



HAL
open science

**CROISSANCE D'UN POISSON TÉLÉOSTÉEN,
UAGONUS CATAPHRACTUS (LINNÉ) RAPPORTS
AVEC LE CYCLE SEXUEL ET LE CYCLE DE
L'ACTIVITÉ THYROÏDIENNE**

Solange Le Gall

► **To cite this version:**

Solange Le Gall. CROISSANCE D'UN POISSON TÉLÉOSTÉEN, UAGONUS CATAPHRACTUS (LINNÉ) RAPPORTS AVEC LE CYCLE SEXUEL ET LE CYCLE DE L'ACTIVITÉ THYROÏDIENNE. Vie et Milieu , 1969, pp.153-234. hal-02957842

HAL Id: hal-02957842

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02957842v1>

Submitted on 5 Oct 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.

**CROISSANCE D'UN POISSON TÉLÉOSTÉEN,
L'AGONUS CATAPHRACTUS (LINNÉ)
RAPPORTS AVEC LE CYCLE SEXUEL
ET LE CYCLE DE L'ACTIVITÉ THYROÏDIENNE**

par Solange LE GALL

*Laboratoire maritime, 14 - Luc-sur-Mer
et Laboratoire d'Ichthyologie du Muséum national
d'Histoire naturelle, Paris*

SOMMAIRE

I. — ETUDE DE LA CROISSANCE	155
A) Méthode d'étude	156
B) Détermination de l'âge et durée de vie	160
1) Description de l'otolithe	160
2) Caractère saisonnier de la croissance	161
a) Etude de l'otolithe	161
Par l'examen du dépôt des stries tout au long d'une année	163
Par l'examen de l'évolution de l'otolithe au cours de la vie du poisson	165
b) Etude de la croissance par la méthode de PETERSEN	168
c) Confrontation des résultats obtenus par les deux méthodes	173
Durée de vie	173
Dépôt de la zone opaque et taux de crois- sance	181
3) Influence des facteurs externes sur la croissance	185

C) Croissance relative	188
1) Relation poids sec/taille	190
2) Relation longueur de la tête/longueur standard	190
3) Relation longueur préanale/longueur standard	193
4) Relation longueur de la nageoire pectorale/longueur standard	195
II. — CYCLES SEXUEL ET HÉPATIQUE	197
A) Age de la maturité sexuelle	197
1) Aspect morphologique des gonades	197
2) Relation poids sec des gonades/poids sec corporel	199
B) Proportion des sexes	201
C) Le cycle sexuel	202
D) Cycle hépatique et rôle du foie dans le métabolisme des lipides	209
1) Cycle hépatique femelle	209
2) Cycle hépatique mâle	209
3) Rôle du foie dans le métabolisme des lipides ..	210
III. — ETUDE DE LA THYROÏDE	211
A) Méthode d'étude	211
B) Etude morphologique et anatomique	215
C) Etude histologique et cycle thyroïdien	218
D) Rapport de l'activité thyroïdienne avec les facteurs externes et avec le cycle sexuel	223
IV. — RAPPORT ENTRE LA CROISSANCE ET LES CYCLES SEXUEL ET THYROÏDIEN	225
Résumés	227
Bibliographie	231

GÉNÉRALITÉS

Sur nos côtes, la Souris de mer — *Agonus cataphractus* (Linné) — est seule à représenter la famille des *Agonidae*. Cette famille, très proche de celle des *Cottidae* s'en distingue par la cuirasse de plaques osseuses carénées qui recouvre entièrement le corps.

Tous les auteurs français s'accordent sur la rareté de l'*Agonus cataphractus* dans nos régions. La Souris de mer est pourtant régu-

lièrement ramenée en hiver par les chalutiers de la Manche qui pêchent la crevette grise sur les fonds sablo-vaseux proches de la côte. Cette réputation de rareté est sans doute liée au fait que ce petit poisson n'est pas considéré comme comestible.

Au contraire, les auteurs nordiques signalent la Souris de mer en abondance sur tous les fonds sableux. C'est que dans les pays nordiques, sa réputation est double : une réputation culinaire tout d'abord (selon DUNCKER, il était « considéré comme mets de choix dans le Nordstrand »), une réputation magique ensuite « son aspect étrange et sa carapace dure incitent les gens à le conserver séché; on le trouvait régulièrement employé, dans les maisons de pêcheurs, comme « prophète du vent », jusqu'à la fin du siècle dernier »).

En 1624 SCHONEVELDE donne la description d'un petit poisson qu'il nomme *Cataphractus*. Cette dénomination de « cuirassé » convenait parfaitement. L'*Agonus cataphractus* frappe en effet à première vue par son aspect archaïque : de forme trapue vers l'avant, élancée vers l'arrière, il est entièrement recouvert de boucliers osseux. La tête, volumineuse par rapport au reste du corps, porte de nombreuses épines. Son aspect hérissé est renforcé par de nombreux barbillons recouvrant toute la face inférieure (branchiostèges, mandibule, mâchoire supérieure).

Sur les côtes du Calvados, la majorité des individus récoltés mesurent entre 5 et 10 cm. Quelques échantillons atteignent une longueur de 12 cm.

I. — ÉTUDE DE LA CROISSANCE

J'ai tenté, d'une part, d'établir une courbe de croissance saisonnière chez *Agonus cataphractus*; d'autre part d'évaluer l'influence de divers facteurs, externes et internes sur cette croissance.

Dresser une courbe de croissance suppose avant tout de pouvoir déterminer avec précision l'âge du poisson. Deux méthodes différentes ont été utilisées : l'examen de l'otolithe, et la méthode de PETERSEN (évolution des polygones de fréquence des tailles).

L'étude de la croissance a ensuite été abordée de deux façons :

- Courbe de croissance saisonnière et durée de vie.
- Étude de la croissance relative de plusieurs organes.

Il est impossible dans la nature de pouvoir discriminer l'action des différents facteurs influant sur la croissance; seule, une étude

en laboratoire permet d'étudier dans des conditions stables et standards, l'action d'un facteur particulier que l'on fait varier à volonté. C'est donc sans vouloir accorder une valeur absolue à l'action de tel ou tel facteur que j'ai envisagé, d'une part, les rapports entre la croissance et divers facteurs externes : température, lumière nutrition; d'autre part, les rapports entre la croissance et les variations de facteurs internes — mises en évidence chez l'*Agonus cataphractus* par l'examen des cycles saisonniers sexuel et thyroïdien —.

A) MÉTHODES D'ÉTUDE

Les poissons de un et deux ans — classe I et II — ont été ramenés au chalut crevettier, traîné par des fonds sableux de 20 m au large de Quistreham.

Les jeunes individus — classe 0 —, qui passaient entre les mailles du filet du chalut, ont été pêchés au « boute-chèvre ».

Les *Agonus* qui ont servi aux mesures destinées à l'étude de la croissance, ont été tués au chloroforme.

1) Mesures des longueurs

Les longueurs ont été mesurées du côté gauche (les différences d'un côté à l'autre ne dépassent d'ailleurs pas les erreurs de mesure, soit 0,5 mm).

Les mesures ont été effectuées au compas à pointes sèches, et reportées sur un double décimètre dont le 0 origine était marqué d'un trou où venait s'encastrier l'une des pointes du compas.

Pour chaque donnée, trois mesures non consécutives ont été faites, et la moyenne de ces trois mesures notée en mm.

Quatre séries de mesures ont été pratiquées (Voir fig. 1) :

— *La longueur standard* : L. st.

mesure la distance séparant le bout du museau de l'articulation de la caudale (Il arrive souvent que l'extrémité de la nageoire caudale soit tronquée, c'est pourquoi j'ai préféré la longueur standard à la longueur totale).

— *La longueur de la tête* : L. t.

mesure la distance séparant le bout du museau de l'extrémité de l'épine qui prolonge la crête du sous-orbitaire.

— *La longueur préanale* : L. p. a.

mesure la distance séparant le bout du museau de l'anus.

— *La longueur de la nageoire pectorale* : L. pec.

mesure la distance séparant l'extrémité du plus long rayon, de l'articulation de la nageoire.

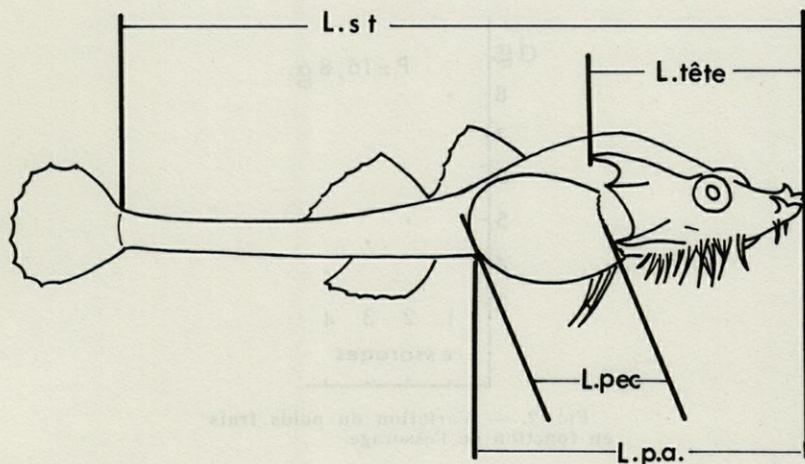


FIG. 1. — Caractères méristiques mesurés chez *Agonus cataphractus* Linné.
L. st. : Longueur standard; L. tête : Longueur de la tête; L.p.a. : Longueur préanale; L. pec. : Longueur de la nageoire pectorale.

2) Evaluation des poids

Le poids frais des *Agonus cataphractus* que j'ai pu peser n'a jamais dépassé une quinzaine de grammes pour les plus gros poissons (classe III). La plupart des individus (classe I et II) pesaient entre 5 et 10 grammes. Il était donc nécessaire, afin de diminuer l'erreur relative sur le poids, d'augmenter la précision des mesures.

a) Critique d'une évaluation du poids frais

— Variation du poids frais avec le séchage :

Les poissons sont délicatement lavés à l'eau à l'aide d'un pinceau, afin de débarrasser le corps de la vase qui s'engluie sur le mucus épithélial.

Ils sont ensuite séchés au papier Joseph.

° Si l'on se contente d'un seul séchage soigneux, les évaluations du poids frais varient de plus d'un décigramme d'une mesure à l'autre : ainsi, pour un gros *Agonus* on obtient :

16,71 gr
16,54 gr
16,62 gr.

° Plusieurs séchages successifs, à l'aide chaque fois d'un morceau de papier Joseph sec, donnent une série de mesures qui s'ordonnent selon une courbe décroissante (fig. 2).

On voit qu'après un quatrième essorage, le poids frais a diminué de 4 dg pour un poids total de 15 g environ. Sur des petits individus,

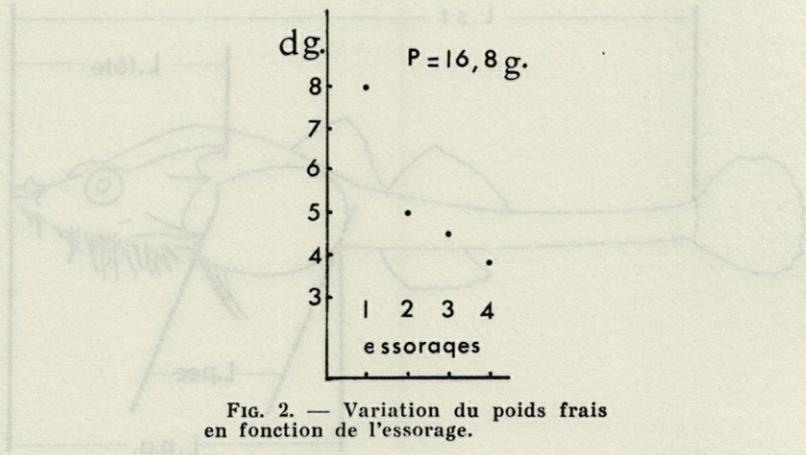


FIG. 2. — Variation du poids frais en fonction de l'essorage.

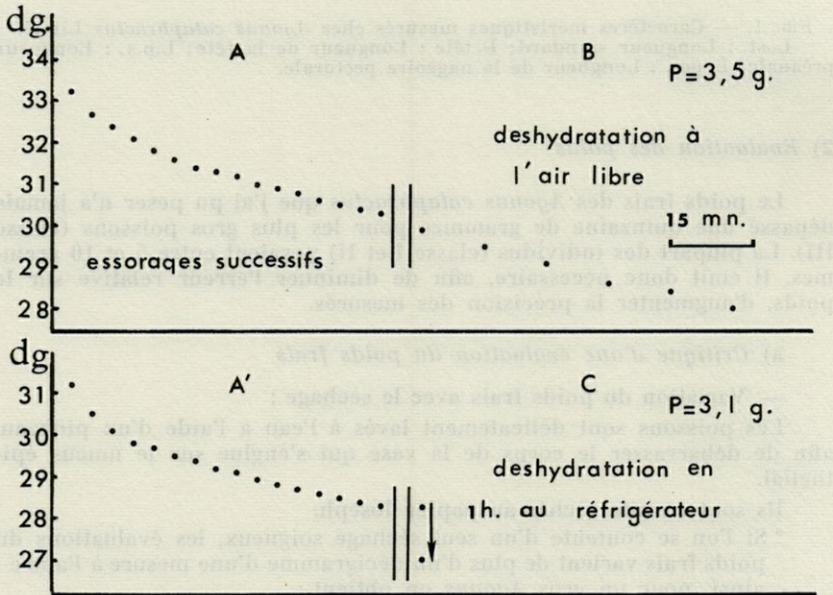


FIG. 3. — Variation du poids frais par déshydratation.

une quinzaine d'essorages successifs aboutissent à une diminution du poids frais total de 3 dg environ (ce qui représente une erreur relative de 1/10) (fig. 3 A et A').

— Variation du poids frais par déshydratation.

On voit d'autre part (fig. 3 B) qu'un séjour d'une heure à l'air libre

entraîne, par déshydratation, une diminution de poids de 2 dg environ pour un poisson de 3 g. Un séjour d'une heure au frigidaire s'accompagne d'une diminution du poids de 1,5 dg environ pour un poisson de 2,8 g (fig. 3 C). Enfin, cette perte de poids n'est pas comparable pour tous les poissons : elle varie avec la surface développée du corps, donc indirectement avec le volume et le poids du poisson.

En 30 mn un individu de 3,2 g perd 1,1 dg
9,8 g — 1,6 dg.

Pour l'évaluation du poids frais des gonades ou du foie, les erreurs relatives sont au moins de l'ordre de 1/10.

Devant ces fortes variations dans l'évaluation du poids frais, il m'a semblé plus rigoureux d'opérer des évaluations du poids sec.

b) *Pratique de la méthode d'évaluation du poids sec*

Les organes sont disséqués, posés dans des coupelles tarées et desséchés à l'étuve à 115°.

— La dissection peut s'accompagner de la perte d'un certain volume de liquide intérieur. Plusieurs dissections ont été pratiquées au-dessus d'une coupelle tarée. La perte enregistrée entraîne une erreur relative qui ne dépasse pas 0,3 % et peut être négligée.

— Le poids sec d'un poisson déshydraté et remis à l'air libre, varie cette fois par réhydratation (Voir fig. 4).

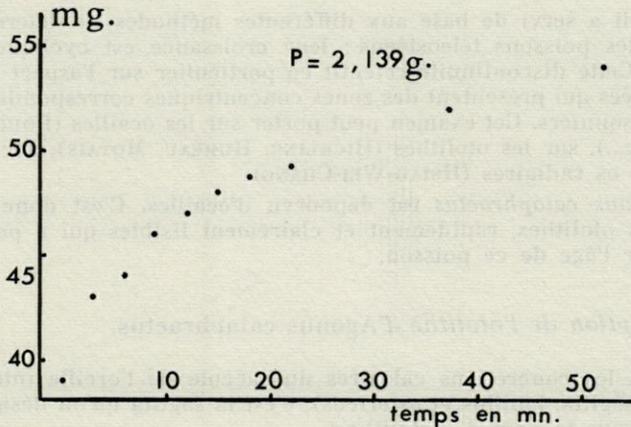


FIG. 4. — Variation du poids sec par réhydratation.

Une pesée très rapide pourrait diminuer cette source d'erreur, mais en introduirait une autre : l'erreur de température sur la pesée. J'ai donc procédé au refroidissement des poissons déshydratés, en dessiccateur chimique. Des cristaux de CaCl_2 , après avoir été mis une journée dans l'étuve à 130°, étaient placés dans un dessiccateur à joints rodés graissés.

J'ai pu alors vérifier qu'à condition de n'ouvrir le vacuum qu'au moment de la pesée, il ne se produisait pas d'augmentation décelable du poids sec par réhydratation.

— Enfin, les temps nécessaires à une déshydratation *totale* ont été déterminés, pour chaque organe, et largement majorés.

J'ai donc, pour chaque poisson, procédé comme suit :

— Lavage à l'eau à l'aide d'un pinceau.

— Dissection et prélèvement des otolithes, du foie et des gonades. L'estomac était soigneusement vidé de son contenu.

— Dessiccation à l'étuve à 115° :

10 h. pour les otolithes, le foie, les gonades;

48 h. pour le corps.

— Refroidissement pendant 60 mn dans le dessiccateur à la $CaCl_2$.

— Pesée à la balance Mettler B :

Le poids total a été évalué au cg près.

Le poids du foie, des gonades et des otolithes au mg près.

Afin d'améliorer la précision de cette évaluation, une seconde pesée a été faite après une nouvelle dessiccation de quelques heures suivie d'un nouveau refroidissement en dessiccateur chimique. La moyenne de ces deux valeurs a été notée.

B) DÉTERMINATION DE L'ÂGE ET DURÉE DE VIE

Un fait a servi de base aux différentes méthodes de détermination de l'âge des poissons téléostéens : leur croissance est cyclique et saisonnière. Cette discontinuité retentit en particulier sur l'aspect des parties calcifiées qui présentent des zones concentriques correspondant à des dépôts saisonniers. Cet examen peut porter sur les écailles (BOUGIS, FURNESTIN, etc...), sur les otolithes (HICKLING, HUREAU, MOTAIS), sur les vertèbres, les os radiaires (HSIAO-WEI-CHANG).

L'*Agonus cataphractus* est dépourvu d'écailles. C'est donc l'observation des otolithes, rapidement et clairement lisibles qui a permis de déterminer l'âge de ce poisson.

1) Description de l'otolithe d'*Agonus cataphractus*

Parmi les concrétions calcaires du saccule de l'oreille interne des poissons (sagitta, lapillus et astericus), c'est la sagitta qu'on désigne couramment sous le nom d'« otolithe ».

CHAINE et DUVERGIER (1934) dans leurs « Recherches sur les otolithes des poissons » ont fait une importante étude de la sagitta chez de nombreuses espèces, et en particulier chez *Agonus cataphractus*.

J'ai étudié les otolithes de 300 individus de cette espèce : une incision en croix était pratiquée sur le haut de la calotte crânienne. Les deux otolithes, situés latéralement de chaque côté du cerveau postérieur, étaient alors prélevés à la pince fine, débarrassés de la membrane du

sacculé qui les enrobait et observés dans l'eau, tantôt en lumière transmise, tantôt en lumière réfléchie.

L'otolithe d'*Agonus cataphractus* est elliptique, allongé d'avant en arrière (voir fig. 5). La face externe est concave, lisse, la face interne convexe et accidentée.

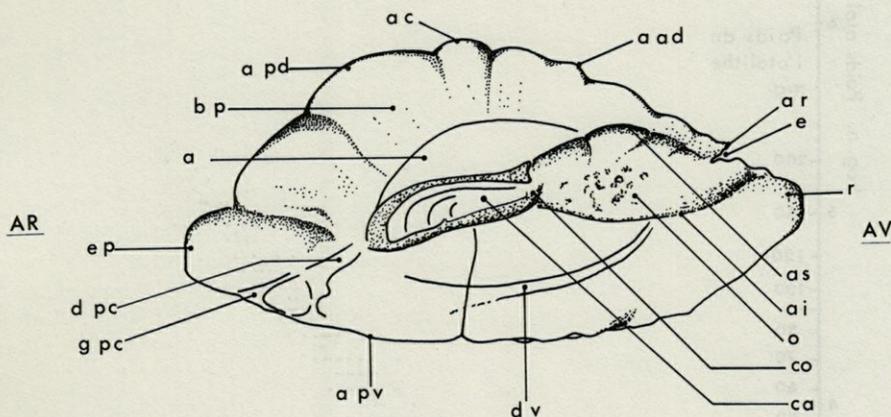


FIG. 5. — Sagitta gauche d'*Agonus cataphractus* (face interne).

- | | | |
|-----------------------------|--|-------------|
| a : area | as : arête supérieure de l'ostium | Sul-
cus |
| bp : bordure périphérique | ai : arête inférieure de l'ostium | |
| a pd : angle postéro-dorsal | o : ostium | |
| ac : angle culminant | co : collum | |
| aad : angle antéro-dorsal | ca : cauda | |
| ar : antirostre | dv : dépression ventrale | |
| e : excisura | apv : angle postéro-ventral | |
| r : rostre | gpc : gouttière post-caudale | |
| | dpc : dépression post-caudale | |
| | ep : expansion postérieure du bord dorsal. | |

2) Caractère saisonnier de la croissance chez *Agonus cataphractus*

a) ETUDE DE L'OTOLITHE

Existe-t-il une relation entre le développement de l'otolithe et la croissance globale du poisson ?

Afin de le déterminer, j'ai pesé les otolithes de 155 individus. Les otolithes étaient prélevés, débarrassés de la membrane du sacculé, lavés à l'eau distillée, séchés à l'étuve, refroidis au dessiccateur chimique et pesés en mg (précision aux 5/10 mg) sur une balance Mettler B.

La longueur standard de chaque individu a été évaluée en mm. J'ai porté graphiquement, pour chaque poisson, en abscisse, le logarithme népérien de la longueur standard du poisson, en ordonnée le logarithme

népérien du poids de l'otolithe (voir fig. 6). A partir de ce diagramme de dispersion, j'ai regroupé les résultats en un tableau de corrélation qui m'a permis de calculer la covariance, puis le coefficient de corrélation.

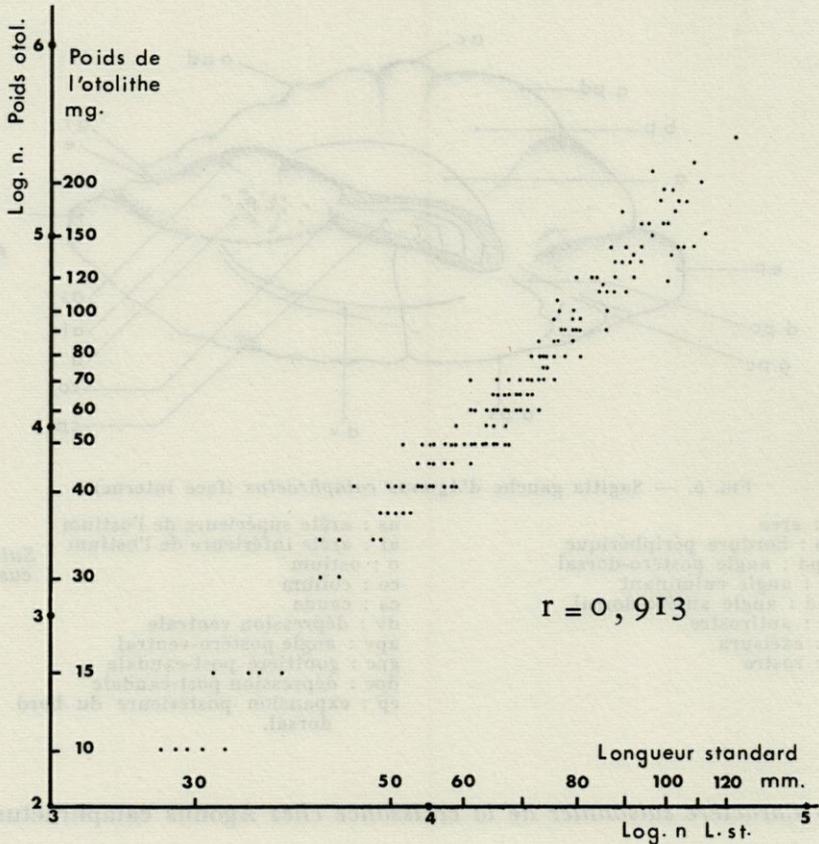


FIG. 6. — Relation entre le poids de l'otolithe et la longueur standard du poisson.

En abscisse : logarithme népérien de la longueur standard du poisson en mm.

En ordonnée : logarithme népérien du poids de l'otolithe en mg.

Coefficient de corrélation : $r = 0,913$.

La valeur 0,913 trouvée pour ce coefficient de corrélation permet de conclure qu'il y a une relation très étroite, de type exponentielle, entre le développement en poids de l'otolithe et la croissance en longueur du poisson.

On peut noter qu'il n'existe apparemment aucune modification brusque du rapport Poids de l'otolithe / Longueur standard du poisson, ce qui se traduirait sur le diagramme par une brisure notable dans la direction de l'axe du nuage de points.

D'autre part, mâles et femelles ont été groupés sur ce même diagramme sans qu'il me soit possible de déceler à aucun moment une différence significative entre les sexes.

L'étude d'un stade de la croissance de l'otolithe, reflet d'une croissance globale périodique permet-elle de déterminer avec précision l'âge du poisson ?

Lorsqu'on observe un otolithe d'*Agonus cataphractus*, nettoyé et immergé dans l'eau, on voit apparaître avec netteté des stries d'accroissement (Voir Planche I).

En lumière transmise, les zones dites « opaques » apparaissent sombres, les zones « hyalines », blanches et translucides. Les zones opaques arrêtent le trajet des rayons lumineux. Selon DANNEVIG (1956) « a complete analysis of the inorganic and organic material in cod-otoliths shows their composition to be :

76,39 %	CaCO ₃ (aragonite)
11,4 %	CaO
11,49 %	H ₂ O + organic material
0,68 %	other.

The organic material is a protein; conchiolin. The calcium compounds are deposited in all parts of the otoliths. The transparent zone (formed in the marine " Summer ") contains only inorganic compounds, and the opaque zone (formed in " Winter ") contains both calcium compounds and conchiolin ».

En lumière réfléchie, les zones opaques apparaissent au contraire blanches (elles renvoient les rayons lumineux) tandis que les zones hyalines sont plus sombres.

Avant de pouvoir se baser sur ces stries d'accroissement pour déterminer l'âge du poisson, il faut tout d'abord démontrer que leur apparition obéit à un rythme annuel. Ceci s'est trouvé vérifié :

- α) Par l'examen du dépôt des stries tout au long d'une année.
- β) Par l'examen de l'évolution de l'otolithe au cours de la vie du poisson.
- γ) Par confrontation des résultats avec ceux obtenus par la méthode de Petersen.

α) *Par l'examen du dépôt des stries tout au long d'une année*
(voir fig. 7)

J'ai divisé l'année 1965 en 6 tranches de deux mois chacune. Pour chaque période, j'ai établi le pourcentage d'individus dont

l'otolithe est cerné d'une zone opaque, par rapport au nombre total d'individus. Le calcul de ce pourcentage a été effectué sur un nombre maximum de poissons (chiffre encerclé au-dessus de chaque point représentatif de la figure 7). Il faut noter que le faible nombre de captures au mois d'août ne donne au pourcentage correspondant qu'une valeur d'indication.

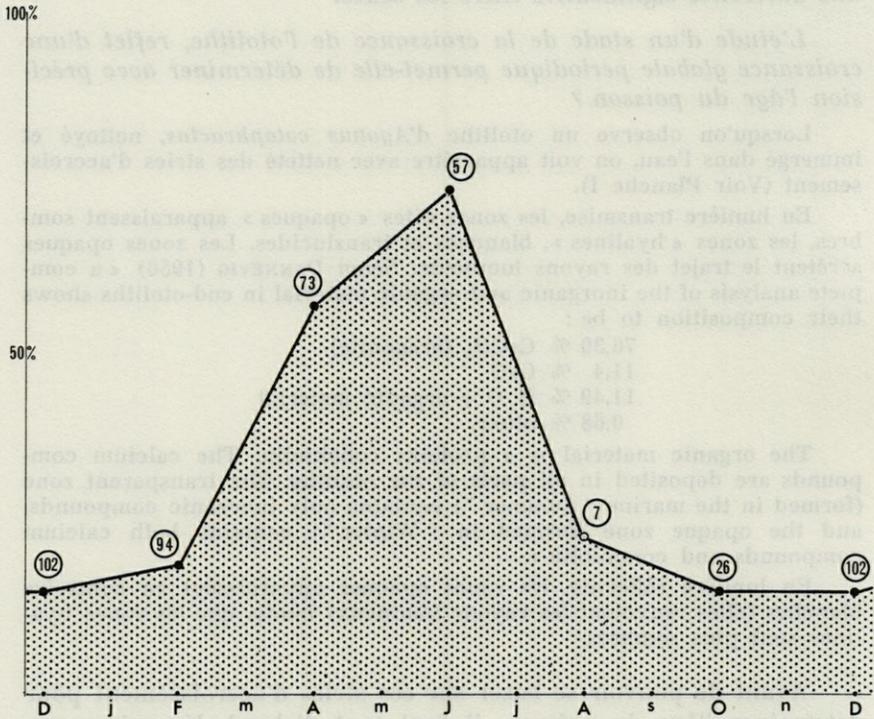


Fig. 7. — Variation saisonnière du pourcentage d'otolithes cernés d'une zone opaque.

Les chiffres encadrés indiquent le nombre d'individus ayant permis de déterminer le pourcentage.

Le graphique de la figure 7 met en évidence une variation saisonnière de ce pourcentage. La zone opaque commence toujours à se déposer aux deux extrémités de l'otolithe. On peut en voir les premières traces à partir du mois de février. Au mois de juin, la majorité des otolithes sont cernés d'une zone opaque. A partir du mois d'août, et jusqu'à la fin de l'hiver, on voit au contraire se déposer la zone hyaline. Ces observations faites sur des poissons fraîchement pêchés, coïncident parfaitement avec celles que j'ai pu

faire sur des animaux conservés plusieurs mois en aquarium. La captivité ne semble pas avoir altéré la croissance de l'otolithe.

Donc le dépôt de la zone opaque s'effectue au printemps. D'autre part, il est évident que chaque année correspond à la formation d'une strie opaque, au printemps, suivie d'une strie hyaline déposée à la fin de l'été, en automne et en hiver.

Le graphique de la figure 8, inspiré de SAETERSDAL, permet de comparer les périodes de formation des stries d'accroissement chez plusieurs espèces.

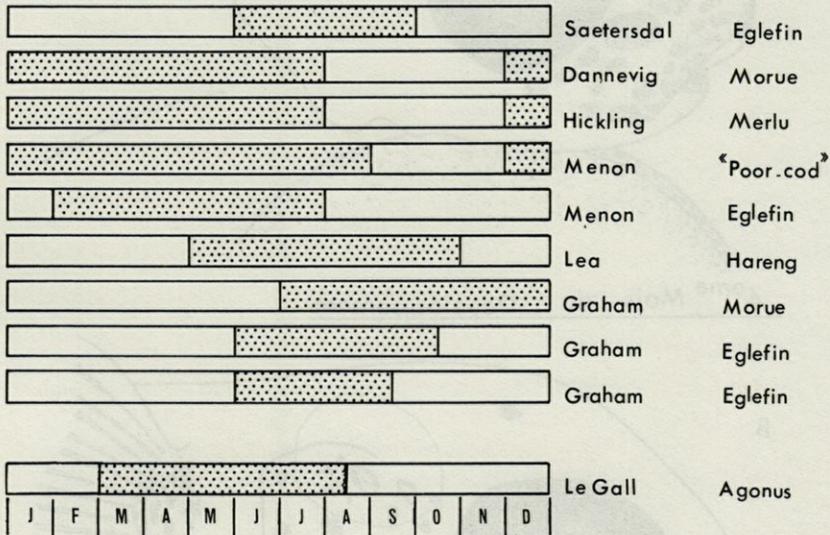


FIG. 8. — Période de formation des anneaux opaques chez plusieurs poissons téléostéens (graphique d'après SAETERSDAL).

Les résultats obtenus sur *Agonus cataphractus* sont figurés en dernière ligne.

β) Par l'examen de l'évolution de l'otolithe au cours de la vie du poisson

Le rythme de croissance, qui s'inscrit sur les otolithes par l'intermédiaire de la formation de stries est bien un rythme annuel. Mais si les stries les plus externes sont nettes, l'interprétation des stries du noyau de l'otolithe m'a semblée plus ambiguë. Un individu de 6,5 cm pêché en avril, est-il âgé d'un an — comme semble l'indiquer la présence d'une seule série d'anneaux externes (hyalin, puis opaque) — ou est-il âgé de deux ans, la première de ces deux années ayant pu s'inscrire au cœur du noyau, qui est illisible ? Le polissage des deux faces de l'otolithe à l'aide d'une pierre

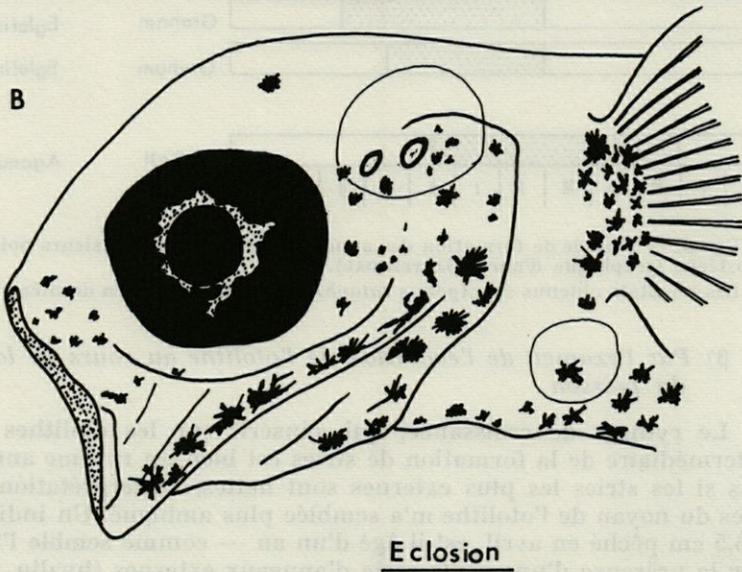
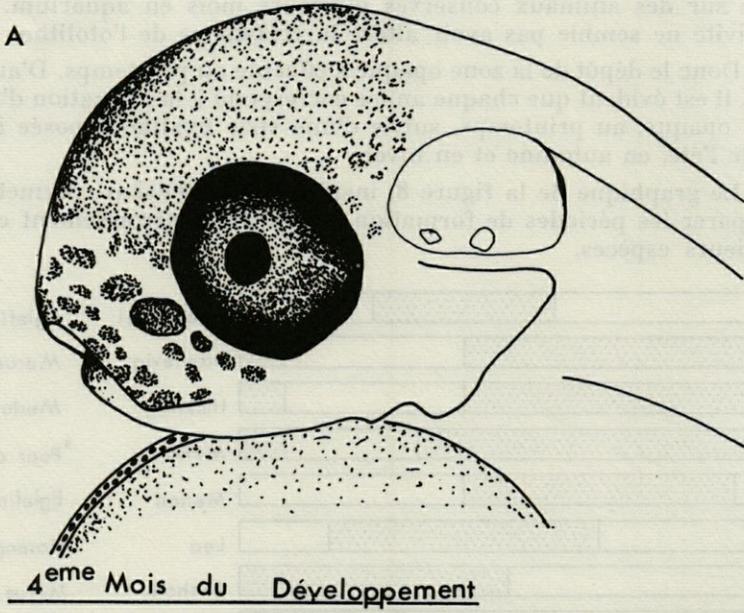


FIG. 9. — Evolution de l'otolithe au cours du développement embryonnaire.

d'Arkansas (sharpening stone S B 13) a révélé une striation complexe du noyau, qu'il est impossible d'interpréter clairement. C'est pourquoi j'ai voulu suivre l'évolution de l'otolithe aux différents stades de la croissance du poisson.

La vésicule otique se forme au cours du troisième mois du développement embryonnaire. L'otolithe apparaît bientôt, sous la forme d'un petit losange translucide. Il est bien visible au début du quatrième mois (fig. 9 A).

Au moment de l'éclosion (début janvier) l'otolithe a augmenté de taille. Il est ovale, hyalin au centre, opaque sur le pourtour (fig. 9 B).

Quatre mois plus tard, le 29 avril, deux jeunes *Agonus* de 2,2 cm sont ramenés au boute-chèvre, au cours d'une pêche à pied le long de la plage de Colleville. Ils ont la forme plate et la tête triangulaire de l'adulte. Leur mode de vie est benthique. L'otolithe (Pl. I a) s'est accru d'une zone hyaline périphérique.

Le 1^{er} juin, quatorze jeunes âgés de six mois environ sont ramenés par la même méthode. Ils mesurent entre 2,7 et 3,7 cm. L'otolithe (Pl. I b) présente un noyau qui s'épaissit et devient toujours plus opaque. A l'extérieur, la zone périphérique s'accroît de façon irrégulière en présentant des microstries plus ou moins opaques.

En octobre, dix mois après l'éclosion, les jeunes *Agonus* de l'année mesurent 5 cm. L'otolithe (Pl. I C) est formé d'un noyau opaque qui réunit toutes les microstries externes qui étaient apparues au mois de juin. Pendant l'été, un large anneau hyalin s'est déposé. Chez quelques individus, la future strie opaque commence à se déposer aux extrémités.

A la fin du mois de janvier, le poisson a un an. Il mesure environ 6 cm. La strie opaque périphérique s'est précisée aux extrémités (Pl. I D).

Quatre mois plus tard, en avril, l'anneau opaque a entièrement encerclé l'otolithe. Par conséquent, l'individu dont il était question au début de ce chapitre :

- pêché en avril,
- Long de 6,5 cm,
- Présentant un otolithe à noyau opaque encerclé d'une seule série d'anneaux : hyalin, interne et opaque externe (Pl. I E) est âgé de 1 an et 4 mois. Les fluctuations enregistrées à l'intérieur du noyau ne doivent pas être considérées comme des stries annuelles.

Le nombre de captures d'*Agonus* âgés de plus d'un an et six mois étant faible, les observations qui suivent sont tirées d'un nombre moindre d'exemplaires.

Au mois d'octobre (Pl. I F) un anneau hyalin encercle l'otolithe. Fin décembre, les poissons, âgés de deux ans, mesurent 9 cm environ. L'otolithe est toujours cerné d'un anneau hyalin.

Au début du troisième printemps, les *Agonus* âgés de deux ans et quatre mois présentent des otolithes entourés d'une zone hyaline (Pl. I G). Ceci est en contradiction avec les observations faites sur des poissons âgés d'un an et quatre mois : à cette période, leurs otolithes sont encadrés par une strie opaque. Au cours du troisième été, une légère opacité se dessine en bordure de l'otolithe (Pl. I H) chez les individus de deux ans.

J'ai pu capturer en mars quatre individus plus âgés (ils devaient avoir trois ans et trois mois). Leurs otolithes (Pl. I) montraient 3 séries de stries. Ils mesuraient plus de 12 cm.

Après avoir suivi l'évolution d'un otolithe d'*Agonus cataphractus* tout au long de la vie du poisson, on peut conclure que :

- Le noyau tout d'abord hyalin devient opaque par suite de l'épaississement dû au dépôt des couches concentriques. Il est formé au cours des huit mois qui suivent l'éclosion et doit être considéré, au cours d'une estimation de l'âge, comme un seul anneau opaque.
- La formation de la zone opaque se fait de mars à juillet chez les individus d'un an. Pour les poissons de deux ans, le dépôt opaque se fait plus tard, au cours de l'été, il est d'autre part beaucoup moins net et peut être représenté par une série opaque très fine.
- Le rythme de formation des stries est un rythme annuel qui doit permettre de déterminer l'âge du poisson par l'examen de l'otolithe.

Le dernier point de ce chapitre :

γ) *Confrontation des résultats avec ceux obtenus par la méthode de Petersen*

Sera envisagé plus loin, après l'exposé de cette méthode.

B) ÉTUDE DE LA CROISSANCE PAR LA MÉTHODE DE PETERSEN

Exposé de la technique

J'ai procédé tout long de l'année à des pêches aussi fréquentes que possible. Les échantillons ramenés étaient mesurés, pesés, les résultats obtenus groupés par périodes de deux mois.

Pour chaque période, les longueurs standards ont été groupées en classes par intervalle de 5 mm.

La répartition des fréquences à l'intérieur de ces classes de taille, aboutit à une courbe présentant plusieurs modes correspondant à plusieurs générations espacées d'un an.

La comparaison entre les courbes obtenues à différentes périodes de l'année permet de suivre l'évolution d'un mode, c'est-à-dire d'un groupe de poissons du même âge.

Pour obtenir des résultats sûrs par la méthode de PETERSEN, deux conditions sont nécessaires :

— La durée de la période d'éclosion doit être courte. C'est le cas chez *Agonus cataphractus* : les poissons appartenant à une même génération sont, à deux semaines près du même âge. Leurs tailles ont donc beaucoup de chance d'être bien groupées autour de la moyenne de taille de leur classe. Par conséquent, les pics représentant deux générations sont bien distincts.

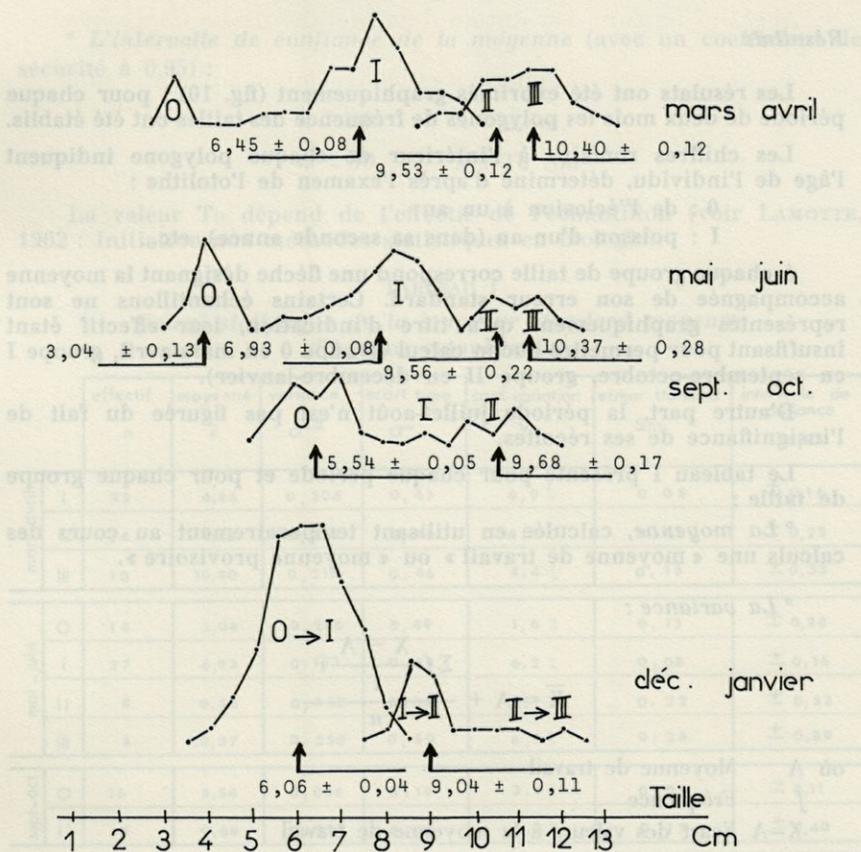


FIG. 10. — Polygones de fréquence des tailles.

— La population doit être homogène : il est difficile de pouvoir comparer entre eux les différents pics s'ils ne sont pas représentés par des échantillons de grandeur comparable.

Il n'a pas été possible de satisfaire entièrement à cette condition au cours de ce travail. D'abord du fait de l'irrégularité des pêches. Ensuite, du fait des énormes différences de rendement entre les pêches d'hiver et celles d'été. Enfin parce qu'à n'importe quelle période, le chalut ramenait très peu d'individus âgés de plus de un an et six mois. Ainsi au cours d'une pêche au mois de janvier, 97 individus présentaient des otolithes caractéristiques de un an alors que 19 seulement possédaient des otolithes caractéristiques de deux ou trois ans.

Pour pallier l'hétérogénéité des échantillons, j'ai dû — lorsque c'était nécessaire — appliquer à mes calculs les lois statistiques particulières aux petits échantillons (effectif inférieur à trente).

Résultats

Les résultats ont été exprimés graphiquement (fig. 10) : pour chaque période de deux mois les polygones de fréquence des tailles ont été établis.

Les chiffres romains à l'intérieur de chaque polygone indiquent l'âge de l'individu, déterminé d'après l'examen de l'otolithe :

0 : de l'éclosion à un an;

I : poisson d'un an (dans sa seconde année), etc...

A chaque groupe de taille correspond une flèche désignant la moyenne accompagnée de son erreur standard. Certains échantillons ne sont représentés graphiquement qu'à titre d'indication, leur effectif étant insuffisant pour permettre aucun calcul (groupe 0 en mars-avril, groupe I en septembre-octobre, groupe II en décembre-janvier).

D'autre part, la période juillet-août n'est pas figurée du fait de l'insignifiance de ses récoltes.

Le tableau I présente pour chaque période et pour chaque groupe de taille :

° *La moyenne*, calculée en utilisant temporairement au cours des calculs une « moyenne de travail » ou « moyenne provisoire ».

° *La variance* :

$$\bar{X} = A + \frac{\sum f \frac{X - A}{i} i}{n}$$

où A Moyenne de travail

f Fréquence

X-A Ecart des valeurs à la moyenne de travail

i Intervalle de classe

n Effectif de l'échantillon

° *L'écart-type* : σ .

$$\sigma^2 = \frac{\sum f (X - \bar{X})^2}{n}$$

Dans le cas d'un petit échantillon, le dénominateur devient $n - 1$

° *Le coefficient de variation* :

$$V = \frac{\sigma}{\bar{X}}$$

° *L'erreur standard* :

$$Sm = \frac{\sigma}{\sqrt{n - 1}}$$

° *L'intervalle de confiance de la moyenne* (avec un coefficient de sécurité à 0,95) :

$$n > 30 \quad : \quad \bar{X} \pm 2 Sm$$

$$n < 30 \quad : \quad \bar{X} \pm Tu Sm$$

La valeur Tu dépend de l'effectif de l'échantillon (voir LAMOTTE, 1962 : Initiation aux méthodes statistiques en biologie).

TABLEAU J

Calcul statistique de la longueur standard moyenne d'Agonus cataphractus.

		effectif n	moyenne \bar{x}	variance σ^2	ecart type σ	coef. variation V	erreur standard Sm	intervalle de confiance 0,95
mars-avril	I	33	6,46	0,204	0,45	6,9 %	0,08	$\pm 0,16$
	II	14	9,53	0,221	0,46	4,6 %	0,12	$\pm 0,25$
	III	10	10,40	0,215	0,46	4,4 %	0,15	$\pm 0,33$
mai - juin	O	14	3,04	0,246	0,49	1,6 %	0,13	$\pm 0,28$
	I	27	6,93	0,183	0,43	6,2 %	0,08	$\pm 0,16$
	II	8	9,56	0,352	0,59	6,1 %	0,22	$\pm 0,52$
	III	4	10,37	0,250	0,50	4,9 %	0,28	$\pm 0,89$
sept.-oct	O	16	5,54	0,036	0,19	3,5 %	0,05	$\pm 0,11$
	II	8	9,68	0,228	0,47	5,1 %	0,17	$\pm 0,40$
dec.-janv	O → I	97	6,06	0,176	0,42	7 %	0,04	$\pm 0,08$
	I → II	19	9,04	0,231	0,48	5,3 %	0,11	$\pm 0,23$

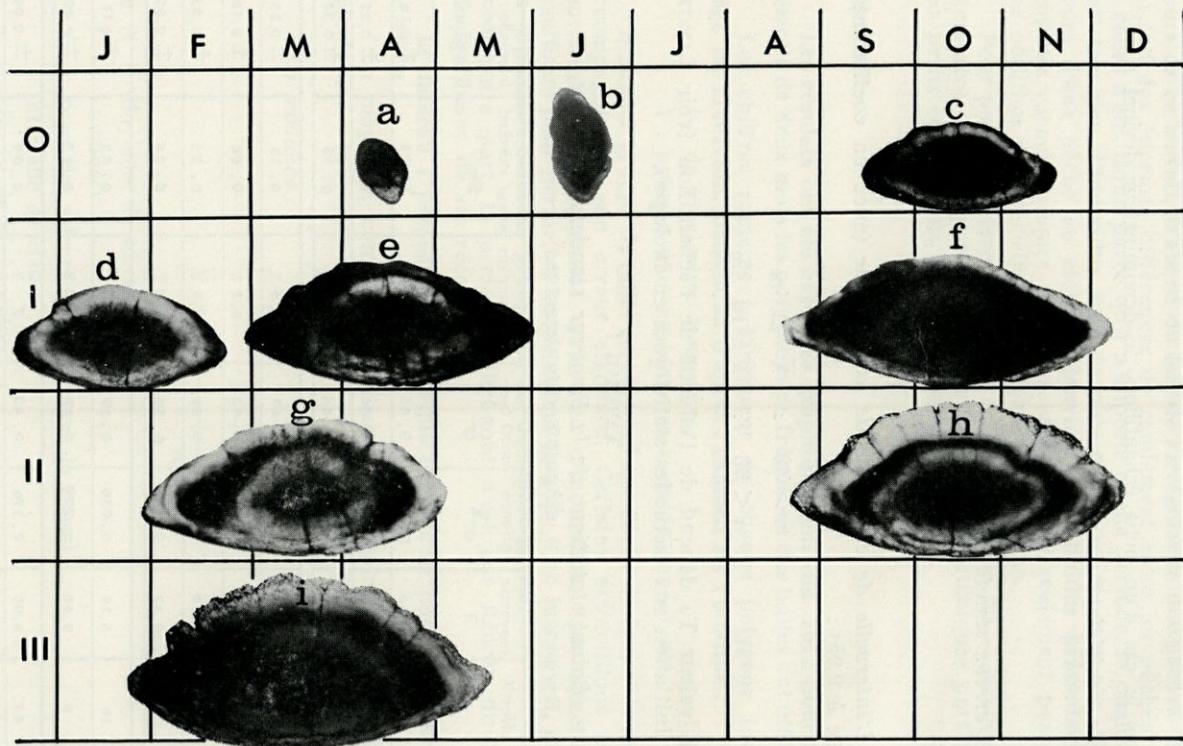


PLANCHE I
 Evolution de l'otolithe au cours de la vie d'*Agonus cataphractus*.

C) CONFRONTATION DES RÉSULTATS OBTENUS PAR L'EXAMEN DE L'OTOLITHE ET PAR LA MÉTHODE DE PETERSEN

Il existe une très bonne concordance dans les déterminations de l'âge d'un *Agonus* :

— Par l'examen de son otolithe d'une part (Voir Pl. I);

— Par la mesure de sa longueur standard comparée aux longueurs moyennes obtenues par la méthode de PETERSEN, d'autre part (Voir fig. 11).

Cependant, la sûreté de cette détermination — par l'une ou l'autre méthode — s'affaiblit au fur et à mesure que le poisson vieillit. Ceci nous amènera à envisager un premier point : dans quelle mesure peut-on considérer comme sûre une détermination de l'âge, quelle est en général la durée de vie d'un *Agonus cataphractus* ?

Par ailleurs, il est généralement admis que le dépôt d'une zone opaque dans l'otolithe correspond à une période de croissance générale active. Nous verrons qu'il semble ne pas en être ainsi chez *Agonus cataphractus*.

a) *Durée de vie chez Agonus cataphractus*

Comparons :

— l'évolution de l'otolithe au cours de la vie d'*Agonus cataphractus* (voir Pl. I);

— les polygones de fréquence des tailles obtenus par la méthode de PETERSEN (voir fig. 10) (le chiffre romain à l'intérieur de chaque polygone indique la classe d'âge lue d'après l'examen de l'otolithe).

Les jeunes poissons éclos début janvier représentent la classe 0. En mars-avril et mai-juin, on les trouve en faible effectif (trop petits, ils passent entre les mailles du filet crevettier et sont ramenés au boute-chèvre).

En septembre-octobre, le chalut crevettier en ramène un contingent important pour la saison. La croissance estivale a été forte puisque la longueur standard moyenne passe de 3,04 cm \pm 0,13 à 5,54 cm \pm 0,05 (otolithe de la Pl. I C).

En décembre-janvier, les jeunes poissons de la classe 0 atteignent un an. Ils mesurent en moyenne 6,06 cm \pm 0,04 (otolithe de la Pl. I D). On verra qu'ils sont prêts, pour la majorité à se reproduire au printemps suivant.

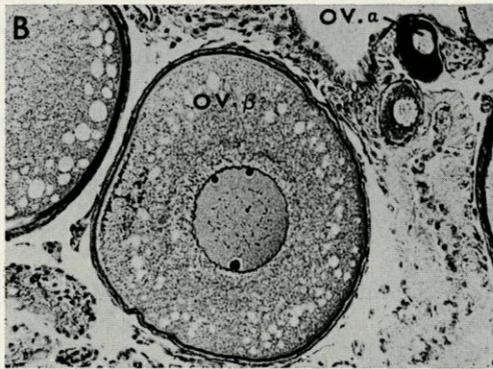
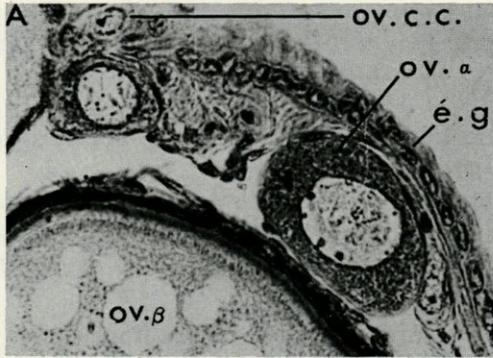


PLANCHE II

Coupes dans l'ovaire d'*Agonus cataphractus* : maturation de l'ovocyte.

- ov.c.c. : ovocyte à cytoplasme clair
- ov.α : ovocyte α
- ov.β : ovocyte β
- ov.γ : ovocyte γ
- é.g. : épithélium germinatif.

En mars-avril, les poissons de la classe I mesurent en moyenne 6,45 cm \pm 0,08 (otolithe, Pl. I E). A cet âge, la plupart sont matures. Ils participent activement à la ponte.

En mai-juin, on retrouve les poissons de cette classe, toujours en grand nombre. Ils ont peu grandi (longueur standard moyenne de 6,93 cm \pm 0,08). Une zone opaque se dépose activement sur l'otolithe. Les poissons qui se sont reproduits (leurs gonades sont vides et flasques) ne se sont pas alimentés depuis début mars : soit près de 4 mois. Dans l'aquarium, les *Agonus* de la classe I meurent en masse à ce stade, dans un état de maigreur avancée. Dans la nature, les pêches deviennent très réduites. Il ne s'agit sans doute pas d'un phénomène local : ce fait se trouve appuyé par les observations de E. LELOUP dans ses « Contributions à l'étude de la faune belge ». J'ai tenté une sortie du chalutier plus au large, sans résultat; de nombreuses tentatives de pêche côtière à pied se sont révélées tout aussi négatives.

En octobre-novembre, on voit réapparaître les poissons de la classe I, mais en très faible nombre. Leur contingent augmente très peu en décembre-janvier. Ces poissons qui ont alors deux ans (classe II) se reproduisent normalement au printemps.

En mars-avril, ils mesurent 9,53 cm \pm 0,12. Leur otolithe est bordé d'une zone hyaline (Pl. I G).

En mai-juin, ils semblent avoir très peu grandi. Eux non plus ne se sont pas nourris pendant 4 mois. Eux aussi meurent en majorité dans l'aquarium (je n'ai pu conserver qu'un seul individu de la classe II en aquarium au cours de l'été 1964).

Dans la nature, ils disparaissent au cours de l'été tout comme les individus de la classe I. Mais le contingent qui réapparaît à l'automne a peu diminué.

On les voit revenir sur les fonds crevettiers en septembre-octobre (Ils atteignent alors 9,68 cm \pm 0,17). Une légère zone opaque se dessine sur le pourtour de l'otolithe (Pl. I H).

En mars-avril, ces poissons qui ont alors trois ans et 3 mois se reproduisent une fois encore. Le ventre des femelles est alors distendu au maximum, les ovaires ont envahi toute la cavité abdominale. L'otolithe est bordé d'une zone hyaline (Pl. I I).

En mai-juin, ils ont atteint une longueur standard moyenne de 10,37 cm \pm 0,28. Ils meurent en aquarium et disparaissent dans la nature, pour toujours semble-t-il puisque jamais il n'a pu être ramené en septembre-octobre un seul *Agonus* portant des otolithes caractéristiques de 3 ans.

Au terme de cette revue de la vie d'*Agonus cataphractus*, on peut être amené à se poser plusieurs questions :

— Jusqu'à quel point peut-on être sûr d'une détermination de l'âge du poisson par la lecture des otolithes ?

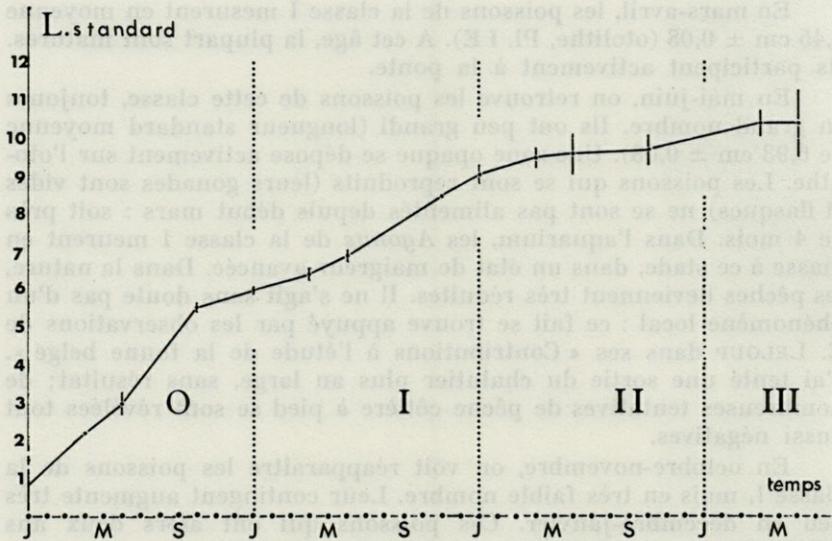


FIG. 11. — Courbe de croissance d'*Agonus cataphractus* (Longueur standard moyenne et intervalle de confiance de la moyenne avec un coefficient de sécurité à 0,95).

— Que deviennent en été les *Agonus cataphractus* des côtes de Manche, et quelle est la durée de vie moyenne du poisson ?

— La classe III existe-t-elle réellement ou s'agit-il d'un groupe d'individus de la classe II ayant subi une croissance particulièrement active du fait de conditions individuelles ?

J'ai tenté de répondre à ces questions en confrontant les deux points de vue, statistique et biologique.

Jusqu'à quel point peut-on être sûr d'une détermination de l'âge du poisson par la lecture des otolithes ?

Sur les otolithes, l'âge du poisson semble s'inscrire très régulièrement par l'intermédiaire de dépôts alternativement opaques et hyalins (fig. 7). Il faut cependant noter que les périodes de dépôt de la zone opaque, chez les individus des différentes classes, ne sont pas toujours simultanées.

Pour les classes 0 et I, la zone opaque se dépose à la même époque : du mois de mars au mois de juillet. Au contraire, pour la classe II, c'est une zone hyaline qui se dépose à cette période.

La zone opaque se dessine beaucoup plus tard, d'août à octobre ; elle est par ailleurs très réduite et apparaît beaucoup moins nettement à l'observation que la zone opaque déposée au printemps précédent.

La détermination de l'âge d'*Agonus cataphractus* à partir de la lecture des otolithes est donc parfaitement possible, à condition toutefois de se souvenir que le dépôt de la zone opaque s'effectue à la fin du printemps la première et la seconde année.

Que deviennent en été les Agonus cataphractus des côtes de la Manche, et quelle est la durée de vie moyenne du poisson ?

Deux faits doivent être mis ici en évidence :

Les résultats des pêches estivales sont insignifiants (il faut noter toutefois que du fait de conditions locales, les pêches d'été ont toujours été moins nombreuses que les pêches d'hiver).

En mars, la classe I qui formait un important contingent, a participé à la reproduction printanière.

À l'automne, les poissons de cette même classe réapparaissent mais en faible nombre. On peut dire que d'une année à l'autre, une même génération a diminué dans la proportion de 5 à 1.

Comment interpréter ces faits ? Soit en admettant une importante mortalité de la classe I après la période de reproduction, soit en supposant une migration des poissons au cours de l'été, soit plus probablement en combinant les deux explications.

Plusieurs faits militent en faveur de l'hypothèse d'une mort naturelle d'*Agonus cataphractus* après une première reproduction :

— Pendant quatre mois, ces poissons ne sont pas nourris. Ils ont pourtant participé fort activement à la reproduction. Sur les otolithes, une zone opaque s'est déposée, ce qui est probablement l'indice d'un métabolisme actif. L'état de maigreur et d'atonie des poissons donne à penser qu'ils sont épuisés.

FONTAINE note l'importante mortalité des adultes de *Salmo salar* L. après la ponte. Les saumons ne se sont pas nourris, ni pendant la remontée en eau douce, ni pendant la reproduction sur les frayères. FONTAINE estime pourtant que quelques-uns parmi ces « mended » reprendront la mer.

À ce propos, il distingue le jeûne imposé (qui entraîne une vacuolisation des cellules et une disparition de la colorabilité du cytoplasme), du jeûne synchronique, physiologique qui s'accompagne seulement d'une disparition de réserves particulières à chaque type de cellule.

En l'absence d'apport nutritionnel, c'est un catabolisme musculaire qui équilibre les phénomènes anaboliques au niveau des gonades.

Le jeûne pendant la reproduction, et la crise physiologique pouvant aller jusqu'à la mort, ont été souvent observés chez les téléostéens.

- Dans l'aquarium, après s'être reproduit normalement, les individus de la classe I meurent en masse au mois de juillet; alors qu'à n'importe quelle autre période de l'année, il est facile de garder les poissons en aquarium. Mais peut être la captivité ne fait-elle qu'aggraver jusqu'à la mort une défaillance naturelle qui aurait pû n'être que passagère ?
- D'après les courbes obtenues par la méthode de PETERSEN, il est évident que le contingent de la classe I a fortement diminué au cours de l'été. (Cette hécatombe semble toucher essentiellement les femelles). Or, il semble difficile d'admettre que, si ces poissons ont survécu, on ne les retrouve pas sur les frayères au printemps suivant.
- Il faut encore mentionner qu'on trouve, au printemps, parmi les poissons de la classe I certains individus immatures. Peut-être attendront-ils leur troisième printemps (classe II) pour atteindre la maturité génitale. Ce pourrait être eux qui constituent, à l'automne, la majorité des survivants de la classe I.
- Il faut enfin noter qu'on ne retrouve jamais d'*Agonus* de la classe III dans les pêches d'automne ou d'hiver, ce qui incline à faire penser que le début de l'été est bien une période fatale pour l'*Agonus cataphractus*.

Bien qu'aucun de ces faits ne constitue en lui même une preuve, leur convergence permet raisonnablement de penser que la plupart des *Agonus* femelles de la classe I meurent au début de l'été, après s'être pour la première et unique fois reproduites au cours de leur second printemps.

Cependant, cette hypothèse ne permet pas d'expliquer certains faits. D'une part, les pêches d'été sont également négatives pour toutes les classes. Or, il est évident que la classe 0 par exemple est bien vivante en été, puisqu'on en voit réapparaître un important contingent à l'automne.

D'autre part, quelques captures ont été faites au cours de l'été, mais dans des conditions bien particulières : le vent avait soufflé en tempête plusieurs jours, de telle sorte qu'il devait provoquer un phénomène d'up-welling (voir fig. 12). Quelques *Agonus* ont été ramenés au cours de 2 pêches côtières. On peut penser qu'ils avaient été entraînés par les eaux froides et profondes qui remontaient le long des côtes, et que par conséquent leur habitat estival devait être profond. L'écrasante majorité, parmi les individus capturés, de la classe 0 par rapport à la classe I peut-il faire dire que ces derniers étaient déjà morts pour la plupart. Mais peut-être les *Agonus* de la classe I étant plus âgés, étaient-ils simplement plus

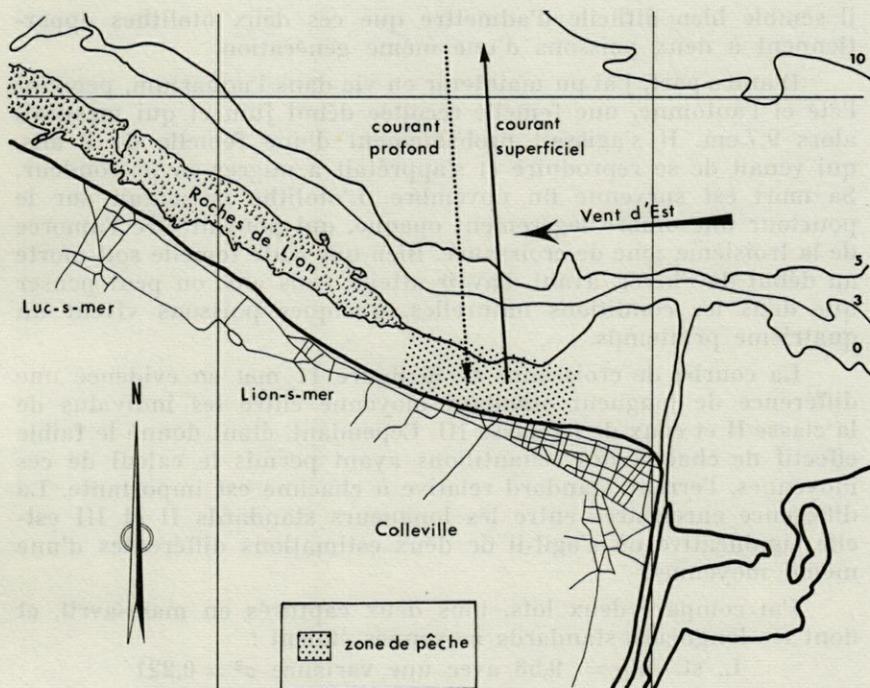


FIG. 12. — Phénomène d'up-welling ayant permis quelques captures en été.

aptes à résister au courant profond. L'estomac des poissons pêchés renfermait un amphipode, qui, selon les indications des faunes est courant sur les fonds sablo-vaseux entre 20 et 120 mètres. Cette donnée, si elle n'est pas restrictive n'apporte donc aucune précision quant à la profondeur des fonds où auraient « migré » les *Agonus*. Cependant, il est raisonnable de penser que :

- les *Agonus* de la classe 0,
- les quelques *Agonus* de la classe I ayant survécu à la probable hécatombe qui suit la reproduction,
- les rares *Agonus* de la classe II qui se reproduiront une fois encore au cours de leur quatrième printemps, migrent en été, dans la Manche, vers des zones plus profondes que je n'ai pu malheureusement préciser.

La classe III existe-t-elle réellement, ou s'agit-il d'un groupe d'individus de la classe II ayant subi une croissance particulièrement active du fait de conditions individuelles ?

Lorsqu'on compare un otolithe caractéristique de la classe II (Pl. I, G) avec un otolithe caractéristique de la classe III (Pl. I, I)

il semble bien difficile d'admettre que ces deux otolithes appartiennent à deux poissons d'une même génération.

D'autre part, j'ai pu maintenir en vie dans l'aquarium, pendant l'été et l'automne, une femelle récoltée début juin et qui mesurait alors 9,7 cm. Il s'agissait probablement d'une femelle de 2 ans, qui venait de se reproduire et s'apprêtait à migrer en profondeur. Sa mort est survenue fin novembre. L'otolithe présentait sur le pourtour une ombre légèrement opaque, qui pouvait être l'amorce de la troisième zone de croissance. Bien que cette femelle soit morte au début de l'hiver, avant d'avoir atteint trois ans, on peut penser que dans les conditions naturelles, quelques poissons vivent un quatrième printemps.

La courbe de croissance de la figure 11 met en évidence une différence de longueur standard moyenne entre les individus de la classe II et ceux de la classe III. Cependant, étant donné le faible effectif de chacun des échantillons ayant permis le calcul de ces moyennes, l'erreur standard relative à chacune est importante. La différence enregistrée entre les longueurs standards II et III est-elle significative où s'agit-il de deux estimations différentes d'une même moyenne ?

J'ai comparé deux lots, tous deux capturés en mars-avril, et dont les longueurs standards moyennes étaient :

$$L. \text{ st. } m_{\text{I}} = 9,53 \text{ avec une variance } \sigma^2 = 0,221$$

$$L. \text{ st. } m_{\text{II}} = 10,40 \text{ avec une variance } \sigma^2 = 0,215.$$

Du fait de l'additivité des variances, leur différence avait pour variance $\sigma^2 = 0,436$ et pour écart type $\sigma = 0,66$.

Les erreurs aléatoires dont sont affectées les deux estimations $L. \text{ st. } m_{\text{I}}$ et $L. \text{ st. } m_{\text{II}}$ sont susceptibles d'engendrer une différence aléatoire $L. \text{ st. } m_{\text{II}} - L. \text{ st. } m_{\text{I}}$ de moyenne nulle et d'écart type 0,66. Cette différence a 95 chances sur 100 d'être comprise dans l'intervalle $\pm 0,66 \times 2$ soit = 1,32. Or, la différence entre les 2 longueurs standards moyenne des deux lots est : $10,40 - 9,53 = 0,87$. Donc, étant donnée la valeur élevée des variances, on ne peut dire que la différence des tailles entre les deux lots soit significative. Si ces deux lots (les classes II et III) sont réels, on doit admettre qu'au cours de la dernière année, la longueur standard d'*Agonus cataphractus* est soit stationnaire soit en légère hausse.

On peut aussi se demander si la croissance en poids subit une variation au cours de cette dernière année de vie. La figure 13 représente, en données arithmétiques, l'évolution du poids sec total du poisson en fonction de sa longueur standard. Sur ce graphique, on peut voir que les poissons des classes II et III ont des tailles comparables. Par contre, les poids des individus classés III semblent être nettement supérieurs à ceux des individus de la classe II.

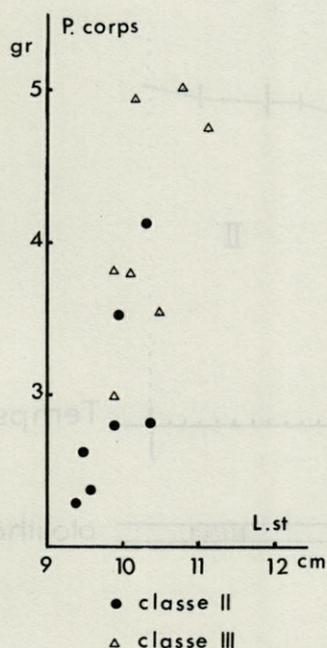


FIG. 13. — Evolution du poids sec total du poisson en fonction de sa longueur standard au cours de la troisième année.

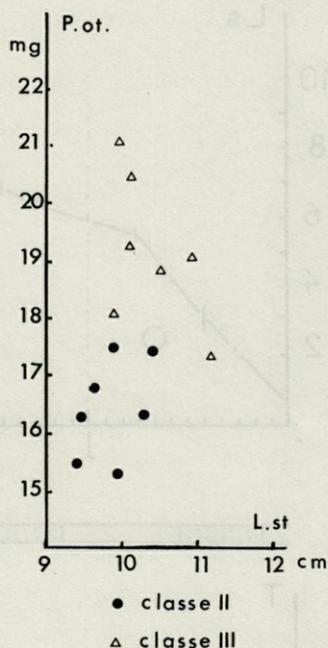


FIG. 14. — Accroissement en poids de l'otolithe au cours de la troisième année.

De même, pour des longueurs standards du même ordre, les poissons de la classe III ont des otolithes d'un poids régulièrement supérieur à ceux de la classe II (voir fig. 14).

β) Chez *Agonus cataphractus*, le dépôt d'une zone opaque dans l'otolithe ne coïncide pas avec la période de croissance générale active.

La figure 15 montre clairement que le dépôt de la zone opaque dans l'otolithe s'effectue de mars à juillet pour les classes 0 et I.

Tandis que leur taux de croissance atteint son maximum en été, de juin à octobre. Pour la classe II, la zone opaque se forme d'août à octobre, tandis que le taux de croissance augmente sensiblement à partir d'octobre. On peut dire que chez *Agonus cataphractus* le dépôt d'une zone opaque coïncide avec le début de la période de croissance active. Mais il existe en fait un décalage de plusieurs mois entre ces deux phénomènes.

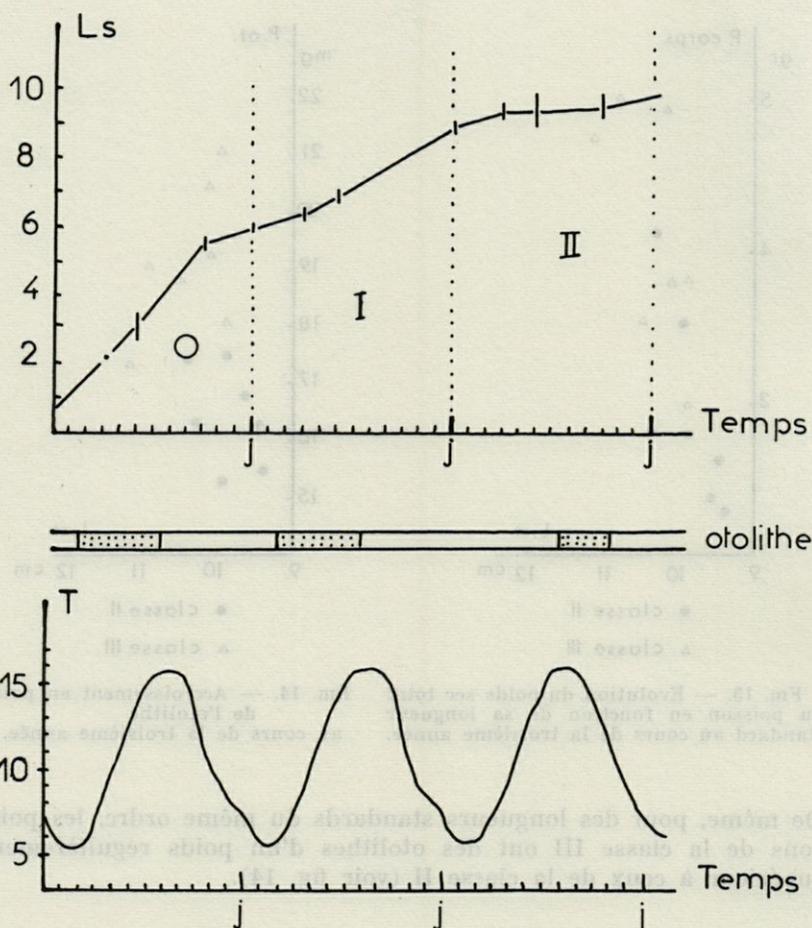


FIG. 15. — Comparaison entre le taux de la croissance et la période de dépôt d'une zone opaque dans l'otolithe d'*Agonus cataphractus*.

Le graphique du bas figure les variations de la température de l'eau à Luc.

La relation entre la formation de la zone opaque dans l'otolithe et la valeur du taux de croissance, a été étudiée par de nombreux auteurs :

SAETERSDAL (1952) estime que " One must however have reason to expect a close connection between the two phenomena, growth rythm and zone formation ".

Dans son ouvrage « The haddock in Norwegian waters », il traduit par un graphique " the variation in monthly growth rate

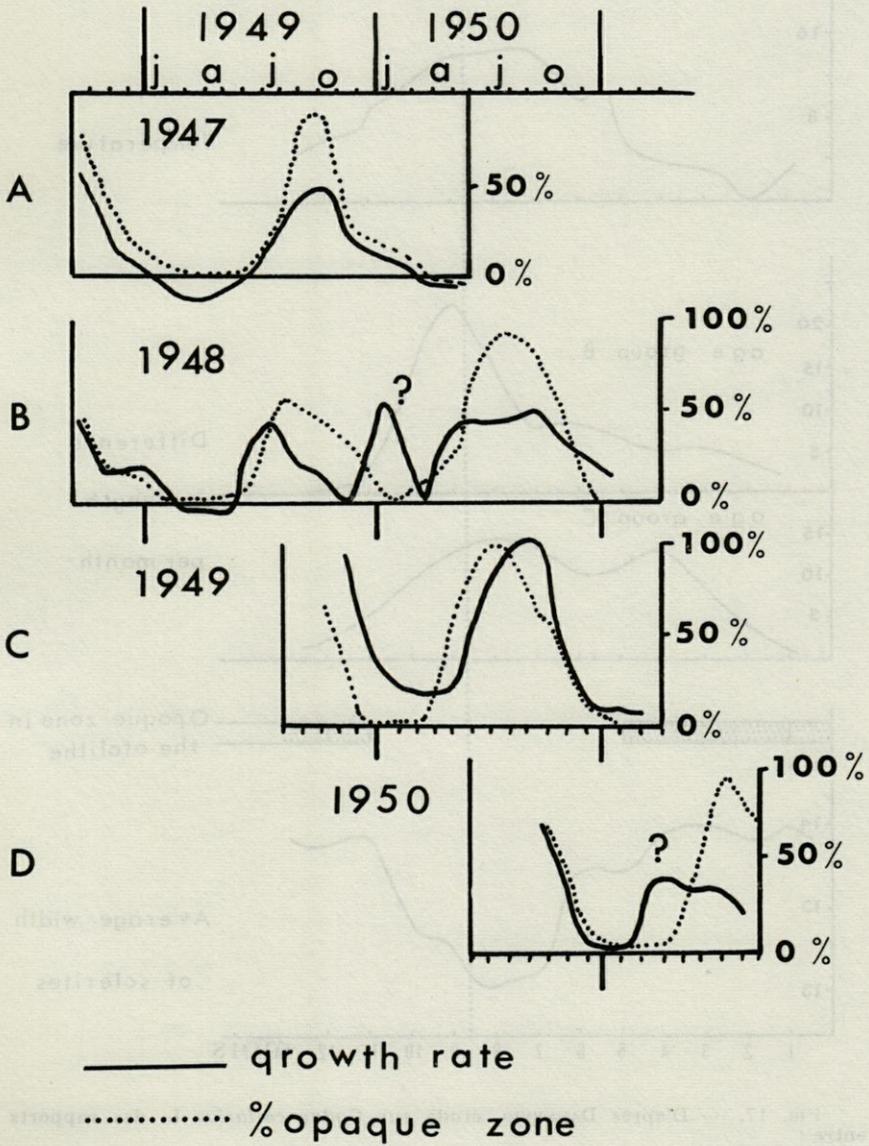


FIG. 16. — D'après SAETERSDAL (The haddock in Norwegian waters) : variation in monthly growth rate compared with the zone formation in the otoliths.

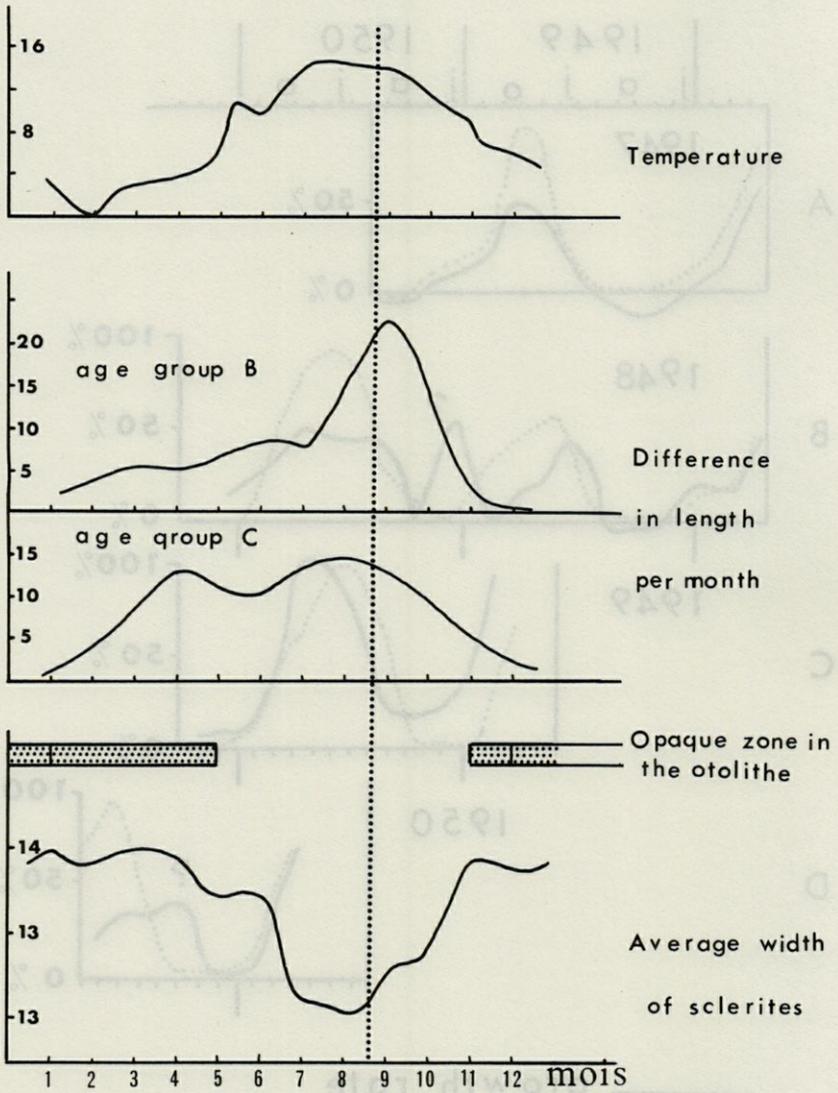


FIG. 17. — D'après DANNEVIG. étude sur *Gadus callarias* L. des rapports entre :
Température,
Taux de croissance mensuel,
Période de formation des zones de croissance dans l'otolithe et sur les écailles.

compared with the zone formation in the otoliths " (voir fig. 16) : on voit qu'il existe en général une concordance satisfaisante entre les deux phénomènes.

Plusieurs auteurs ont abouti à des résultats analogues : LEA (1911), GRAHAM (1929).

Cependant, on doit noter tout de suite que les graphiques B et D d'après SAETERSDAL, présentent un désaccord entre les maxima des courbes.

D'autre part, DANNEVIG A. (1933) au cours d'une étude de *Gadus callarias* L. a dressé trois courbes que j'ai regroupées sur un même graphique (voir fig. 17) et qui représentent :

A : la température de l'eau

B : le taux de croissance (difference in length per month)

C : la largeur des sclérites des écailles (average width of sclerites during the year).

Il remarque par ailleurs que " in the otoliths, the transparent zone in our waters was quite regularly formed during the hydrographical Summer, at the same time as the narrow zone is normally formed in the scale " ... " opaque zone at the margin predominates from November to May ".

Le taux de croissance maximum se rencontre donc ici en août-septembre, au moment où les eaux sont les plus chaudes. Or, à cette période, la largeur des sclérites est minimum (ce qui devrait coïncider, selon les critères classiques avec un faible taux de croissance). Une zone hyaline se dépose sur l'otolithe.

DANNEVIG conclut d'ailleurs un peu plus loin : " comparing these results with what was learnt previously as to the size of the sclerites, it is evident that the theory of the proportionality between the size of the sclerites and the rate of growth cannot be maintained ".

Le problème n'est donc peut-être pas aussi clair qu'on le pense généralement. Si l'on peut admettre avec SAETERSDAL que : " The major part of the works referred to above, confirm that the annual growth rythm and its close connection with zone formation are phenomena of general character in the life history of fish ", il faut avec lui modérer cette opinion : " it is also probable that the effect of inherent factor may be modified by external factors as temperature, abundance of food, etc... ".

3) Influence des facteurs externes sur la croissance

L'existence d'un rythme interne de la croissance a été démontrée par BROWN (1946a et b) sur *Salmo trutta* L. placée dans des conditions d'élevage standards et stables (température, lumière, nutrition, aération, espace). Quels sont les facteurs externes qui pourraient être responsables d'un décalage du taux de croissance réel par rapport au rythme interne du poisson ?

La température

AUDIGÉ (1921) a établi expérimentalement sur *Cyprinus*, *Carassius*, *Scardinius* et *Tilapia* que le taux de croissance augmentait avec la température jusqu'à un maximum puis diminuait au point de devenir peut-être négatif pour des températures proches de la limite léthale.

Mais SAETERSDAL (1952) observe un décalage entre le maximum du taux de croissance et celui des températures. GRAHAM (1929) n'a pu établir aucune relation entre la croissance de la morue et la température de l'eau.

Sur les côtes de la Manche, le maximum du taux de croissance de l'*Agonus* se situe en été et coïncide avec le maximum de température de l'eau (fig. 15).

Plutôt que d'admettre une action « absolue » de la température sur la croissance, il faudrait sans doute envisager une notion de température « optimum » propre à chaque espèce.

En ce qui concerne la période de formation des zones de croissance, on a tout d'abord voulu attribuer à ce facteur un rôle primordial; c'est là l'origine de termes tels que « anneaux d'hiver » pour désigner la zone opaque et « anneaux d'été » pour désigner la zone hyaline. L'observation de la grande variété des périodes de formation de la zone opaque chez différents poissons (fig. 8) rend ces termes impropres.

E. DANNEVIG (1956) étudiant " The influence of temperature on the formation of zones in scales and otoliths of young cod ", note que la zone transparente se forme à des températures relativement élevées, la zone opaque à des températures relativement basses : " chemical analysis revealed that the formation of organic opaque material was highest at 4 °C " (par rapport à 8 °C).

Chez *Agonus*, le dépôt de la zone opaque coïncide avec la remontée des températures printanières.

La lumière

Dans nos régions, les variations de la température et celles de la lumière sont parallèles, et il est difficile de pouvoir discriminer l'action de chaque facteur. La lumière peut modifier le fonctionnement de certaines glandes endocrines, et par là influencer indirectement sur la croissance.

BROWN (1946b) a montré sur *Salmo trutta* L. que, à 11,5 °C, dans des conditions standards et avec de la nourriture en excès : " average specific growth rates were significantly lower with 12

or 18 hours per day of standard lighth than with only 6 hours of light per day”.

QASIM (1955) a obtenu des résultats comparables sur *Blennius pholis* et a émis l'hypothèse que ce poisson avait besoin d'une certaine dose de « sommeil » pour une croissance optimum.

RASQUIN et ROSENBLOOM (1954) ont montré qu'*Astyanax mexicanus*, maintenu dans une obscurité totale, développait des conditions de “ stress ” et avait une croissance très lente. Au contraire, placée dans les mêmes conditions, *Salmo trutta* L. se nourrit et croît normalement.

Sur les côtes de la Manche, la croissance d'*Agonus* est maximum en été, c'est-à-dire qu'elle coïncide avec le maximum d'illumination. Il faut cependant noter qu'apparemment à cette période, le poisson a migré vers des zones plus profondes où l'épaisseur de l'eau absorbe une plus forte proportion de rayons lumineux.

La nutrition

Les travaux de BROWN (1946b) montrent que l'influence de la température sur le taux de croissance est due pour une grande part à l'action de ce même facteur sur l'appétit et sur les besoins du poisson.

Sur *Salmo trutta*, elle mesure la ration d'entretien (maintenance requirement) qui correspond à la quantité de nourriture qu'un poisson doit absorber pour ne subir ni gain ni perte de poids. Dans des conditions standards cette ration d'entretien varie avec la température (voir fig. 18).

BROWN attribue le tracé de cette courbe à la variation de l'activité (et donc de la ration d'entretien) avec la température.

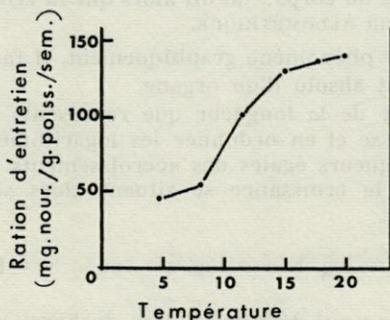


FIG. 18. — D'après BROWN, étude sur *Salmo trutta* L. des variations de la ration d'entretien en fonction de la température.

Par ailleurs, elle a montré que l'appétit de truites de 2 ans atteint son maximum entre 10 et 19 °C. Reliant ces deux données, BROWN évalue l'efficacité de conversion de la nourriture : elle est optimum aux environs de 8 °C (l'appétit est faible, mais la ration d'entretien est basse) et au-dessus de 17 °C (la ration d'entretien forme un palier jusqu'à 20° alors que l'appétit est encore maximum).

Le ralentissement printanier de la croissance chez *Agonus* est particulièrement net pour les classes I et II, c'est-à-dire pour des individus *matures*. Or, les reproducteurs ne se nourrissent pas sur les frayères. Il est logique de penser que ce jeûne prolongé ne peut coïncider qu'avec un faible taux de la croissance.

Mais on voit que chez *Agonus*, cette période de jeûne s'accompagne du dépôt d'une zone opaque dans l'otolithe.

En résumé, la croissance de l'*Agonus cataphractus* L. dans la Manche atteint son taux maximum en été, c'est-à-dire lors des températures maximales (entre 14 et 17 °C) et des fortes illuminations. A ce moment, le poisson se nourrit abondamment après une période de jeûne printanier qui accompagne la reproduction.

C) CROISSANCE RELATIVE

TEISSIER (1934) a défini la croissance relative comme étant « la croissance des organes comparée à la croissance de l'organisme tout entier ». Il faut noter que les facteurs externes peuvent modifier la courbe globale de la croissance, tandis qu'ils n'affectent en général « que de façon insignifiante les proportions relatives d'un individu de taille donnée ».

Certains organes ont une croissance proportionnelle à la croissance de l'organisme entier : leur croissance est dite HARMONIQUE ou ISOMÉTRIQUE. Mais très souvent, les organes croissent, certains plus vite, d'autres moins, que l'ensemble du corps : on dit alors que la croissance de l'organe est DYSHARMONIQUE ou ALLOMÉTRIQUE.

Pour traduire ce phénomène graphiquement, il faut connaître :

° L'accroissement absolu d'un organe.

° Le pourcentage de la longueur que représente cet accroissement. En portant en abscisse et en ordonnée les logarithmes des données, on traduira par des longueurs égales des accroissements *relatifs* égaux. Les points figuratifs de la croissance se situent alors sur une droite qui répond à l'équation :

$$\log. y = \log. K + \alpha \log. x \quad \text{ou} \quad y = K x^\alpha$$

Dans cette relation qui définit la *loi de dysharmonie*, α représente la pente de la droite :

si $\alpha < 1$, l'allométrie est négative.

si $\alpha = 1$, la dysharmonie est nulle et la croissance est dite harmonique ou isométrique;

si $\alpha > 1$, l'allométrie est positive.

La loi de dysharmonie $y = Kx^\alpha$ peut aussi s'écrire :

$$\frac{1}{y} \cdot \frac{dy}{dt} = \alpha \frac{1}{x} \cdot \frac{dx}{dt}$$

« Autrement dit dans une croissance dysharmonique, les accroissements relatifs des deux organes comparés sont proportionnels. Dans une croissance harmonique, ils sont égaux ».

Très souvent, deux lois de dysharmonie ont été nécessaires pour représenter la croissance relative d'un organe. Le point anguleux ou point critique qui raccorde les deux droites représentatives concourantes correspond approximativement à la maturité génitale.

La croissance relative d'un organe peut également se traduire par deux lois de dysharmonie représentées par deux droites parallèles : on dit alors qu'il existe une discontinuité dans la courbe de croissance.

On peut considérer que la meilleure représentation d'un ensemble de points est donnée par la droite dont la somme des carrés des distances aux divers points figuratifs est minimum (les distances sont mesurées parallèlement à l'axe des ordonnées).

Cette droite est dite : DROITE DE RÉGRESSION.

— Cette droite devra passer par le point moyen du nuage (qui a pour coordonnées la moyenne des abscisses et la moyenne des ordonnées).

— L'équation de la droite de régression a été déterminée ici par la méthode simplifiée énoncée par LAMOTTE (Méthode pratique du calcul de la covariance et du coefficient de corrélation : emploi des moyennes provisoires).

La pente de la droite de régression de la variable x en fonction de la variable y est donnée par le *coefficient de régression* :

$$b_{x/y} = \frac{\sum (X - \bar{X})(Y - \bar{Y})}{\sum (Y - \bar{Y})^2} = \frac{p}{\sigma^2}$$

où \bar{X} : Moyenne des X

\bar{Y} : Moyenne des Y

σ^2 : Variance de distribution de X

p : Covariance

$$p = \frac{\sum (X - \bar{X})(Y - \bar{Y})}{n}$$

Le coefficient de corrélation r représente la covariance lorsque les deux séries de variables sont rapportées à leurs écarts-types respectifs :

$$r = \frac{p}{\sigma_x \sigma_y}$$

° Lorsque $r = +1$ ou $r = -1$, on dit qu'il y a une corrélation parfaite, positive ou négative entre les deux variables. La corrélation sera d'autant plus forte que r sera voisin de $+1$ ou -1 .

° Lorsque $r = 0$, la covariance est nulle et il n'existe pas de corrélation entre les deux variables.

Afin d'établir une comparaison véritablement rigoureuse entre plusieurs droites de régression, représentatives de la croissance d'un caractère méristique chez les individus immatures, les mâles matures et les femelles matures, il aurait fallu appliquer le test de REEVE (1942). L'application de ce test était impossible ici, les équations des droites ayant été déterminées en utilisant les moyennes provisoires, selon la méthode simplifiée de LAMOTTE.

1) Relation entre le poids sec et la taille

Le poids sec total en cg et la longueur en mm ont été relevés chez 89 poissons.

Aucune différence n'a pu être notée entre mâles et femelles, que j'ai donc regroupés sur un même graphique (fig. 19).

Ce graphique, établi à partir des logarithmes népériens des données a permis de calculer l'équation de la droite de régression :

($n = 89$) $\text{Log. n. Pds sec} = -10,153 + 3,412 \text{ Log. n. L. st.}$
avec un coefficient de corrélation $r = 0,99$ qui assure de l'étroitesse de la liaison.

Il existe donc une relation d'allométrie entre le poids sec et la taille d'*Agonus cataphractus*. La relation de dysharmonie positive qui lie ces deux grandeurs semble être stricte, identique pour les mâles et les femelles, et constante tout au long de la vie du poisson. (En particulier, elle ne subit aucune modification au moment de la maturité génitale, indiquée approximativement sur le graphique par une flèche).

2) Croissance relative de la longueur de la tête en fonction de la longueur standard

Trois groupes ont été étudiés séparément :

- les jeunes immatures ($n = 54$)
- les femelles matures ($n = 246$)
- les mâles matures ($n = 39$).

Les données relatives à ces trois groupes ont été reportées graphiquement en coordonnées logarithmiques (fig. 20).

A partir de ce diagramme de dispersion, l'équation de la droite de régression a été déterminée pour chaque groupe :

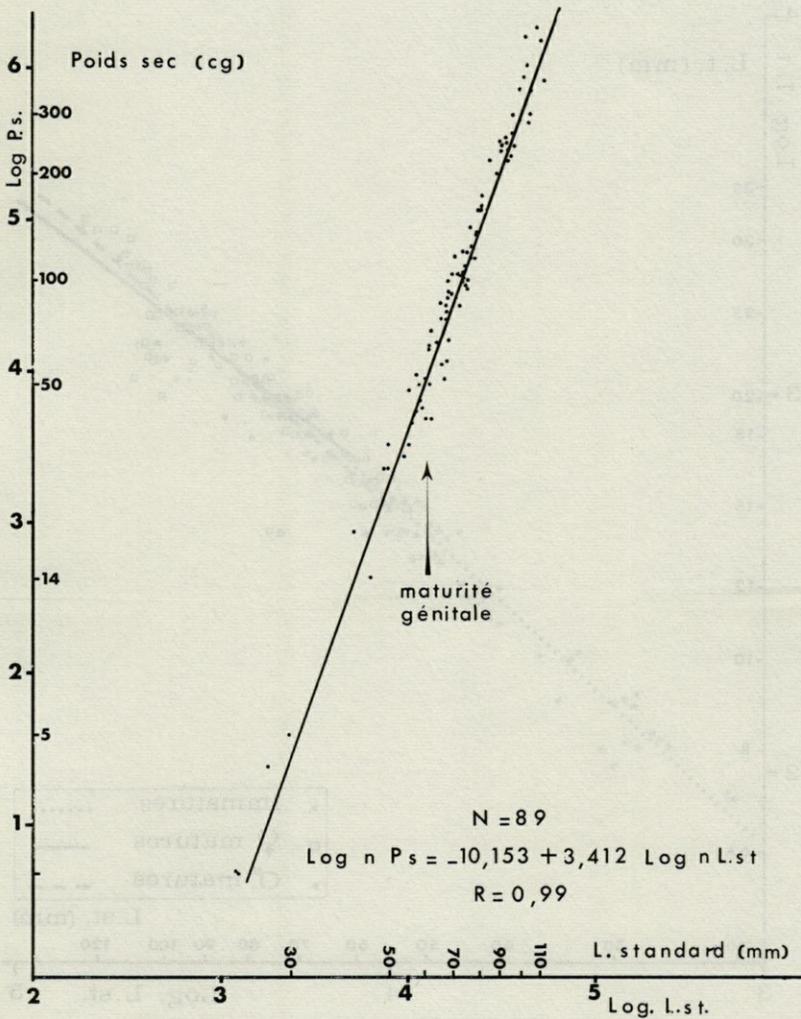


FIG. 19. — Relation entre le poids sec et la taille.

En abscisse : logarithme népérien de la longueur standard du poisson en mm.
En ordonnée : logarithme népérien du poids de l'otolithe en mg.

— *Jeunes immatures*

($n = 54$) Log. n. L. tête = $-0,937 + 0,911$ Log. n. L. st.

Le coefficient de corrélation $r = 0,99$ affirme l'étroitesse de la liaison.

— *Femelles matures*

($n = 246$) Log. n. L. tête = $-0,800 + 0,875$ Log. L. st.

Coefficient de corrélation $r = 0,96$.

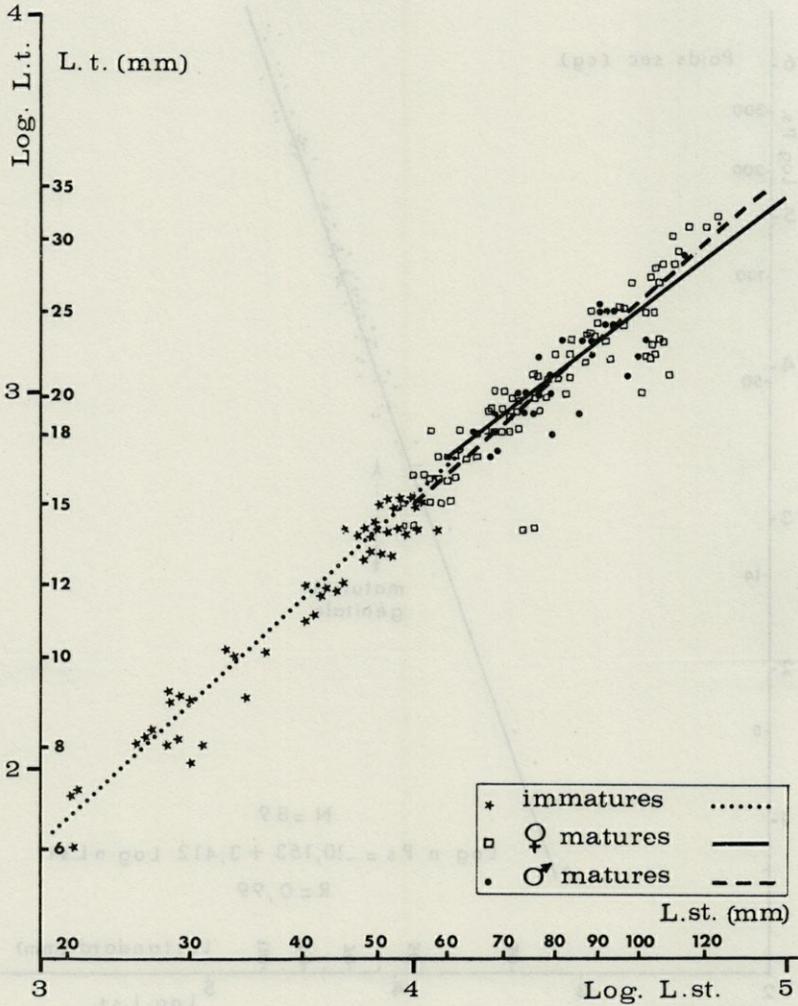


FIG. 20. — Croissance relative de la longueur de la tête en fonction de la longueur standard.

Immatures : ($n = 54$) $\text{Log. L.t.} = -0,937 + 0,911 \text{ Log. L.st.}$ $r = 0,99$
 Femelles matures : ($n = 146$) $\text{Log. L.t.} = -0,800 + 0,875 \text{ Log. L. st.}$ $r = 0,96$
 Mâles matures : ($n = 39$) $\text{Log. L.t.} = -0,328 + 0,768 \text{ Log. L.st.}$ $r = 0,88$

— *Mâles matures*

($n = 39$) $\text{Log. n. L. tête} = -0,328 + 0,768 \text{ Log. n. L. st.}$

Le coefficient de corrélation $r = 0,88$ est encore excellent (intervalle de confiance avec un coefficient de sécurité à 0,95 : 0,80 — 0,94).

— On voit qu'il existe au moment de la maturité génitale une discontinuité dans la croissance de la tête chez les mâles :

Chez les poissons immatures, la croissance de la tête par rapport à celle de la longueur standard suit une pente $\alpha = 0,911$ et vérifie une allométrie très faiblement négative. C'est-à-dire que la tête croît relativement un peu moins vite que l'ensemble du corps. Au-delà du stade critique de la maturité génitale, la croissance de la tête chez les mâles ralentit jusqu'à devenir assez nettement négative ($\alpha = 0,768$).

— Au contraire, chez les femelles, la faible différence des coefficients de régression entre les poissons immatures et matures permet de penser qu'il n'y a pas de modification de la croissance de la tête par rapport à la longueur standard, au moment de la maturité génitale. On peut donc considérer que chez les femelles une seule loi de dysharmonie légèrement négative répond de la croissance relative de la tête.

3) Croissance relative de la longueur préanale en fonction de la longueur standard

Les trois mêmes groupes ont été étudiés séparément :

- les jeunes immatures ($n = 54$)
- les mâles matures ($n = 39$)
- les femelles matures ($n = 124$).

Les logarithmes népériens des données ont permis la construction des graphiques de dispersion relatifs à chaque groupe (fig. 21). La corrélation a été définie en établissant l'équation de régression de la longueur préanale par rapport à la longueur standard.

— Jeunes immatures

$$(n = 54) \text{ Log. n. L. pa} = 0,08 + 0,751 \text{ Log. n. L. st.}$$

Coefficient de corrélation $n = 0,896$.

— Femelles matures

$$(n = 124) \text{ Log. n. L. pa} = 1,251 + 1,048 \text{ Log. n. L. st.}$$

Le coefficient de corrélation $r = 0,946$ assure d'une liaison étroite.

— Mâles matures

$$(n = 39) \text{ Log. n. L. pa} = 0,979 + 0,886 \text{ Log. n. L. st.}$$

Coefficient de corrélation $r = 0,904$.

La croissance relative de la longueur préanale est représentée par deux droites d'équations différentes. Le point anguleux correspond à la maturité génitale.

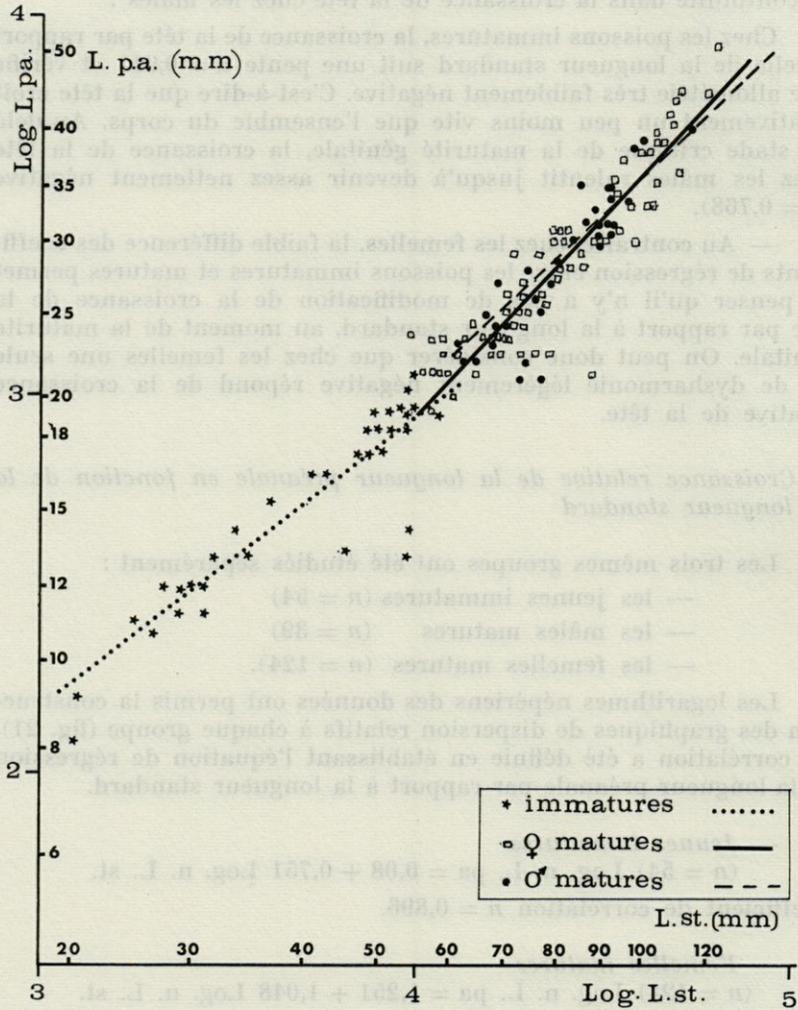


FIG. 21. — Croissance relative de la longueur préanale en fonction de la longueur standard.

Immatures : (n = 54) $\text{Log. L.p.a.} = -0,08 + 0,751 \text{ Log. L.st.}$ $r = 0,89$

Femelles matures : (n = 124) $\text{Log. L.p.a.} = -1,251 + 1,048 \text{ Log. L.st.}$ $r = 0,94$

Mâles matures : (n = 39) $\text{Log. L.p.a.} = -0,979 + 0,986 \text{ Log. L.st.}$ $r = 0,90$

— Chez les poissons immatures, la croissance de la longueur préanale par rapport à la longueur standard vérifie une allométrie nettement négative avec un coefficient de régression $\alpha = 0,751$.

— Au contraire, chez les poissons matures, la croissance tend à devenir isométrique (la pente de la droite est très voisine de 1).

La faible différence des équations de régression pour les mâles et les femelles matures permet de penser que la loi de dysharmonie qui lie la croissance de la longueur préanale à la croissance de la longueur standard est identique dans les deux sexes.

4) *Croissance relative de la longueur de la nageoire pectorale en fonction de la longueur standard*

De la même façon que précédemment, les équations des trois droites de régression ont été calculées :

— *Jeunes immatures*

($n = 54$) Log. n. L; pec. = $-0,104 + 0,674$ Log. n. L. st.,
avec un coefficient de corrélation satisfaisant $r = 0,85$ (intervalle de confiance avec un coefficient de sécurité à $0,95 : 0,77 - 0,92$).

— *Femelles matures*

($n = 124$) Log. n. L. pec. = $-0,796 + 0,847$ Log. n. L. st.
Coefficient de corrélation $r = 0,88$ (intervalle de confiance avec un coefficient de sécurité à $0,95 : 0,84 - 0,92$).

— *Mâles matures*

($n = 39$) Log. n. L. Pec. = $-1,148 + 0,913$ Log. n. L. st.
Coefficient de corrélation $r = 0,846$ (Intervalle de confiance avec un coefficient de sécurité à $0,95 : 0,73 - 0,93$).

La figure 22 groupe les trois droites de régression représentatives de chaque groupe. Deux lois de dysharmonie successives sont nécessaires pour représenter la croissance relative de la longueur de la nageoire pectorale.

— Chez les poissons immatures, cette croissance obéit à une allométrie assez fortement négative ($\alpha = 0,674$).

— Chez les poissons matures, la croissance ne vérifie plus qu'une allométrie faiblement négative.

La différence minime entre les équations de régression pour les mâles et les femelles donne à penser qu'une seule loi de dysharmonie répond de la croissance relative de la nageoire pectorale dans les deux sexes.

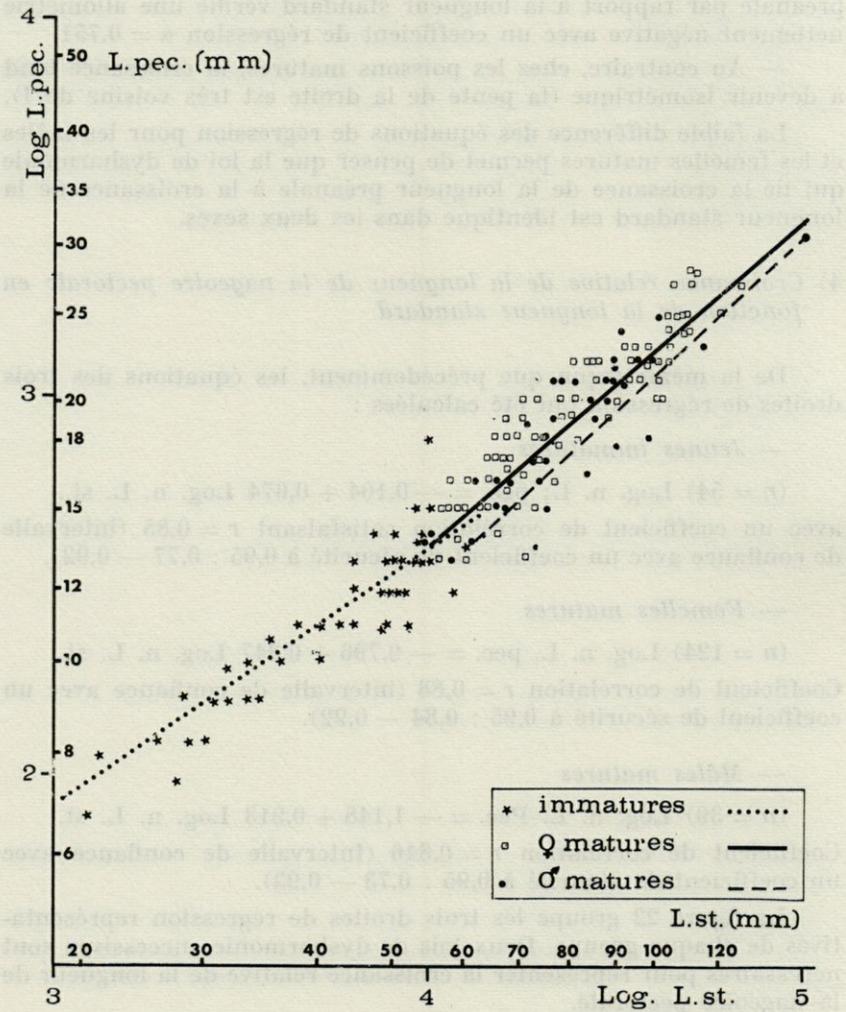


FIG. 22. — Croissance relative de la longueur de la nageoire pectorale en fonction de la longueur standard.

Immatures : ($n = 54$) $\text{Log. L.pec.} = -0,104 + 0,674 \text{ Log. L.st.}$ $r = 0,85$

Femelles matures : ($n = 124$) $\text{Log. L.pec.} = -0,796 + 0,847 \text{ Log. L.st.}$

Mâles matures : ($n = 39$) $\text{Log. L.pec.} = -1,148 + 0,913 \text{ Log. L.st.}$ $r = 0,84$

En dehors de la période de reproduction, aucun caractère extérieur ne permet à première vue de distinguer les mâles des femelles chez *Agonus cataphractus*. L'application de relations d'allométrie à la croissance relative des différents organes ne fait que confirmer cette impression. On peut simplement noter que la croissance relative de la tête est légèrement plus faible chez les mâles matures que chez les immatures et les femelles matures.

En ce qui concerne la croissance relative de la longueur pré-anale, deux droites représentatives sont nécessaires. Il en est de même pour la croissance relative de la longueur de la nageoire pectorale. Dans les deux cas, les points critiques correspondent à la maturité génitale.

II. — CYCLE SEXUEL ET HÉPATIQUE

A) AGE DE LA MATURITÉ SEXUELLE

1) *Aspect morphologique des gonades*

Au cours de leur première année, les jeunes *Agonus cataphractus* (groupe 0) ont des gonades très réduites, transparentes, filiformes. A la fin du premier automne, on commence à pouvoir différencier les mâles, aux testicules lobés et blanchâtres, des femelles aux ovaires rosés et légèrement renflés.

Au mois de décembre, la distinction est nette, et la phase de maturité semble engagée de façon irréversible. Les testicules, de volume encore réduit, ont pris un aspect multilobé, lisse et blanc. En surface des ovaires déjà volumineux, on distingue à l'œil nu des petits ovules orangés, dispersés dans la masse de la glande.

C'est au cours du second printemps (groupe I) que les *Agonus* se reproduisent pour la première fois. Les gonades offrent alors les aspects schématisés sur les figures 23 et 24.

Les testicules se présentent sous forme de deux masses blanches, multilobées, symétriques, logées dans la partie postérieure de la cavité péritonéale. Les canaux déférents débouchent par deux ouvertures distinctes dans le rectum. Les lobes du testicule sont réunis localement par une lame conjonctive qui assure leur maintien et

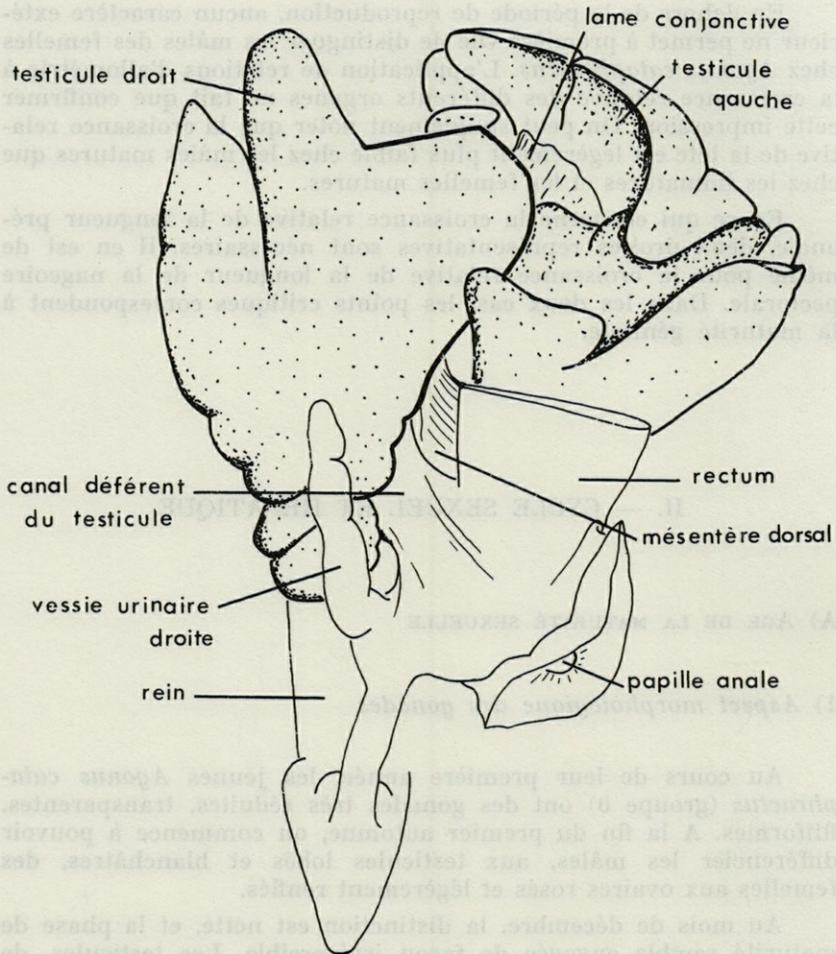


FIG. 23. --- Testicule d'*Agonus cataphractus* en période de reproduction.

soutient les vaisseaux irriguants. L'ensemble de la glande est suspendue à la partie dorsale de la cavité péritonéale par le mésentère dorsal.

Les ovaires forment deux énormes masses orangées qui distendent le ventre des femelles et envahissent toute la cavité péritonéale en repoussant les autres organes. Les deux oviductes, larges et courts se réunissent en un conduit unique qui débouche à l'extrémité de la longue papille anale.

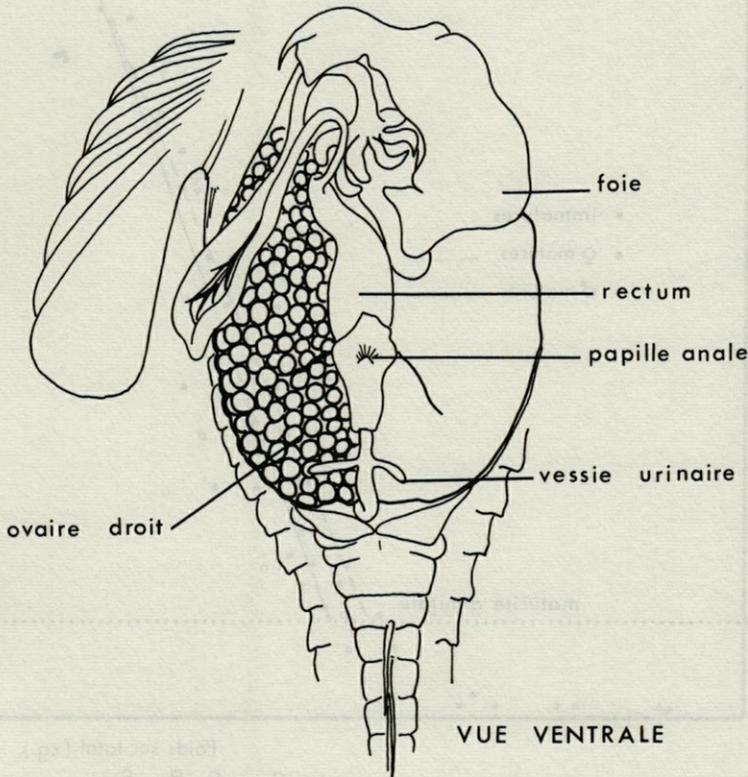


FIG. 24. — Ovaires d'*Agonus cataphractus* en période de reproduction.

2) Relation entre le poids sec des gonades et le poids sec corporel

Le poids sec total et le poids sec des gonades ont été évalués chez :

- des individus immatures ($n = 9$)
- des femelles matures ($n = 41$)
- des mâles matures ($n = 13$).

Les données relatives à ces trois groupes ont été reportées graphiquement en coordonnées logarithmiques (fig. 25). A partir de ce diagramme de dispersion, l'équation de la droite de régression a été déterminée pour les mâles matures et les femelles matures. L'évaluation du très faible poids des gonades chez les individus immatures s'est accompagnée d'une erreur relative trop forte pour permettre aucun calcul. Ces données ne figurent sur le graphique qu'à titre indicatif.

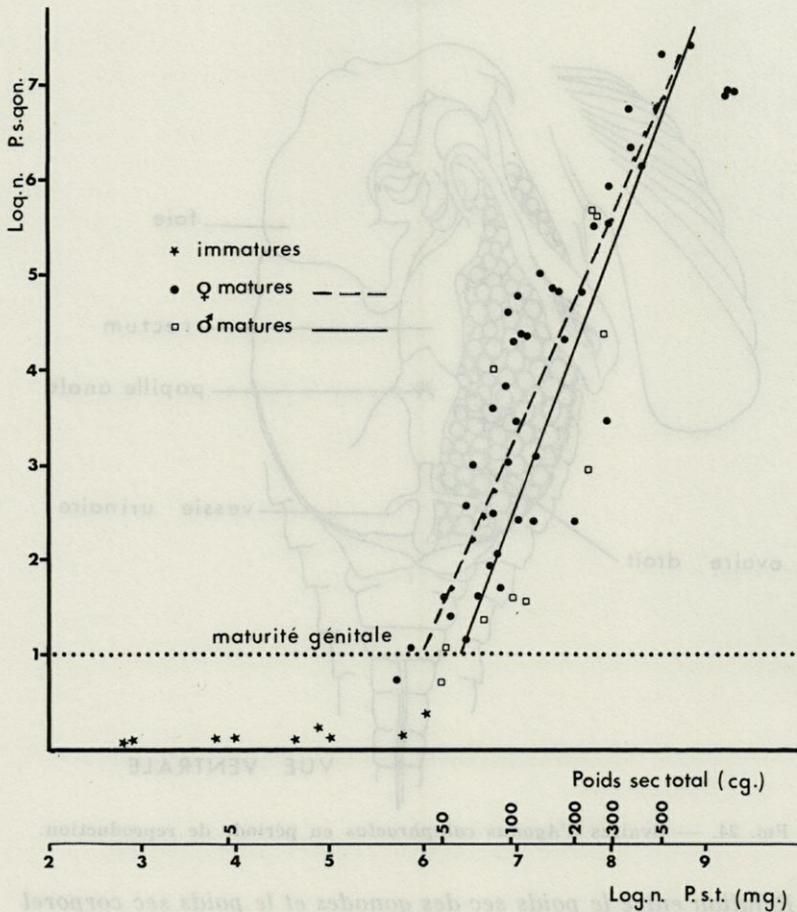


Fig. 25. — Relation entre le poids sec des gonades et le poids sec corporel.

— Femelles matures

($n = 41$) $\text{Log. n. P. gon.} = -12,136 + 2,207 \text{ Log. n. P. t.}$

Le coefficient de corrélation $r = 0,83$ est très significatif (intervalle de confiance avec un coefficient de sécurité à 0,95 : 0,71 — 0,92).

— Mâles matures

($n = 13$) $\text{Log. n. P. gon.} = -15,402 + 2,572 \text{ Log. n. P. t.}$

Le coefficient de corrélation $r = 0,87$ est encore très significatif malgré le faible effectif (intervalle de confiance avec un coefficient de sécurité à 0,95 : 0,60 — 0,96).

Au début, le poids des gonades augmente très lentement en fonction du poids du corps. Cette phase infantile cesse légèrement plus tôt chez les femelles que chez les mâles.

— Chez les femelles, le poids de l'ovaire augmente très rapidement en fonction du poids corporel lorsque le poisson atteint un poids sec total de 40 cg environ (ce qui correspond approximativement à une longueur standard de 55 mm). En période de reproduction (mars, avril, mai) on relève des points figuratifs s'écartant très sensiblement de la droite représentative.

— La maturité génitale survient chez les mâles lorsqu'ils atteignent un poids sec total de 60 cg environ (ce qui correspond approximativement à une longueur standard de 60 mm).

En choisissant pour définir la maturité génitale un poids sec des gonades de 3 mg, on constate que la maturation des ovaires débute chez les femelles pour des longueurs standards voisines de 55 mm, qui sont atteintes au mois d'octobre par la classe 0. C'est pour une longueur standard de 60 mm seulement — atteinte au mois de décembre par la classe 0 — que les testicules s'engagent rapidement dans le processus de maturation.

Pourtant au printemps suivant, les jeunes *Agonus* de la classe I, mâles et femelles, participeront activement à la reproduction. Il faut donc penser, soit que le critère pondéral ne permet pas de comparer avec précision l'état de maturité des gonades mâles et femelles, soit que le retard pris par les mâles est promptement rattrapé avant la saison du fraie (ce que peut indiquer la convergence des deux droites représentatives).

B) PROPORTION DES SEXES

La proportion des sexes a été établie sur des individus des classes I et II, ramenés au chalut crevettier, pendant la période du fraie (les deux sexes sont alors représentés au maximum sur les frayères).

Le taux de masculinité (nombre de mâles pour 100 femelles) a été calculé pour chaque classe :

Classe I	Taux de masculinité : 18
Classe II	Taux de masculinité : 42.

— Le pourcentage des mâles peut donc être considéré comme faible; des taux de masculinité beaucoup plus élevés ont pu être calculés :

400 chez <i>Cyclopterus lumpus</i>
700 chez des <i>Salmonidae</i> .

Cependant, des valeurs s'échelonnant entre 40 et 50 ont été relevées chez *Gadus aeglefinus*, *Scophthalmus maximus*, *Merlangus merlangus* et *Limanda limanda*.

— Chez l'*Agonus cataphractus* des côtes de la Manche, le taux de masculinité fait plus que doubler d'une classe à l'autre.

Ce phénomène est en accord avec la forte mortalité des femelles de la classe I après la période de reproduction. Nous avons vu que d'une année sur l'autre, la diminution du contingent femelle est de l'ordre de 80 %. Les mâles au contraire ne disparaissent que dans une proportion de 30 % qui s'explique par une mortalité naturelle très ordinaire.

Les travaux de THUMM (1908) sur les *Cichlidae* ont montré que : « d'une manière générale, le plus grand âge ou la plus grande taille de la femelle augmente le taux de masculinité et vice versa ». La maturité sexuelle des femelles, atteinte très tôt, pour une faible taille, pourrait être mise en rapport avec le taux de masculinité faible chez *Agonus cataphractus*.

C) LE CYCLE SEXUEL

L'évolution du cycle sexuel a été suivie tout au long d'une année :

— *d'un point de vue quantitatif, par l'étude des variations saisonnières du rapport gonadosomatique (R.G.S.)*

Selon la définition de BOUGIS, « le rapport gonadosomatique est égal à 100 fois le poids des gonades divisé par le poids total du corps, et exprime donc le poids des gonades en pourcentage du poids du corps ».

Afin d'obtenir une variation du R.G.S. significative de l'évolution du cycle sexuel, j'ai dû éliminer les données concernant la classe 0 (individus immatures) et les classes II et III : le R.G.S. dépend en effet partiellement du poids de l'individu. Les valeurs présentées sur les graphiques des figures 26 et 27 concernent donc uniquement des poissons de la classe I de longueur standard : 6 à 9 cm;

poids sec total : 60 à 200 cg.

— *d'un point de vue qualitatif, par l'étude histologique des gonades aux différentes saisons*

Méthodes histologiques

a) Inclusion

Les gonades ont été fixées au Bouin Hollande ou au formol salé. Les organes destinés à être soumis au PAS ont été fixés au liquide de GENDRE (24 h à -1°C).

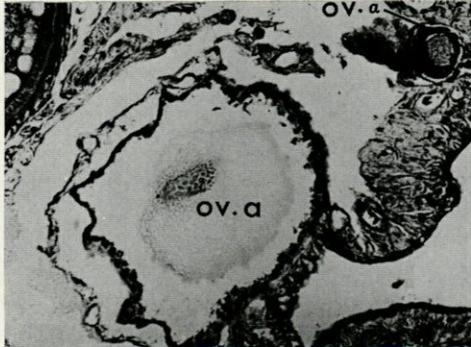
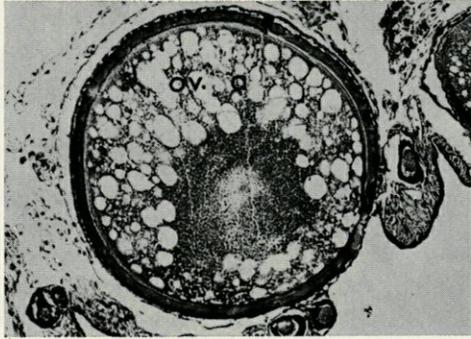
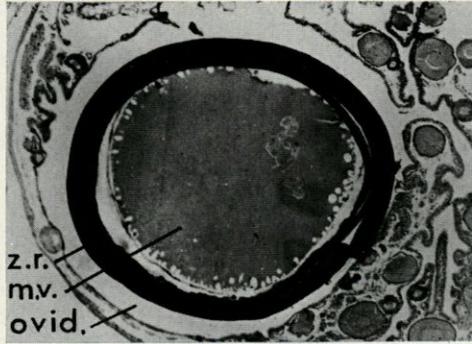


PLANCHE III

Coupe dans l'ovaire d'*Agonus cataphractus*.

Photo D : Période de ponte : un ovocyte mûr est libéré dans l'oviducte.

Photos E & F : Phase d'atrésie :

ov. γ a. : ovocyte γ en début d'atrésie;

ov. a. : ovocyte en fin d'atrésie.

Des phagocytes d'origine folliculaire ont envahi l'ovocyte. Au niveau de l'épithélium germinale, les ovocytes α seront à l'origine de la future génération d'ovocytes.

Les ovaires proches de la période de maturité contiennent des ovules lourdement chargés en vitellus. Ce matériel, insuffisamment fixé par les méthodes ordinaires s'écrase à la coupe. Les ovaires mûrs ont donc été fixés au liquide de SMITH qui pénètre profondément, et déshydratés par l'alcool butylique qui ramollit le matériel vitellin.

Une inclusion mixte celloïdine-paraffine a également amélioré la tenue des coupes.

b) *Coloration*

Les coupes des gonades (épaisseur $5\ \mu$) ont été colorées à :

- ° la triple coloration de PRENANT, variante de 1954 GABE;
- ° l'azan d'HEIDENHAIN (coupes préalablement collodionnées);
- ° la coloration de VIALLI (hématoxyline de GROAT, bleu Alcian, P A S);
- ° les testicules fixés au liquide de REGAUD, puis soumis à une post-chromisation dans du bichromate de potassium à 3 % ont été colorés sur coupe par la fuchsine d'ALTMANN.

1) *Le cycle sexuel femelle* (voir fig. 26 et Pl. II et III)

Selon les critères pré-cités, on peut distinguer trois phases :

a) *La phase de maturation* (octobre à janvier)

• En septembre, l'ovaire des femelles de la classe 0 est encore très réduit, et le R G S présente une valeur minimum oscillant entre 0,5 et 0,9 (moyenne 0,75).

Histologiquement, l'ovaire apparaît alors constitué d'un grand nombre d'ovocytes de petite taille tassés au niveau de l'épithélium germinal.

Encore logés au sein de cet épithélium, on distingue de très petits ovocytes ($10\ \mu$) à cytoplasme clair, à noyau volumineux contenant quelques nucléoles.

Les ovocytes α , un peu plus gros, sont un peu en retrait. Leur cytoplasme est homogène, très foncé, fortement chromophile. Le noyau est volumineux, clair et légèrement granuleux; il présente en périphérie de nombreux nucléoles sombres. A ce stade, le follicule n'est pas encore visible.

• Au cours de l'automne, on assiste au déroulement de la première maturité génitale. En novembre, tandis que certains poissons sont encore à un stade immature, d'autres plus précoces, présentent déjà des R G S de l'ordre de 6 à 8. Un mois plus tard, le R G S est uniformément élevé.

D'un point de vue histologique, on constate que la croissance n'est pas identique pour tous les ovocytes : l'ovaire d'une femelle de la classe 0, pêchée en décembre, présente une structure hétérogène. On distingue (Voir Pl. II) :

+ les ovocytes à cytoplasme clair ($10\ \mu$);

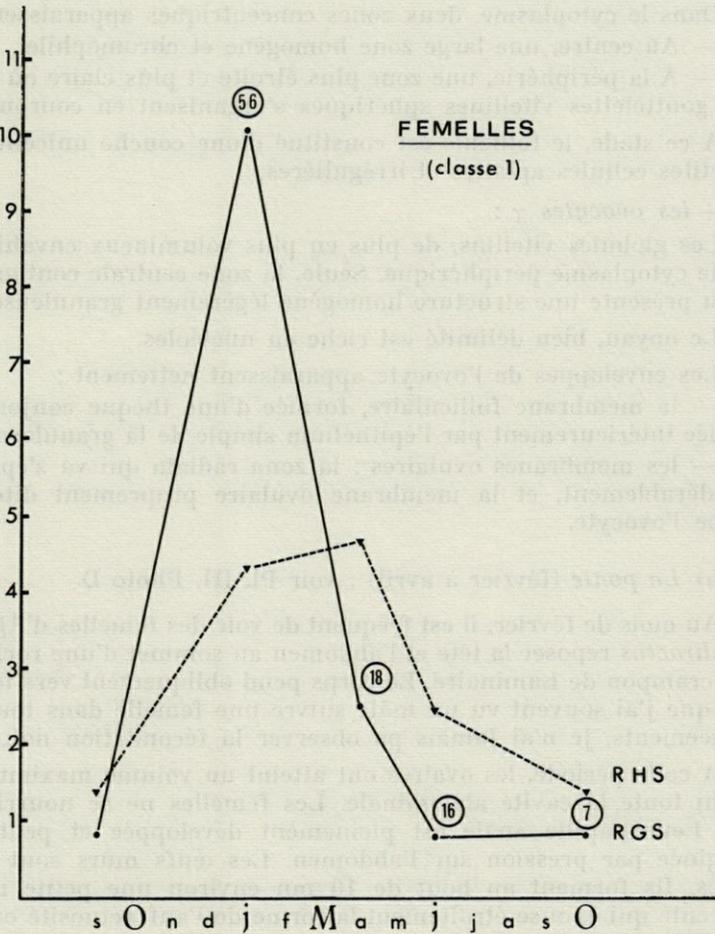


Fig. 26. — Rapports gonadosomatique et hépatosomatique chez la femelle d'*Agonus cataphractus* :

$$\text{RGS} = \frac{\text{Poids des gonades} \times 100}{\text{Poids du corps}}$$

$$\text{RHS} = \frac{\text{Poids du foie} \times 100}{\text{Poids du corps}}$$

+ les ovocytes à cytoplasme foncé (20 à 50 μ) : ovocytes α. Parmi ceux-ci, quelques-uns subissent une augmentation de volume (50 à 100 μ). Le cytoplasme apparaît légèrement plus clair.

+ les ovocytes β : A partir de ce stade, l'ovocyte s'engage dans la phase de maturation proprement dite. Le noyau qui va désormais croître beaucoup moins rapidement que le cytoplasme, tend à se vacuoliser; ses limites sont moins régulières.

Dans le cytoplasme, deux zones concentriques apparaissent :

— Au centre, une large zone homogène et chromophile.

— A la périphérie, une zone plus étroite et plus claire où quelques gouttelettes vitellines sphériques s'organisent en couronne.

A ce stade, le follicule est constitué d'une couche unicellulaire de petites cellules aplaties et irrégulières.

+ *les ovocytes* γ :

Les globules vitellins, de plus en plus volumineux envahissent tout le cytoplasme périphérique. Seule, la zone centrale contiguë au noyau présente une structure homogène légèrement granuleuse.

Le noyau, bien délimité est riche en nucléoles.

Les enveloppes de l'ovocyte apparaissent nettement :

— la membrane folliculaire, formée d'une thèque conjonctive doublée intérieurement par l'épithélium simple de la *granulosa*;

— les membranes ovulaires : la *zona radiata* qui va s'épaissir considérablement, et la membrane ovulaire proprement dite qui enrobe l'ovocyte.

b) *La ponte* (février à avril) : voir Pl. III, Photo D

Au mois de février, il est fréquent de voir des femelles d'*Agonus cataphractus* reposer la tête et l'abdomen au sommet d'une roche ou d'un crampon de Laminaire. Le corps pend obliquement vers le bas. Bien que j'ai souvent vu un mâle suivre une femelle dans tous ses déplacements, je n'ai jamais pu observer la fécondation naturelle.

A cette période, les ovaires ont atteint un volume maximum et envahi toute la cavité abdominale. Les femelles ne se nourrissent plus. Leur papille anale est pleinement développée et peut être dévaginée par pression sur l'abdomen. Les œufs mûrs sont alors libérés. Ils forment au bout de 10 mn environ une petite masse cohérente qui épouse étroitement la forme de l'anfractuosité où elle est nichée.

Histologiquement, les ovaires offrent tous les stades d'ovocytes observés au mois de décembre. Mais on trouve maintenant d'énormes ovules mûrs (1 mm), prêts à être pondus. La *zona radiata* s'épaissit jusqu'à atteindre 100 μ . Les globules cytoplasmiques fusionnent et se liquéfient en une énorme masse vitelline. Le noyau devient diffus.

Au contact de l'ovule mûr, l'épithélium germinal se dissout : l'ovule est alors libéré dans la lumière de l'oviducte.

On peut également observer des follicules vides, ayant contenu un ovule à présent expulsé.

Le RGS présente pendant toute cette période de ponte des valeurs extrêmement variables d'un individu à l'autre. Mais au mois

de mai, le R G S est redescendu à une valeur voisine de 2, ce qui indique que chez la grande majorité des femelles, les ovaires sont épuisés.

c) *La phase d'atrésie* (juin à septembre) : voir Pl. III, Photos E et F.

Au mois de juin, le R G S s'est abaissé à 0,70 environ. De nombreux ovocytes, gorgés de vitellus, voient leur évolution s'arrêter. Ces ovocytes abortifs subissent une atrésie qui va se poursuivre tout au long de l'été.

La membrane ovulaire se plisse. Le noyau se désagrège. Le vitellus s'agglomère en grosses gouttes. Des phagocytes, issus de la couche folliculaire envahissent l'ovocyte. Contre l'épithélium germinatif, on distingue quelques ovocytes α , à cytoplasme foncé, qui seront à l'origine de la future génération d'ovocytes.

2) *Le cycle sexuel mâle* (voir fig. 27)

Chez les mâles d'*Agonus cataphractus*, on peut trouver des testicules contenant du sperme fluent du mois de novembre au mois de juillet.

En novembre, les testicules augmentent rapidement en volume et en poids. Le R G S atteint son maximum en janvier. Il conserve une valeur élevée jusqu'au mois d'avril (ce qui se traduit sur le graphique par un palier légèrement descendant).

Du mois d'avril au mois de juin, la chute brusque du R G S indique un rapide épuisement des testicules.

Pendant tout l'été, et jusqu'à l'automne, le R G S des mâles stagne à un minimum qui correspond à une phase de repos.

Le cycle sexuel des *Agonus cataphractus* mâles présente donc une phase de maturation très courte, sensiblement plus rapide que celle des femelles. Bien que cette phase de maturation sexuelle se soit déclenchée plus d'un mois en retard par rapport aux femelles, les mâles possèdent en décembre, des spermatozoïdes mûrs, alors qu'à cette époque les ovules n'ont pas atteint leur pleine maturité et ne sont pas fécondables.

A l'inverse, alors qu'au mois d'avril, les femelles ont épuisé leurs ovaires, les testicules des mâles contiennent encore un sperme actif.

On peut conclure que les cycles sexuels mâles et femelles ne coïncident pas totalement chez *Agonus cataphractus* :

— la phase de maturation chez le mâle est plus rapide que chez la femelle;

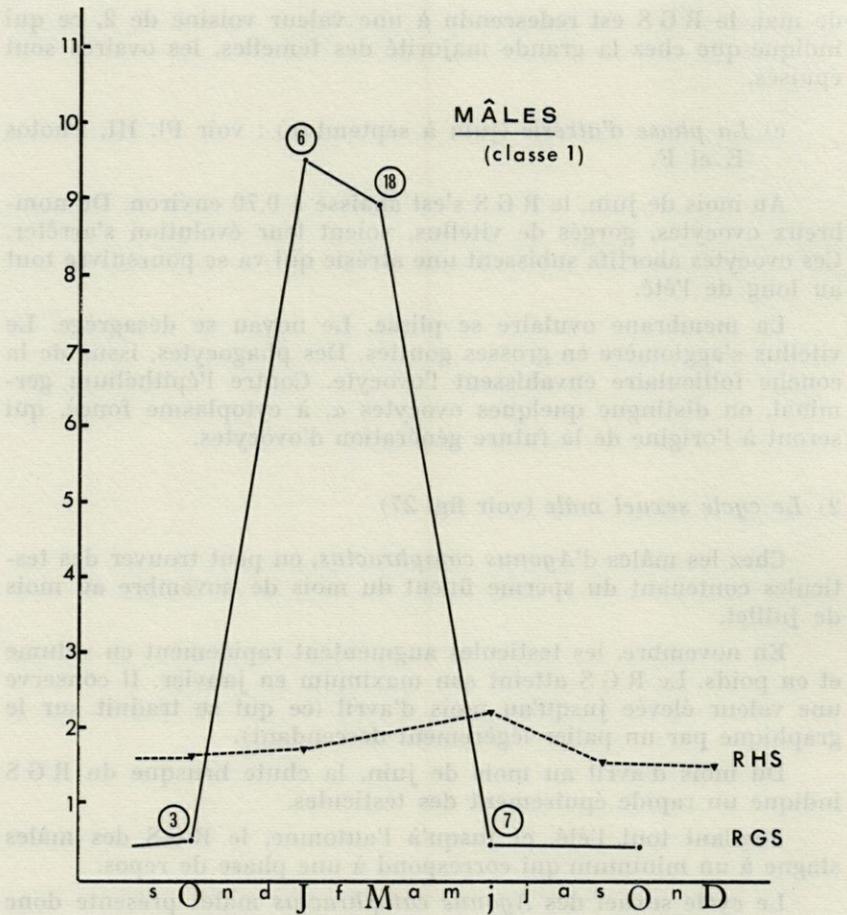


FIG. 27. — Rapports gonadosomatique et hépatosomatique chez le mâle d'*Agonus cataphractus*.

$$\text{RGS} = \frac{\text{Poids des gonades} \times 100}{\text{Poids du corps}}$$

$$\text{RHS} = \frac{\text{Poids du foie} \times 100}{\text{Poids du corps}}$$

— au contraire la phase de reproduction dure plus longtemps chez le mâle que chez la femelle.

Il ne faut pas oublier ici le très faible taux de masculinité d'*Agonus cataphractus* (entre 20 et 40) : on est alors amené à penser qu'un mâle devra féconder plusieurs femelles. Cette polygamie peut s'accorder avec une possibilité de féconder plus durable chez le mâle.

Pour certains Téléostéens, ce phénomène a d'ailleurs été constaté sous une forme encore plus accentuée :

Chez *Merluccius merluccius* L., HICKLING (1933) signale que « pendant la plus grande partie de l'année, on peut trouver des mâles dont les testicules contiennent du sperme ». Des observations semblables sont rapportées par MASTERMANN (1911) sur *Pleuronectes platessa* L., par GRAHAM sur *Gadus morrhua* L. et par BOUGIS sur *Mullus barbatus* L.

D) CYCLE HÉPATIQUE ET RÔLE DU FOIE DANS LE MÉTABOLISME DES LIPIDES

Chez les poissons, la période de reproduction est caractérisée par le stockage de lipides dans les produits sexuels, suivi de leur brusque libération.

Des travaux à présent classiques ont mis en évidence le rôle prépondérant du foie dans le métabolisme des graisses chez les Téléostéens.

J'ai suivi, sur *Agonus cataphractus*, l'évolution du cycle hépatique parallèlement à celle du cycle sexuel.

Le rapport hépato-somatique (R H S) est égal à 100 fois le poids du foie divisé par le poids total du corps, et exprime donc le poids du foie en pourcentage de poids du corps.

Tout comme pour l'étude du R G S, les données concernant uniquement des poissons de la classe I.

1) *Le cycle hépatique* (Voir fig. 26)

Le graphique en pointillé de la figure 26 représente le cycle annuel de R H S des femelles de la classe I.

Le R H S passe en septembre par un minimum : 1,5; il atteint en avril un maximum de 4,5 environ.

Les courbes représentatives du R G S et du R H S varient en parallèle mais avec un décalage de trois mois : le R G S est maximum en janvier, tandis que le R H S l'est en mars.

2) *Le cycle hépatique mâle* (Voir fig. 27)

L'amplitude des variations du R H S enregistrée chez les mâles (1,5 à 2,25) est faible comparée à celle observée chez les femelles (1,5 à 4,5).

D'autre part, le maximum du R G S mâle (janvier) coïncide avec le minimum du R H S; inversement, le maximum du R H S se produit en juin, au moment où le R G S atteint chez les mâles son niveau le plus bas.

On peut en conclure qu'il existe un antagonisme entre les variations annuelles des gonades et du foie chez les mâles d'*Agonus cataphractus*.

3) Rôle du foie dans le métabolisme des lipides

° MILLOT (1928) étudie le rapport du poids du foie au poids du corps et conclut que les variations du R H S chez les poissons :

- sont dues à une accumulation saisonnière de lipides au sein des cellules hépatiques;
- dépendent :
 - de conditions alimentaires (le jeûne provoque un épuisement des réserves hépatiques);
 - de conditions génitales : « En période d'activité, le R H S s'élève, passe par un maximum avant la maturité des produits génitaux et retourne ensuite progressivement au chiffre normal »;
 - de facteurs spécifiques (on définit pour chaque espèce une valeur type qui sera déterminée sur un échantillonnage de poissons bien nourris, en période de repos sexuel);
 - de conditions saisonnières, entraînant de très faibles variations.

MILLOT considère le foie des Téléostéens comme « l'accumulateur le plus important des réserves grasses de l'organisme « alors que chez tous les autres vertébrés, il n'est qu'un « relais obligatoire sur le trajet parcouru par une grande partie des matières grasses lorsqu'elles cheminent vers des points d'accumulation ou lorsqu'elles sont restituées par ceux-ci à la circulation générale ».

° Mais BOUGIS (1952), à la suite d'une étude sur le R H S des *Mullus* aboutit à une interprétation plus complexe de la physiologie du foie des Téléostéens au cours du cycle génital.

Il constate qu'il n'existe chez les femelles des *Mullus* « aucun décalage entre l'augmentation de graisses dans le foie et l'utilisation massive de celles-ci pour l'édification des œufs ».

Il considère l'élévation du taux de lipides hépatiques des *Mullus* femelles comme la « répercussion du travail physiologique intense nécessité par la transformation des graisses demandée par l'élaboration des œufs ». L'augmentation du R H S aurait alors un caractère « non pas statique, mais DYNAMIQUE ».

BOUGIS caractérise ainsi deux types extrêmes de poissons :

a) *Le type GADUS* : Le foie fonctionne comme un *accumulateur* de graisses : ces réserves sont ensuite mobilisées et transférées aux gonades au cours de la maturation. L'accumulation se produit aussi bien pour les mâles que pour les femelles.

b) *Le type MULLUS* : Le foie des femelles ne fonctionne que comme un *transformateur* de graisses, qu'il mobilise et rend apte à l'édification du vitellus. Les mâles se comportent bien différemment, leur foie montrant une sorte d'antagonisme avec les testicules.

Entre ces deux types extrêmes, on rencontre tous les intermédiaires.

On peut considérer que l'*Agonus* appartient au type *Mullus* tel que l'a défini BOUGIS :

— Le R H S et le R G S sont antagonistes chez le mâle.

— Le foie des femelles fonctionne comme un transformateur de graisses. Le décalage entre les courbes peut être attribué au fait que la décharge des gonades est très rapide au moment de la ponte, tandis que l'épuisement des lipides dans le foie est plus progressif.

III. — ÉTUDE DE LA THYROÏDE

La région thyroïdienne présente, chez la plupart des Téléostéens une structure diffuse : les follicules sont dispersés aux alentours de l'aorte ventrale, dans les tissus conjonctifs et adipeux.

Cette dispersion peut être importante, comme chez *Trachyrinchus trachyrinchus* (Risso (MOTAIS, 1960)). Dans d'autres espèces les follicules se groupent en nodules plus ou moins compacts, infiltrés de tissu conjonctif, mais dont on peut suivre les contours : *Salmo salar* L. (OLIVEREAU, 1954); *Thunnus thynnus* L. (OLIVEREAU, 1957).

Il est donc rare que l'on puisse parler d'une glande thyroïde individualisée formant une unité morphologique. Cependant cette forme conglomérée a été décrite chez *Xiphias gladius* L. (ADDISON & RICHTER, 1932), *Gymnarchus niloticus* Cuvier (THOMOPOULOS, 1950), *Trematomus bernachii* Blgr. (HUREAU, 1963) chez lesquels les follicules sont jointifs et la « glande » limitée par une gaine de tissu conjonctif dense.

J'ai pu préciser quelques aspects morphologiques et anatomiques de la région thyroïdienne chez *Agonus cataphractus* L.

A) MÉTHODE D'ÉTUDE

Les poissons ont été ramenés au chalut crevettier. Le prélèvement de la région thyroïdienne a été fait sur des poissons vivants, fraîchement pêchés, conservés quelques heures au plus dans un bac en eau de mer courante puis endormis au chloroforme avant la dissection.

J'ai voulu faire quelques prélèvements à bord du bateau, afin de voir si le choc subi par le poisson avait une influence sur l'aspect de la région thyroïdienne. Je n'ai pu remarquer aucune différence significative. Mais si l'on admet qu'un stress risque de modifier l'aspect histologique des éléments glandulaires, on peut penser que les chocs, les pressions, qui doivent inévitablement accompagner la capture suffisent à provoquer ce stress. Un traict de chalut peut durer plus d'une heure. Il est donc illusoire d'espérer capturer dans la nature un animal non stressé.

L'*Agonus cataphractus* dont j'ai reconstitué ici la région thyroïdienne avait été pêché à la mi-décembre, trois mois avant la ponte. Il s'agissait d'une femelle mature mesurant 103 mm, de longueur standard et dont le poids frais était voisin de 14,5 g.

Les régions ventrales branchiales grossièrement dégagées, ont été fixées une heure à l'Halmi. L'ensemble ainsi légèrement durci a pu alors être plus finement disséqué de façon à ne laisser dorsalement que la région basale des arcs branchiaux et ventralement la partie supérieure des muscles génio-hyoïdiens et hyo-hyoïdiens.

Les régions thyroïdiennes ont ensuite été fixées deux jours à l'Halmi dont l'acide trichloracétique assure la décalcification des os branchiaux. Après lavage à l'alcool à 95° (3 bains en 24 heures) les pièces ont été déshydratées par 4 bains d'alcool butylique répartis sur deux jours. Puis, après passage dans trois bains mi-paraffine, mi-alcool butylique à 58 °C (24 heures) les régions thyroïdiennes ont été imprégnées de paraffine à 58 °C (3 bains en 8 heures).

L'échantillon qui a permis la reconstitution morphologique a été coupé à 10 μ et coloré à la triple coloration de PRENANT, variante de GABE, 1954. La dissection sur du matériel frais a permis de vérifier la nomenclature et la disposition des arcs branchiaux (fig. 28).

Pour l'étude histologique, les coupes ont été faites à 5 μ et colorées à l'AZAN d'HEIDENHAIN, à la triple coloration de PRENANT, variante de GABE, 1954 et au PAS bleu Alcian.

La reconstruction a été exécutée selon la méthode décrite en 1957 par DAGET & D'AUBENTON. A l'aide d'une chambre claire O.P.L., les coupes ont été dessinées sur du papier machine semi-transparent, à un grandissement linéaire de 50. Une coupe sur quatre a été représentée : 40 μ (l'épaisseur réelle) correspondrait alors selon l'échelle de reconstruction à 2 mm.

Pour les reconstructions en vue ventrale (voir fig. 29), deux axes repaires perpendiculaires ont été tracés arbitrairement sur le premier dessin, l'un *ab* confondu avec l'axe de symétrie de la coupe, l'autre *cd* perpendiculaire au premier. Ces deux axes ont été reportés sur les dessins suivants, en superposant le second dessin au premier et en faisant coïncider par transparence les principaux organes; les axes étant alors décalqués, et ainsi de suite pour tous les dessins.

Sur une feuille de papier millimétré transparent, un axe de référence AB a été tracé. Prenant le premier dessin, on fait coïncider l'axe AB avec *ab* et l'on rappelle parallèlement sur le premier trait de la grille le

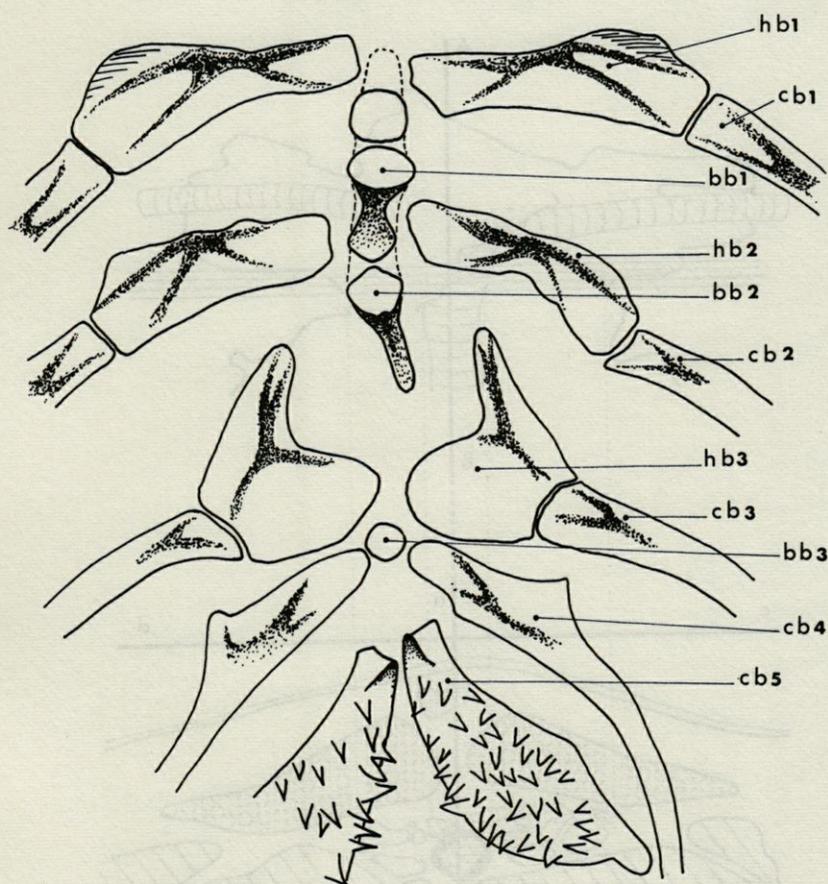


FIG. 28. — Dissection de la région branchiale d'*Agonus cataphractus*.

- | | | | |
|------|-----------------|------|-------------------|
| bb 1 | | cb 1 | |
| bb 2 | basi-branchiaux | cb 2 | |
| bb 3 | | cb 3 | cerato-branchiaux |
| hb 1 | | cb 4 | |
| hb 2 | hypo-branchiaux | cb 5 | |
| hb 3 | | | |

contour apparent des organes à représenter (aorte ventrale, artères aortiques, arcs branchiaux et thyroïde). On opère de même avec les dessins suivants en se décalant de 2 mm chaque fois.

Pour la reconstruction en vue latérale on fait coïncider un axe de référence CD avec *cd*. Seule une moitié des coupes, la gauche dans le cas présent, a été utilisée.

Ayant choisi une série de coupes perpendiculaires à l'axe de l'animal, il n'a pas été utile de redresser les reconstructions.

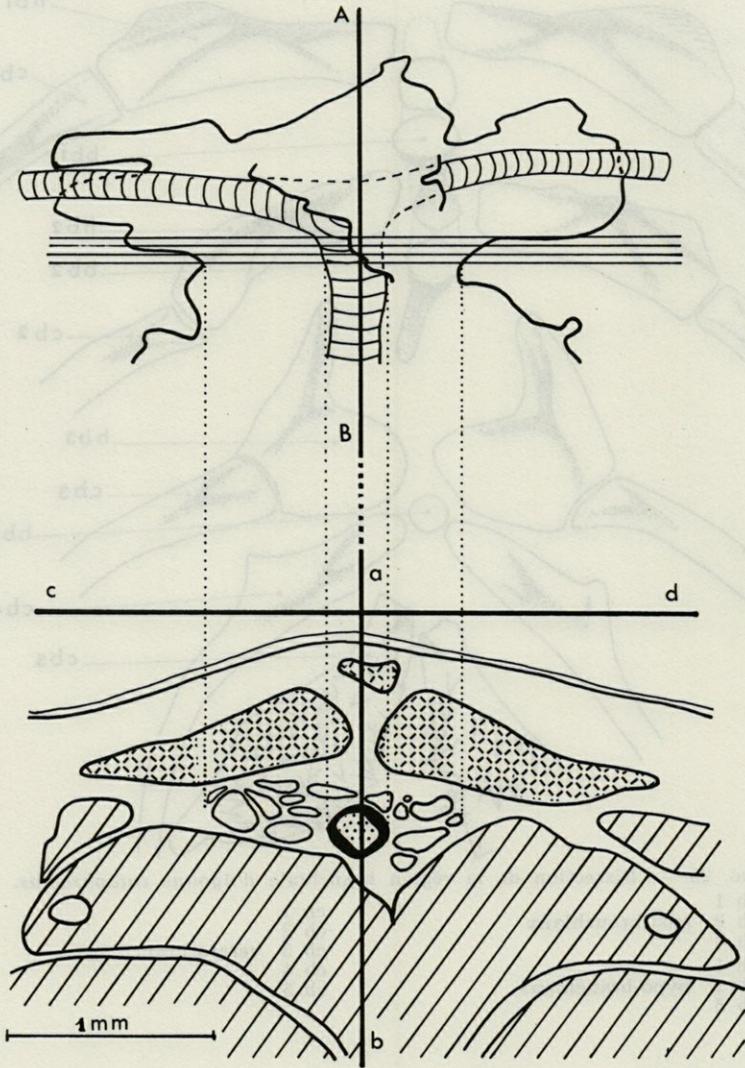


FIG. 29. — Méthode de reconstruction graphique.

En bas : coupe transversale de la région thyroïdienne; *ab* et *cd* : axes repaires orthogonaux.

En haut : les contours apparents des organes sont rappelés sur la grille de reconstruction.

B) ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET ANATOMIQUE

Étude morphologique (fig. 30 et 31)

La région thyroïdienne est située ventralement au plancher buccal. Les follicules, massés autour de l'aorte ventrale se répartissent dans l'espace compris entre la portion basale des arcs branchiaux et les muscles reliant la ceinture pectorale au basihyal. Bien que le réseau conjonctif s'introduise entre les follicules, ceux-ci demeurent assez groupés pour qu'il soit possible de préciser les contours de l'organe. Chez la femelle qui a servi à cette reconstruction topographique, la région thyroïdienne mesure 2,4 mm de long, 2,8 mm de large et 1,2 mm d'épaisseur.

La masse des follicules ne dépasse pas le deuxième arc branchial vers l'avant ni le quatrième vers l'arrière. Elle forme autour de l'aorte ventrale un manchon, continu dorsalement, discontinu ventralement (fig. 30, vue ventrale). L'aorte est partiellement dégag-

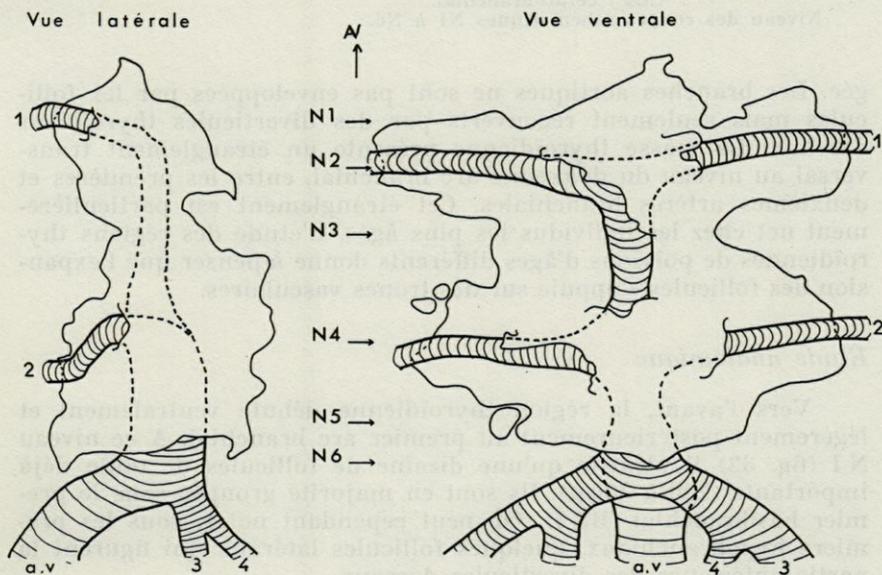


FIG. 30. — Localisation de la masse thyroïdienne par rapport à l'aorte ventrale (a.v.) et aux artères aortiques 1, 2, 3, 4.

Niveau des coupes schématiques N1 à N6.

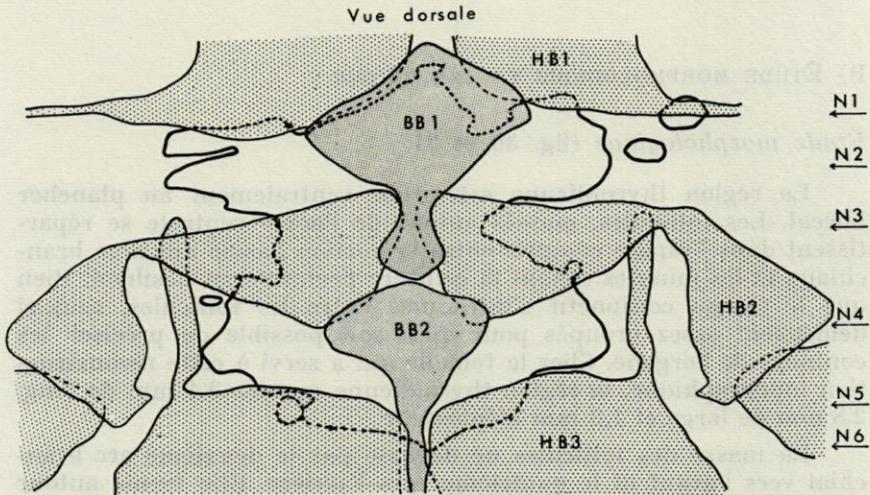


FIG. 31. — Localisation de la masse thyroïdienne par rapport aux arcs branchiaux 1, 2 et 3 :

BB1, BB2 : basibranchiaux
HB1, HB2, HB3 : hypobranchiaux
CB2 : cératobranchial.

Niveau des coupes schématisques N1 à N6.

gée. Les branches aortiques ne sont pas enveloppées par les follicules mais seulement recouverts par des diverticules thyroïdiens dorsaux. La masse thyroïdienne présente un étranglement transversal au niveau du deuxième arc branchial, entre les premières et deuxième artères branchiales. Cet étranglement est particulièrement net chez les individus les plus âgés. L'étude des régions thyroïdiennes de poissons d'âges différents donne à penser que l'expansion des follicules s'appuie sur des troncs vasculaires.

Étude anatomique

Vers l'avant, la région thyroïdienne débute ventralement et légèrement postérieurement au premier arc branchial. A ce niveau N1 (fig. 32) il n'existe qu'une dizaine de follicules de taille déjà importante (200 à 300 μ). Ils sont en majorité groupés sous le premier basibranchial (BB1). On peut cependant noter, sous les premiers hypobranchiaux, quelques follicules latéraux qui figurent la partie antérieure des diverticules dorsaux.

La bifurcation des premières artères aortiques est bien visible sur le niveau 2 (N2). Les follicules sont toujours situés ventralement par rapport au premier basibranchial (BB1). On peut en

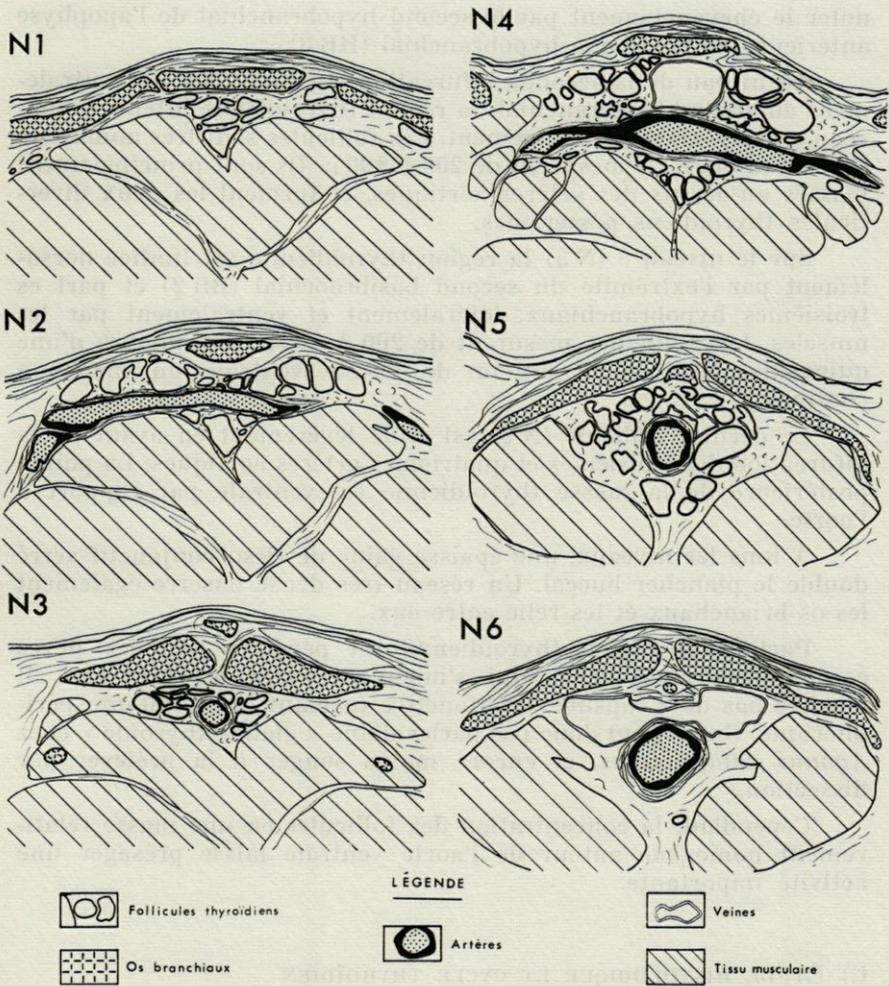


FIG. 32. — Coupes transversales des niveaux schématiques 1 à 6.

dénombrer une quinzaine. Ils mesurent de 300 à 400 μ . On remarque leur large expansion en deux diverticules dorsaux qui coiffent les artères aortiques.

Le niveau 3 (N 3) représente la zone d'étranglement de la région thyroïdienne. Le nombre des follicules est réduit à une dizaine. Leur taille est moins importante (100 à 200 μ). Le premier basibranchial ne figure plus que sous forme d'une fine languette dorsale. On peut

noter le chevauchement par le second hypobranchial de l'apophyse antérieure du troisième hypobranchial (HB 3).

Au niveau de la seconde bifurcation aortique (N 4) et ventralement au second basibranchial, la région thyroïdienne atteint à nouveau un important développement. Les follicules sont très nombreux (une trentaine). Ils mesurent de 200 à 500 μ . Ils sont principalement massés au-dessus des artères aortiques, et forment les deux diverticules thyroïdiens postérieurs.

Sur le niveau 5 (N 5) la région thyroïdienne est limitée dorsalement par l'extrémité du second basibraochial (BB 2) et par les troisièmes hypobranchiaux, latéralement et ventralement par les muscles. Les follicules mesurent de 200 à 500 μ . Au nombre d'une quinzaine, ils forment autour de l'aorte ventrale un manchon continu.

Le dernier follicule (N 6) est situé légèrement en avant de la bifurcation des troisièmes et quatrièmes artères aortiques. La pointe postérieure de la masse thyroïdienne est ventrale par rapport à l'aorte.

A tous les niveaux, une épaisse gaine de tissu conjonctif serré double le plancher buccal. Un réseau très dense enserre également les os briancaux et les relie entre eux.

Partout la région thyroïdienne est pénétrée par des fibres conjonctives plus lâches qui s'insinuent entre les follicules. Il n'existe pas de « capsule » conjonctive formant une limitante périphérique. On ne peut donc pas parler d'une « glande thyroïde » chez *Agonus cataphractus*, et encore moins songer à la prélever par dissection.

Cependant, la concentration des follicules en une masse relativement homogène autour de l'aorte ventrale laisse présager une activité importante.

C) ÉTUDE HISTOLOGIQUE ET CYCLE THYROÏDIEN

L'hétérogénéité de la thyroïde chez les Téléostéens rend difficile l'étude d'un cycle de l'activité thyroïdienne.

On peut trouver des follicules actifs à côté de follicules inactifs non seulement au sein d'une même région thyroïdienne, mais encore dans un même nodule.

D'autre part, les images histologiques sont souvent imprécises, montrant à la fois des signes d'activité et d'inactivité.

Les coupes étudiées ont toujours été choisies dans la zone du développement maximum de la région thyroïdienne, c'est-à-dire au niveau de la seconde bifurcation aortique (niveau N 4, fig. 30).

1) Critères d'activité

1°) Mesure de la hauteur épithéliale moyenne.

Les coupes du niveau N4 ont été projetées à la chambre claire sur du papier préalablement étalonné à l'aide d'un micromètre objectif. La hauteur épithéliale a été évaluée dans 10 follicules. Pour chaque follicule, la valeur notée était la valeur moyenne de deux hauteurs épithéliales diamétralement opposées. Classiquement, des cellules épithéliales cubique plus hautes que larges constituent un signe d'activité thyroïdienne.

2°) Aspects de l'épithélium. Présence de colloïde intra-cellulaire.

— BUCHMANN (1940) pense qu'il s'agit de sécrétions des cellules thyroïdiennes et les considère comme des précurseurs de la colloïde intra-folliculaire.

A l'appui de cette théorie, DEMPSEY & PETERSON (1955) ont mis en évidence, au microscope électronique, la présence autour des globules d'une membrane périphérique d'origine ergatoplasmique.

— Au contraire, DVOSKIN (1947) voit là des particules de colloïde intravésiculaire en migration centrifuge et en voie d'être déchargées dans le sang.

— Mais OLIVEREAU (1955) note que « leur taille excessive, parfois supérieure à celle du noyau crée quelques difficultés pour expliquer une telle résorption transcellulaire : pourquoi la thyroglobuline hydrolysée se reconstituerait-elle en une masse volumineuse à l'apex de la cellule pour subir une nouvelle hydrolyse à la base de cette même cellule avant sa libération dans la circulation ? ».

De plus, il est courant d'observer ces globules intracellulaires alors que la masse de la colloïde intrafolliculaire reste intacte.

Enfin, OLIVEREAU (1955), travaillant avec I^{131} sur *Salmo gairdnerii* L. et *Anguilla anguilla* L. a montré par autohistoradiographie que l'ioduration sur le noyau phénoïde de la thyroglobuline n'avait pas encore eu lieu au niveau de ces gouttelettes de colloïde intracellulaire.

On peut donc les considérer comme étant l'indice d'une synthèse d'hormones thyroïdiennes (ce qui ne coïncide pas obligatoirement avec la décharge de ces mêmes hormones dans le sang).

3°) Volume et aspect du noyau.

Selon OLIVEREAU (1955) « l'hypertrophie nucléaire traduit vraisemblablement la libération de l'hormone dans le milieu circulant ».

4°) Aspect de la colloïde intrafolliculaire et réaction tinctoriale à l'Azan d'HEIDENHAIN.

La colloïde peut présenter à sa périphérie des vacuoles de résorption ou vacuoles d'ARON. TOUTAIN les attribue à la « rétraction des pseudopodes des cellules par suite de l'action du liquide fixateur ».

Elles constituent un indice d'activité thyroïdienne.

Après coloration à l'Azan, la colloïde peut apparaître bleue (la même colloïde prendra le vert lumière dans la triple coloration de PRENANT variante de GABE, 1954). Cette colloïde cyanophile est considérée comme un critère de résorption. Au contraire, une colloïde éosinophile (il s'agit en général d'une colloïde très dense) constituerait un indice de repos thyroïdien.

2) *Cycle de l'activité thyroïdienne chez Agonus cataphractus L.*
(Voir Pl. IV)

Les régions thyroïdiennes qui ont été utilisées pour cette étude étaient prélevées sur des femelles. La rareté relative des mâles n'a permis, en été, que l'étude d'un nombre très restreint d'individus. Le manque d'homogénéité habituel des observations ne permet d'accorder aucun crédit à des résultats provenant d'un petit lot de poissons.

Toutefois, en n'accordant aux observations faites sur les mâles qu'une valeur d'indication, il semble que le cycle de l'activité thyroïdienne des mâles soit parallèle à celui des femelles.

a) *La région thyroïdienne de décembre à mai* (Pl. IV, Photo A)

— Les follicules sont de grande taille : ils peuvent atteindre 200 à 300 μ .

— La hauteur épithéliale est faible (4 à 10 μ). Les cellules sont plates, plus larges que hautes.

— Je n'ai jamais observé pendant cette période de globules de colloïde intra-épithéliale.

— Le noyau est homogène et chromophile.

— Une colloïde très dense emplit entièrement la lumière des follicules. Elle est éosinophile.

On peut déduire de cet ensemble d'observations que l'activité thyroïdienne est faible de décembre à mai chez *Agonus cataphractus*.

b) *La région thyroïdienne en juin* (Pl. IV, Photo B)

Cette période semble caractérisée par une grande hétérogénéité d'un individu à l'autre tout d'abord, d'un follicule à l'autre ensuite, à l'intérieur d'un même follicule enfin. On peut noter la présence de petites vésicules, parfois contournées qui sont peut-être des éléments thyroïdiens en voie de développement.

Certains follicules présentent une hauteur épithéliale de 4 à 8 μ , une colloïde homogène et un noyau foncé (c'est l'aspect « hivernal » de la thyroïde).

D'autres, au contraire, ont un épithélium élevé (10 à 20 μ) à l'intérieur duquel on peut observer un pointillé éosinophile : il s'agit

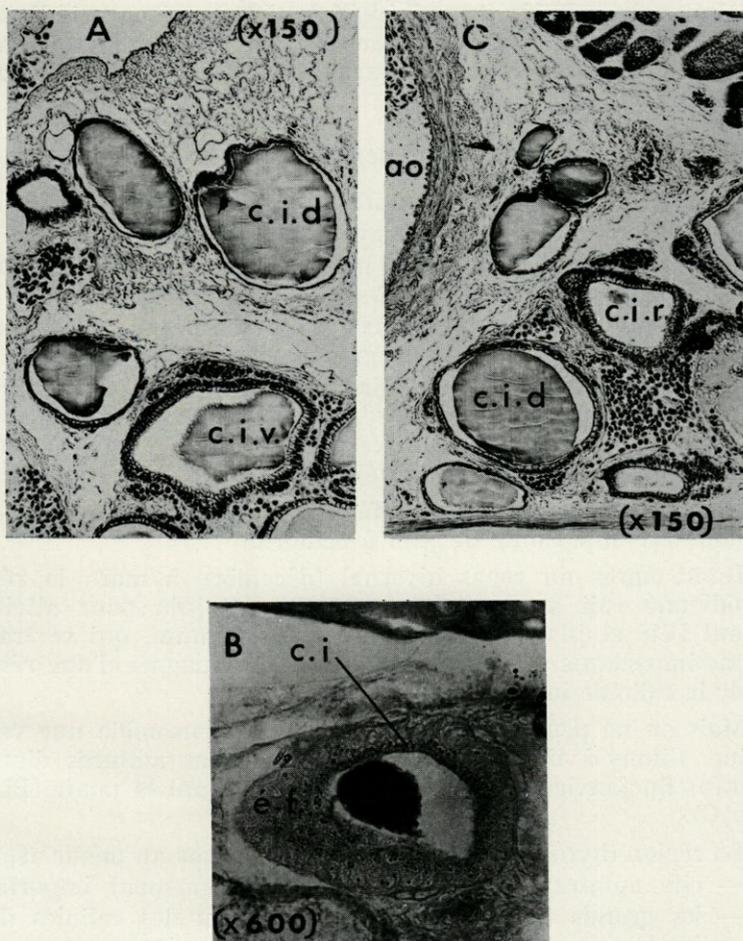


PLANCHE IV

Région thyroïdienne chez *Agonus cataphractus*.

Photo A : Aspect hivernal de repos thyroïdien. Les follicules sont de grande taille (200 à 300 μ) ; ils contiennent une colloïde très dense éosinophile.

Photo B : Aspect estival de la région thyroïdienne : période d'activité. Les follicules sont de petite taille. L'épithélium folliculaire (e.f.) mesure 10 à 20 μ d'épaisseur et contient des globules de colloïde intraépithéliale (c.i.) éosinophiles.

Photo C : Région thyroïdienne d'une femelle mature deux mois avant la ponte (fin janvier).

- a.o. : aorte
- c.i.d. : colloïde intrafolliculaire dense
- c.i.r. : colloïde intrafolliculaire résorbée.

Noter l'importante vascularisation de cette région thyroïdienne.

de globules de colloïde intra-épithéliale. Leur présence indique la reprise d'une activité synthétique au sein des cellules thyroïdiennes. Il est fréquent d'observer une vacuolisation de la colloïde intra-folliculaire.

c) *Activité thyroïdienne en septembre et octobre*

- Les follicules sont de petite taille : 50 à 80 μ .
- La hauteur épithéliale moyenne est élevée (12 à 20 μ).
- Les globules de colloïde intra-cellulaire sont moins nombreux qu'en juin, et sont toujours de petite taille.
- Le noyau est volumineux; il présente un nucléoplasme clair sur lequel se détachent de gros nucléoles.
- La colloïde intra-folliculaire est rongée à sa périphérie par des vacuoles de résorption qui se chevauchent les unes les autres. Elle se colore en bleu à l'Azan (ce qui constitue, selon OLIVEREAU l'indice d'une plus grande fluidité).

On peut dire d'après ces différents critères que l'activité thyroïdienne est importante de juin à octobre.

Donc, après un repos hivernal (décembre à mai), la région thyroïdienne voit son activité reprendre en juin pour atteindre pendant l'été et jusqu'en septembre un maximum, qui se traduit par une importante activité synthétique, accompagnée d'une résorption de la colloïde intrafolliculaire.

Mais on ne peut accorder à ce schéma d'ensemble une valeur absolue. Citons à titre d'exemple trois femelles matures d'un an ramenées fin janvier, c'est-à-dire deux mois avant la ponte (Pl. IV, photo C).

- La région thyroïdienne offre dans les trois cas un même aspect :
- elle montre une vascularisation extrêmement importante.
 - les grands follicules d'hiver présentent des cellules d'une hauteur moyenne de 12 μ , à noyau volumineux.
 - la colloïde intrafolliculaire est bordée de microvacuoles de résorption au point d'être presque totalement rongée dans plusieurs follicules.

On doit penser qu'il y avait à ce moment, chez ces femelles, une libération d'hormone thyroïdienne dans la circulation sanguine. Mais seul le stock accumulé au cours de l'automne dans la cavité folliculaire semble avoir été utilisé. En effet, rien n'indique une synthèse d'hormone dans les cellules du follicule à cette période (la hauteur épithéliale moyenne est relativement faible; il n'y a pas de globule de colloïde intracellulaire).

Si l'on considère qu'à la fin du printemps, les grands follicules d'hiver (200 à 300 μ) ont disparu pour laisser place à des

follicules d'un diamètre plus réduit (50 à 80 μ) mais dont l'épithélium est typiquement actif, il faut alors supposer que ces grands follicules hivernaux ont été à un moment résorbés ainsi que la colloïde très dense et compacte qui les distend.

On peut imaginer que deux mois avant la ponte une libération hormonale se produit — qui se traduit par la vacuolisation et le rongement de la colloïde intra-folliculaire — et qu'ensuite, les grands follicules d'hiver se résorbent pour laisser place aux petits follicules contournés que l'on observe en juin.

Mais en fait, seuls des dosages biochimiques du sang du poisson pourraient permettre de connaître les périodes d'*utilisation* métabolique de l'hormone thyroïdienne, qui ne coïncident pas obligatoirement avec les périodes d'activité synthétique.

D) RAPPORT DE L'ACTIVITÉ THYROÏDIENNE AVEC LES FACTEURS EXTERNES ET AVEC LE CYCLE SEXUEL

Rapport avec les facteurs externes

Température

L'action de ce facteur est bien établie chez les *Homéothermes* : sauf chez les hibernants, le froid active la thyroïde dont la sécrétion accrue provoque secondairement une augmentation du métabolisme de base, une accélération du cœur, un accroissement de la consommation en oxygène.

Les résultats des études faites chez les *Poikilothermes* sont beaucoup plus contradictoires. On admet classiquement qu'un abaissement de la température provoquera une mise au repos de l'organisme entier, et par conséquent à la fois une diminution du métabolisme et une diminution de l'activité thyroïdienne. Mais OLIVEREAU (1955) conteste une telle action pour les Téléostéens.

Chez *Agonus cataphractus*, les signes histologiques d'une augmentation de l'activité thyroïdienne apparaissent au mois de juin, c'est-à-dire lors des maxima de température de l'eau.

Lumière

D'après LELOUP et OLIVEREAU (1951), une variation de l'illumination provoque l'activation de la thyroïde.

Chez *Agonus cataphractus*, c'est en été, c'est-à-dire pour une luminosité maximum qu'on enregistre la reprise de l'activité thyroïdienne. On doit remarquer qu'à cette période, cependant, les

poissons disparaissent des frayères où ils avaient séjourné en hiver et au printemps. Faute de connaître leur destinée en été, il est difficile d'apprécier la luminosité à laquelle sont soumis les *Agonus* (cette luminosité variera avec la profondeur où vit l'animal).

Il est intéressant de noter que l'*Agonus* présente une activation de la thyroïde au moment où il quitte les frayères. Même si sa « migration » n'est pas lointaine, on peut rapprocher cette activation de celle observée chez les grands migrateurs : le saumon et l'anguille (FONTAINE, LELOUP et OLIVEREAU, 1952).

Nutrition

FONTAINE remarque, lors de la migration d'avalaison, la forte activité thyroïdienne du smolt (jeune saumon migrant vers la mer), et la faible activité du mended (saumon adulte qui a remonté la rivière l'année précédente, s'est reproduit en hiver, et redescend vers la mer). Les mâles des deux types ont également participé à la ponte (la perte relative est même de ce fait plus lourde chez le jeune).

Cependant, bien que certains mended redescendent vers la mer, les signes d'une reprise d'activité thyroïdienne sont faibles chez eux.

Au contraire, l'activité thyroïdienne du smolt — qui s'est nourri normalement — est à son maximum.

Chez *Agonus cataphractus*, on observe histologiquement une hypoactivité thyroïdienne pendant toute la période de jeûne qui accompagne la reproduction. L'activation thyroïdienne se produit en juin, c'est-à-dire deux mois après la ponte, et peu après la reprise de l'alimentation.

Rapport avec le cycle sexuel

D'après OLIVEREAU (1954), on observe chez « presque tous les Téléostéens ovipares » une hypoactivité thyroïdienne marquée pendant la période de reproduction.

C'est en effet ce qu'on peut observer chez *Agonus cataphractus* : la région thyroïdienne présente au printemps, pendant la fin de la maturation génitale et pendant toute la période du fraie un aspect inactif. La reprise de l'activité thyroïdienne se fait en juin, après la ponte. La thyroïde est hyperactive en automne, lorsque s'amorce la maturation des gonades.

IV. — RAPPORT ENTRE LA CROISSANCE ET LES CYCLES SEXUEL ET THYROIDIEN

Le taux de croissance d'*Agonus cataphractus* subit des variations saisonnières : on le trouve maximum en été, minimum au printemps.

Rappelons que BROWN (1946a et b) a montré sur *Salmo trutta* L. l'existence d'un rythme interne de la croissance. Les facteurs externes (température, lumière, nutrition) dont les actions sur la croissance ont été envisagées au chapitre I, pourraient être alors considérées comme des *stimuli* capables d'intervenir sur l'équilibre endocrinien et par là d'agir *secondairement* sur la croissance.

En ce qui concerne le « rythme interne », existe-t-il parallélisme antagonisme ou indépendance entre le taux de croissance et les cycles sexuel et thyroïdien ?

1) *Croissance et cycle sexuel*

On admet classiquement qu'il existe un antagonisme entre les développements somatique et sexuel.

Ainsi LELOUP et OLIVEREAU (1951) ont montré que *Scyllium canicula* L. atteignait dans la Manche des tailles régulièrement supérieures à celles atteintes en Méditerranée. Or, dans la Manche, la maturité sexuelle est plus tardive qu'en Méditerranée.

BOUGIS (1952) au cours d'une étude comparative de *Mullus surmuletus* et *Mullus barbatus* admet que « dans une espèce donnée, ayant une croissance déterminée, la puberté se produisant plus ou moins tôt exerce son action retardatrice plus ou moins précocement, ce qui entraîne une taille limite plus ou moins basse ».

BOUGIS rappelle ensuite les expériences de SVAERDSON (1943) sur *Lebistes reticulatus* : l'action de l'oestrone ou de la testostérone sur des poissons immatures entraîne un retard de la croissance. On constate au contraire une augmentation de la croissance, par emploi d'oestrone chez les mâles adultes, par emploi de testostérone chez les femelles adultes.

Les hormones sexuelles semblent donc bien avoir une action inhibitrice sur la croissance. BOUGIS a proposé un schéma plus complexe : « On peut concevoir que les facteurs du milieu influent de façon continue sur les individus d'une espèce, conditionnant, dans le cadre des potentialités génétiques, l'allure de la croissance et la précocité plus ou moins grande du développement sexuel (celui-ci

conditionnant à son tour en partie la croissance), l'hypophyse, les gonades et la thyroïde intervenant comme relais internes de ces actions ».

Chez Agonus cataphractus :

— La courbe de la figure 11 montre un fléchissement du taux de croissance à partir de la maturité génitale (classes I, II et III).

— La croissance est faible du mois d'octobre au mois de mai : c'est-à-dire pendant la maturation des gonades et pendant la période de ponte.

— Les faunes nordiques signalent des exemplaires de 20 cm. Or, la taille maximum qu'il m'ait été donné d'enregistrer dans la Manche est 12,3 cm. Il serait intéressant de connaître l'âge de la maturité sexuelle d'*Agonus cataphractus* dans les Pays nordiques.

Si, comme le pensent LELOUP et OLIVEREAU (1951) :

— « La température peut influencer chez les Téléostéens l'apparition de la maturité sexuelle et le fonctionnement thyroïdien ».

— et « Quoi qu'il en soit les divergences enregistrées dans l'action de la lumière, il semble bien que ce facteur ait, dans certains cas, et pour certaines espèces, une influence indiscutable, favorisant la maturation génitale et activant la glande thyroïde »,

on peut alors supposer que les exemplaires septentrionaux ont à la fois un taux de croissance plus élevé et un fléchissement de la croissance plus tardif du fait d'une maturité génitale plus tardive.

C'est par l'intermédiaire de l'hypophyse et d'une sécrétion plus ou moins importante d'hormone gonadotrope que température et lumière semblent agir sur le cycle sexuel.

La France constitue pour l'*Agonus* une limite méridionale. Il est donc possible que l'échantillonnage prélevé dans la Manche présente une maturité génitale précoce, et corrélativement une croissance faible par rapport aux individus nordiques.

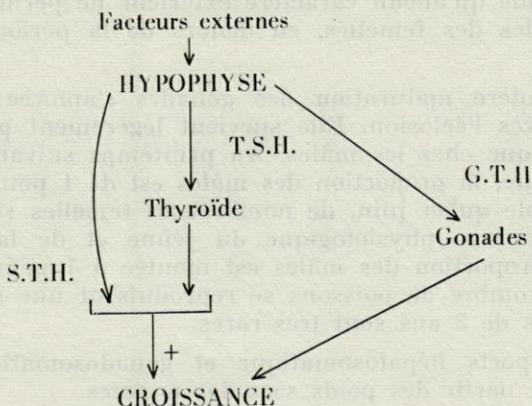
2) *Croissance et cycle de l'activité thyroïdienne*

La thyroïde exerce-t-elle une action sur la croissance, soit directement, soit indirectement en influant sur les phénomènes métaboliques ?

FONTAINE souligne chez *Salmo salar* L. l'importante modification de la croissance relative qui accompagne la smoltification. Or, cette période de transition est caractérisée par une vive activation thyroïdienne.

DALES et HOAR (1954) ont montré sur *Onchorhynchus keta* que la thiourée (ou d'autres antithyroïdiens) exerçaient une action retardatrice sur la croissance. D'autre part, il constate qu'un traitement à la thyroxine entraîne chez les larves un ralentissement de la croissance générale, mais une accélération de la croissance relative des nageoires.

Sur *Fundulus heteroclitus* L. hypophysectomisé, PICKFORD (1954) a montré que l'hormone thyrotrope ne provoquait pas d'accélération de la croissance, bien que les follicules thyroïdiens soient alors stimulés. Elle en arrive à la conclusion que la thyroxine agirait en association avec l'hormone somatotrope hypophysaire sur la croissance :



Chez *Agonus cataphractus*, la période de croissance maximum se situe en été, et coïncide par conséquent avec une période d'activité thyroïdienne intense.

En résumé, le taux de croissance est faible chez *Agonus cataphractus* pendant toute la période d'activité des gonades :

- maturation d'octobre à février.
- ponte en février - mars (accompagnée de jeûne),

La croissance s'intensifie à partir du mois de juin, au moment de la reprise de l'activité thyroïdienne; taux de croissance et activité thyroïdienne sont au maximum pendant tout l'été (les gonades sont alors au repos).

RÉSUMÉ

La Souris de mer — *Agonus cataphractus* (Linné) — est, sur nos côtes, seule à représenter la famille des *Agonidae*. Ce petit

poisson ramené au chalut crevettier sur des fonds sablo-vaseux, peut atteindre 12 cm dans la Manche.

L'examen des zones de croissance des otolithes, confirmé par une étude de l'évolution des histogrammes de tailles a permis de déterminer la durée de vie et de dresser la courbe de croissance de l'*Agonus*. Tandis que le taux de croissance est maximum en été, la zone de croissance opaque se dépose au printemps dans l'otolithe (ce qui ne vérifie pas l'opinion classique selon laquelle le taux de croissance générale maximum est indiqué par le dépôt d'une zone opaque dans l'otolithe).

L'application des relations d'allométrie à la croissance relative a confirmé qu'aucun caractère extérieur ne permet de distinguer les mâles des femelles, en dehors de la période de reproduction.

La première maturation des gonades s'amorce en octobre, dix mois après l'éclosion. Elle survient légèrement plus tôt chez les femelles que chez les mâles. Au printemps suivant lors de la première ponte, la proportion des mâles est de 1 pour 5 femelles. Il est probable qu'en juin, de nombreuses femelles succombent à la double épreuve physiologique du jeûne et de la ponte : en octobre, la proportion des mâles est montée à 1 pour 2 femelles. Un certain nombre de poissons se reproduisent une seconde fois. Les individus de 3 ans sont très rares.

Les rapports hépatosomatique et gonadosomatique ont été déterminés à partir des poids secs des organes.

L'*Agonus cataphractus* appartient au type *Mullus* tel que l'a défini BOUGIS :

- Le RHS et le RGS sont antagonistes chez le mâle.
- Le foie des femelles fonctionne comme un transformateur de graisse.

La région thyroïdienne présente une structure diffuse. Cependant, les follicules sont concentrés en une masse relativement homogène qui forme un manchon discontinu autour de l'aorte. Après un repos hivernal (décembre à mai), la région thyroïdienne voit son activité reprendre en juin pour atteindre pendant l'été et jusqu'en septembre un maximum, qui se traduit par une importante activité synthétique, accompagnée d'une résorption de la colloïde intrafolliculaire.

La croissance de l'*Agonus cataphractus* dans la Manche atteint donc son taux maximum en été, c'est-à-dire lors des températures maximales (entre 14 et 17 °C) et des fortes illuminations. A ce moment, le poisson se nourrit abondamment après la période de jeûne printanier accompagnant la reproduction.

La croissance accuse un ralentissement à partir de la maturité génitale. Elle est faible d'octobre à mai c'est-à-dire pendant la maturation des gonades, pendant la période de ponte. Le maximum de croissance coïncide, en été, avec une période d'activité thyroïdienne intense.

SUMMARY

The armed bullhead — *Agonus cataphractus* (Linné) — is, on our coasts, the only species of the family of *Agonidae*. This small fish, captured with shrimp drag-nets on sandy-muddy bottoms, can reach 12 cm in the Channel. Comparing the seasonal deposits in the otoliths with length histograms of our population, we could draw the growth-curve of *Agonus*.

In the otolith, the opacous-growth zone is deposited in Spring, whereas the maximal growth rate of the fish takes place in Summer. This is not in agreement with the classical opinion of the correspondance between the the maximum growth, rate and the opacous deposit in the otolith.

The first gonad ripening begins in October, 10 months after hatching. It happens slightly sooner among females than with males. In the following Spring, the young ones, at their first laying, are found in the proportion of 1 male for 5 females. A great number of females might die under the double physiological stress of starving and egg-laying, for in October, we find a sex-ratio of 1 male for two females. Some individuals are able to reproduce once more in the following Spring. The 3 years-old specimens are extremely rare, but not senile.

The hepatosomatic and gonadosomatic ratios have been computed from the dry weight of the organs. *Agonus cataphractus* belongs to the *Mullus type* after BOUGIS's system :

- the male RHS and RGS are antagonistic,
- the femelle liver behaves like a lipid transformer.

The thyroïd region shows a diffuse structure. However, the follicules are concentrated in a rather homogeneous mass forming a discontinuous muff around the aorta.

After wintry rest (from December to May) the activity of the thyroïd region increases again in June, to reach a maximum in Summer and late Summer. It consists in an important synthetic activity, along with a resorption of the intrafollicular colloid.

Therefore, the growth of *Agonus cataphractus*, in the Channel, reaches a maximal rate in Summer, that is for the highest tempera-

ture in our shores (14 to 17 °C) and the maximal illumination. At that time, the fish abundantly feed, after the spring starving period corresponding to reproduction.

Growth slows down after sexual maturity. It is low from October to May, that is during gonad maturation and spawning period.

The maximal growth coincides, in Summer, with a period of intense activity for the thyroid.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Seemaus — *Agonus cataphractus* (Linné) — ist an unseren Küsten der einzige Vertreter der Familie der *Agonidae*. Im Aermelkanal kann dieser kleine Fisch, der mit Garnelen-Schleppnetz über Schlicksandböden gefangen wird, 12 cm Länge erreichen.

Die Analyse der Zuwachszonen in den Otolithen, ergänzt durch eine Untersuchung der Entwicklung des Grössen-Histogramms, ermöglichte es, die Lebensdauer von *Agonus* zu bestimmen und die Wachstumskurve zu ermitteln. Während die Wachstumsrate im Sommer am höchsten ist, wird die opake Zuwachszone der Otolithen im Frühjahr ausgeschieden (dies widerspricht der klassischen Vorstellung, dass die höchste Wachstumsrate durch die Bildung einer opaken Zone im Otolithen angezeigt wird).

Die Anwendung der Allometrieverhältnisse auf das relative Wachstum hat bestätigt, dass ausserhalb der Fortpflanzungsperiode kein einziges äusseres Merkmal die Unterscheidung von Männchen und Weibchen erlaubt.

Die Gonadenreifung beginnt im Oktober, zehn Monate nach Schlüpfen. Sie setzt bei den weiblichen Tieren etwas früher ein als bei den männlichen. Im folgenden Frühjahr, bei der ersten Laichablage, ist das Verhältnis von Männchen zu Weibchen wie 1 zu 5. Wahrscheinlich erliegen im Juni zahlreiche Weibchen der zweifachen physiologischen Beanspruchung durch Hungern und Laichen; im Oktober hat sich das Verhältnis zu Gunsten der Männchen verschoben (1 Männchen auf 2 Weibchen). Ein Teil der Fische gelangt ein zweites Mal zur Fortpflanzung. Dreijährige Individuen sind sehr selten.

Die hepatosomatischen und die gonadosomatischen Verhältniszahlen sind auf Grund des Trockengewichtes der Organe bestimmt worden. *Agonus cataphractus* gehört zum *Mullus*-Typ gemäss der

Definition von BOUGIS :

- Hepatosomatisches und gonadosomatisches Verhältnis sind bei den Männchen antagonistisch.
- Die Leber der Weibchen funktioniert als Umbauorgan für Fett.

Die Schilddrüsenregion zeigt eine diffuse Struktur. Dagegen sind die Follikel in einer verhältnismässig homogenen Masse um die Aorta herum konzentriert. Nach einer Winterruhe (Dezember bis Mai) setzt die Aktivität der Schilddrüsenregion im Juni wieder ein und erreicht während des Sommers und bis in den September ihren Höhepunkt, der sich in einer bedeutenden Syntheseaktivität unter gleichzeitiger Resorption des intrafollikulären Kolloids äussert.

Dach Wachstum von *Agonus cataphractus* erreicht im Aermelkanal seine Höchststrate also im Sommer, d. h. bei Höchsttemperaturen (14 bis 17 °C) und starker Beleuchtung. Zu diesem Zeitpunkt ernährt sich dieser Fisch ausgiebig nach der Hungerperiode während der Fortpflanzung im Frühjahr.

Das Wachstum erfährt eine Verlangsamung nach Eintreten der Geschlechtsreife. Es ist langsam von Oktober bis Mai, d.h. während der Gonadenreifung und der Laichablage. Der Höhepunkt des Wachstums fällt im Sommer mit einer Periode intensiver Schilddrüsenaktivität zusammen.

BIBLIOGRAPHIE

- ADDISON, W.M.F. & M.N. RICHTER, 1932. A note on the thyroid gland of the swordfish (*Xiphias gladius* L.). *Biol. Bull., Wood's Hole*, 63 : 472-476.
- AUDJGE, P., 1921. Sur la croissance des poissons maintenus en milieu de température constante. *C.R. Acad. Sc.*, 172 : 287-289.
- BLACKBURN, M., 1949. Life history of the Australian pilchard. *Comm. scie. & indust. res. organ.*, Australia, Bull. 242.
- BOUGIS, P., 1948. Sur la croissance différente des deux rougets de la Méditerranée (*Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L.). *Arch. Zool. Exp.*, 86 : 13-19.
- BOUGIS, P., 1952. Recherches biométriques sur les rougets (*Mullus barbatus* L., *Mullus surmuletus* L.). *Arch. Zool. Exp.*, 89 : 58-174.
- BOUGIS, P. & M. RUIVO, 1954. Recherches sur le poisson de profondeur, *Benthocometes robustus* (Goode et Bean) (= *Pteridium armatum* Doederlein) (Brotulidae). *Vie Milieu*, suppl. 3 : 155-209.
- BROWN, M.E., 1946a. The growth of brown trout (*Salmo trutta* L.). II. The growth of two-year old trout at a constant temperature of 11,5 °C. *J. Exp. Biol.*, 22 : 130-144.

- BROWN, M.E., 1946b. The growth of browntrout (*Salmo trutta* L.). III. The effect of temperature on the growth of two-year-old trout. *J. Exp. Biol.*, 22 : 145-155.
- BUCHMANN, H., 1940. Hypophyse und thyroïda in individualzklus des Herings. *Zool. Jb.*, 66 : 193-268.
- CHAINED, J. & J. DUVERGIER, 1934. Recherches sur les otolithes des poissons. *Actes Soc. Lin. Bordeaux*, 86.
- DAGET, J. & F. D'AUBENTON, 1957. Développement et morphologie du crâne d'*Heterotis niloticus* Ehr. *Bull. I.F.A.N.*, 19 (3) : 881-936.
- DALES, S. & W.S. HOAR, 1954. Effects of thyroxine and thiourea on the early development of chum salmon (*Onchorhynchus keta*). *Canad. J. Zool.*, 32 : 244-251.
- DANNEVIG, A., 1925. On the growth of the cod and the formation of annual zones in the scales. *Rep. Norv. Fisk. Invest.*, 3 (6).
- DANNEVIG, A., 1933. On the age and growth of the cod (*Gadus callarias* L.) from Norwegian Skagerack Coast. *Rep. Norv. Fisk. Invest.*, 4 (1).
- DANNEVIG, E., 1956. The formation of zones in cod otoliths. *Jour. Cons. Copenhagen*.
- DANNEVIG, E., 1956. The influence of temperature on the formation of zones in scales and otoliths of young cod. *Fiskeridir. Skr. Havundersøk.*, 2 (7) : 1-6.
- DEMPSEY, E.W. & R.R. PETERSON, 1955. Electron microscopic observations on the thyroïd gland of normal, hypophysectomised, cold-exposed and thiouracil-treated rats. *Endocrinology*, 56 : 46-58.
- DUNCKER, G., 1960. Die fische der Nordmark. Hamburg.
- DVOSKIN, S., 1947. Intracellular colloid droplets as a basis for thyreotropic hormone assay in the chick. *Endocrinology*, 41 : 220-229.
- FONTAINE, M. & M.M. BARADUC, 1955. Influence de la caséine iodée et de la thyroxine sur la croissance de la jeune truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*). *Bull. franç. Piscic.*, 176 : 89-98.
- FONTAINE, M. & O. CALLAMAND, 1953. Le foie gras chez les poecilothermes. *Ann. nutrit. & aliment.*, 7 : 283-314.
- FONTAINE, M., J. LELOUP & M. OLIVEREAU, 1952. La fonction thyroïdienne du jeune saumon, *Salmo salar* L. (parr et smolt) et son intervention possible dans la migration d'avalaison. *Arch. Sc. physiol.*, 6 : 83-104.
- FURNESTIN, J., 1935. La cardine *Lepidorhombus megastoma* Donovan. Résumé des connaissances acquises sur la biologie de ce poisson. *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, 8 (2) : 203-249.
- GRAHAM, M., 1929. Studies of age determination in fish. I : A study of growth rate of codling on the inner herring trawling ground. *Fish. Invest.*, London, 2 (2).
- HICKLING, C.F., 1933. The natural history of the hake. Part IV : Age determination and growth rate. *Fish. Invest.*, London., 2 (13).
- HOAR, W.S., 1957. The endocrine organs, in : The physiology of fishes, edited by M.E. Brown, New-York, Academic Press. Inc.
- HSIAO-WEI CHANG, 1951. Age and growth of *Callionymus lyra* L. *Journ. of mar. Biol. Ass.*, 30 (2) : 281-296.

- HUREAU, J.C., 1962. Etude descriptive de l'otolithe (sagitta) de quelques Téléostéens antarctiques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **87** (5-6) : 533-546.
- HUREAU, J.C., 1963. Etude préliminaire morphologique et anatomique de la glande thyroïde de *Trematomus bernachii* Blgr., téléostéen benthique des côtes du continent antarctique. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **88** (5-6) : 547.
- LAMOTTE, M., 1962. Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson et Cie, édit.
- LEA, E., 1911. A study of the growth of herrings. *Publ. Circ. Cons. Explor. Mer*, **61** : 35-57.
- LELOUP, E., 1951. Contributions à l'étude de la faune belge. *Bull. Inst. royal sciences nat. Belg.*, t. **XXVII** (5).
- LELOUP, J., 1959. Influence de la température sur le fonctionnement thyroïdien de l'anguille hypophysectomisée. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, **248** : 463-466.
- LELOUP, J. et M. OLIVEREAU, 1951. Données biométriques comparatives sur la roussette (*Scyllium canicula* L.) de la Manche et de la Méditerranée. *Vie Milieu*, **2** : 182-209.
- MASTERMAN, A.T., 1911. Report on research in relation to the plaice Fisheries Biol. Statistics. IV. Age and sex. *Board of Agric. & 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. Soc. Biol.*, Paris, **98** : 125-127.
- MOTAIS, R., 1960. Quelques observations sur la biologie d'un poisson abyssal *Trachyrinchus trachyrinchus* Risso et sur les conditions de vie en mer profonde. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, n° **1165**.
- OLIVEREAU, M., 1954. Hypophyse et glande thyroïde chez les poissons. Etude histophysiologique de quelques corrélations endocriniennes, en particulier chez *Salmo salar* L. *Ann. Inst. Oceano.*, **29** : 95-296.
- OLIVEREAU, M., 1955. Influence de la température sur le fonctionnement thyroïdien de la truite étudié à l'aide de l'iode radioactif. *C.R. Soc. Biol.*, **149** : 536-539.
- PICKFORD, G.E., 1953a. A study of the hypophysectomised male killifish *Fundulus heteroclitus* L. *Bull. Bingham oceano. Coll.*, **14** : 5-41.
- PICKFORD, G.E., 1953b. The response of hypophysectomised male *Fundulus* to injections of purified beef growth hormone. *Bull. Bingham oceano. Coll.*, **14** (2) : 46-68.
- PICKFORD, G.E., 1954a. The response of hypophysectomised male killifish to purified fish growth hormone, as compared with the response to purified beef growth hormone. *Endocrinology*, **55** : 274-287.
- PICKFORD, G.E., 1954b. The response of hypophysectomised killifish male to prolonged treatment with small doses of thyrotropin. *Endocrinology*, **55** : 589-592.
- POSTEL, E., 1954. La croissance du thon à nageoires jaunes *Neothunnus albacora* Lowe dans l'Atlantique tropical. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **79** (2-3) : 85.

- QASIM, S.Z., 1955. Rearing experiments on marine teleost larvae and evidence of their need for sleep. *Nature*, London, 175: 217-218.
- RANZI, S., 1937. Fegato, metabolismo del lipidi e funzioni sessuali nei vertebrati. *Arch. Zool. ital.*, Napoli, 24: 169-192.
- RASQUIN, P., 1949. The influence of light and darkness on thyroid and pituitary activity of the characinide *Astyanax mexicanus* and its cave derivatives. *Bull. Am. Mus. Hist.*, 93: 497-532.
- REEVE, E.C.R., 1942. A statistical analysis of taxonomic differences within the genus *Tamandua* Gray (*Xenarthra*). *Proceed. of Zool. Soc. London.*, III: 279.
- SAETERSDAL, G.S., 1952. The haddock in Norwegian waters : II Methods in age and growth investigation. *Fiskeridir. Skr. Havundersøk*, 10 (9) : 1-51.
- TEISSIER, G., 1934. Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. *Act. Scient. & Indust.*, 95, Exp. biom. and statist. biol.
- TEISSIER, G., 1935. Les procédés d'étude de la croissance relative. Signification de la loi de dysharmonie. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 60: 292-307.
- TEISSIER, G., 1936. Les lois quantitatives de la croissance. *Ann. physiol. physicochim. biol.*, 12: 527-573.
- THUMM, J., 1908. Geschlechtsbestimmung bei Warmwasserfischen. *Int. Rev. Hydrob. Hydrogr.*, 1: 519-521.
- THOMOPOULOS, T., 1950. Sur la thyroïde de *Gymnarchus niloticus* Cuv. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 75: 293-306.
- TOUTAIN, J., 1961. Action de l'obscurité et du froid sur la glande thyroïde de la grenouille verte (*Rana esculenta* L.). *Ann. Endocrin.*, 22 (6) : 885-897.
- VIVIEN, J.H., 1941. Contribution à l'étude de la physiologie hypophysaire dans ses relations avec l'appareil génital, la thyroïde et les corps suprarénaux chez les poissons sélaciens et téléostéens *Scylliorhinus canicula* et *Gobius paganellus*. *Bull. biol. Fr. à Belg.*, 75: 257-309.
- VIVIEN, J.H. & M.L. GAISER, 1952. Variations observées à l'aide de la méthode autohistoradiographique dans le métabolisme iodé, au niveau des formations thyroïdiennes chez *Lebistes reticulatus*, traité par la thyroxine, les protéines iodées ou la thiourée. *C.R. Acad. Sci.*, 234: 1585-1587.
- WHEELER, J.F.G., 1924. The growth of the egg of the dab. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 68: 641-660.
- WOLLMAN, S.H. et I. WODINSKY, 1955. Localization of protein bound I¹³¹ in the thyroid gland of the mouse. *Endocrinology*, 56: 9-20.