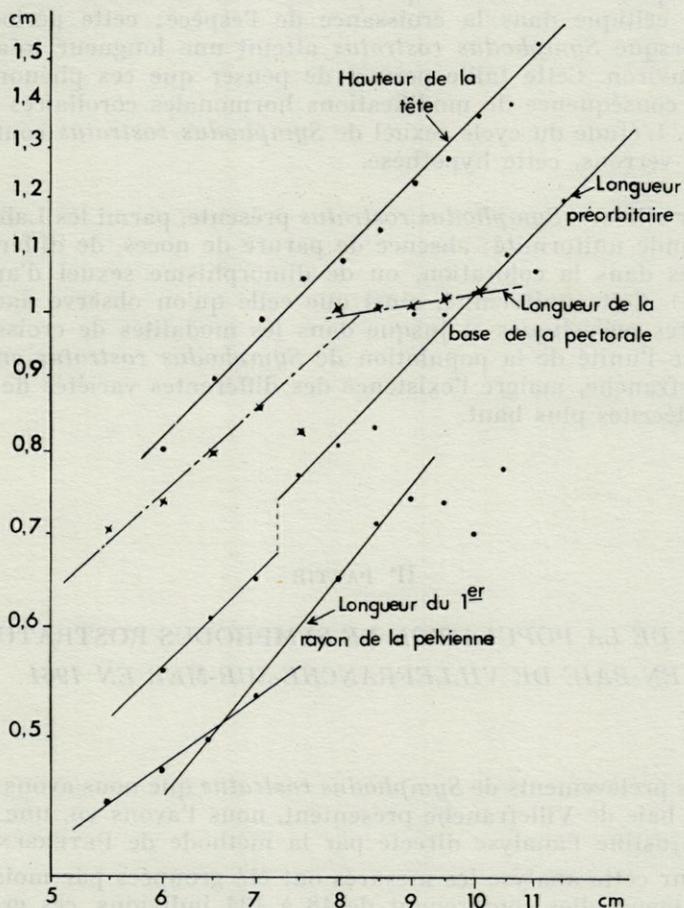


FIG. 4. — Croissance de la hauteur de la tête, de la longueur de la base de la pectorale, de la longueur préorbitaire et de la longueur du premier rayon de la pelvienne.

Abscisses : longueur totale du corps;
Ordonnées : dimension étudiée;
(coordonnées logarithmiques).

d) *Longueur du premier rayon de la pelvienne*

Sa croissance par rapport au corps est d'abord allométrique minorante (rapport 0,71) puis une rupture se produit pour une longueur totale de 7 cm environ. Au-dessus de cette valeur, les données sont confuses.

Ces quelques particularités de croissance, bien que parfois difficiles à préciser, mettent cependant en évidence l'existence d'une période critique dans la croissance de l'espèce; cette période se situe lorsque *Symphodus rostratus* atteint une longueur totale de 7 cm environ. Cette taille permet de penser que ces phénomènes sont la conséquence de modifications hormonales corollaires de la puberté. L'étude du cycle sexuel de *Symphodus rostratus* confirme, nous le verrons, cette hypothèse.

Par ailleurs, *Symphodus rostratus* présente, parmi les Labridés, une grande uniformité; absence de parure de noces, de différences sexuelles dans la coloration, ou de dimorphisme sexuel d'aucune sorte (1). Cette uniformité, ainsi que celle qu'on observe dans les caractères méristiques et jusque dans les modalités de croissance, confirme l'unité de la population de *Symphodus rostratus* en baie de Villefranche, malgré l'existence des différentes variétés de coloration décrites plus haut.

II° PARTIE

ÉTUDE DE LA POPULATION DE SYMPHODUS ROSTRATUS BL. EN BAIE DE VILLEFRANCHE-SUR-MER EN 1961

Les prélèvements de *Symphodus rostratus* que nous avons effectués en baie de Villefranche présentent, nous l'avons vu, une unité qui en justifie l'analyse directe par la méthode de PETERSEN.

Pour cette analyse les mesures ont été groupées par mois. Les pêches mensuelles comprenant de 48 à 134 individus, ces groupes sont donc suffisamment importants pour permettre une étude statistique.

(1) La femelle en période de reproduction présente cependant généralement une papille génitale plus grosse que le mâle.

I. — HISTOGRAMME DE FRÉQUENCE DES TAILLES

(fig. 5)

Les histogrammes sont établis par classes de 0,5 cm. Après des irrégularités — dues sans doute au petit nombre des prélèvements — en novembre et décembre 1960, ils présentent à partir de janvier 1961 deux modes nets (6,5 cm et 9,5 cm en janvier). La reproduction de ces deux modes dans les mois suivants et leur décalage sur l'axe des abscisses suggèrent la présence de deux groupes distincts, vraisemblablement d'âges différents, et suivant des modalités de croissance sensiblement identiques.

En mai le second mode disparaît, ce qui s'explique mal par les conditions de pêche ou la disparition naturelle des individus les plus vieux (on retrouve en effet des représentants de ces classes de taille et — on le verra plus loin — d'âge, dans les pêches des mois suivants). On peut par contre envisager l'éloignement des lieux de pêche de la partie sexuellement la plus active de la population, au moment de la fraie. L'apparition de jeunes fin juin, avec scission en deux parties de l'histogramme de distribution, semble appuyer cette hypothèse : c'est le premier contingent des jeunes éclos au printemps (3 et 3,5 cm) apparaissant dans les mêmes pêches que les sujets âgés d'au moins un an.

En juillet l'amplitude de la portion de l'histogramme intéressant les grandes tailles se réduit; mode : 8,5 cm. Par contre, l'autre portion, plus développée qu'en juin, comporte un mode bien marqué à 4,5 cm. L'accroissement de cette dernière partie de l'histogramme persiste en août et septembre avec des modes définis par un nombre de plus en plus grand d'individus et de valeur numérique croissant régulièrement (août : 6 cm; septembre : 7 cm).

En octobre et novembre on n'observe pas de changement de classe modale (7 et 10 cm, respectivement, pour les deux modes, de septembre à novembre). Le second mode est très faiblement marqué; par contre la distribution autour du premier mode devient très régulière, malgré le petit nombre des pêches mensuelles.

On a donc observé entre janvier et décembre 1961 une évolution régulière de la distribution : bimodale durant les quatre premiers mois, elle devient unimodale en mai; en juin apparaît un groupe nouveau qui va peu à peu prendre la prépondérance, reconstituant progressivement (octobre-novembre) une distribution sensiblement identique à celle des premiers mois de l'année, autour des mêmes modes qu'au printemps.

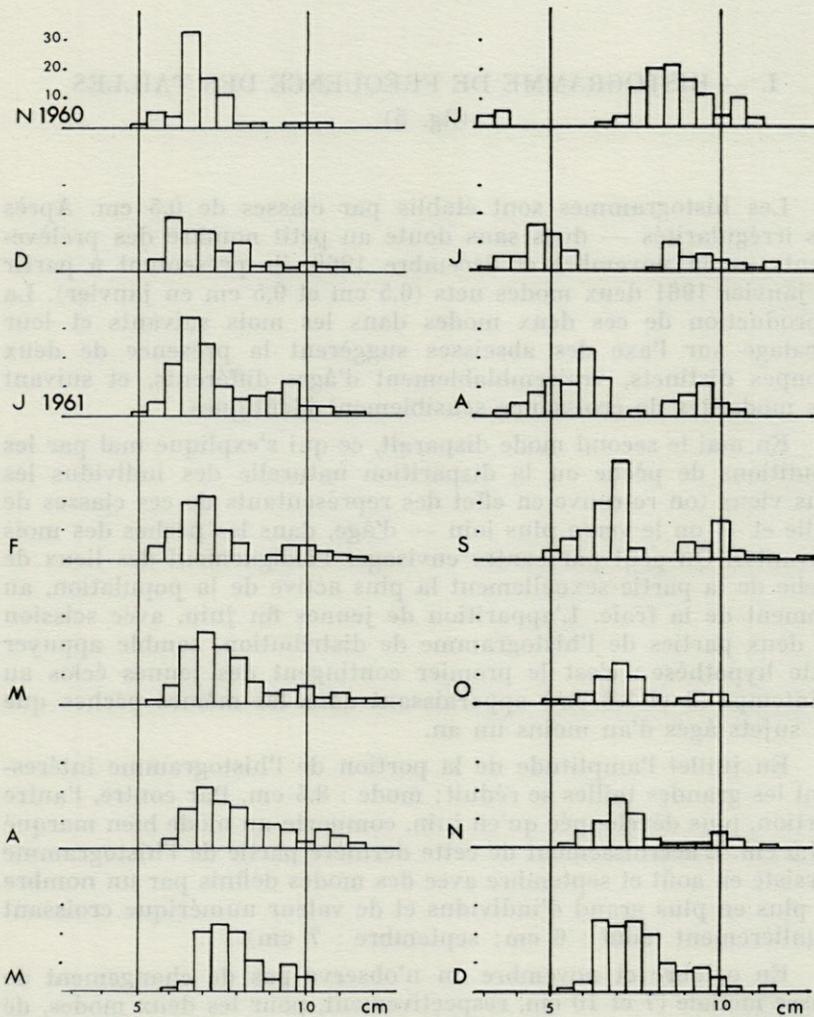


FIG. 5. — Histogrammes de fréquence de *Symphodus rostratus* à Villefranche de novembre 1960 à décembre 1961.

Abscisses : longueur totale;
Ordonnées : nombre de sujets.

Cet examen rapide des histogrammes mensuels en 1961 fait déjà pressentir une division de la population en deux groupes d'âge; l'extinction naturelle du plus âgé se produirait en été, alors même que devient accessible à la pêche un nouveau groupe (jeunes éclos au printemps). Afin de contrôler ou de préciser ces données, il convient de déterminer l'âge des différents éléments. C'est ce que nous nous proposons de faire maintenant.

II. — DÉTERMINATION DE L'ÂGE DE *SYMPHODUS ROSTRATUS*

A. — MÉTHODE

En confrontation avec la méthode de PETERSEN nous avons employé la scalimétrie. Cette méthode de détermination de l'âge des poissons grâce aux anneaux inscrits sur leurs écailles, utilisée d'abord sur des carpes par HOFFBAUER, a été ensuite employée par divers auteurs à l'étude des gadidés et des clupéidés essentiellement, en raison du fort intérêt commercial présenté par ces deux familles.

Chez les Labridés SOLJAN (1930) a étudié par la scalimétrie l'âge de *Crenilabrus ocellatus*; il décrit des « anneaux d'hiver » très peu marqués et des « anneaux de fraie » beaucoup plus nets; deux anneaux s'inscriraient donc au cours d'une même année sur les écailles de ce Labridé très proche de *Symphodus rostratus*. Nous reviendrons ultérieurement sur ce travail de SOLJAN.

B. — ETUDE DES ÉCAILLES CHEZ *Symphodus rostratus*

Les écailles étudiées ont été prélevées au nombre de cinq sur le flanc gauche de chaque poisson, au niveau du tiers antérieur de la dorsale; à cet endroit elles sont à peu près de mêmes dimensions et présentent une forme générale trapézoïdale relativement régulière.

1°) Description des écailles

De type élasmoïde cycloïde, les écailles de *Symphodus rostratus* se divisent en quatre champs: du foyer partent vers le champ antérieur, au nombre de 10 à 20, et le champ postérieur, au nombre de 4 à 7, des stries radiales dont sont exempts les deux champs latéraux; ceux-ci ne présentent que les crêtes concentriques au foyer et grossièrement parallèles au contour de l'écaille, crêtes qu'on trouve également dans les deux autres champs.

Chez les différents Labridés dont nous avons observé les écailles, ces crêtes conservent entre elles un intervalle relativement constant, au contraire des sclérites des écailles des Gadidés qui, plus ou moins resserrés suivant la saison, permettent la détermination

de l'âge du poisson (STUART THOMSON, 1904; WINGE, 1915; in GRAHAM, 1929).

Les « anneaux » observés chez les Labridés et particulièrement *Symphodus rostratus* sont formés par un intervalle plus large entre deux stries consécutives de la couche osseuse, superficielle, de l'écaille, intervalle qui se marque exactement au même niveau des différents espaces compris entre les stries radiales du champ antérieur.

Du foyer au contour externe de l'écaille on observe donc successivement une zone de crêtes régulières, à intervalle constant, puis l'espace plus large entre deux crêtes successives, qui constitue l'anneau. Extérieurement à cet anneau l'écaille reprend son aspect régulièrement strié après, souvent, une zone perturbée montrant deux ou trois crêtes incomplètes, non parallèles entre elles, et dont les tronçons peuvent montrer une intrication plus ou moins grande. Ce dernier caractère laisse penser que la formation des stries dans la couche superficielle de l'écaille subit pendant un temps qui reste à déterminer un arrêt total, puis reprend avec une certaine irrégularité de « mise en route ».

Ces anneaux marquent-ils un arrêt de la croissance de l'écaille, et sont-ils liés à un arrêt saisonnier de la croissance du poisson ?

Ne pouvant nous aider de marquages et de recaptures pour plusieurs raisons (vie trop courte des crénilabres; difficulté de les garder en vie après le traumatisme de la remontée du filet) nous avons procédé par comparaison des caractéristiques des écailles de chaque poisson avec la place qu'occupe celui-ci dans la distribution.

2°) Classification des écailles

On a figuré :

- Par *a* : les écailles ne possédant pas d'anneau (les crêtes de la couche distale de l'écaille sont toutes équidistantes).
- Par *a'* : les écailles montrant un anneau très proche de leur bord antérieur, mais bien distinct (séparé du bord de l'écaille par 1 à 5 stries seulement).
- Par *b* : les écailles possédant un anneau très net qui sépare deux plages de stries équidistantes régulières.
- Par *b'* : les écailles montrant deux anneaux dont l'un est très proche du bord antérieur.

Etc...

Chaque poisson est ainsi défini par le caractère *a*, *a'*, *b*, *b'*, *c*, *c'*, etc., de ses écailles. Il est à remarquer que les différentes écailles

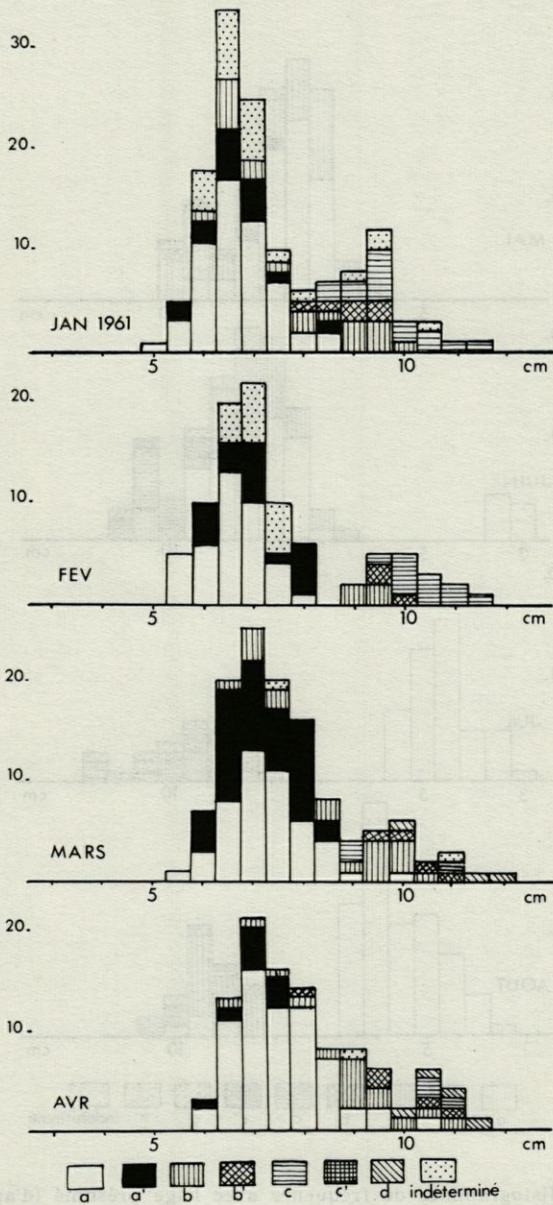


FIG. 6. — Histogrammes de fréquence avec l'âge présumé (d'après la lecture des écailles).

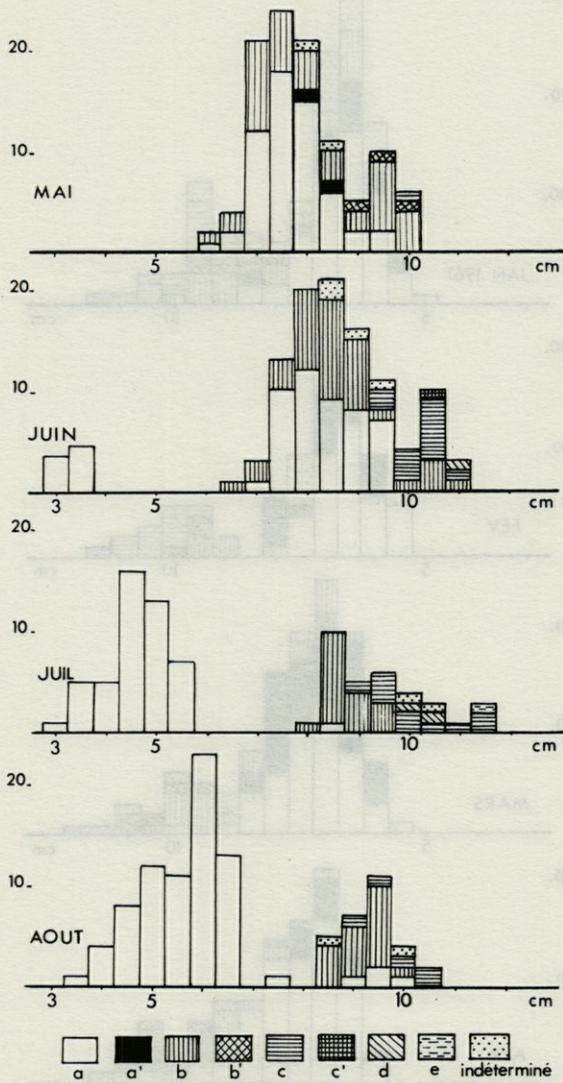


FIG. 7. — Histogrammes de fréquence avec l'âge présumé (d'après la lecture des écaliles).

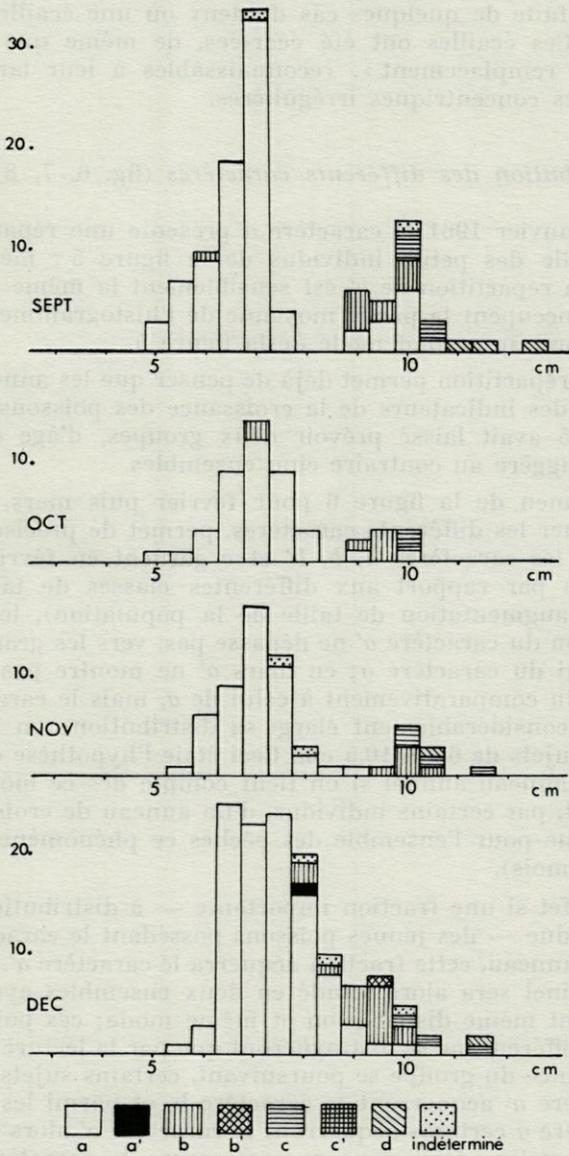


FIG. 8. — Histogrammes de fréquence avec l'âge présumé (d'après la lecture des écailles).

prélevées sur un même sujet présentent toutes le même caractère, exception faite de quelques cas douteux où une écaille montre un accident. Ces écailles ont été écartées, de même que les écailles dites « de remplacement », reconnaissables à leur large foyer et leurs crêtes concentriques irrégulières.

3°) *Distribution des différents caractères* (fig. 6, 7, 8)

Dès janvier 1961 le caractère *a* présente une répartition similaire à celle des petits individus de la figure 5 : même mode à 6,5 cm. La répartition de *a'* est sensiblement la même que celle de *a*; *b* et *b'* occupent la partie moyenne de l'histogramme, tandis que *c* correspond au second mode de la figure 5.

Cette répartition permet déjà de penser que les anneaux étudiés sont bien des indicateurs de la croissance des poissons; cependant la figure 5 avait laissé prévoir deux groupes, d'âge différent; la figure 6 suggère au contraire cinq ensembles.

L'examen de la figure 6 pour février puis mars, en laissant mieux situer les différents caractères, permet de préciser ce point : alors que les caractères *a*, *b*, *b'* et *c* gardent en février la même répartition par rapport aux différentes classes de taille (compte tenu de l'augmentation de taille de la population), le registre de distribution du caractère *a'* ne dépasse pas, vers les grandes valeurs de *L*, celui du caractère *a*; en mars *a'* ne montre pas un registre plus étendu comparativement à celui de *a*, mais le caractère *b*, par contre, a considérablement élargi sa distribution; on le rencontre chez des sujets de 6,5 à 10,5 cm. Ceci était l'hypothèse de la formation d'un anneau annuel si on tient compte dès ce mois de l'enregistrement, par certains individus, d'un anneau de croissance (nous verrons que pour l'ensemble des pêches ce phénomène s'étend sur plusieurs mois).

En effet si une fraction importante — à distribution suffisamment étendue — des jeunes poissons possédant le caractère *a* enregistre un anneau, cette fraction acquerra le caractère *a'*, et le groupe d'âge originel sera alors scindé en deux ensembles ayant approximativement même distribution et même mode; ces poissons, d'âge fort peu différent, ne se distingueront que par la lecture des écailles. La croissance du groupe se poursuivant, certains sujets possesseurs du caractère *a'* acquerront le caractère *b*, et parmi les possesseurs du caractère *a* certains acquerront le caractère *a'* alors que d'autres resteront quelque temps encore possesseurs du caractère *a*. On voit ainsi se « dessiner », en quelque sorte, la distribution de mars. L'apparition en mars de quelques individus porteurs du caractère *d* (3 anneaux) vient encore appuyer cette hypothèse, ainsi que l'éten-

due en mars, avril, mai et juin du registre du caractère *b*, étendue qui s'explique par les différences individuelles du taux de croissance de *Symphodus rostratus*. En mai les sujets porteurs des caractères *a'* et *b'* sont rares et à partir de juin ils disparaissent totalement des pêches, tandis qu'apparaissent les jeunes, porteurs uniquement du caractère *a*. Les anneaux que peuvent montrer les poissons sont tous éloignés du bord de l'écaille; il s'est donc produit une disparition progressive des caractères « intermédiaires » (*a'* et *b'*).

Dans la seconde partie de l'année le caractère *a* devient rare dans la partie supérieure de l'histogramme (grandes valeurs de *L*) alors qu'il est la règle chez les juvéniles. Cependant on peut trouver quelques exceptions de part et d'autre : en septembre un poisson de 6 cm montre le caractère *b*, alors que plusieurs, mesurant 10 cm et plus, gardent le caractère *a*.

Dans le premier cas, il peut s'agir d'une mauvaise « lecture » de l'écaille (anneau « parasite » dû à des circonstances particulières de la vie du poisson); il est douteux en effet : soit qu'un jeune éclos au printemps ait subi avec tant d'avance sur ses congénères le processus habituel d'enregistrement d'un anneau, soit qu'un poisson éclos l'année précédente ait pris un tel retard de croissance sur ses semblables, bien que chacune de ces hypothèses puisse être envisagée.

Dans le second cas, on peut invoquer soit une croissance très forte de quelques jeunes nés au printemps, soit plutôt le défaut d'enregistrement d'un anneau de croissance par quelques poissons âgés pourtant d'un an révolu. Cette dernière hypothèse semble plus vraisemblable, non seulement à cause de la grande taille des individus considérés, mais aussi parce qu'elle a été vérifiée chez d'autres téléostéens : certains sujets, nés à la fin de la période de fraie, n'enregistrent leur premier anneau de croissance qu'au moment où les autres poissons du même groupe enregistrent leur deuxième anneau.

4°) Concordance avec la méthode de Petersen

Malgré l'éventualité de quelques exceptions, l'hypothèse de l'enregistrement d'un anneau chaque année sur les écailles de *Symphodus rostratus* se vérifie donc par une remarquable concordance avec la méthode de PETERSEN. La confrontation des deux méthodes permet en effet d'établir que, bien que représentés par des histogrammes bimodaux, les prélèvements comptent en fait, selon l'époque, de 3 à 4 groupes d'âge :

— Groupe 0 poissons ne possédant pas d'anneau, n'ayant pas achevé leur première année (caractère *a*).

- Groupe I poissons possédant 1 anneau, âgés d'un an révolu (caractère *b*).
- Groupe II poissons montrant 2 anneaux, et ayant accompli deux cycles annuels (caractère *c*).
- Groupe III poissons possédant 3 anneaux, âgés de trois ans (caractère *d*).

Un seul sujet a été trouvé possesseur de quatre anneaux, en juillet.

Ces groupes sont parfois hétérogènes au moment de l'enregistrement des anneaux; exemple : groupe I de mars, formé de sujets possédant le caractère *b*, âgés d'un an révolu, ainsi que de porteurs du caractère *a'*, c'est-à-dire nouvellement issus du groupe 0, et qui vraisemblablement viennent à peine d'accomplir un cycle annuel complet.

C. — DISCUSSION

L'accord avec la méthode de PETERSEN de la lecture des écailles semble donc confirmer l'hypothèse de l'enregistrement annuel d'un anneau sur les écailles de *Symphodus rostratus*.

Pourtant SOLJAN, dans son travail sur *S. ocellatus*, interprète tout autrement les anneaux des écailles de cet autre « crénilabre ». Pour lui deux anneaux sont enregistrés chaque année : le premier, qu'il dénomme « anneau d'hiver », s'inscrirait assez faiblement à la limite d'une première zone de croissance à stries serrées et d'une seconde zone, de croissance printanière, à stries plus espacées; à la fin de cette deuxième zone se marque le second anneau, « anneau de fraie », à la suite duquel les stries concentriques de l'écaille se resserrent progressivement jusqu'au deuxième anneau d'hiver. A partir de l'anneau de fraie prennent souvent naissance des stries radiales secondaires.

Des observations de *Symphodus ocellatus* à Villefranche nous ont en effet montré des stries plus régulières et plus serrées dans la première zone de croissance définie par SOLJAN que dans la seconde, où elles se caractérisent surtout par une certaine irrégularité plus encore que par la largeur des intervalles qui les séparent. Cependant la distinction entre les deux zones est parfois difficile ou même totalement impossible, seuls des « anneaux de fraie » se marquant alors de la même façon que ceux que nous avons observés chez *Symphodus rostratus*.

Même si une telle fluctuation dans l'aspect des écailles de deux espèces aussi proches est due en partie à des différences spécifiques

de leurs modalités de croissance, les conditions climatiques sur les lieux d'habitat jouent vraisemblablement aussi un rôle important. SOLJAN en effet, s'il ne justifie pas sa détermination des différents anneaux, précise qu'il a pu observer la fraie chez *S. ocellatus* en mer libre, pendant les mois de juillet et d'août, sur la côte yougoslave; or, bien que nous n'ayons pas recherché la période de maturité sexuelle et de fraie pour cette espèce à Villefranche, nous avons vu apparaître dans les pêches les jeunes *S. ocellatus* avec plus d'un mois d'avance sur les jeunes *S. rostratus*, ce qui situerait la période de fraie vers mars-avril, tout au plus jusqu'au début de juin, c'est-à-dire au moins deux mois plus tôt que SOLJAN ne l'a observée. D'autre part, ERCEGOVIC (1934) donne octobre comme le mois le plus chaud pour les eaux côtières au voisinage de Split (le maximum de température se produit d'autant plus tard que la profondeur est faible). Il y a donc un retard d'au moins un mois sur le maximum de température observé à Villefranche, ce qui pourrait justifier l'hypothèse de l'enregistrement de deux anneaux au cours de l'année. Il est possible en effet qu'il y ait enregistrement de deux anneaux distincts (anneau d'hiver et anneau de fraie) lorsque la période de fraie est séparée de l'hiver par un laps de temps relativement long durant lequel le poisson a repris sa croissance, interrompue pendant l'hiver; dans le cas contraire (période de fraie proche de l'hiver) la croissance ne reprendrait pas avant la fin de la fraie, un anneau unique représentant les deux périodes; ce serait le cas de *Symphodus rostratus* à Villefranche.

L'enregistrement annuel de deux anneaux a, par ailleurs, été envisagé par plusieurs auteurs : par SCHNEIDER (1910) (1) dans le cas de harengs à ponte automnale (un anneau se formerait durant une période de jeûne précédant la fraie); par DAMAS (1909) (1) chez les Gadidés ayant traversé une période de conditions défavorables (alimentation, état général). HOFFBAUER avait déjà rapporté l'action dans le même sens d'une sous-alimentation continue chez la carpe (atténuation ou disparition de la différence entre les zones d'« hiver » et d'« été »).

Les anneaux enregistrés par les écailles apparaissent alors comme la manifestation externe de l'interaction des diverses influences subies par l'organisme du poisson. La connaissance précise de nombreux facteurs et de leur action serait ici nécessaire : facteurs externes tels que la température à laquelle les poissons ont été soumis, la quantité de nourriture dont ils ont disposé; facteurs internes propres à chaque individu considéré : état physiologique, en particulier l'état sexuel, maladies ou traumatismes de toutes sortes ayant affecté le poisson (D'ANCONA, 1937). S'il est certain que l'abondance de nourriture est un facteur de croissance, il n'en est pas de même de la température (expériences de CUTLER, 1928

(1). Chaque espèce voit vraisemblablement sa croissance activée pour une gamme thermique optimale, hors de laquelle la croissance est plus faible (cf. AUDIGE, 1921). L'enregistrement d'anneaux sera, de plus, soumis pour chaque poisson aux facteurs individuels, difficilement déterminables pour des animaux ne provenant pas d'élevages.

D. — CARACTÈRES MARGINAUX DES ÉCAILLES

Dans tout ce qui précède nous avons considéré des « anneaux » caractérisés, séparés du bord de l'écaille par quelques stries d'aspect régulier; nous allons maintenant tenter d'analyser l'enregistrement des anneaux au cours de l'année 1961 (cf. SAETERSDAL, 1953).

On sait que les écailles élasmoïdes sont constituées de deux couches : la couche distale, de ganoïne, et la couche proximale, d'isopépine, composée elle-même de plusieurs strates de fibres calcifiées. La couche proximale s'accroît par sécrétion par les ostéoblastes proximaux de lamelles de plus en plus grandes. La couche distale a pour origine un pseudoépithélium qui, selon les termes de BERTIN (in GRASSÉ, XIII-1, p. 486-90) « recouvre chaque année de son produit de sécrétion la partie nouvellement débordante de la couche proximale. L'excès de matière calcaire sécrétée par les ostéoblastes distaux, s'accumulant entre leurs rangées successives, donne naissance aux crêtes concentriques ».

On peut penser, et ceci quel que soit le processus de recouvrement d'une couche par l'autre, que l'aspect marginal de l'écaille variera au cours de l'année, et en particulier différera notablement suivant qu'on assiste à la formation d'un « anneau de croissance » ou d'une strie ordinaire.

Nous avons ainsi été amené à considérer l'intervalle entre les stries, mesuré au milieu de l'arc formé par chaque indentation du bord de l'écaille entre deux sillons radiaux. L'indentation la plus voisine de l'axe de l'écaille a été choisie. Les différents aspects présentés par le bord des écailles (2), ou « caractères marginaux », ont été classés comme suit :

Caractère marginal α : l'espace entre le bord de l'écaille et la dernière strie est inférieur ou égal à l'espace moyen entre deux stries consécutives; l'espace entre la dernière et l'avant-dernière strie est égal à l'espace moyen entre deux stries consécutives.

(1) Cités par GRAHAM, 1929.

(2) Pour les cas, très rares, où les écailles d'un même poisson ne présentaient pas les mêmes caractères marginaux, on a noté le caractère le mieux représenté. De plus, on a écarté les « écailles de remplacement ».

Caractère marginal β : l'espace entre le bord de l'écaille et la dernière strie est supérieur à l'espace moyen entre deux stries consécutives : l'espace entre la dernière et l'avant-dernière strie est égal à l'espace moyen entre deux stries consécutives.

Caractère marginal γ : l'espace entre le bord de l'écaille et la dernière strie est inférieur ou égal à l'espace moyen entre deux stries consécutives; l'espace entre la dernière et l'avant-dernière strie est supérieur à l'espace moyen entre deux stries consécutives (1).

Caractère marginal δ : la dernière strie est irrégulière ou ramifiée, peu claire (cas douteux).

Ainsi le caractère β traduirait l'imminence de l'enregistrement d'un anneau de croissance, et le caractère γ marquerait le stade qui suit immédiatement cet enregistrement, tandis que le caractère α pourrait être interprété comme le premier stade de la croissance de la couche proximale, croissance qui peut s'orienter vers la formation d'une strie ordinaire ou d'un « anneau de croissance ».

1°) Répartition et essai d'interprétation

La répartition des différents caractères marginaux en pourcentage du total des observations mensuelles, au cours de l'année 1961, est donnée par la figure 9.

a) Variation quantitative du caractère γ

La fréquence du caractère γ , limitée jusqu'en avril aux environs de 6 %, augmente jusqu'à près de 30 % en juin pour devenir très faible à partir de juillet; on observe donc tout au long de l'année des enregistrements d'anneaux. On peut cependant considérer, compte tenu surtout d'erreurs possibles dans la lecture des caractères marginaux, que cet enregistrement est accompli avant juin pour la quasi-totalité des éléments, dont environ 50 % entre avril et juin.

La strie qui délimite cet anneau semble donc marquer la reprise printanière de la croissance, puisqu'il n'est pas douteux que celle-ci subit en hiver un ralentissement dû à l'abaissement de la température et à la raréfaction de la nourriture sur les herbiers au moment de la chute des posidonies.

(1) Il s'agit là d'estimations et non de mesures proprement dites, l'écartement entre les stries d'une même zone étant susceptible de variations légères. Il faut donc prévoir un pourcentage d'erreurs relativement élevé.

b) Variation quantitative du caractère β .

Sa fréquence, relativement élevée durant les 6 premiers mois de l'année (30 % à 50 %) tombe à 20 % pour juillet et août et augmente ensuite régulièrement jusqu'à 75 %. Cela permet de vérifier que la possession du caractère marginal β est bien une étape de la formation d'un anneau de croissance : en effet la diminution du pourcentage du caractère β suit l'enregistrement massif d'un anneau (matérialisé par l'augmentation de pourcentage du caractère γ), et l'augmentation régulière du pourcentage du caractère β durant les cinq derniers mois de l'année est vraisemblablement à l'origine d'anneaux qui s'inscriront au printemps suivant.

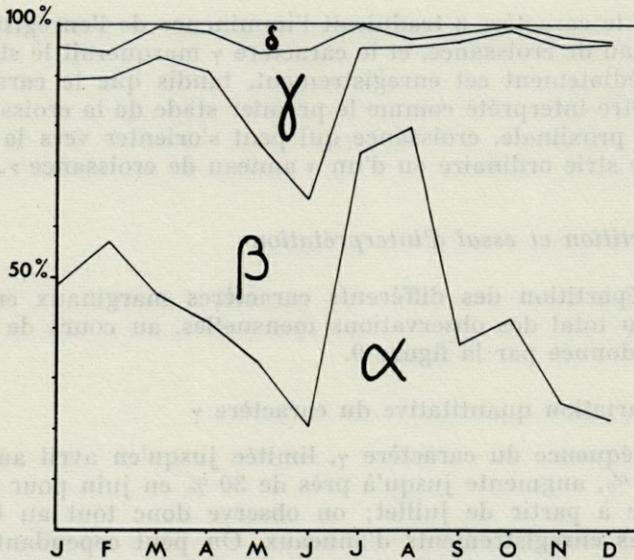


FIG. 9. — Caractères marginaux des écailles (moyennes mensuelles) en 1961.

Dans cette hypothèse il faut alors admettre que l'enregistrement d'une strie ordinaire est très rapide par rapport à celui d'un « anneau » : plusieurs dizaines de stries sont formées durant la période de croissance alors que d'après la figure 9, la préparation à l'enregistrement d'un anneau (caractère marginal β) occuperait une grande partie de l'hiver. Ceci est à rapprocher de l'affirmation de SOLJAN (1930) relative à *Cr. ocellatus* : « l'anneau lui-même représente la totalité de l'hiver » (p. 160). De plus, la présence de caractères γ en grand nombre en mai-juin devrait entraîner celle, durant les mois suivants, d'anneaux sub-marginaux (a' , b' ou c') ; or ceux-ci

sont absents (cf. fig. 7 et 8). Il faut donc admettre, après l'enregistrement d'un anneau, une croissance rapide des écailles et la formation de plusieurs stries qui font ranger de telles écailles dans les groupes *b*, *c* ou *d*.

c) Variation quantitative du caractère α .

Le caractère α représente en janvier et février 50 % environ de la totalité des observations, puis diminue régulièrement jusqu'à juin (20 %). En juillet et août sa fréquence est très forte, puis elle baisse de nouveau jusqu'à 20 % en décembre.

Il faut donc noter :

— sa diminution de fréquence coïncidant avec l'augmentation de γ , la fréquence du caractère β étant à peu près constante;

— sa variation inverse de celle de β à partir de juillet, lorsque la fréquence de γ devient très faible.

Il est donc vraisemblable que le caractère α représente la première étape de la croissance de l'écaille, et que celle-ci peut ensuite acquérir le caractère β puis γ , ou former une strie ordinaire.

2°) *Discussion*

Dans l'hypothèse de l'enregistrement annuel d'un anneau de croissance par l'ensemble de la population, le total des pourcentages mensuels de poissons possesseurs du caractère marginal γ devrait se monter à 100 % pour l'année; or il n'est que de 85 % du total. On doit donc envisager, outre des erreurs d'appréciation :

a) des variations annuelles dues aux conditions du milieu (il serait souhaitable de comparer de tels pourcentages sur plusieurs années);

b) la possibilité que certains poissons n'enregistrent pas d'anneau de croissance (éléments nés tardivement dans la période de fraie, par exemple). On voit cependant que c'est un phénomène dont la probabilité est faible. Il est également très douteux que plusieurs anneaux soient enregistrés chaque année par une même écaille : on enregistrerait en effet, dans ce cas, un taux beaucoup plus élevé de caractères γ .

L'étude de la répartition quantitative des caractères marginaux des écailles confirme donc l'enregistrement d'un anneau par an sur les écailles de *S. rostratus*. Cet enregistrement a lieu durant les 6 premiers mois de l'année pour la grande majorité des poissons, et plus précisément en avril, mai et juin. Il paraît donc justifié de le considérer comme le signal de reprise de la croissance après un arrêt hivernal. De plus l'influence de la fraie serait à étudier; il est possible en effet que le degré de maturité sexuelle de chaque indi-

vidu intervienne dans le déterminisme de l'époque de formation des anneaux (1). Ainsi pourraient s'expliquer les différences observées entre les écailles de *S. rostratus* et celles de *S. ocellatus*.

III. — ANALYSE GRAPHIQUE DE LA DISTRIBUTION

Une méthode graphique, à l'aide de « papier de Probabilité », (Cf. HARDING, 1949 et CASSIE, 1954) nous a permis une analyse plus complète et plus rigoureuse des prélèvements : évaluation — en pourcentage du total — des différents groupes d'âge, et caractéristiques de chacun de ces groupes (moyenne, écart-type). Ces données sont groupées dans le tableau suivant :

	GRUPE	% AGE DANS LES PÊCHES	MOYENNE	ECART-TYPE
Janvier 1961 ...	0 I II	74 % 18,5 % 7,5 %	6,5 cm 8,8 cm	0,65
Février 1961 ...	0 I II	81 %	6,6 cm	0,7
Mars 1961				
Avril 1961				
Mai 1961 *	(0 + I)	82,5 %	7,3 cm	0,55
Juin 1961 *	(0 + I)	66,5 %	7,9 cm	0,55
Juillet 1961	0 (nouveau)	59 %	4,35 cm	0,7
Août 1961	0 (nouveau)	71 %	5,25 cm	0,8
Septembre 1961 .	0 (nouveau)	76 %	6,6 cm	0,9
Octobre 1961 ...	0 (nouveau)	84,5 %	6,7 cm	0,6
Novembre 1961 .	0 (nouveau)	82,5 %	6,7 cm	0,6
Décembre 1961 .	0 (nouveau)	81 %	7 cm	0,75

(1) Ceci est à rapprocher des observations de BEN-TUVIA (1959) sur l'époque de formation des anneaux de croissance chez la sardinelle de Méditerranée orientale.

* Les pourcentages sont faussés puisqu'il y a passage d'individus d'un groupe à l'autre; les valeurs caractéristiques (moyenne, écart-type) sont identiques pour les deux groupes, qui ont la même distribution.

La méthode du papier de Probabilité confirme donc les résultats scalimétriques : croissance rapide durant les premiers mois et jusqu'à septembre, ralentissement d'octobre à mars, puis reprise de la croissance en mai. Elle permet également de vérifier la normalité de distribution des pêches mensuelles; lorsque celles-ci présentent une distribution normale ou subnormale on peut considérer les pêches comme vraisemblablement représentatives du stock de *Symphodus rostratus* accessible à la pêche en baie de Villefranche; c'est le cas pour la plupart de nos prélèvements, à l'exception de ceux de mai (nous savons qu'à ce moment la partie âgée de la population échappe momentanément au filet) et du début de l'été (troncature du groupe 0 au-dessous d'une taille de 2,7 cm environ, due au maillage du filet).

Néanmoins la longévité de l'espèce peut être estimée à 3 ans.

IV. — CROISSANCE ANNUELLE (d'après les mesures d'écailles)

De nombreux auteurs, entre autres LEA, 1910 et SHERRIFF, 1922, ont tenté d'établir une relation entre la taille d'un poisson et celle de ses écailles. Ces relations paraissent varier grandement selon la nature et la provenance du matériel étudié. C'est pourquoi nous avons établi empiriquement la relation :

$$l_{\text{(ecaille)}} = f(L_{\text{poisson}})$$

chez *Symphodus rostratus* en déterminant la ligne de régression de l par rapport à L , l étant la moyenne des 5 mensurations d'écailles effectuées sur chaque poisson (fig. 10). L'équation de la

TABLEAU

Mois	l ₁		l ₂		l ₃		l ₄		taux moyen de croissance		
	registre (cm)	moyenne (cm)	t ₂	t ₃	t ₄						
Janvier	4 -8,5	6,04	7 -10	8,36					0,384		
Février	5,5-7,5	6,12	7,5-10,5	8,61					0,407		
Mars	3,5-8,5	6,55	7,5-10,5	8,9	9,5-10	9,66			0,359	0,085	
Avril	5 -8,5	6,48	7,5-10,5	8,96	9 -10,5	9,75			0,383	0,088	
Mai	5 -8,5	6,48	8,5- 9,5	9					0,389		
Juin	5 -9	6,87	9 -11	9,61	10,5	10,5			0,399	0,093	
Juillet	5 -8,5	6,53	8,5-10	9,27	10 10,5	10,33	11,5	11,5	0,419	0,114	0,113
Août	4,5-8	6,54	8,5-10,5	9,4					0,437		
Septembre	4,5-7,5	6,28	8,5-10,5	9,19	9,5-11,5	10,83			0,463	0,178	
Octobre	3,5-7,5	6,31	8,5-10	9,25					0,466		
Novembre	5,5-8,5	6,7	8,5-10	9,3	10	10			0,388	0,075	
Décembre	5,5-8	7	8,5-11	10,1	11,5	11,5			0,443	0,139	

droite de régression est :

$$l = 0,00379 L^{1,45} \text{ (allométrie majorante).}$$

En interpolant, sur l'axe des ordonnées, à partir de la droite, la valeur de la distance de chaque anneau au foyer de l'écaille, on obtient la taille approximative du poisson à la formation de chaque anneau (L_1, L_2, L_3), et on peut calculer le taux annuel de croissance : $t_2 = L_2 - L_1/L_1$; $t_3 = L_3 - L_2/L_2$, etc...

Les résultats sont groupés dans le tableau précédent.

Il faut noter l'étendue du registre de L_1 comparativement à ceux de L_2 et L_3 , ainsi que la diminution du taux moyen de croissance de *S. rostratus* avec l'âge.

Ce tableau fait également apparaître le phénomène suivant : la taille moyenne, calculée pour les pêches de chaque mois, à la formation du premier anneau (L_1), subit au cours de l'année 1961 des variations, qui sont suivies de variations parallèles de L_2 ; elle augmente de janvier à juin, diminue ensuite de juillet à septembre, puis augmente de nouveau d'octobre à décembre. Or L_1 et L_2 ont été calculées à partir de la droite de régression tracée, ce qui élimine la possibilité d'influence sur leur détermination d'une variation saisonnière de la croissance des écailles par rapport à celle du corps.

On envisage alors une action sur la croissance du développement des produits génitaux; celui-ci cependant, selon les observations de plusieurs auteurs dont LEA, provoque une diminution de la croissance, ce qui élimine l'hypothèse d'une influence de ce facteur : en effet chez *Symphodus rostratus* la période de développement génital a lieu de février-mars à mai-juin, époque durant laquelle L_1 et L_2 subissent une lente augmentation.

On peut proposer une autre explication de cette variation de L_1 et L_2 au cours de l'année 1961 : l'enregistrement d'anneaux (reprise de la croissance après une période de croissance ralentie ou nulle) se produit principalement, nous l'avons vu, de janvier à avril-mai. Or il est légitime de penser que des sujets subissant plus tardivement que d'autres le ralentissement ou l'arrêt de croissance hivernal auront atteint, antérieurement à ce ralentissement, des tailles supérieures à celles de leurs congénères. Chaque mois, de janvier à mai, voit arriver dans les pêches des poissons qui ont nouvellement enregistré un anneau de croissance, ce qui peut expliquer l'accroissement de L_1 et L_2 durant la période d'enregistrement intensif d'anneaux; de même se justifie l'abaissement de L_1 et L_2 de juin à octobre, période durant laquelle le nombre d'anneaux formés est infime. Cette hypothèse n'explique pas, cependant, l'augmentation de la valeur moyenne de L_1 et L_2 à partir

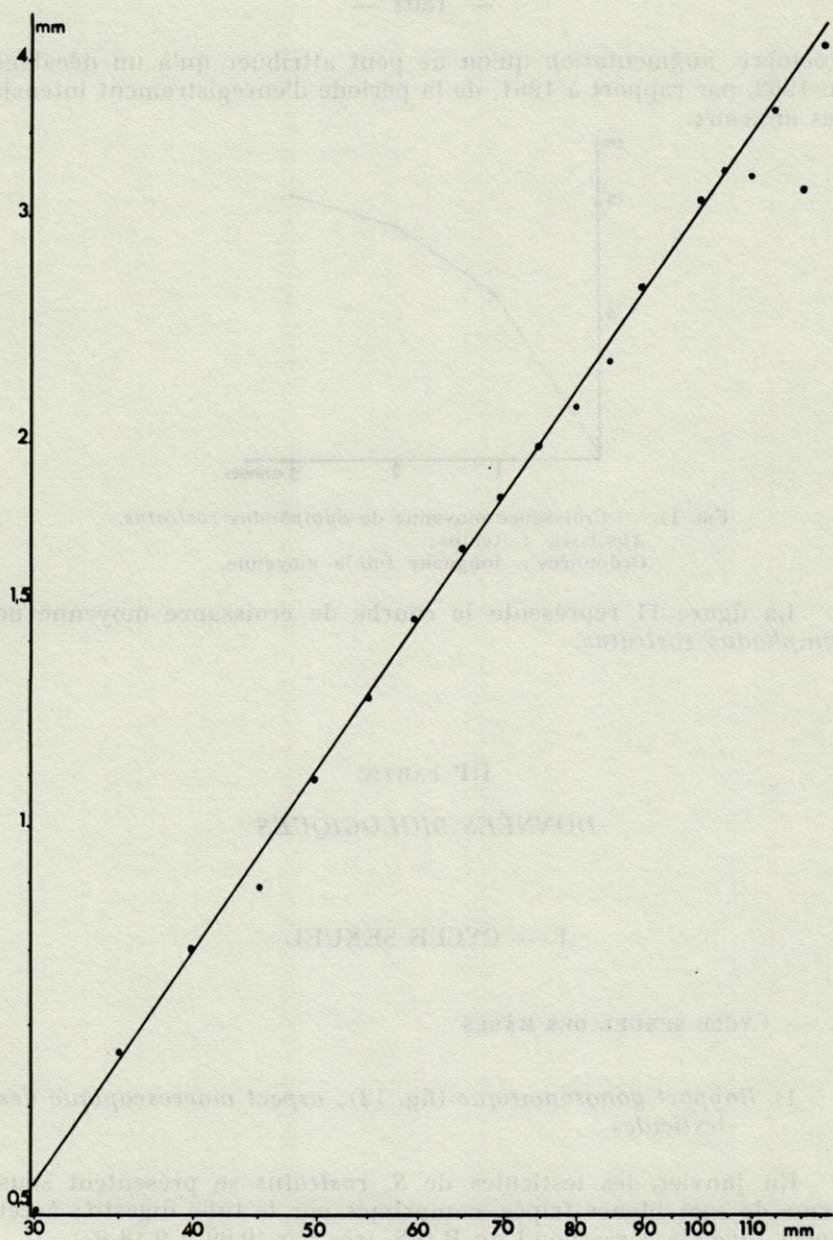


FIG. 10. — Croissance allométrique des écailles par rapport au corps; $l = f(L)$.

Abscisses : longueur totale du corps (L);
 Ordonnées : longueur des écailles (l);
 (coordonnées logarithmiques).

d'octobre, augmentation qu'on ne peut attribuer qu'à un décalage en 1962, par rapport à 1961, de la période d'enregistrement intensif des anneaux.



Fig. 11. — Croissance moyenne de *Symphodus rostratus*.
Abscisses : temps;
Ordonnées : longueur totale moyenne.

La figure 11 représente la courbe de croissance moyenne de *Symphodus rostratus*.

III^e PARTIE

DONNÉES BIOLOGIQUES

I. — CYCLE SEXUEL

A. — CYCLE SEXUEL DES MÂLES

1) *Rapport gonosomatique* (fig. 12); *aspect macroscopique des testicules*

En janvier, les testicules de *S. rostratus* se présentent sous forme de sacs blancs fripés, comprimés par le tube digestif; à cet aspect juvénile correspond un R.G.S. très bas (0,09 à 0,18 %).

La phase de maturation débute en février et le 24 mars le R.G.S. atteint sa valeur moyenne maximale (4,7 %), qu'il garde durant un mois environ. Tous les mâles pêchés ont alors des testi-

cules fluents; cependant on constate que les mâles dont les écailles portent un anneau de croissance atteignent, à poids égal, un R.G.S. beaucoup plus élevé que ceux qui n'ont pas enregistré d'anneau.

La phase de reproduction se caractérise par une baisse très accusée du R.G.S.; de la fin avril à la fin juin, les testicules perdent leur couleur blanc-laiteux et prennent un aspect chiffonné et flasque. Fin juin, le R.G.S. est de nouveau aussi bas (0,17 %) qu'avant la période de maturation. Les testicules entrent alors dans une période de repos à R.G.S. très bas (0,05 %) qui dure jusqu'à la fin de décembre.

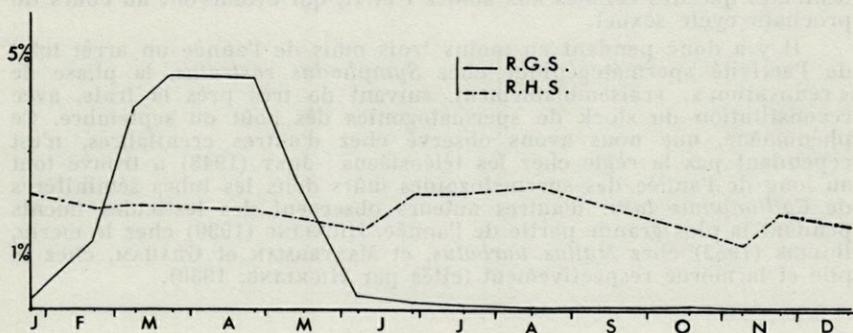


FIG. 12. — Rapports gonosomatique et hépatosomatique des mâles.

2) Evolution histologique des testicules

Les gonades de *Symphodus rostratus* montrent un aspect et une évolution comparables à ce qui a été observé chez de nombreux téléostéens; nous ne décrivons donc que très brièvement cette évolution.

Stade I. — Les cellules germinales ont de 5,5 à 7,8 μ de diamètre; leur noyau, gros, peu distinct du cytoplasme, présente 1 ou 2 nucléoles et de petits granules de chromatine disséminés dans toute sa masse.

Stade II. — Les cellules sont un peu plus petites (4 à 5,5 μ de diamètre) et plus colorables qu'au stade I. Leur noyau est plus foncé et plus gros par rapport à l'ensemble de la cellule qu'au stade précédent; la chromatine est encore diffuse dans la masse nucléaire.

Stade III. — Les cellules sont très sombres, le noyau en occupant la quasi-totalité et la chromatine étant rassemblée en paquets denses qui prennent vivement le rouge solide ou le GROAT. Le diamètre de la cellule à ce stade est de 2,6 à 4 μ (valeur, à très peu près, du diamètre nucléaire).

Stade IV. — Le cytoplasme n'est plus distinct; la chromatine nucléaire rend le noyau uniformément noir au GROAT, avec un aspect boursoufflé. Le noyau a maintenant la taille de 2,5 à 2,7 μ .

Stade V. — On trouve des amas très denses de petites cellules réduites au noyau, très noir, de 1,3 à 1,7 μ de diamètre.

Stade VI. — (Spermatozoïdes) — Il ne diffère du stade V que par la possession d'un flagelle, les dimensions du noyau étant les mêmes aux deux derniers stades.

Les cinq premiers stades peuvent déjà se reconnaître simultanément chez certains mâles pêchés fin janvier. A partir du 15 février tous les tubes séminifères contiennent des spermatozoïdes, dont la maturation dure jusque vers la mi-mars. Alors commence la période de reproduction (vraisemblablement 2 à 3 semaines pour un même individu). A partir de juillet tous les mâles montrent des tubes séminifères vides, et l'involution testiculaire commence. En décembre on ne trouve plus dans les testicules que des cellules aux stades I et II, qui évolueront au cours du prochain cycle sexuel.

Il y a donc pendant au moins trois mois de l'année un arrêt total de l'activité spermatogénique chez *Symphodus rostratus*, la phase de « rénovation », vraisemblablement, suivant de très près la fraie, avec reconstitution du stock de spermatogonies dès août ou septembre. Ce phénomène, que nous avons observé chez d'autres crénilabres, n'est cependant pas la règle chez les téléostéens : JOST (1943) a trouvé tout au long de l'année des spermatozoïdes mûrs dans les tubes séminifères de *Callionymus lyra*; d'autres auteurs observent des testicules fluents pendant la plus grande partie de l'année, HICKLING (1930) chez le merlu, BOUGIS (1952) chez *Mullus barbatus*, et MASTERMAN et GRAHAM, chez la plie et la morue respectivement (cités par HICKLING, 1930).

B. — CYCLE SEXUEL DES FEMELLES

1) Rapport gonosomatique (fig. 13); aspect macroscopique des ovaires

En janvier le R.G.S. des femelles est très bas (0,7 %); les ovaires, peu vascularisés, de couleur blanc-crème, se différencient bien, malgré leur faible développement, des testicules, grâce à leur section arrondie.

En février débute la phase de maturation, lente jusqu'à mars puis très rapide : le R.G.S. augmente jusqu'à 9 % de valeur moyenne maximale. Les ovaires, développés à leur maximum, sont alors de couleur jaune vif, très vascularisés, et, repoussant le foie vers l'avant de la cavité générale, distendent énormément l'abdomen. Les ovocytes, jaunes et translucides, de 0,5 à 0,7 mm de diamètre, se séparent bien les uns des autres, et sont émis par simple pression sur l'abdomen du poisson.

La phase de reproduction se manifeste en mai et juin par une baisse rapide du R.G.S. (0,75 % le 28 juin). Les ovaires se vident de leurs ovocytes mûrs et deviennent flasques, mais conservent un certain nombre d'ovocytes non arrivés à maturité. Ils entrent dans une période d'épuisement à R.G.S. très bas (0,35 %) qui dure de

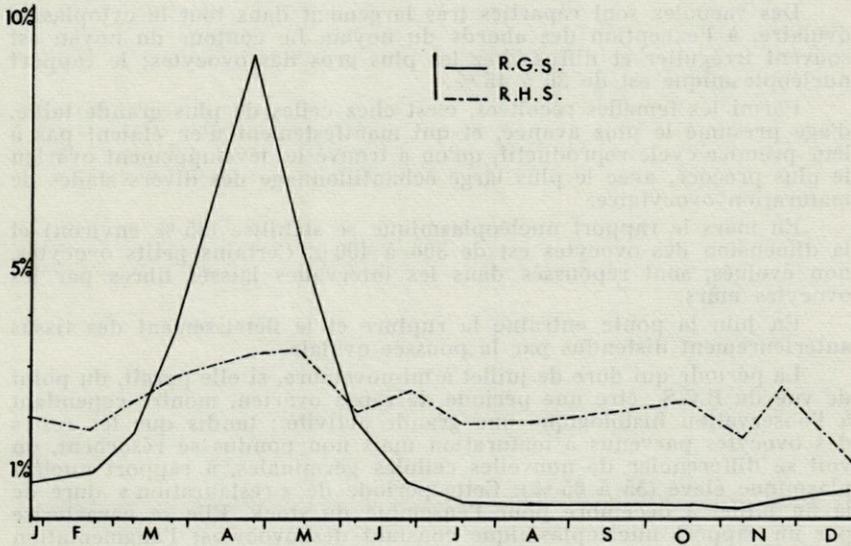


FIG. 13. — Rapports gonosomatique et hépatosomatique des femelles.

juillet à novembre. A partir de novembre le R.G.S. augmente régulièrement, les ovaires entrent dans une phase d'activité réduite qui est à l'origine de la ponte du printemps suivant.

2) Evolution histologique des ovaires

En janvier les ovocytes, tassés les uns contre les autres, présentent une forme ovalaire ou polygonale; leur noyau montre un gros et 2 à 5 petits nucléoles. Le diamètre des ovocytes est de 50 à 100 μ , leur rapport nucléoplasmique de 50 à 65 %. A la phase de maturation le diamètre des ovocytes augmente beaucoup tandis que se développent les membranes ovocytaires; ce sont, de l'extérieur vers l'intérieur :

— la thèque conjonctive, formée d'une couche de cellules aplaties, à noyau vivement coloré au rouge solide; entre ces cellules circulent des vaisseaux sanguins.

— l'épithélium folliculaire (« granulosa »), fait de cellules qui apparaissent sur les coupes en pavés réguliers, cubiques, et à noyau arrondi également très coloré par le rouge solide.

— la « zona radiata », anhiste, très acidophile (elle se colore vivement au vert Lumière) qui montre deux parties : l'une externe, vert sombre, sans structure apparente; l'autre interne, plus claire, striée radialement. La première reste assez mince, tandis que la deuxième, apparue plus tardivement, s'épaissit considérablement au cours du développement de l'ovocyte.

— la membrane « vitelline » de l'ovocyte; très mince, elle est à peine visible entre la zona radiata et le vitellus qui a envahi presque tout l'ovocyte.

Des vacuoles sont réparties très largement dans tout le cytoplasme ovulaire, à l'exception des abords du noyau. Le contour du noyau est souvent irrégulier et diffus chez les plus gros des ovocytes; le rapport nucléoplasmique est de 30 à 45 %.

Parmi les femelles récoltées, c'est chez celles de plus grande taille, d'âge présumé le plus avancé, et qui manifestement n'en étaient pas à leur premier cycle reproductif, qu'on a trouvé le développement ovarien le plus précoce, avec le plus large échantillonnage des divers stades de maturation ovocytaire.

En mars le rapport nucléoplasmique se stabilise (35 % environ) et la dimension des ovocytes est de 300 à 400 μ . Certains petits ovocytes, non évolués, sont repoussés dans les intervalles laissés libres par les ovocytes mûrs.

En juin la ponte entraîne la rupture et le flétrissement des tissus antérieurement distendus par la poussée ovulaire.

La période qui dure de juillet à mi-novembre, si elle paraît, du point de vue du R.G.S., être une période de repos ovarien, montre cependant à l'observation histologique une grande activité : tandis que les restes des ovocytes parvenus à maturation mais non pondus se résorbent, on voit se différencier de nouvelles cellules germinales, à rapport nucléoplasmique élevé (55 à 65 %). Cette période de « restauration » dure de la fin juillet à décembre pour l'ensemble du stock. Elle se caractérise par un rapport nucléoplasmique constant des ovocytes; l'augmentation du R.G.S. qu'on peut observer à partir de novembre provient donc de l'apport d'ovocytes nouvellement formés, dont des observations ultérieures auraient vraisemblablement montré l'évolution au cours d'un prochain cycle sexuel.

C. — COMPARAISON ENTRE LES CYCLES SEXUELS MÂLE ET FEMELLE

La principale différence entre les cycles sexuels mâle et femelle est donc la suivante : Chez les mâles, la période intermédiaire entre l'émission des gamètes et la différenciation d'une nouvelle lignée spermatique comporte pour les testicules un temps de repos qui dure d'octobre à décembre au moins, pour l'ensemble des mâles. Ce temps de repos est subi par les cellules sexuelles au stade I (plus rarement, stade II). Le R.G.S. est stable. Il n'y a pas de divisions cellulaires.

Chez les femelles au contraire, il n'y a pour ainsi dire pas de repos ovarien; le stock ovocytaire commence à se reconstituer peu après la ponte et dès novembre les ovaires sont le siège d'une intense multiplication des cellules germinales, entraînant déjà une élévation marquée du R.G.S. femelle.

D. — CONCLUSION

Dans cette étude du cycle sexuel de *S. rostratus* nous avons eu affaire à des individus dont le sexe était reconnaissable au simple examen à l'œil nu des gonades. La taille minimum de ces poissons était de 4 cm, et les plus jeunes d'entre eux, arrivant à maturité en avril 1961, n'avaient pas encore enregistré d'anneau de croissance. Il semble donc que dès le quatrième mois *S. rostratus* commence à subir les processus de développement et de maturation sexuels, pour une taille comprise entre 4 et 7 cm, la première période de maturité sexuelle se produisant pour les mâles comme pour les femelles à l'âge d'un an environ.

II. — CYCLE HÉPATIQUE

L'importance du rôle du foie comme accumulateur de réserves (graisses essentiellement) chez les poïkilothermes, et les rapports étroits observés entre les cycles hépatique et génital des poissons depuis les travaux de DEFLANDRE nous ont amené à suivre, parallèlement à l'observation des gonades, la variation du poids du foie et le rapport hépatosomatique (R.H.S.) de *S. rostratus*. Nous en parlerons brièvement, n'ayant pas pu donner à cette étude l'ampleur qui serait nécessaire pour qu'on puisse interpréter les résultats sans risque d'erreur.

A. — CYCLE HÉPATIQUE DES MÂLES

La variation du R.H.S. des mâles est représentée figure 12. Assez élevé (2,3 %) en janvier, il diminue jusqu'au début de juin (période de spermatogénèse et d'émission des spermatozoïdes), puis augmente jusqu'en août. Il y a donc vraisemblablement, pendant les six premiers mois, utilisation de réserves hépatiques pour l'élaboration des produits sexuels. La cessation de l'utilisation de ces réserves par les gonades au moment de l'involution testiculaire serait la cause de l'augmentation du R.H.S. de juin à août (Cf. MILLOT, 1928 et OLIVEREAU & LELOUP, 1950).

Par contre les variations du R.H.S. à partir d'août (décroissance d'août à novembre, puis remontée rapide en novembre et nouvelle diminution) peuvent difficilement être reliées au cycle génital, les testicules étant à ce moment en pleine période de repos.

D'autres facteurs doivent donc être envisagés :

— Conditions défavorables dues au cycle saisonnier des pondonies.

— Abaissement de l'âge moyen du stock au moment de l'arrivée dans les pêches des jeunes de l'année. Ce second facteur paraît important; en effet le R.H.S. moyen des *S. rostratus* au stade juvénile reste compris entre 1 % et 1,5 % jusqu'au début d'octobre, et prend ensuite rapidement une valeur supérieure à 2,2 %. Les jeunes mâles ont à cette époque un R.H.S. bien inférieur (1,6 %) à celui de leurs congénères de taille et de poids comparable, mais dont le sexe n'est pas encore déterminable.

Il est donc vraisemblable que chez les jeunes *S. rostratus* mâles le foie subit un premier « choc » physiologique correspondant à la première poussée sexuelle (développement des spermatogonies), choc qui se traduit par une baisse du R.H.S. due à l'utilisation d'une partie des réserves hépatiques. Ce fait se retrouve d'ailleurs à la même date chez les femelles.

B. — CYCLE HÉPATIQUE DES FEMELLES

De janvier à juillet (période de maturation des ovocytes, puis ponte), le R.H.S. des femelles suit une variation parallèle au R.G.S. (fig. 13). Ce parallélisme est à rapprocher des résultats des travaux d'ABOLINS (1936) sur les femelles de *Crenilabrus massa*, *Cr. ocellatus*, *Cr. mediterraneus* et *Cr. pavo*.

Vraisemblablement la seconde partie du cycle hépatique (juillet à décembre) marque un retour progressif du R.H.S. à sa valeur de base pendant la période de repos des gonades, abaissement peut-être en partie compensé par un emmagasinement de réserves. (Notons qu'on remarque en novembre chez les femelles un abaissement suivi d'une remontée rapide du R.H.S., correspondant à ce qui a été observé chez les mâles).

Cependant chez les femelles les rapports entre les cycles hépatique et génital se compliquent du fait de nombreux facteurs hormonaux : action hypertrophique sur le foie des substances oestrogènes, et de plusieurs glandes endocrines sous contrôle hypophysaire (OLIVEREAU & LELOUP, 1950). C'est pourquoi on ne peut tirer de conclusions de cette rapide étude, faute de connaître l'influence de ces différents facteurs, ainsi que la composition chimique du foie durant son cycle annuel.

III. — REPRODUCTION (fécondation artificielle)

Nous avons pu pratiquer des fécondations artificielles en mai 1963. Dans de l'eau de mer à une température de 17,5 °C l'éclosion des larves a eu lieu 130 heures après la fécondation (CIPRIA, qui a effectué et décrit la fécondation artificielle de *S. rostratus* en 1939, n'a obtenu l'éclosion des larves qu'au bout de 10 jours; cependant il ne précise pas à quelle température il a travaillé).

Les larves à l'éclosion mesurent de 2,3 à 2,7 mm. Nous n'avons pas pu les garder plus de dix jour en élevage; durant cette période, aucun changement notable n'a été observé après la résorption de la vésicule vitelline (75 heures environ après l'éclosion).

IV. — RÉGIME ALIMENTAIRE

Symphodus rostratus, comme la plupart des Labridés de nos côtes, a un régime alimentaire carnivore. Les prélèvements de contenus stomacaux montrent en toute saison de nombreux débris de crustacés en cours de digestion. Parmi ceux qui sont identifiables, on rencontre des formes représentatives de la faune de l'herbier (idothées, caprelles), mais également des Vibiliidés (Amphipodes, Hyperiidæ), et des Mysidacés. On rencontre aussi de nombreux débris de carapaces de Décapodes, le seul genre identifiable étant *Galatea* (*G. strigosa* en particulier) grâce à sa carapace épaisse qui résiste longtemps à la digestion.

Un *Symphodus rostratus* de 11 cm environ est capable d'avaler des proies de plus de deux cm. L'abondance de l'espèce à Villefranche en fait un prédateur important de l'herbier.

RÉSUMÉ

L'étude des caractères méristiques et l'étude allométrique de la croissance de différentes parties du corps font apparaître la grande homogénéité d'une population de *Symphodus rostratus* que la variation des caractères externes de ses composants — coloration en particulier — a parfois fait scinder en plusieurs espèces;

elles mettent également en évidence plusieurs particularités de la croissance de l'espèce à l'époque de la puberté.

La population de *Symphodus rostratus* en rade de Villefranche se composait en janvier 1961 de trois groupes d'âge : groupe 0 (poissons âgés de moins d'un an), groupe I (un an révolu), groupe II (deux ans révolus).

Le stock accessible, dont nos prélèvements peuvent être considérés comme représentatifs, se renouvelle à partir de juin grâce à l'apport du nouveau groupe 0, qui prend dès juillet la prépondérance sur l'ensemble des autres groupes. On est alors en présence de quatre groupes d'âge. La distribution par classes de taille, bimodale, effectue un cycle régulier d'un an avec retour en novembre 1961 aux mêmes valeurs modales qu'en janvier (7 et 10 cm).

Les écailles de *Symphodus rostratus* enregistrent chaque année un anneau de croissance au printemps; cet anneau correspond vraisemblablement à un ralentissement ou à un arrêt de la croissance, imputable, entre autres facteurs, à la baisse de température hivernale ainsi qu'au développement des produits sexuels. Sa formation durerait plusieurs mois, celle des stries concentriques ordinaires de l'écaille étant au contraire très rapide.

La méthode graphique d'analyse par le papier de probabilité confirme le ralentissement de croissance prévu par la scalimétrie et montre qu'on peut assimiler les pêches de 1961 à des distributions normales, donc les considérer comme représentatives du stock accessible au filet, et de la population de *Symphodus rostratus* en rade de Villefranche.

Les mensurations d'écailles déterminent un taux moyen annuel de croissance de 40 % pour la deuxième année et de 10 % pour la troisième année.

Symphodus rostratus se reproduit en mai; les testicules subissent ensuite un temps de repos de plusieurs mois, alors que chez les femelles la différenciation de nouveaux ovocytes peut débiter dès la fin de la ponte.

L'étude du cycle hépatique est trop succincte pour être concluante; si une partie du cycle du rapport hépatosomatique, chez les deux sexes, est conforme à ce qu'on observe chez d'autres espèces, certaines variations demeurent inexpliquées faute de données plus complètes.

On a pu observer le développement embryonnaire et le début de la vie larvaire après fécondation artificielle.

L'étude de contenus stomacaux montre que *Symphodus rostratus*, carnivore, est un prédateur important de l'herbier.

SUMMARY

Analysis of meristic features and allometric study of the growth of different parts of the body have shown the large homogeneity of a population of *Symphodus rostratus* when variation in external characters — particularly coloration — had sometimes induced the splitting of this species into several others; these studies have also revealed several peculiarities of this species growth at the time of puberty.

In the bay of Villefranche, during January 1961, the population of *Symphodus rostratus* was composed of three age-groups : group 0 (fishes less than one year old), group I (one-year old fishes), group II (two-years old fishes).

The accessible stock, as represented by our samples, is renewed from June on, because of the incidence of the new group 0, dominant from July on, when compared to the other groups as a whole. Four age groups exist at that time. Size distribution by classes is bimodal, carry out a regular cycle of one year and return in November 1961 to the same modal values as in January (7 and 10 cm).

The scales of *Symphodus rostratus* record each year (spring) a growth ring; this ring is probably related to a decrease or a stop of growth, due, among other factors, to the decreasing winter temperature and the development of genital products. The formation of such scale ring may take several months while that of ordinary concentric scale grooves being on the contrary very rapid.

"Probability paper" analysis corroborates the decrease of growth anticipated from scalimetry, it also shows that 1961 samples can be compared to normal distributions, and thus be considered as representative of the stock accessible for fishing, and of the population of *Symphodus rostratus* in Villefranche bay.

Scale measurements show an average yearly growth-rate of 40 % in the second year, and 10 % in the third one.

Symphodus rostratus reproduces in May; then, the testes undergo an unactive period of several months, while differentiation of new ovocytes in females starts just after the laying.

Study of hepatic cycle is too short to conclude; part of the hepatosomatic cycle is identical to what is observed among other species, but some variations cannot be explained. The embryonic development and beginning of larval life have been observed after

artificial fertilization. Study of gutcontents shows that *Symphodus rostratus*, carnivorous species, is an important predatory of the *Posidonia* community.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Untersuchung der meristischen Merkmale und der Wachstumsallometrie der verschiedenen Körperteile lassen die grosse Homogenität einer Population von *Symphodus rostratus* in Erscheinung treten, während diese Population auf Grund der Verschiedenheit äusserer Merkmale, insbesondere der Färbung, oft in mehrere Arten aufgeteilt wurde. Es konnten ausserdem mehrere Eigenheiten des Wachstums dieser Art zur Zeit der Pubertät aufgedeckt werden.

Die Population von *Symphodus rostratus* der Bucht von Villefranche bestand im Januar 1961 aus drei Altersgruppen : Gruppe O (jünger als ein Jahr), Gruppe I (älter als ein Jahr), Gruppe II (mehr als zwei Jahre).

Der uns zugängliche Bestand, dessen Proben wir als repräsentativ betrachten können, erneuert sich ab Juni dank dem Dazukommen einer neuen Gruppe O, die ab Juli stärker vertreten ist als alle anderen Gruppen. Es existieren also dann vier Altersklassen. Die Verteilung nach Grössenklassen ist bimodal; sie vollzieht sich in einem regelmässigen Jahreszyklus und erreicht im November die gleichen Mittelwerte wie im Januar (7 und 10 cm).

Auf den Schuppen von *Symphodus rostratus* zeichnet sich in jedem Frühjahr ein Wachstumsring ab. Dieser Ring entspricht wahrscheinlich einer Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit oder einem Anhalten des Wachstums, dessen Ursache unter anderem im Absinken der Temperatur und in der Entwicklung der Geschlechtsprodukte zu suchen ist. Die Bildung dieses Ringes dürfte mehrere Monate dauern, während diejenige der gewöhnlichen konzentrischen Streifen im Gegenteil sehr schnell vor sich geht.

Die Analyse mit « Wahrscheinlichkeitspapier » bestätigt die Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit die durch die Scalimetrie vorauszusehen war; sie beweist, dass der Fang von 1961 einer normalen Verteilung entsprach, dass er also repräsentativ war für den, den Netzen zugänglichen Bestand, und damit für die Population von *Symphodus rostratus* in der Bucht von Villefranche.

Die jährliche Wachstumsraten, nach Messungen der Schuppen, beträgt 40 % für das zweite und 10 % für das dritte Jahr.

Symphodus rostratus pflanzt sich im Mai fort. Die Hoden befinden sich anschliessend in einem mehrere Monate dauernden Ruhestadium, während die Bildung von neuen Ovocyten gleich nach dem Gelege beginnen kann.

Die Untersuchung des Leberzyklus erlaubt noch keine endgültigen Schlüsse. Zum Teil entspricht der hepatosomatische Zyklus bei beiden Geschlechtern den Verhältnissen, welche bei anderen Arten beobachtet wurden; einiges aber bleibt bis auf weiteres unerklärbar infolge ungenügender Daten.

Die embryonale Entwicklung und der Beginn des Larvallebens nach künstlicher Befruchtung konnte beobachtet werden. Der Mageninhalt des Raubfisches *Symphodus rostratus* beweist, dass dieser sich auch weitgehend von Posidonien ernährt.

BIBLIOGRAPHIE

- ABOLINS, L., 1936. Über den Geschlechtsdimorphismus der Lebergrösse der Fischgattung *Crenilabrus* Cuvier. *Latv. biol. Biedr. Rak.*, 6: 133-155.
- AUDIGE, P., 1921. Influence de la température sur la croissance des poissons. *C. r. Séance. Soc. Biol.*, 84 (2): 67-69.
- BAUCHOT, M.L. et R. BAUCHOT, 1961. Les crénilabres des côtes atlantiques françaises (Téléostéens, Perciformes, Labridés). *Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, 33 (1): 84-97.
- BERTIN, L., 1958. Poissons - Ecailles et sclérifications dermiques, in GRASSÉ, P.-P., *Traité de zoologie*, 13 (1): 483-504. Paris, Masson.
- BOUGIS, P., 1952. Recherches biométriques sur les rougets (*Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L.). *Archs Zool. exp. gén.*, 89 (2): 57-174.
- CASSIE, R.M., 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, 5 (3): 513-522.
- CIPRIA, G., 1939. Uova e larve di *Coricus rostratus* Cuvier ottenute per fecondazione artificiale. *Memorie R. Com. talassogr. ital.*, 260: 1-4.
- CUTLER, D.W., 1918. A preliminary account of the production of annual rings in the scales of Plaice and Flounders. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, n.s., 11 (4): 470-496.
- DAMAS, D., 1909. Contribution à la biologie des Gadidés. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 10: 1-277.
- D'ANCONA, U., 1937. La croissance chez les animaux méditerranéens. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 10: 163-224.
- DEFLANDRE, C., 1903. La fonction adipogénique du foie dans la série animale. Thèse de Sciences naturelles, Paris, Félix Alcan, 1903. In-8°, 140 p.

- ERCEGOVIC, A., 1934. Température, salinité, oxygène et phosphate dans les eaux côtières de l'Adriatique oriental moyen. *Acta adriat.*, 1 (5) : 1-41.
- FEDDERN, H.A., 1963. Color pattern changes during the growth of *Bodianus pulchellus* and *B. rufus* (Pisces : Labridae). *Bull. mar. Science Gulf & Caribbean*, 13 (2) : 224-241.
- GRAHAM, M., 1924. The annual cycle in the life of the mature cod in the North Sea. *Fishery Invest., Lond.*, ser. 2, 6 (6) : 3-77.
- GRAHAM, M., 1929. Studies of age-determination in fish. *Fishery Invest. Lond.*, series 2, 11 (3) : 5-34.
- HARDING, J.P., 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 28 (1) : 141-153.
- HICKLING, M.A., 1930. The natural history of the Hake. 3- Seasonal changes in the condition of the Hake. *Fishery Invest., Lond.*, series 2, 12 (1) : 5-78.
- HOFFBAUER, C., 1899. Die Altersbestimmung des Karpfen an seiner Schuppe. *Jber. Schles. Fish. Vereins Breslau*.
- JOST, A., 1943. Sur le cycle testiculaire de *Callionymus lyra* L. *C.r. Séanc. Soc. Biol.*, 137 (23) : 707-708.
- LAHAYE, J., 1961. Contribution à l'étude des crénilabres méditerranéens : Genre *Symphodus* (famille des Labridés). *Vie et Milieu*, 11 (4) : 546-593.
- LEA, E., 1910. On the methods used in herring-investigations. Report on herring investigations by Johan HJORT. *Cons. Perm. int. Explor. Mer*, Publication de circonstance n° 53 : 1-25.
- MASTERMAN, A.T., 1911. Report on research in relation to the plaice-fisheries. Biological statistics, 4 - Age and sex. Board of Agriculture and fisheries.
- MILLOT, J., 1928a. Sur le rôle adipopexique du foie des vertébrés. *C. r. Ass. Anat.*, 3 : 300-307.
- MILLOT, J., 1928b. Données nouvelles sur la physiologie du foie des poissons. *C.r. Séanc. Soc. Biol.*, 98 : 125-127.
- OLIVEREAU, M., et J. LELOUP, 1950. Variations du rapport hépatosomatique chez la roussette, *Scyllium canicula* L., au cours du développement et de la reproduction. *Vie et Milieu*, 1, (4) : 377-420.
- RISSO, A., 1810. Ichthyologie de Nice, ou Histoire naturelle des poissons du département des Alpes-Maritimes. Schoell, Paris : 271-274 et 281-283.
- RISSO, A., 1826. Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale. Paris. F.G. Levrault, 3 : 331-334.
- SAETERSDAL, G.S., 1953. The haddock in norwegian waters. 2 - Methods in age and growth investigations. *Rep. Norw. Fishery mar. Invest.*, 10 (9) : 1-46.
- SCHNEIDER, G., 1910. Über die Altersbestimmung bei Heringen nach den Zuwachszonen der Schuppen. *Svenska hydrogr.-biol. Kommn. Skr.*,
- SHERRIFF, C.W., 1922. Report on the mathematical analysis of random samples of herrings. *Scient. Invest. Fishery Bd Scotl.*, 1 : 5-25.
- SOLJAN, T., 1930. Die Fortpflanzung und das Wachstum von *Crenilabrus ocellatus* Forsk., einen Lippfisch des Mittelmeeres. *Z. wiss. Zool.*, 137 : 150-174.

- STUART THOMSON, J., 1904. The periodic growth of scales in Gadidae as an index of age. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, n.s., 7: 1-109.
- TEISSIER, G., 1934. Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. *Actual. Scient. ind.*, 95 (1) : 1-38.
- TEISSIER, G., 1948. La relation d'allométrie; sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, 4 (1) : 14-53.
- WINGE, O., 1915. On the value of the rings in the scales of the cod as a means of age-determination; illustrated by marking-experiments. *Meddr. Kommn. Havunders. Serie : Fiskeri*, 4 (8).

Manuscrit reçu le 15 octobre 1965

