

Biologie comparée
de quelques Poissons antarctiques
(Nototheniidae)

par

Jean-Claude HUREAU

*Muséum national d'histoire naturelle,
Laboratoire de zoologie (Reptiles et Poissons),
57, rue Cuvier, 75 - Paris (5^e)*

[adresse actuelle : *Muséum national d'histoire naturelle,
Laboratoire des pêches outre-mer,
57, rue Cuvier, 75 - Paris (5^e)*]

(Manuscrit reçu le 28 novembre 1966)



Descripteurs retenus pour cette étude :

Poissons, Antarctique :

biologie,
écologie,
systématique,
croissance,
cycles sexuels,
régimes alimentaires,
glande thyroïde.

Cette publication correspond à une thèse de doctorat d'État (sciences naturelles), soutenue devant la Faculté des sciences de Paris, le 16 novembre 1966.

Remarque de l'auteur au moment de la correction des dernières épreuves (novembre 1970) :

En raison du long délai entre le dépôt du manuscrit et la parution de ce mémoire, l'auteur est parfaitement conscient que certains résultats exposés ici ne sont plus originaux, en particulier en ce qui concerne *Notothenia neglecta* qui vient d'être étudié en détail par I. EVERSON (*Br. Antarct. Surv. Bull.*, 1970, n° 23, pp. 25-50 & pp. 81-92). Cependant, les méthodes employées restent valables et les résultats concernant les autres espèces sont originaux.

TABLE DES MATIÈRES

	<i>pages</i>
NOTE LIMINAIRE	7
INTRODUCTION.....	9
CHAPITRE I : LES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES	13
FACTEURS GÉOGRAPHIQUES ET TOPOGRAPHIQUES	13
La Terre Adélie	13
Les îles Kerguelen	18
FACTEURS CLIMATOLOGIQUES.....	20
Terre Adélie	21
Archipel de Kerguelen	22
FACTEURS HYDROLOGIQUES	24
En Terre Adélie :	
<i>courants et marées</i>	24
<i>les glaces</i>	25
<i>températures</i>	26
<i>salinités</i>	32
<i>oxygène dissous</i>	35
<i>pH</i>	36
Aux îles Kerguelen :	
<i>courants et marées</i>	37
<i>températures</i>	37
<i>salinités</i>	44
<i>oxygène dissous</i>	45
<i>pH</i>	46
<i>transparence des eaux</i>	46
FACTEURS BIOTIQUES	47
Considérations générales	47

La faune ichthyologique	48
Prédateurs	50
CHAPITRE II : ÉTUDE SYSTÉMATIQUE DES NOTOTHE- NIIDAE	51
PLACE DES NOTOTHENIIDAE DANS LA CLASSIFICATION.....	51
SYSTÉMATIQUE DES NOTOTHENIIDAE ET DESCRIPTION DES ESPÈCES	52
Problème de la séparation des genres <i>Notothenia</i> et <i>Trematomus</i>	52
Diagnose des six espèces étudiées.....	54
<i>Trematomus bernacchii</i>	54
<i>Trematomus hansonii</i>	55
<i>Notothenia coriiceps neglecta</i>	56
<i>Notothenia cyanobrancha</i>	60
<i>Notothenia rossii</i>	61
<i>Notothenia macrocephala</i>	62
DONNÉES MORPHOMÉTRIQUES	64
Relations entre longueurs totale et standard.....	65
Relations entre longueur standard et poids.....	67
Relations entre longueur standard et longueur de la tête	88
Relations entre longueur de la tête et distance interorbitaire	92
BIOGÉOGRAPHIE DES NOTOTHENIIDAE	93
QUELQUES ASPECTS DE LA BIOLOGIE GÉNÉRALE DES NOTOTHE- NIIDAE	96
Déplacements	96
Répartition suivant la profondeur des fonds.....	97
Allure des populations de Terre Adélie.....	100
CHAPITRE III : CROISSANCE DES NOTOTHENIIDAE.....	103
MÉTHODES EMPLOYÉES	103
Techniques de détermination de l'âge.....	103
Observation des otolithes	104
Observation des écailles	105
Conventions	106

Expression mathématique de la croissance	107
CROISSANCE DES DIFFÉRENTES ESPÈCES ÉTUDIÉES	109
<i>Trematomus bernacchii</i>	109
Périodicité de la croissance	109
Détermination de l'âge	110
Courbes de croissance.....	111
<i>Notothenia cyanobrancha</i>	114
Périodicité et détermination de l'âge.....	115
Courbes de croissance.....	120
<i>Trematomus hansonii</i>	123
<i>Notothenia coriiceps neglecta</i>	126
<i>Notothenia rossii</i>	128
<i>Notothenia macrocephala</i>	130
DISCUSSION	133
CHAPITRE IV : RÉGIME ALIMENTAIRE DES NOTOTHE- NIIDAE	139
MÉTHODES D'ÉTUDE	139
Récoltes des poissons. Matériel étudié.....	139
Méthodes d'étude des contenus stomacaux	141
RÉGIME DES ESPÈCES ÉTUDIÉES	143
CONCLUSIONS SUR LE RÉGIME ALIMENTAIRE DES NOTOTHE- NIIDAE	159
CHAPITRE V : REPRODUCTION CHEZ LES NOTOTHE- NIIDAE :	
LES GONADES ET LEUR CYCLE, LE FOIE ET SES VARIATIONS DE POIDS	165
ÉTHOLOGIE DE LA REPRODUCTION ET ÂGE D'APPARITION DE LA MATURITÉ SEXUELLE	165
CYCLES SEXUELS DES NOTOTHENIIDAE	169
CYCLES HÉPATIQUES DES NOTOTHENIIDAE	185
RÔLE DU FOIE DANS LE MÉTABOLISME DES GRAISSES EN RAPPORT AVEC L'ÉLABORATION DES PRODUITS GÉNITAUX.....	190



CHAPITRE VI : ÉTUDE DE LA GLANDE THYROÏDE DES NOTOTHENIIDAE	197
MÉTHODES D'ÉTUDE	197
Technique de reconstitution anatomique.....	198
Techniques histologiques et critères de l'activité thyroïdienne	198
ÉTUDE TOPOGRAPHIQUE ET ANATOMIQUE DE LA THYROÏDE.....	202
HISTOLOGIE GÉNÉRALE, CYCLE THYROÏDIEN.....	206
Espèces antarctiques (Terre Adélie)	206
<i>Trematomus bernacchii</i>	207
<i>Trematomus hansonii</i>	212
<i>Notothenia coriiceps neglecta</i>	213
Espèces antarctiques (Kerguelen).....	215
<i>Notothenia cyanobrancha</i>	215
<i>Notothenia rossii</i> et <i>N. macrocephala</i>	215
DISCUSSION SUR LA GLANDE THYROÏDE, RAPPORTS AVEC LE CYCLE SEXUEL ET LA CROISSANCE.....	216
Influence des facteurs externes	216
état de nutrition	216
température	217
salinité	219
lumière	220
Thyroïde et cycle sexuel	221
Croissance et ses rapports avec le cycle sexuel et le cycle thyroïdien	222
CONCLUSIONS ET RÉSUMÉ.....	225
SUMMARY	228
Краткое содержание.....	230
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	232

NOTE LIMINAIRE

Avant de commencer l'exposé de mes recherches et de mes résultats sur les Poissons Nototheniidae, je tiens à exprimer ma profonde gratitude à tous ceux qui ont facilité ma tâche et m'ont permis de mener à bien ce travail.

A Monsieur le Professeur P. DRACH, Directeur du Laboratoire Arago, qui a bien voulu accepter la présidence de mon Jury de Thèse et qui a fortement contribué à me donner la passion de l'Océanographie biologique.

A Monsieur le Professeur M. FONTAINE, Membre de l'Institut, Directeur du Muséum national d'histoire naturelle, dont les judicieux conseils ont su orienter mon travail depuis mes débuts dans la recherche scientifique.

A Monsieur M. BLANC, Sous-Directeur au Muséum national d'histoire naturelle, qui m'a prodigué quotidiennement ses conseils et son aide constante pour l'ensemble de mes recherches et la mise au point de ce travail.

A Monsieur P. BOUGIS, Directeur de la Station zoologique de Villefranche-sur-Mer, qui a toujours suivi mon travail avec intérêt.

A Monsieur le Professeur J. GUIBE qui m'a accueilli dans son laboratoire depuis de nombreuses années.

A Monsieur le Professeur F. BOURLÈRE qui a toujours soutenu mon travail par sa bienveillante compréhension.

Je tiens à exprimer une reconnaissance toute particulière à P.-E. VICTOR, Directeur des Expéditions polaires françaises, grâce auquel j'ai pu séjourner dans l'Antarctique pendant plus de treize mois,

à Monsieur P. ROLLAND, Administrateur supérieur des Terres australes et antarctiques françaises,

à Monsieur VAUGELADE, Administrateur des Expéditions polaires, qui m'a toujours apporté son aide amicale et a grandement facilité l'impression de ma thèse,

et surtout à Monsieur R. BOST, Chef du Service scientifique des T.A.A.F. ? grâce auquel de nombreuses difficultés ont toujours été surmontées.

Enfin je suis heureux d'exprimer mon amicale gratitude aux amis et collègues qui m'ont secondé sans cesse tant à la Base Dumont d'Urville ou à Port-aux-Français qu'au Laboratoire des Reptiles et Poissons du Muséum sans l'aide desquels ce travail n'aurait sans doute pas pu être réalisé.

INTRODUCTION

Le présent travail est le résultat d'observations et d'études faites au cours de trois séjours dans l'Antarctique : le premier, d'une durée de plus de treize mois (1^{er} janvier 1960-15 février 1962), eut pour base la Station Dumont d'Urville en Terre Adélie, à la lisière de l'inlandsis antarctique. Cet hivernage a permis l'étude détaillée de trois espèces de Poissons Nototheniidae, étude dont le grand intérêt est de porter sur plus d'une année, avec des récoltes très régulières chaque semaine.

Les deux autres séjours furent limités à deux campagnes d'été aux îles Kerguelen : l'une du 20 décembre 1963 au 18 février 1964, l'autre du 15 décembre 1965 au 1^{er} avril 1966. Ces deux campagnes, bien que réduites à la durée de l'été austral, ont permis, d'une part l'inventaire de la faune ichthyologique, d'autre part la récolte en abondance de trois autres espèces de Nototheniidae présentes dans l'archipel subantarctique.

L'étude détaillée des Nototheniidae a été choisie comme thème principal de notre travail, car cette famille est dominante dans l'Antarctique : elle représente, dans les régions étudiées, environ 60 p.100 des espèces et la presque totalité des individus.

Ce travail utilise également les échantillons rapportés par les naturalistes qui nous ont suivi ou précédé sur le terrain et qui ont bien voulu nous confier l'étude de leurs récoltes : P. ARNAUD (hivernage 1962 et campagne d'été 1964-65) pour la Terre Adélie, R. DELÉPINE (campagne d'été 1962-63), J. LANG (hivernage 1964), R. LESEL (hivernage 1965) pour les îles Kerguelen. Qu'ils reçoivent ici l'expression de notre plus amicale reconnaissance.

Les premières collections ichthyologiques provenant des Territoires français dans l'Antarctique ont été réalisées par les médecins et biologistes des premières expéditions : J. SAPIN-JALOUSTRE (1950), J. CENDRON (1951), J. ISEL (1958), R. ARETAS (1950), J. BOURLAUD (1957), P. PAULIAN (1951) et M. ANGOT (1952). Toutes ces collections, étudiées par M. BLANC, étaient très intéressantes pour la connaissance systématique de la faune de ces régions, mais étaient insuffisantes pour réaliser une étude biologique détaillée.

Les travaux, au cours de nos trois séjours, ont surtout tendu vers une récolte systématique du plus grand nombre d'échantillons, dans les conditions écologiques les plus variées. Seules les mesures, pesées ou analyses nécessitant l'utilisation des Poissons à l'état frais, de même

que les prélèvements des glandes endocrines ont été faits sur place. Le travail de laboratoire n'a été réalisé qu'à Paris; en effet, en Terre Adélie l'absence d'un laboratoire bien équipé, et aux Kerguelen le peu de temps dont nous disposions, n'ont pas permis d'exploiter entièrement nos résultats sur place.

En Terre Adélie, pendant l'été, nous disposions d'une petite embarcation de 6,10 mètres de long, très maniable, équipée d'un treuil hydrologique, d'un poste radio émetteur-récepteur et de tout le matériel de récolte indispensable. En hiver, en raison de la présence de la glace de mer, les récoltes ont été beaucoup plus difficiles et moins rentables: la prise de 10 poissons représentait souvent un effort de plusieurs heures, voire d'une journée entière pour entailler la glace ou agrandir les fissures ou les trous de Phoques. Toutes les pêches ont été faites au moyen de lignes, palangres, nasses, filets et dragues. Le laboratoire était très sommairement installé dans une caravane du type de l'Expédition glaciologique internationale au Groenland. Mal chauffé et soumis à de très fortes vibrations dues aux vents, ce « laboratoire » rendait très difficile, sinon impossible, toute mesure de précision, lorsque les conditions météorologiques n'étaient pas clémentes, c'est-à-dire pendant 25 jours par mois en hiver.

Aux îles Kerguelen, à Port-aux-Français, un chaland de 18 mètres avait été aménagé pour le travail océanographique: équipé d'un échosondeur et d'un treuil mécanique, il nous a permis de compléter les moyens de pêche déjà employés en Terre Adélie, par un petit chalut à perche. Lors de notre séjour à Port-Christmas, dans le nord de l'archipel, une petite embarcation de 4 mètres, munie d'un moteur hors-bord, aurait facilité la pose de lignes, filets et nasses, si sa perte n'était survenue peu de temps après le débarquement. Le laboratoire de Port-aux-Français, équipé d'aquariums, nous a donné l'occasion d'observer les Poissons *in vivo*.

Au cours des trois séjours, il a été malheureusement impossible de pêcher sur des fonds supérieurs à 100 mètres et la majorité des récoltes provient de fonds inférieurs à 50 mètres, ce qui limite évidemment l'intérêt de ce travail.

Malgré toutes les difficultés rencontrées sur le terrain et souvent l'absence d'un matériel adapté aux conditions locales si particulières, nous avons rapporté, à notre retour en France, suffisamment de renseignements écologiques et éthologiques et d'importantes collections pour réaliser cette étude.

Avant d'exposer le résultat de nos travaux, il nous a semblé indispensable de rappeler brièvement l'histoire des recherches sur l'ichthyofaune antarctique: l'historique de la découverte et de l'étude des Poissons antarctiques est très clairement exposé pour la période précédant l'année 1904, par L. DOLLO dans les Résultats scientifiques du voyage du S.Y. *Belgica*. Rappelons simplement que les premiers Nototheniidae ont été décrits par J. RICHARDSON d'après les collections rapportées par l'expédition de J.C. ROSS sur l'*Erebus* et la *Terror* en 1839-43.

Trois grandes étapes jalonnent ensuite la connaissance des Poissons antarctiques: ce sont les travaux de A. GUNTHER sur les collections du *Challenger* (1872-76), de G.A. BOULENGER sur les Poissons de la *Southern Cross* (1898-1900) (premiers Poissons littoraux provenant des côtes du continent antarctique) et de L. DOLLO sur les Poissons du S.Y. *Belgica* (1897-99) (premiers Poissons abyssaux antarctiques).

Récemment, A.P. ANDRIASHEV, dans une synthèse générale des recherches ichthyologiques antarctiques, a fait un historique détaillé depuis 1904 [A.P. ANDRIASHEV, 1965]. Depuis cette date, toute une succession d'expéditions et de travaux ont contribué jusqu'en 1914 à la connaissance faunistique de l'Antarctique: L. VAILLANT (Expédition antarctique française, 1903-05), G.A. BOULENGER (*National antarctic expedition*, 1901-03), F.A. SMITT (*Schwedischen Expedition nach den Magellanslandern*, 1895-97), P. PAPPENHEIM (*Deutschen südpolar Expedition*, 1901-03), E. LOENBERG (*Swedish south polar expedition*, 1901-03), L. ROULE (deuxième Expédition antarctique française, 1908-10), C.T. REGAN (*Scottish national antarctic expedition*, 1902-04 et *British antarctic (Terra Nova) expedition*, 1910), E.R. WAITE (*British antarctic expedition*, 1907-09 et *Australasian antarctic expedition*, 1911-14). Parmi tous ces travaux, seuls ceux de C.T. REGAN apportent de nombreuses données écologiques et éthologiques.

Après quinze années d'interruption dans les recherches antarctiques, la *B.A.N.Z. antarctic research expedition* (1929-31) et les travaux de J.R. NORMAN [1937 et 1938] permettent la synthèse de toutes les connaissances sur l'ichthyofaune antarctique; ces travaux constituent encore actuellement les ouvrages de base sur la systématique des Nototheniidae.

A partir de 1945, les recherches antarctiques sont reprises et n'ont pas cessé de se développer; la mise sur pied de l'Année géophysique internationale a largement contribué, de 1956 à 1959, à l'essor des recherches biologiques dans l'Antarctique. Depuis lors, les recherches sur les Poissons antarctiques sont orientées dans diverses directions: les principaux travaux de systématique sont dus à A.P. ANDRIASHEV (depuis 1958), M. BLANC (de 1951 à 1961), R.G. MILLER et H.H. DE WITT (depuis 1960), O. NYBELIN (1947 à 1952), tandis que S.A. OLSEN (1954-55), O. NYBELIN (1947 à 1952) et D.E. WOLHLSCHLAG (depuis 1960) contribuent à la connaissance de l'écologie et de la physiologie des Nototheniidae.

Ce n'est donc que dans les quinze dernières années que l'étude de la biologie des Nototheniidae a été abordée. Jusqu'alors ces Poissons n'étaient connus que du point de vue systématique ou biogéographique. Cela est probablement dû au fait que les collections étaient généralement étudiées après le retour des expéditions par des spécialistes qui n'étaient pas allés dans l'Antarctique et ainsi ne disposaient pas d'observations écologiques précises.

Dans ce travail, nous n'avons pas la prétention d'avoir entièrement éclairci la biologie si particulière des Poissons antarctiques, bien au contraire. Au cours de cette étude, nous avons réalisé l'intérêt que

présenteraient certaines recherches physiologiques sur les Poissons polaires, par exemple adaptation au froid, ou au manque de lumière. Cependant, cette contribution à l'étude biologique des Poissons antarctiques facilitera peut-être des recherches ultérieures plus approfondies.

CHAPITRE I

LES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES

Les six espèces de *Nototheniidae*, qui font l'objet de ce travail, proviennent de deux régions géographiques différentes (côtes de la Terre Adélie et archipel de Kerguelen), distantes l'une de l'autre de plus de 4 000 km. Ces Poissons benthiques et littoraux vivent dans un milieu essentiellement caractérisé par de très basses températures (voisines de 0°C).

Avant d'aborder l'étude systématique et biologique de ces Poissons, il nous a semblé indispensable de présenter leur habitat. Nous envisagerons donc leur biotope en étudiant successivement ses caractéristiques géographiques, topographiques, hydrologiques et biotiques. Enfin, un bref rappel climatologique nous a paru utile en raison de l'influence du climat sur le milieu, particulièrement nette en Terre Adélie.

A - FACTEURS GÉOGRAPHIQUES ET TOPOGRAPHIQUES

a - La Terre Adélie

La Terre Adélie est un étroit secteur du continent antarctique (fig. 1) situé entre les 136° et 142° degrés de longitude Est; sa forme est un triangle de 2 600 km de hauteur dont la base étroite ne dépasse pas 250 km. La côte a un tracé d'environ 350 km de longueur. A part quelques petits affleurements rocheux, la côte est constituée sur toute sa longueur par des falaises de glace abruptes pouvant atteindre 30 mètres de hauteur. Ces falaises représentent les bords de l'immense calotte glaciaire qui recouvre tout le continent antarctique; elles sont interrompues par les langues terminales de cinq grands glaciers (fig. 2) : glaciers du Commandant Charcot, du Français, de Pointe-Ebba, de l'Astrolabe et de la Zélée.

De nombreuses îles, de quelques dizaines de mètres d'altitude, bordent toute la côte. Immédiatement à l'ouest de la langue glaciaire de l'Astrolabe se trouve l'archipel le plus intéressant et le plus riche au point de vue de la faune ornithologique : l'archipel de Pointe-Géologie (66°40'S, 140°01'E) (fig. 3). C'est sur l'île principale de cet archipel, l'île des Pétreils, qu'est installée la base Dumont d'Urville.

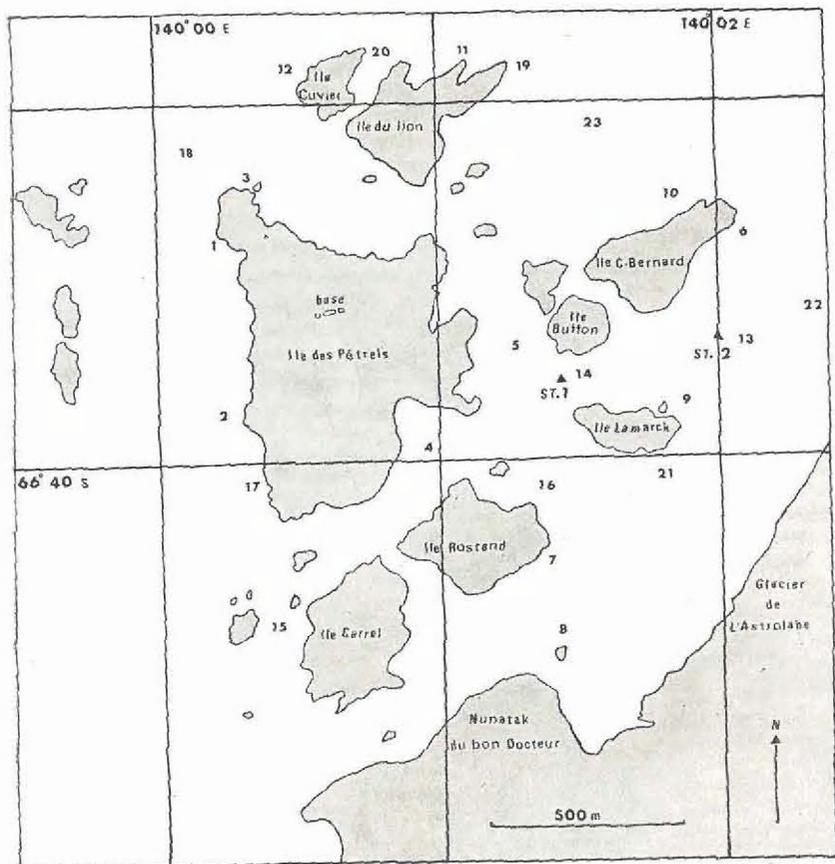


FIG. 3. — Carte de l'archipel de Pointe-Géologie. Les chiffres marquent l'emplacement des points de pêche utilisés en 1961. St. 1 et St. 2 : emplacement des stations hydrologiques.

morainiques formés de gneiss, de grès ou de granites.

La zone côtière des îles est formée par une accumulation de blocs rocheux de toutes tailles dont la pente est généralement assez forte, une profondeur de 15 à 20 m étant atteinte très rapidement à quelques mètres de la côte. Les profondeurs au voisinage de l'archipel restent généralement inférieures à 60 m, sauf aux abords du glacier de l'Astrolabe, où une vallée glaciaire sous-marine aux pentes abruptes et dépassant 1 400 m de profondeur le prolonge vers le nord-est.

Au nord de l'archipel de Pointe-Géologie, les faibles profondeurs, inférieures à 100 mètres, se continuent jusqu'à 4 kilomètres environ au large, et l'isobathe 200 mètres est atteinte vers 5 kilomètres. Tout le long de la Terre Adélie, cette isobathe 200 mètres se situe à une distance de 4 à 20 kilomètres environ et l'isobathe 500 mètres se rencontre à

10 ou 50 kilomètres environ, ce qui montre que le plateau continental le long de cette portion du continent antarctique est très étroit. Il est utile de rappeler ici que, pour l'ensemble du continent antarctique, la limite du plateau continental se trouve entre 400 et 500 mètres de profondeur, alors que pour tous les autres continents elle est en moyenne à 200 mètres.

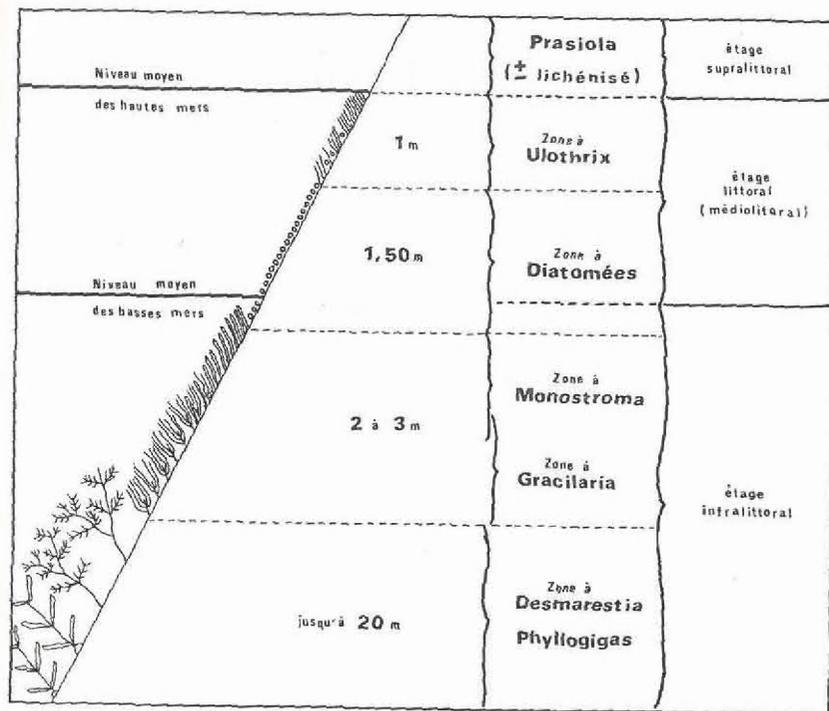


FIG. 4. — Zonation côtière sur la côte nord de l'île des Pétrés (d'après DELÉPINE & HUREAU, 1963).

Les blocs rocheux portent une épaisse couverture algale qui constitue un habitat très riche et une protection de première importance pour les frayères des Poissons. Les principales espèces d'Algues rencontrées sont, depuis la surface jusqu'au fond (fig. 4) : *Monostroma harioti* Gain, *Gracilaria dumontioides* A. et E.S. Gepp, *Desmarestia menziesii* (Ag.) J. Ag. et *Phyllogigas grandifolius* A. et E.S. Gepp [DELÉPINE & HUREAU, 1963]. Cette dernière espèce est particulièrement intéressante car ses crampons abritent une faune d'Invertébrés très variée et abondante; à l'abri de ses vastes thalles s'est formé un biotope spécial, riche en matières organiques, que l'espèce de Poisson *Trematomus newnesi* Boulenger affectionne particulièrement.

Au milieu de ces blocs rocheux d'origine glaciaire, nous avons rencontré très rarement de petites zones sableuses ou sablo-vaseuses. Au-delà de 100 mètres, seules des argiles gluantes ont été récoltées. P. ARNAUD [1964] a émis l'hypothèse, confirmée par l'analyse de ses prélèvements, que la teneur en calcaire des sédiments est extrêmement faible. Ce fait se répercute sur les Poissons dont le squelette est peu calcifié.

Pour terminer cette description topographique du littoral, il nous faut signaler l'absence complète de plages; les côtes sont formées soit de falaises de glace, soit de rochers accores souvent recouverts d'une banquette glacée. Cette absence de plage entraîne l'absence d'un biotope spécial que nous décrirons à propos des îles Kerguelén.

b - Les îles Kerguelén

L'archipel de Kerguelén est situé au sud de l'océan Indien par 49° de latitude Sud et 70° de longitude Est environ. A 4 000 km des ports les plus proches (Madagascar et Australie) et à 2 000 km du continent antarctique, son isolement et sa situation biogéographique font que l'étude de sa faune marine présente un grand intérêt (fig. 5).

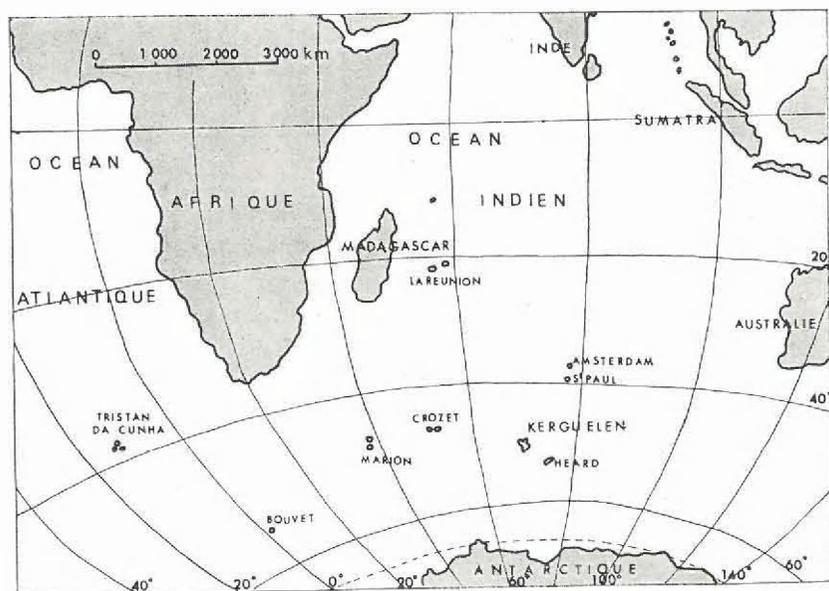


Fig. 5. — Carte montrant la position des îles Kerguelén par rapport aux continents les plus proches.

La caractéristique géographique essentielle de cet archipel est son allure extraordinairement découpée. D'une superficie totale de 6 à

7 000 km², il groupe près de 300 îles et îlots dont la plus grande possède à elle seule environ 1 800 km de côtes. L'ensemble des côtes est profondément entaillé par des fjords très ramifiés (fig. 6).

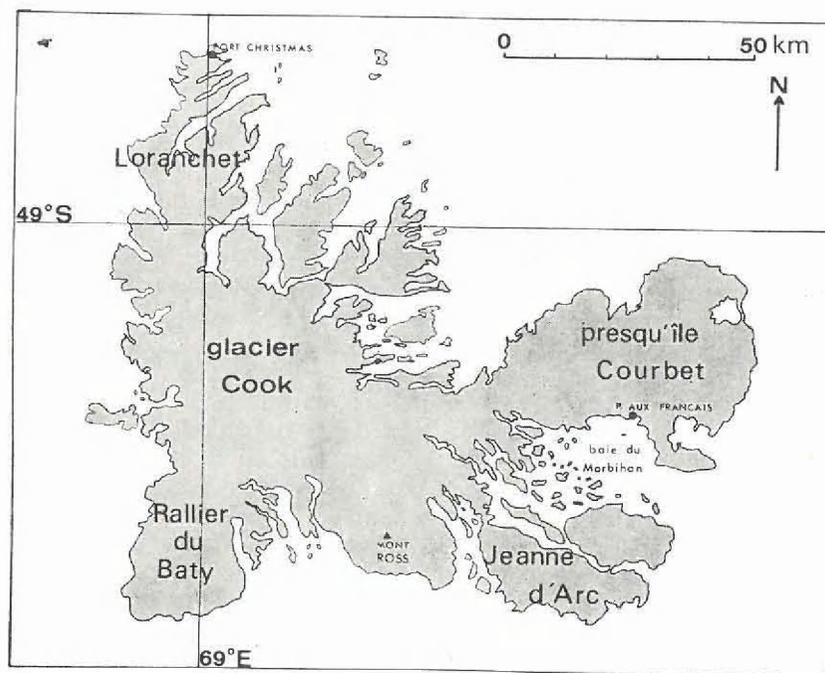


Fig. 6. — Carte de l'archipel de Kerguelén.

Toute la partie ouest de l'île principale est occupée par une calotte glaciaire de 50 sur 20 km: l'icefield de Cook. Les massifs montagneux, surtout nombreux dans le sud de l'archipel, culminent à 1 960 mètres avec le mont Ross (presqu'île Gallieni). Le paysage terrestre est complété par des torrents très nombreux, des falaises à gradins de basaltes, des étangs et marécages.

La station permanente de Port-aux-Français est installée au fond d'un golfe fermé, la « baie du Morbihan ». Cette baie offre de nombreuses possibilités de travaux océanographiques, du fait de sa profondeur (jusqu'à 218 m), de sa superficie (environ 100 km²) et de la grande variété de ses côtes très découpées. Cependant il est certain que cette baie abritée n'est pas parfaitement représentative des îles Kerguelén et que de nouvelles études doivent être menées dans d'autres zones de l'archipel (une campagne d'été à Port-Christmas dans la pointe nord de la presqu'île Loranchet nous l'a prouvé).

Les trois espèces de Nototheniidae subantarctiques étudiées proviennent surtout de la baie du Morbihan.

L'archipel de Kerguelen appartient au même socle sous-marin que l'île Heard : un plateau immergé à 750 mètres relie les deux îles. Autour de l'archipel, les profondeurs de 100 m se situent à environ 5 km de la côte, l'isobathe 200 mètres n'est rencontrée qu'à 50 km vers le sud et 100 km environ vers le nord. Ensuite les fonds plongent rapidement jusqu'à des profondeurs dépassant 5 000 mètres.

Les côtes de la baie du Morbihan présentent des aspects très variés : falaises basaltiques plongeant dans l'eau, plages de sables ou de galets en pente douce, talus rocheux peu inclinés de quelques mètres de hauteur. La présence de plages de galets crée un biotope inconnu en Terre Adélie. En effet, la marée est alors sensible et des zones de plusieurs dizaines de mètres de large peuvent découvrir à marée basse. Des flaques sont laissées par la mer et de l'eau subsiste souvent sous les pierres. C'est là que l'on trouve certaines petites espèces (*Harpagifer bispinis* Schneider) ou bien des jeunes de *Notothenia cyanobranchia* Richardson. Leur récolte est facile et abondante au moment des grandes marées.

En s'éloignant de la côte, les fonds descendent en pente douce jusqu'à une profondeur de 50 à 180 mètres suivant les endroits. La nature de ces fonds est complètement différente de celle de la Terre Adélie : nous trouvons d'abord du sable plus ou moins grossier où pointent des affleurements rocheux, puis du sablon plus ou moins vaseux et à partir de 40 mètres les fonds sont uniformément vaseux : vase noire provenant de la désagrégation des basaltes constitutifs de l'archipel. En quelques points cette vase est très réductrice et dégage une forte odeur d'anhydride sulfureux (le rH en est alors très faible : 10 à 12).

Comme en Terre Adélie, les Poissons vont trouver un habitat favorable au sein des Algues dont l'importance est ici très grande : deux espèces sont surtout caractéristiques :

— *Durvillea antarctica* (Cham.) Har. qui forme une ceinture au niveau inférieur de l'étage médio-littoral et dont les stipes sont fixés sur les rochers du littoral,

— et *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Ag. dans l'étage infra-littoral à quelques mètres de la côte [R. DELÉPINE, 1963a]. Cette dernière espèce est prédominante : ses thalles dont les plus grands spécimens peuvent atteindre 80 mètres de long, forment, à la surface des eaux, des bancs de grande étendue où les Poissons trouvent une nourriture abondante et une protection efficace contre leurs prédateurs. Les stipes portent de nombreux petits végétaux épiphytes et l'ensemble flore-faune donne à ces bancs de *Macrocystis* une importance biologique fondamentale.

Nous verrons que les bancs de *Macrocystis* jouent un rôle essentiel pour les Poissons des îles Kerguelen, que l'on ait affaire à des espèces sédentaires ou à des espèces migratrices.

B - FACTEURS CLIMATOLOGIQUES

Lorsque l'on aborde une étude biologique des êtres marins antarctiques, il est nécessaire de préciser le climat de ces régions australes, tellement son influence est grande sur les différents biotopes.

a - Terre Adélie

Le climat de cette zone du continent antarctique est essentiellement caractérisé par une moyenne annuelle de température très basse (environ 10° au-dessous de la moyenne des latitudes correspondantes de l'hémisphère boréal), par des températures estivales presque toujours négatives et surtout par l'extrême fréquence des vents dont la violence est parmi les plus fortes du monde. Les vents, souvent chargés de particules de glace, sont alors appelés « blizzards ». Les précipitations, toujours sous forme de neige, sont très rares : 5 à 7 jours par mois.

Le tableau 1 résume les données climatologiques de l'archipel de Pointe-Géologie pour l'année 1961 : l'éclairement solaire, évalué en heures et minutes, est compté entre l'heure du lever et l'heure du coucher du soleil; trois valeurs ont été prises chaque mois (les 1^{er}, 10^e, 20^e jours) et la moyenne mensuelle a été calculée à partir de ces trois valeurs. En ce qui concerne les températures, la moyenne mensuelle a été établie d'après les moyennes journalières, elles-mêmes calculées à partir des 8 températures relevées chaque jour toutes les trois heures sous abri par la station météorologique. Quant aux vents, les jours de blizzard sont définis par une visibilité égale ou inférieure à 100 mètres, accompagnée d'un vent d'une vitesse égale ou supérieure à 27 mètres par seconde (environ 100 km par heure).

TABLEAU 1

Données climatologiques de Terre Adélie, archipel de Pointe-Géologie, île des Pétrils (Année 1961)

	Eclair. solaire	Températures (°C)			Vents (m/s)				
		moy. mens.	max. absolu	minim. absolu	moy. mens.	vitesse maxi. atteinte	moy. mens.	Nbr de jours de blizzard	Nbr de vents de 27 m/s
Janvier	21 h 40	+ 03,1	— 08,3	— 01,57	43	8,50	0	8	23
Février	16 h 40	+ 01,3	— 13,2	— 04,97	56	11,17	5	14	27
Mars	13 h 10	— 01,0	— 20,3	— 08,15	59	13,90	4	19	31
Avril	9 h 35	— 04,0	— 21,6	— 12,07	55	9,72	1	11	27
Mai	5 h 45	— 04,4	— 26,4	— 13,38	65	16,77	8	21	30
Juin	1 h 30	— 04,5	— 25,5	— 15,42	51	11,00	3	18	27
Juillet	2 h 15	+ 03,2	— 33,0	— 16,61	54	7,10	3	13	23
Août	6 h 40	— 08,6	— 28,4	— 16,22	47	9,70	6	18	28
Septembre	10 h 20	— 05,3	— 26,4	— 16,82	48	9,90	6	14	27
Octobre	14 h 10	— 02,0	— 28,5	— 13,46	56	12,30	7	15	29
Novembre	18 h 10	— 01,0	— 15,0	— 08,01	38	9,10	2	6	26
Décembre	22 h 30	+ 01,8	— 9,1	— 03,80	46	10,10	3	10	30

Alors que vent et blizzard ont une importance considérable pour les homéothermes (Oiseaux et Mammifères marins), c'est surtout la température qui influence le biotope de la faune marine en agissant sur la formation et la disparition de la glace de mer, celle-ci apparaissant pour une température atmosphérique d'environ -10°C .

Le tableau 2 permet de comparer les températures moyennes mensuelles à Pointe-Géologie en 1960-1961-1962, avec les températures moyennes mensuelles à Port-aux-Français dans l'archipel de Kerguelen en 1960-1961-1962. La figure 7 représente les températures moyennes de plusieurs stations antarctiques : Pôle Sud, Mac Murdo Sound, Mawson, Halley Bay, Macquarie Island, Pointe-Géologie et Port-aux-Français, et pour comparaison nous avons indiqué les températures moyennes à Paris-Montsouris pour les années 1891 à 1930.

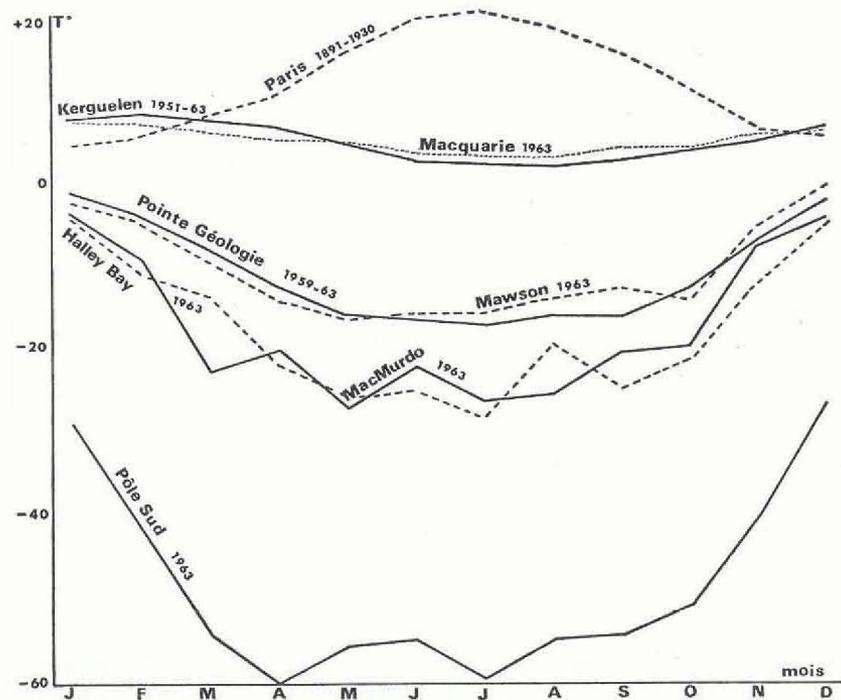


FIG. 7. — Températures moyennes en différents points de l'Antarctique et à Paris.

b - Archipel de Kerguelen

Le climat des îles Kerguelen est essentiellement caractérisé par une humidité importante (hygrométrie variant de 70 à 80 p. 100), une pluie fine tombant très souvent (20 à 25 jours par mois). Les vents y

TABLEAU 2

Températures moyennes mensuelles à Pointe-Géologie et Port-aux-Français pour les années 1960 à 1962

	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Pointe-Géologie												
1960	-1,4	-3,4	-10,2	-12,1	-16,6	-15,7	-20,2	-15,2	-18,1	-12,8	-6,6	-3,0
1961	-1,6	-5,0	-08,1	-12,1	-13,4	-15,4	-16,6	-16,2	-16,8	-13,5	-8,0	-3,8
1962	-2,6	-2,4	-06,2	-13,8	-17,9	-16,4	-19,1	-16,2	-12,9	-9,4	-5,9	-2,6
Port-aux-Français												
1960	+7,2	+9,0	+7,3	+7,3	+4,5	+3,1	+2,2	+1,4	+3,1	+2,4	+4,1	+5,8
1961	+5,9	+6,4	+6,6	+5,4	+2,4	+2,2	+1,4	+1,7	+1,1	+3,2	+4,8	+7,4
1962	+8,9	+7,0	+6,9	+5,7	+4,2	+1,0	+0,6	+1,3	+2,0	+3,8	+4,4	+5,9

sont très violents et se transforment parfois en de véritables blizzards comme en Terre Adélie mais les températures, dont les moyennes mensuelles sont toujours positives, ne descendent jamais très bas (-6° en 1961).

Nous avons réuni en un tableau (tabl. 3) les données climatologiques à Port-aux-Français pour l'année 1961, afin de permettre une comparaison plus facile des facteurs températures et vents entre la

TABLEAU 3

Données climatologiques de l'archipel de Kerguelen (Port-aux-Français) pour l'année 1961

	Températures ($^{\circ}\text{C}$)			Vents (m/s)			Précipitations	
	maximum absolu	minimum absolu	moyenne mensuelle	vitesse maxim. atteinte	moyen. mens.	jours de vents 16 m/s	hauteur mens. en mm	nombre de jours
Janvier	+17,0	-0,3	+5,9	25	5,8	19	66,7	25
Février	+14,6	+1,1	+6,4	33	7,5	17	117,9	24
Mars	+12,9	+0,1	+6,6	38	9,1	23	104,0	21
Avril	+14,0	-1,1	+5,4	31	8,6	22	95,0	24
Mai	+12,6	-4,0	+2,5	28	7,9	21	65,9	21
Juin	+11,2	-7,0	+2,3	41	9,4	27	95,2	23
Juillet	+10,3	-6,2	+1,4	46	9,5	25	53,0	19
Août	+12,8	-5,0	+1,7	39	11,0	31	84,0	22
Septembre	+13,9	-4,0	+1,1	42	9,4	25	63,0	25
Octobre	+11,5	-2,2	+3,2	48	10,5	26	53,0	21
Novembre	+14,8	-0,6	+4,8	48	10,7	24	91,0	17
Décembre	+16,7	+0,8	+7,4	53	8,8	28	49,0	19

Terre Adélie et les Kerguelen. La figure 7 permet, elle aussi, de constater que les températures moyennes mensuelles présentent de faibles amplitudes de variation et sont nettement plus élevées qu'en Terre Adélie. Quant aux vents, les moyennes mensuelles, bien que très fortes, sont cependant plus faibles qu'à Pointe-Géologie.

Pour la lecture du tableau 3, nous renvoyons aux explications données à propos du climat de Terre Adélie.

La caractéristique essentielle du climat des régions australes et surtout des régions antarctiques est l'absence presque totale de saisons intermédiaires : l'hiver est très long (avril à septembre), l'été est court (décembre à février) et les saisons intermédiaires très brèves (octobre, novembre et mars).

C - FACTEURS HYDROLOGIQUES

a - Facteurs hydrologiques en Terre Adélie (Archipel de Pointe Géologie)

Courants et marées

Les courants n'ont pas encore fait l'objet d'une étude systématique précise, mais nous indiquerons cependant les résultats d'observations directes fondées sur divers phénomènes : déplacement des petits icebergs, des glaçons et de tous les corps flottant en surface, formation de la glace de mer pendant les mois de mars à mai 1961, inclinaison des lignes de pêche, départ des floes au moment de la débâcle, en novembre 1961, lorsque le vent fut complètement tombé.

Tous les courants indiqués sont observés en l'absence totale de vent; en effet les courants de surface peuvent être complètement inversés par celui-ci, en particulier dans la zone comprise entre les îles Rostand et Lamarck. Cette restriction disparaît lorsque la glace de mer est présente car les vents n'ont plus aucune action sur l'eau de mer. La carte (fig. 8) indique la direction des courants autour des principales îles; leur direction générale est nord-est - sud-ouest à l'intérieur de l'archipel et est - ouest en dehors de l'archipel, ce qui est en accord avec la direction générale des courants le long du continent antarctique [S. EKMAN, 1953].

La vitesse de ces courants est relativement forte : 0,5 à 1 nœud. La valeur la plus forte a été observée au nord de l'archipel, entre les îles du Lion et Cuvier et la pointe nord-ouest de l'île des Pétréls; lors de la formation de la glace de mer en mars-avril 1961, cette zone était occupée par une « rivière », longtemps restée libre de glace, alors que la mer était gelée au nord et au sud.

Les courants peuvent être légèrement modifiés par les marées : au plus fort de la marée descendante, ils sont généralement annulés, parfois inversés. Les marées sont du type mixte : deux marées hautes et deux marées basses par jour, d'amplitude très inégale, le rapport de la marée diurne à la marée semi-diurne étant en moyenne de 1,5 [B. IMBERT, M. MARRET & F. TABUTEAU 1956].

L'amplitude des marées est généralement faible, de l'ordre de 90 centimètres. En 1952, le niveau le plus bas a été atteint le 14 mai et le

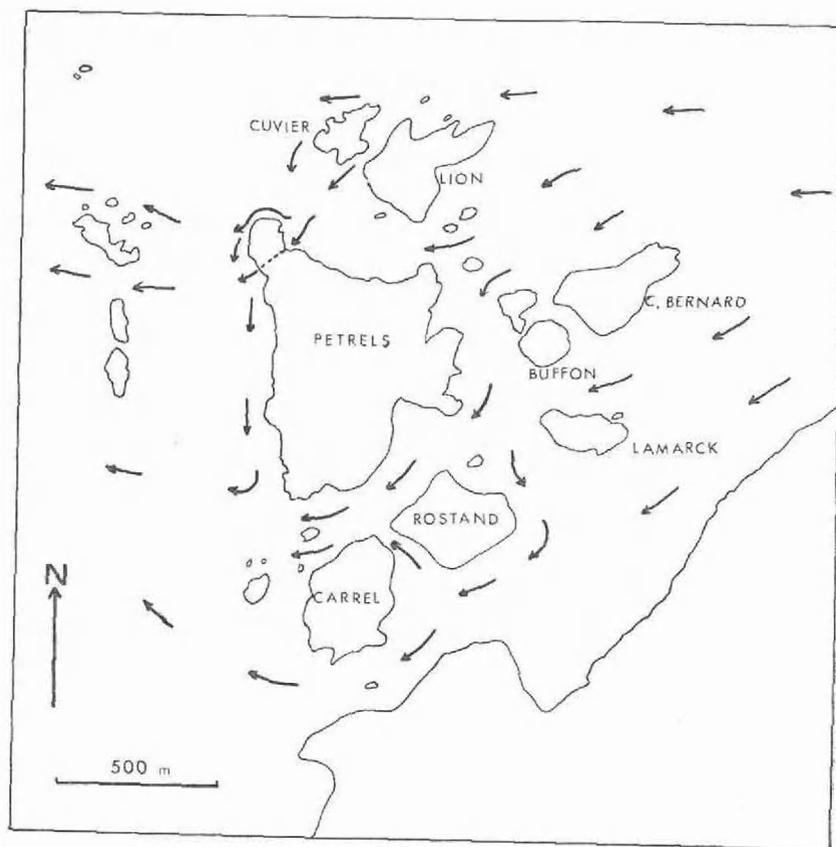


FIG. 8. — Direction des courants marins de surface dans l'archipel de Pointe-Géologie.

niveau le plus haut le 1^{er} septembre, la différence entre les deux étant de 224 centimètres mais cette amplitude est exceptionnelle.

Les glaces

Il est indispensable, lorsque l'on décrit le milieu marin des côtes de Terre Adélie, de donner un aperçu sur les formations glaciaires que l'on y observe. Plusieurs types de glaces se rencontrent :

La glace d'eau douce provient des glaciers voisins (Astrolabe) et a une origine continentale; elle se présente sous forme d'icebergs qui s'échouent sur les hauts-fonds ou qui dérivent vers le nord-ouest. Cette glace d'eau douce, en fondant, abaisse le degré de salinité des eaux, particulièrement en été (janvier) lorsque le soleil est le plus élevé au-dessus de l'horizon.

La banquette côtière (*ice-foot*) d'origine marine, provient de la congélation de l'eau de mer et des embruns sur les rochers littoraux.

Cette glace ne se forme qu'en été, en février ou mars, mais son action sur le milieu marin est très faible. Cette banquette glacée n'a qu'une conséquence : elle interdit toute vie dans le niveau supérieur de l'étage médiolittoral (seule exception : une Chlorophycée, *Ulothrix australis* Gain, s'y développe en décembre et janvier avant la formation de la banquette côtière).

La glace de mer dont nous avons déjà donné le détail de l'évolution pour 1961 [HUREAU, 1962b], se forme habituellement au cours du mois de mars. Son épaisseur s'accroît régulièrement jusqu'en septembre ou octobre pour atteindre environ 150 à 180 centimètres [J. RIVOLIER & J. DUHAMEL, 1956], puis diminue de 20 à 50 centimètres jusqu'à la débâcle en novembre ou décembre. Voici, par exemple, les épaisseurs mesurées en 1961, dans une zone (au sud de l'île Rostand) qui n'a jamais été atteinte par les débâcles partielles :

	10 mars	7 avril	11 mai	7 juil.	10 août	9 oct.	15 nov.	19 nov.
épaisseur (en cm)	6	15	50	90	150	130	100	débâcle totale

Ces dernières années, des débâcles partielles ont souvent été observées de mars à juillet : 3 en 1961 (24 avril, 18 mai et 7 juillet), 4 en 1962 de mars à juin [ARNAUD, 1964].

L'influence de la glace de mer est très importante sur le milieu marin : suppression de l'agitation de l'eau en surface, diminution et suppression quasi totale de l'éclairement. Ce dernier point est essentiel car, en tenant compte de la brièveté du jour à cette époque et de la plus ou moins épaisse couche de neige qui recouvre la glace, l'éclairement de l'eau de mer est nul, ou presque, durant sept mois. Les organismes végétaux et animaux vivent cependant très bien et même s'y reproduisent comme c'est le cas pour *Trematomus bernachii*, mais les répercussions physiologiques du manque de lumière sont certainement très grandes.

A notre connaissance, aucune mesure précise de la luminosité sous la glace de mer n'a encore été faite.

Températures de l'eau de mer

En ce qui concerne les températures, les salinités, l'oxygène dissous et le pH, les résultats proviennent d'échantillons prélevés en deux stations (voir fig. 3) : l'une, la station 1, située entre les îles Lamarck et Buffon (66°39'55"S, 140°01'25"E) sur un fond de 30 mètres; l'autre, la station 2, située au centre de la zone limitée par l'île Claude Bernard, l'île Lamarck et le glacier de l'Astrolabe (66°39'50"S, 140°02'E) sur un fond de 60 mètres.

Les résultats sont assez restreints car ces deux stations n'ont pu être étudiées complètement qu'en été. En hiver, seule la station 2 a pu

être utilisée; une cassure dans la glace de mer s'est maintenue en permanence à cet endroit. Par contre, dès le mois de mars, un iceberg s'est installé à l'emplacement de la station 1 et n'en est parti qu'en décembre.

En été, les prélèvements ont été faits, à l'aide d'une embarcation munie d'un treuil à main, avec des bouteilles à renversement type Mécaboliér et des thermomètres Richter et Wiese.

En hiver, par contre, les bouteilles à renversement étaient inutilisables, l'eau gelant à l'intérieur dès la remontée à la surface et les cristaux de glace gênant leur fonctionnement. Cependant des prélèvements réguliers en surface et à 5 mètres de fond ont pu être faits.

Les tableaux (n° 4 et 5) regroupent toutes les températures enregistrées aux stations 1 et 2. La figure 9 représente les variations de la température de surface à la station 2 au cours de l'année 1961. Les données concernant les deux stations d'août et décembre 1962 sont empruntées à P. ARNAUD [1964].

En été (décembre à février), la température de surface est comprise entre -1°C et -0,5°C (exceptionnellement + 0,7). A 50 mètres, elle reste constante autour de -1°C.

En hiver (mai à septembre), la température de surface reste à peu près constante aux environs de -1,80°C à -1,90°C. D'après les mesures hydrologiques, faites par P. ARNAUD au cours d'une station hivernale, les températures restent constantes depuis la surface jusqu'au fond.

Pendant la première période intermédiaire (mars à mai), la température subit une baisse rapide entraînant la formation de la glace de mer. Ce phénomène est en relation avec la chute de la température

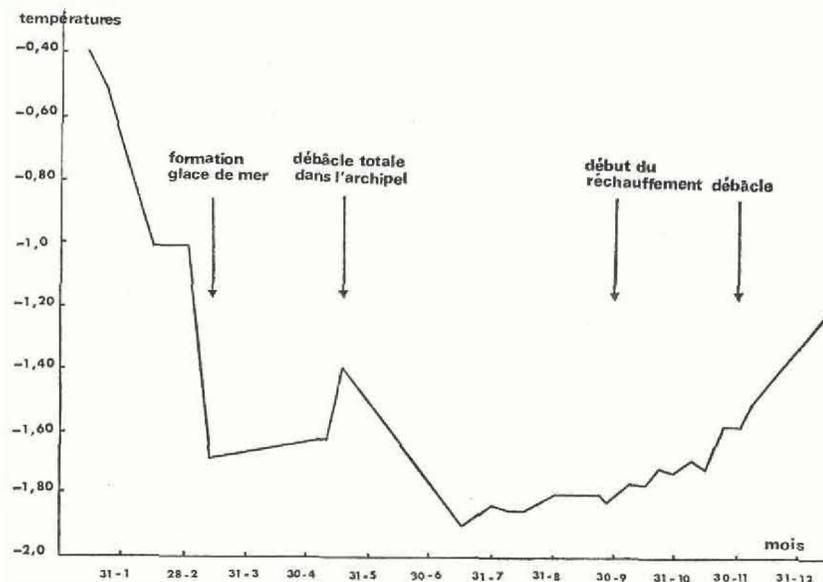


FIG 9. — Températures de surface observées à la station 2.

TABLEAU 4

Résultats hydrologiques à la station 1

Date	Profond. en mètres	Températures °C	Chlorinité Cl ‰	Salinité S ‰	σ_t
16-1-61	0	— 0,50	19,24	34,76	27,95
	5	— 0,90	19,18	34,65	27,88
	10	— 1,00	19,25	34,78	27,99
	15	— 1,00	19,31	34,88	28,07
	20	— 1,00	19,32	34,90	28,09
	25	— 0,90	19,19	34,67*	27,90
22-1-61	0	— 0,90	19,08	34,47	27,74
	5	— 0,60	19,05	34,42	27,68
	10	— 0,60	19,04	34,40	27,67
	15	— 0,70	19,03	34,38	27,66
	20	— 0,80	19,05	34,42	27,68
	25	— 1,00	19,06	34,43	27,71
29-1-61	0	0,00	18,97	34,27	27,54
	5	— 1,10	19,01	34,34	27,64
	10	— 1,00	19,00	34,33	27,62
	15	— 0,90	19,02	34,36	27,65
	20	— 1,00	19,05	34,42	27,69
	25	— 1,00	19,03	34,38	27,67
17-2-61	0	— 1,00	18,92	34,18	27,51
	5	— 1,00	18,98	34,29	27,59
	10	— 0,95	19,00	34,33	27,62
	15	— 0,90	18,97	34,27	27,58
	20	— 0,95	18,95	34,23	27,55
	25	— 1,00	18,98	34,29	27,59
26-2-61	0	— 1,00	18,93	34,20	27,52
	5	— 1,16	18,93	34,20	27,53
	10	— 1,32	18,96	34,25	27,57
	15	— 1,32	18,94	34,22	27,54
	20	— 1,37	18,93	34,20	27,53
	25	— 1,42	18,93	34,20	27,53
8-3-61	0	— 1,60	18,91	34,16	27,51
	5	— 1,60	18,77	33,91	27,30
	10	— 1,51	18,64	33,68*	27,11
	15	— 1,55	18,73	33,84	27,24
	20	— 1,60	18,71	33,80	27,21
	25	— 1,65	18,46	33,35*	26,85

TABLEAU 5

Résultats hydrologiques à la station 2

Date	Profond. en mètres	Températures °C	Chlorinité Cl ‰	Salinité S ‰	σ
16-1-61	0	— 0,40	19,25	34,78	27,97
	5	— 0,90	19,22	34,72	27,94
	10	— 1,00	19,26	34,79	28,00
	15	— 1,00	19,20	34,69*	27,91
	20	— 1,00	19,21	34,70	27,93
	30	— 0,90	19,28	34,83	28,03
22-1-61	0	— 0,50	19,28	34,83	28,03
	5	— 0,75	19,03	34,38	27,65
	10	— 0,85	19,06	34,43	27,70
	15	— 0,85	19,03	34,38	27,67
	20	— 0,90	19,01	34,34	27,64
	30	— 1,00	19,02	34,36	27,65
29-1-61	0	— 1,00	19,06	34,43	27,71
	5	— 1,00	19,02	34,36*	27,65
	10	0,00	18,97	34,27	27,54
	15	— 1,00	18,99	34,31	27,61
	20	— 1,00	19,00	34,33	27,62
	30	— 0,90	19,01	34,34	27,64
17-2-61	0	— 0,90	19,04	34,40	27,68
	5	— 0,90	19,02	34,36	27,65
	10	— 0,90	19,03	34,38	27,67
	15	— 0,90	18,93	34,20	27,52
	20	— 0,90	18,94	34,22	27,53
	30	— 0,90	18,96	34,25	27,56
26-2-61	0	— 0,90	18,96	34,25	27,56
	5	— 0,90	18,96	34,25	27,56
	10	— 0,90	18,97	34,27	27,58
	15	— 0,90	18,97	34,27	27,58
	20	— 0,90	18,97	34,27	27,58
	30	— 0,90	18,98	34,29	27,59
8-3-61	0	— 0,90	18,95	34,23*	27,55
	5	— 1,00	18,93	34,38	27,67
	10	— 1,00	19,00	34,33	27,62
	15	— 0,90	19,01	34,34	27,64
	20	— 0,90	19,04	34,40	27,68
	30	— 0,90	19,02	34,36	27,65
26-2-61	0	— 1,00	19,03	34,38	27,67
	5	— 1,16	18,94	34,22	27,53
	10	— 1,16	18,92	34,18	27,51
	15	— 1,27	18,94	34,22	27,54
	20	— 1,32	18,92	34,18	27,52
	30	— 1,27	18,93	34,20	27,53
8-3-61	0	— 1,32	18,93	34,20	27,53
	5	— 1,32	18,93	34,20	27,53
	10	— 1,27	18,94	34,22	27,54
	15	— 1,32	18,92	34,18	27,52
	20	— 1,27	18,93	34,20	27,53
	30	— 1,32	18,93	34,20	27,53
8-3-61	0	— 1,37	18,94	34,22	27,54
	5	— 1,16	18,92	34,18	27,51
	10	— 1,27	18,94	34,22	27,54
	15	— 1,32	18,92	34,18	27,52
	20	— 1,27	18,93	34,20	27,53
	30	— 1,32	18,93	34,20	27,53

Date	Profond. en mètres	Températures °C	Chlorinité Cl ‰	Salinité S ‰	σ_t
8-3-61	0	— 1,70	19,02	34,36	27,67
	5	— 1,60	18,94	34,22	27,55
	10	— 1,55	18,94	34,22	27,54
	15	— 1,60	18,93	34,20	27,54
	20	— 1,55	18,69	33,77*	27,18
	30	— 1,65	18,91	34,16	27,51
50	— 1,81	18,92	34,18	34,18	27,53
6-5-61	0	— 1,62	18,98	34,29	27,61
	5	— 1,60	18,985	34,30	27,62
	25	— 1,34	20,34	36,74*	27,59
16-7-61	0	— 1,91	18,96	34,25	27,59
	5	—	18,97	34,27	—
28-7-61	0	— 1,84	19,10	34,51	27,80
	5	—	19,15	34,60	—
4-8-61	0	— 1,85	18,84	34,04	27,42
	5	—	18,63	33,66*	—
12-8-61	0	— 1,85	19,05	34,42	27,72
	5	—	18,98	34,29	—
29-8-61	0	— 1,80	19,13	34,56	27,84
	5	—	18,97	34,27	—
11-9-61	0	— 1,80	18,84	34,04	27,42
	5	—	18,88	34,11	—
18-9-61	0	— 1,80	18,92	34,18	27,54
	5	—	18,99	34,31	—
25-9-61	0	— 1,82	18,94	34,22	27,56
	5	—	18,94	34,22	—
6-10-61	0	— 1,76	19,08	34,47	27,77
	5	—	19,06	34,43	—

Date	Profond. en mètres	Températures °C	Chlorinité Cl ‰	Salinité S ‰	σ_t
16-10-61	0	— 1,76	19,12	34,54	27,83
	5	—	19,07	34,45	—
28-10-61	0	— 1,71	18,93	34,20	27,54
	5	—	18,97	34,27	—
30-10-61	0	— 1,73	19,13	34,56	27,84
	5	—	19,14	34,58	—
6-11-61	0	— 1,68	19,12	34,54	27,83
	5	—	19,05	34,42	—
13-11-61	0	— 1,72	19,11	34,52	27,81
	5	—	19,06	34,43	—
20-11-61	0	— 1,57	19,12	34,54	27,82
	5	—	19,04	34,40	—
27-11-61	0	— 1,57	19,08	34,47	27,80
	5	—	19,09	34,49	—
4-12-61	0	— 1,49	19,10	34,51	27,79
	5	—	19,13	34,56	—
8-1-62	0	— 1,19	19,09	34,49	27,76
	5	— 1,56	19,09	34,49	27,77
	10	— 1,56	19,095	34,50	27,78
	15	— 1,67	19,10	34,51	27,80
	20	— 1,66	19,08	34,47	27,76
	30	— 1,70	19,09	34,49	27,78
	50	— 1,71	19,11	34,53	27,81
21-8-62	0	— 1,93	18,38	33,21	26,73
	5	— 1,85	18,92	34,18	27,52
	10	— 1,90	19,05	34,42	27,70
	15	— 1,81	18,87	34,09	27,44
	20	— 1,84	18,70	33,78	27,20
	30	— 1,89	19,00	34,33	27,63
	50	— 1,90	18,89	34,13	27,47
	60	— 1,87	18,89	34,13	27,47
	70	— 1,89	18,94	34,22	27,54
	77	— 1,88	18,94	34,22	27,54

Date	Profond. en mètres	Températures °C	Chlorinité Cl ‰	Salinité S ‰	σ_t
30-12-62	0	+ 0,71	18,90	34,16	27,49
	5	— 1,05	18,79	33,96	27,33
	10	— 1,10	18,79	33,95	27,32
	15	— 1,10	18,89	34,13	27,46
	20	— 1,15	18,88	34,12	27,45
	30	— 1,10	18,84	34,04	27,39
	50	— 1,14	18,88	34,12	27,45
	60	— 1,15	18,83	34,02	27,38

atmosphérique qui s'abaisse alors à -5° ou -10°C . La mi-mai a été marquée par une brusque élévation de la température de l'eau, en relation avec une débâcle totale de la glace de mer.

Pendant la seconde période intermédiaire (octobre à décembre), la température de l'eau monte très progressivement et atteint $-1,60^{\circ}\text{C}$ au moment de la débâcle.

D'après ces mesures, le gradient de température fond-surface est très faible ($0,1$ à $0,5^{\circ}\text{C}$), plus faible en hiver qu'en été, et l'amplitude annuelle est de $1,5^{\circ}\text{C}$ en surface et de 1°C à 50 mètres.

Les eaux de l'archipel de Pointe-Géologie montrent donc une remarquable homothermie quelles que soient les saisons ou les profondeurs.

Salinités de l'eau de mer

Les dosages des échantillons récoltés ont été faits par la classique méthode de Knudsen et les résultats sont groupés dans les tableaux 4 et 5 pour les stations 1 et 2. Les résultats d'août et décembre 1962 sont empruntés à P. ARNAUD. Le symbole Cl ‰ représente la chlorinité, S ‰ la salinité et σ_t le poids spécifique de l'eau de mer *in situ* (en réalité le poids spécifique est égal à $1 + \sigma_t/1000$).

La figure 10 représente les variations de la densité de l'eau en surface à la station 2 pendant l'année 1961. La figure 11 représente ces mêmes variations à 5 mètres de profondeur.

L'étude des valeurs obtenues pour la salinité des eaux montre plusieurs anomalies et appelle plusieurs remarques :

— Pendant l'été, chaque station complète est marquée par deux anomalies presque constantes dans la superposition des densités : l'une se situe entre 10 et 20 mètres de profondeur, l'autre au voisinage de 50 mètres. Les mêmes anomalies se retrouvent dans les données de P. ARNAUD pour 1962. Ces anomalies sont visibles sur les diagrammes T et S qui ont été représentés (fig. 12).

— Certaines valeurs de la salinité (marquées d'un astérisque dans les tableaux) sont anormalement hautes ou basses. Les dosages ont été répétés plusieurs fois et aucune explication n'est encore donnée à ce phénomène. J.S. BUNT [1960] signale des faits semblables près de la station australienne de Mawson ($67^{\circ}36'S$ et $62^{\circ}53'E$).

— La salinité en hiver, en surface et à 5 mètres, montre des valeurs moyennes plus basses qu'en été ($34,25\text{‰}$ contre $34,55\text{‰}$ en moyenne).

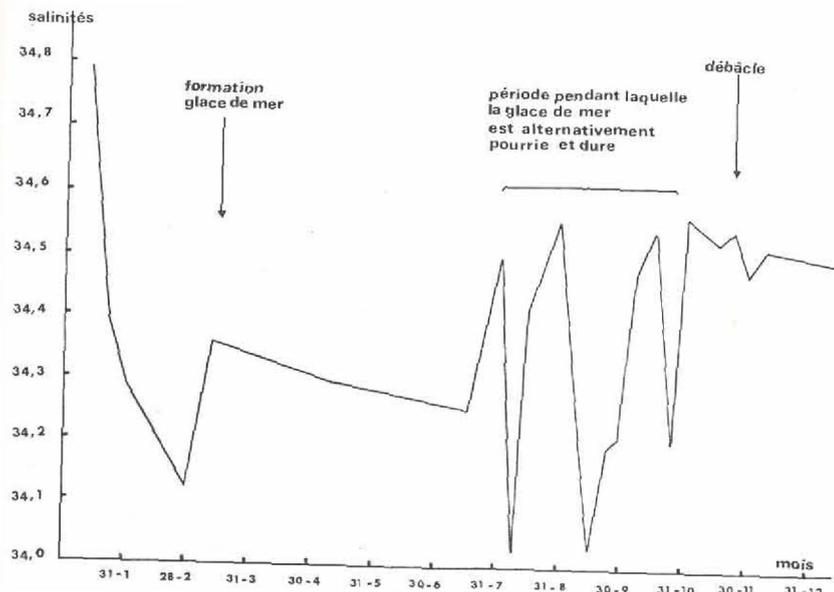


FIG. 10.— Salinités de l'eau de mer mesurées à la station 2 en 1961 (en surface).

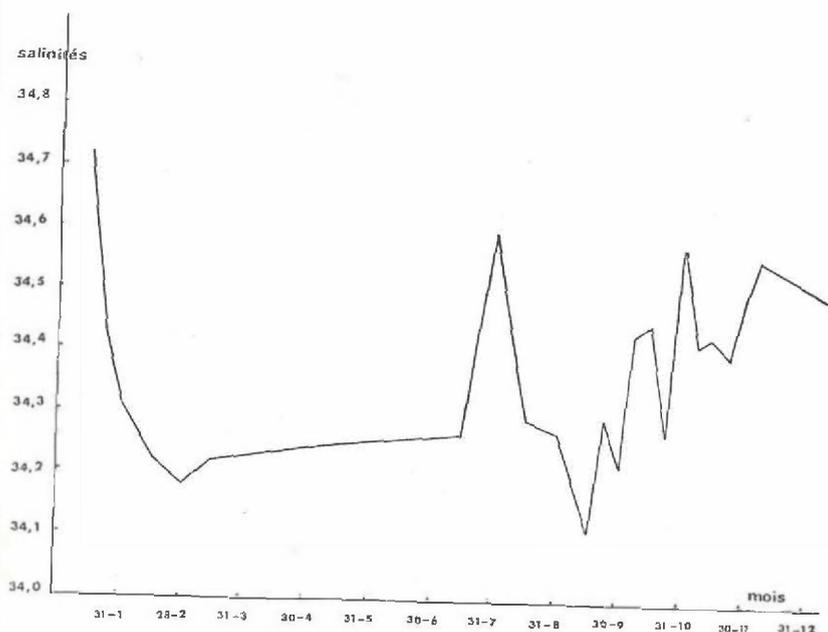


FIG. 11.— Salinités de l'eau de mer mesurées à la station 2 en 1961 (5 m de profondeur).

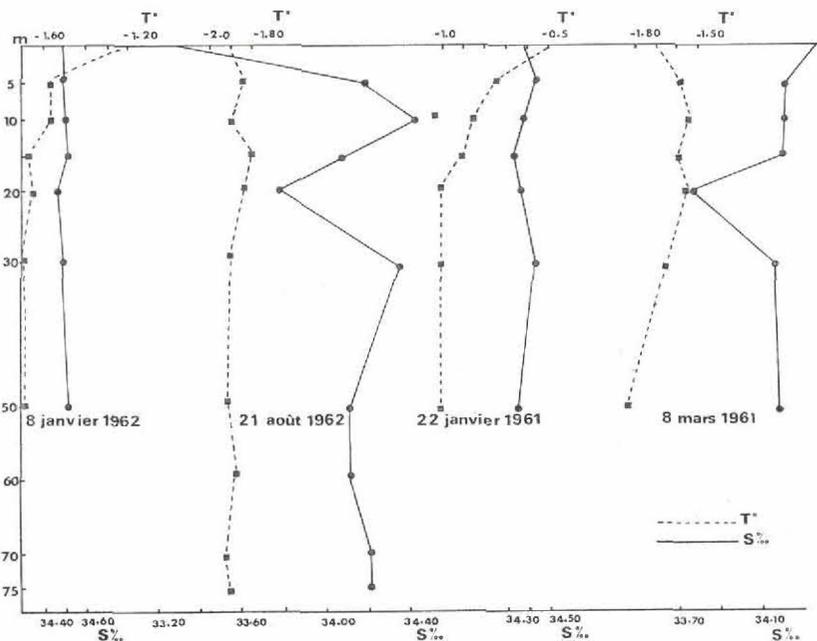


FIG. 12. — Valeurs de la salinité et de la température en Terre Adélie en fonction de la profondeur.

Ceci a déjà été signalé par J.S. BUNT en 1960 et nous a été confirmé par W.L. TRESSLER d'après des mesures faites à Mac Murdo Sound (base américaine, 77°51'S et 166°38'E).

— La salinité, après avoir diminué du début à la fin de l'été, augmente brusquement le 8 mars, au moment de la formation de la glace de mer. Cette augmentation est très forte en surface, faible à 5 mètres, nulle plus profondément. Au moment de la débâcle, la salinité accuse une diminution très nette. Enfin, il faut remarquer qu'à la fin de l'hiver et au printemps (août à octobre), les variations de la salinité sont très grandes (plusieurs dixièmes), surtout en surface. A la même époque, la glace de mer subissait des dégels et des regels successifs très nombreux. J.S. BUNT a mis en évidence à Mawson un phénomène analogue.

En résumé, les eaux dans l'archipel de Pointe-Géologie présentent un faible gradient de salinité (0,7 ‰ entre les valeurs les plus fortes et les valeurs les plus faibles); la salinité est, dans son ensemble, relativement basse (34,2 à 34,3 ‰ en moyenne) mais ses variations sont toujours étroitement liées à la formation ou à la disparition de la glace de mer ainsi qu'à la fonte des icebergs. La glace de mer a une salinité comprise entre 5,99 et 9,96 ‰, aussi est-il bien évident que le gel et le dégel alternés de l'eau entraînent des variations dans la salinité des eaux de surface. Les icebergs, dont la salinité est nulle, ont surtout

tendance à fondre en janvier lorsque le soleil est le plus haut au-dessus de l'horizon, ce qui explique la diminution de la salinité des eaux de surface au cours de l'été.

Oxygène dissous

Les dosages ont été faits par la méthode de Winkler; l'oxygène des échantillons était fixé immédiatement sur le terrain, en prenant bien soin d'éviter la congélation de l'eau avant ou après la fixation. Pour cela, aussitôt le prélèvement, les échantillons, fixés, étaient portés sous les vêtements ou bien à l'intérieur d'un weasel (véhicule à chenilles) chauffé.

Les résultats (tableau 6) sont très réduits et il est difficile d'en faire une interprétation. Les quantités indiquées sont exprimées en centimètres cubes par litre d'eau et en pourcentage de saturation par rapport à une eau de mer saturée en oxygène à -1°C et pour une chlorinité de 19 ‰ à la pression normale.

TABLEAU 6

Quantités d'oxygène dissous dans l'eau de mer en Terre Adélie (1961)

Dates	Station 1				Station 2			
	5 m		25 m		5 m		25 m	
	cm ³ /l	% saturation						
16-1-61	4,15	50	—	—	4,02	48	4,18	50
22-1-61	6,32	76	1,72	20	—	—	5,69	68
29-1-61	4,05	48	2,43	29	4,18	50	4,69	56
17-2-61	2,33	28	1,72	20	1,15	13	2,06	24
26-2-61	4,22	50	3,28	39	3,15	38	1,97	23
8-3-61	5,08	61	4,71	56	3,36	40	3,75	45

P. ARNAUD en 1962 a trouvé des valeurs analogues variant de 4,2 à 6,1 cm³ par litre. Ces quantités sont nettement inférieures à celles trouvées à Mawson par J.S. BUNT (6,27 à 14,45 cm³/l) mais celui-ci indique lui-même que ses échantillons d'eau ont été congelés avant fixation de l'oxygène et que ses résultats sont donc sujets à caution. Nos résultats sont plus faibles que ceux généralement mentionnés pour les eaux antarctiques : 4 à 7 cm³/l [H.U. SVERDRUP, M.W. JOHNSON & R.H. FLEMING, 1942], mais cette valeur générale n'est valable que pour les eaux océaniques. En ce qui concerne les eaux littorales, les faibles valeurs de la teneur en oxygène s'expliquent facilement par la

présence de la glace de mer, pendant 7 à 9 mois par an; en effet, celle-ci enlève à l'eau de mer ses deux sources d'oxygène : suppression ou diminution des échanges gazeux eau-atmosphère et ralentissement considérable de la photosynthèse des Algues sous-jacentes.

pH

Quelques mesures de pH ont été faites au moyen d'un pH-mètre Beckman étaloné sur une solution tampon de référence.

Les résultats pour les eaux littorales de Pointe-Géologie sont inscrits aux tableaux 7 et 8.

TABLEAU 7

Valeurs du pH de l'eau de mer en Terre Adélie (1961)

Dates	0 m	10 m	15 m	25 m	30 m	50 m
8-3-61	—	—	7,37	—	—	—
3-4-61	7,20	—	—	—	—	—
6-5-61	7,18	—	—	7,29	—	—
7-6-61	7,35	—	—	—	—	—
16-7-61	7,28	—	—	—	—	—
8-1-62	7,72	7,98	—	—	8,10	8,01

En 1962, P. ARNAUD a obtenu :

TABLEAU 8

Profondeur (en m)	21-8-62	30-12-62
0	7,50	7,40
5	7,41	7,26
10	7,47	7,54
15	7,47	7,52
20	7,31	7,77
30	7,50	7,60
50	7,68	7,23
60	7,57	7,43
70	7,86	—

Ces valeurs du pH, tant en 1961 qu'en 1962, sont anormalement basses puisque le pH des eaux océaniques de surface se maintient généralement entre 8 et 8,3.

Comme dans le cas de la teneur en oxygène, on peut expliquer l'abaissement observé du pH par la présence de la glace de mer : en effet, si les échanges avec l'atmosphère sont supprimés et si la photosynthèse des Algues est nulle pour faire place à la respiration (consommation d'O₂), la concentration en CO₂ de l'eau de mer doit augmenter, ce qui entraîne une diminution du pH.

On constate qu'en janvier 1962, lorsqu'il n'y a plus de glace de mer, le pH tend à reprendre une valeur normale : 7,72 à 8,10.

En résumé, nous constatons qu'au point de vue hydrologique, les eaux de l'archipel de Pointe Géologie forment un milieu caractérisé par une homothermie remarquable, une salinité assez faible, une teneur en O₂ basse et un pH peu alcalin. Ces trois derniers caractères sont étroitement liés à la glace de mer dont la présence ou l'absence entraîne des variations dans les caractères physico-chimiques de l'eau.

Il en résulte que ces eaux littorales présentent un ensemble de caractères assez voisins de ceux des eaux d'origine profonde. Cette constatation sera reprise plus loin, car nous verrons que les Poissons de ces régions présentent des caractères biologiques analogues à ceux des Poissons abyssaux.

b - Facteurs hydrologiques aux îles Kerguelen (Baie du Morbihan)

Courants et marées

Aucune étude n'a encore été faite sur les courants aux îles Kerguelen et il nous est actuellement impossible de préciser cette question.

Les marées aux îles Kerguelen sont bien connues : deux marées hautes et deux marées basses par jour, d'amplitudes sensiblement égales.

L'amplitude des marées est un peu plus forte qu'en Terre Adélie mais reste très faible : 210 centimètres en vive-eau et 40 centimètres en morte-eau.

Températures de l'eau de mer

Les échantillons d'eau servant aux mesures hydrologiques ont été prélevés en janvier et février 1964 et 1966 en 9 stations (fig. 13).

N° de la station	Profondeur	Emplacement
A	27 m	mouillage du Gallieni.
B	102 m	fosse de Channer.
C	110 m	bras Karl Luyken.
D	110 m	fosse de l'Océanographie.
E ₁	15 m	bras Baudissin.
E ₂	79 m	bras Ensensperger.
F	130 m	chenal de Port-Bizet.
G	100 m	chenal de Port-Jeanne d'Arc.
H ₁	49 m	passé Royale.
H ₂	91 m	sud de l'île Suhm.

Les prélèvements ont été réalisés selon une méthode identique à celle déjà utilisée en Terre Adélie.

En ce qui concerne les températures de surface tout au long de l'année 1962, elles sont empruntées à R. DELÉPINE [1963 b] et sont

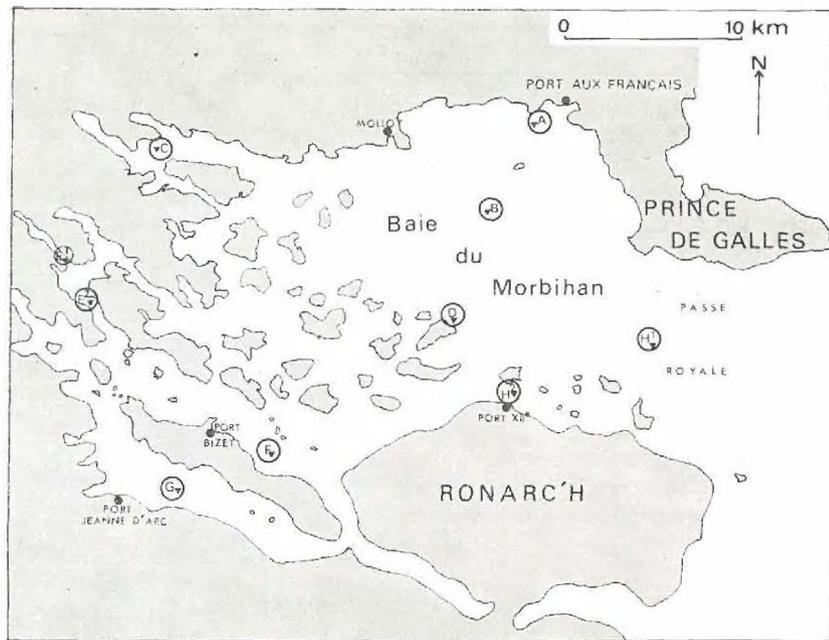


FIG. 13. — Carte de la baie du Morbihan (archipel de Kerguelen). Les lettres A à H indiquent l'emplacement des stations hydrologiques et les points de pêche principaux.

des moyennes calculées à partir des températures journalières relevées près du marégraphe. Ces températures prises près de la côte dans un endroit abrité ne représentent certainement pas, en valeur absolue, les températures de la baie du Morbihan, ni celles des eaux de l'archipel en général. En effet, on constate une différence de plus de 2°C entre les mesures faites en janvier près du marégraphe et celles faites le même mois aux stations A et B. Cependant, ces mesures près du marégraphe sont intéressantes : elles mettent en évidence les variations saisonnières de la température de l'eau littorale où vivent surtout les espèces que nous étudions.

Les résultats sont groupés dans les tableaux 9 et 10 et dans la figure 15; un diagramme T et S en fonction de la profondeur est donné pour la station B du 21 janvier 1964 (fig. 14).

L'observation de toutes ces mesures de température appelle les remarques suivantes :

— Les eaux de la station A (proche de la côte) sont toujours à une température plus élevée que les eaux de la station B. Cette différence, de 3 à 5 dixièmes de degré, peut être expliquée par l'apport des eaux douces (rivière de Port-aux-Français) dont la température en été peut atteindre ou dépasser 14° (maximum variable suivant les conditions météorologiques). Ce fait est encore confirmé par la comparaison des

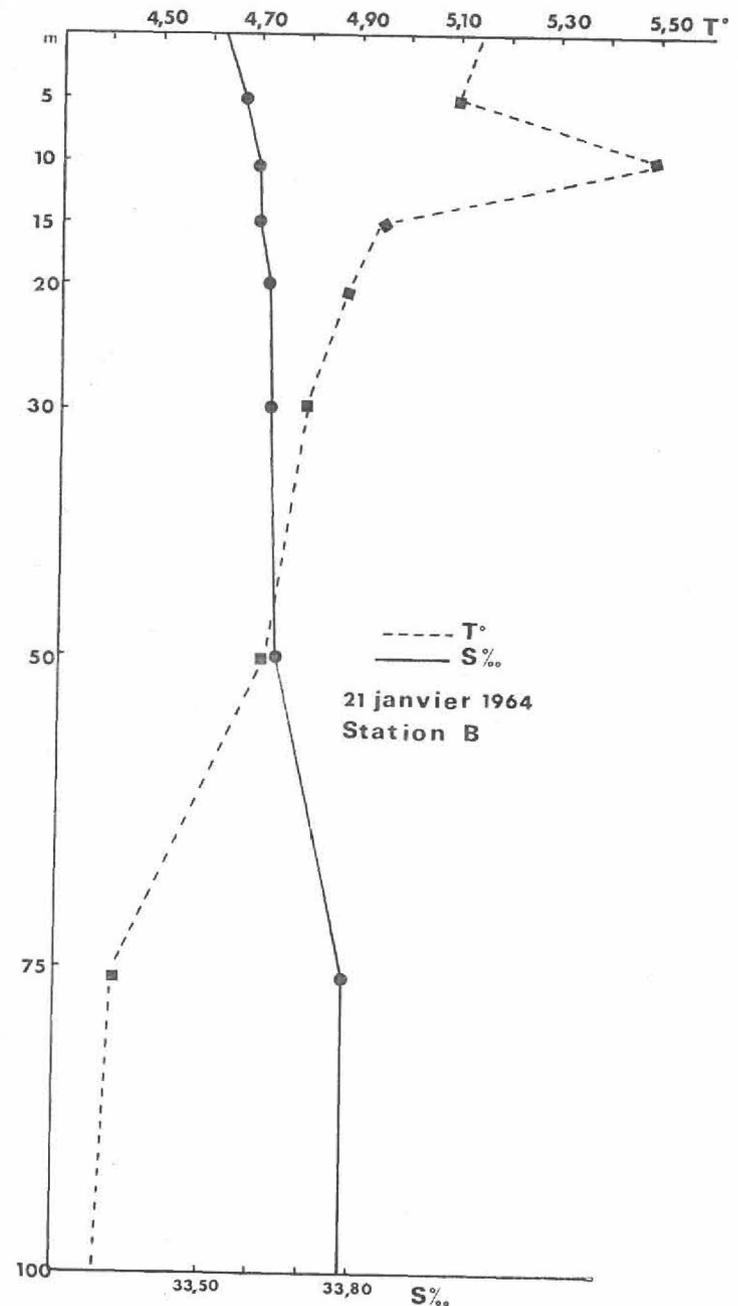


FIG. 14. — Valeurs de la salinité et de la température dans la baie du Morbihan en fonction de la profondeur.

TABEAU 9

Résultats hydrologiques aux stations A et B (janvier et février 1964)
et aux stations A à H (janvier-mars 1966)

Date et Station	Profond. en mètres	Températures °C	Cl ‰	S ‰	σ _t
St. A 17-1-64	0	5,50	18,475	33,37	26,35
	5	5,45	18,475	33,37	26,36
	10	5,50	18,480	33,39	26,37
	15	5,50	18,555	33,51	26,47
	20	5,40	18,510	33,44	26,42
	25	5,35	18,525	33,46	26,45
St. B 21-1-64	0	5,14	18,560	33,53	26,52
	5	5,10	18,585	33,57	26,55
	10	5,50	18,600	33,60	26,55
	15	4,94	18,605	33,60	26,61
	20	4,88	18,610	33,62	26,63
	30	4,80	18,610	33,62	26,64
	50	4,72	18,620	33,64	26,66
	75	4,42	18,695	33,77	26,79
	100	4,39	18,690	33,77	26,81
	St. A 22-1-64	0	5,57	18,485	33,39
5		5,15	18,505	33,42	26,45
10		5,15	18,530	33,48	26,47
15		5,13	18,535	33,48	26,48
20		4,99	18,555	33,51	26,52
25		4,89	18,600	33,60	26,61
St. B 30-1-64	0	5,27	18,585	33,57	26,53
	5	5,13	18,575	33,56	26,55
	10	5,09	18,585	33,57	26,55
	15	5,04	18,590	33,58	26,58
	20	5,00	18,650	33,69	26,66
	30	5,04	18,600	33,60	26,59
	50	5,00	18,575	33,56	26,55
	100	4,95	—	—	—
St. A 30-1-64	0	5,78	18,210	32,90	25,94
	5	5,29	18,440	33,31	26,33
	10	5,18	18,505	33,43	26,43
	15	5,15	18,510	33,44	26,45
	25	5,15	18,540	33,49	26,49

Date et Station	Profond. en mètres	Températures °C	Cl ‰	S ‰	σ _t
St. A 7-2-64	0	5,79	18,525	33,47	26,40
	5	5,79	18,530	33,48	26,41
	10	5,80	18,535	33,48	26,41
	15	5,74	18,550	33,51	26,45
	20	5,68	18,545	33,50	26,45
	25	5,60	18,555	33,52	26,47
St. B 11-2-64	0	5,55	18,580	33,57	26,50
	5	5,55	18,580	33,57	26,50
	10	5,55	18,580	33,57	26,50
	15	5,50	18,585	33,57	26,52
	20	5,50	18,590	33,58	26,53
	30	5,50	18,600	33,60	26,54
	50	5,40	18,600	33,60	26,55
	75	5,10	18,590	33,58	26,57
	100	4,89	18,610	33,62	26,63
	Date et Station	Profond. en mètres	Températures °C	S ‰	σ _t
St. A 8-1-66	0	6,05	33,48	26,38	8,50
	5	5,95	33,19	26,17	8,60
	10	5,60	33,69	26,57	8,15
	20	5,45	33,51	26,53	8,30
	27	5,35	33,86	26,75	8,40
St. A 23-1-66	0	6,05	33,53	26,42	8,1
	5	6,00	33,22	26,20	8,2
	10	5,90	33,28	26,24	8,2
	20	5,90	33,33	26,28 ^p	8,3
	27	5,85	33,33	26,29	8,3
St. G 24-1-66	0	5,65	32,99	26,11	7,40
	5	5,90	33,08	26,13	7,65
	10	5,75	33,08	26,18	7,7
	20	5,90	33,22	26,20	7,7
	30	5,65	33,12	26,21	7,8
	50	5,50	33,21	26,23	7,8
	75	5,25	33,26	26,32	7,8
	100	5,20	33,26	26,33	7,8
	St. E ₁ 28-1-66	0	6,55	31,89	25,22
5		6,50	32,00	25,31	7,8
15		5,45	33,03	26,14	7,4

Date et Station	Profond. en mètres	Températures °C	S ‰	σ_t	pH
St. E ₂ 28-1-66	0	5,35	32,48	25,65	7,2
	5	5,30	33,35	26,40	7,3
	10	5,30	33,39	26,43	7,4
	20	5,45	33,42	26,46	7,4
	50	5,10	33,42	26,47	7,2
	75	4,90	33,40	26,50	7,1
	St. C 31-1-66	0	5,45	33,17	26,20
5		5,40	33,12	26,21	7,75
10		5,40	33,17	26,25	7,54
20		5,35	33,17	26,26	7,43
30		5,35	33,17	26,26	7,43
50		5,30	33,24	26,30	8,82
75		5,05	32,24	26,32	—
100		4,50	33,24	26,36	7,43
110		4,50	33,22	26,35	7,22
St. F 4-2-66	0	6,20	32,61	25,70	8,40
	5	6,10	32,66	25,74	8,30
	10	6,05	32,56	25,66	8,30
	20	5,95	32,57	25,68	8,30
	50	5,35	32,65	25,75	8,20
	75	5,25	32,70	25,87	8,40
	100	5,05	32,61	25,91	8,60
130	4,95	32,52	25,85	8,45	
St. D 10-2-66	0	6,50	32,52	25,60	8,30
	5	6,35	32,56	25,66	8,50
	10	6,35	32,34	25,48	8,40
	20	5,60	32,34	25,50	8,40
	50	5,60	32,39	25,65	8,40
	75	5,45	32,36	25,65	8,25
	100	5,30	32,43	25,66	8,00
St. H ₁ 13-2-66	0	7,10	33,33	26,12	8,4
	5	6,90	33,48	26,25	8,3
	10	6,80	33,42	26,24	8,2
	20	6,70	33,37	26,26	7,7
	49	5,60	33,51	26,53	8,0
St. H ₂ 13-2-66	0	7,90	32,99	25,80	8,6
	5	7,45	32,92	25,80	8,6
	10	7,00	33,04	25,91	8,6
	20	6,80	33,06	26,06	8,4
	50	6,25	33,15	26,14	8,3
	75	6,15	33,17	26,15	7,9
	91	6,10	33,06	26,06	7,5

Date et Station	Profond. en mètres	Températures °C	S ‰	σ_t	pH
St. H ₂ 14-3-66	0	6,2	33,24	26,16	—
	5	6,0	33,01	26,01	—
	10	6,2	33,15	26,10	—
	20	6,1	33,12	26,10	—
	50	6,1	33,22	26,18	—
	75	6,05	32,90	25,93	—
	95	6,0	32,92	25,95	—

TABLEAU 10

Moyennes des températures de l'eau de mer superficielle
à Port-aux-Français (1962)
et dans l'archipel de Pointe-Géologie (1961)

	Port-aux-Français	Pointe-Géologie
Avril	+ 5,5	— 1,60
Mai	+ 4,5	— 1,65
Juin	+ 3,2	— 1,80
Juillet	+ 2,0	— 1,90
Août	+ 1,5	— 1,90
Septembre	+ 2,8	— 1,80
Octobre	+ 3,8	— 1,70
Novembre	+ 5,2	— 1,60
Décembre	+ 6,7	— 1,40
Janvier	+ 7,7	— 0,50
Février	—	— 1,00
Mars	—	— 1,40

stations E₁ et E₂ effectuées le même jour : la station E₁ très proche de nombreux déversoirs d'eaux douces présentent des températures plus élevées que la station E₂. Il en est de même pour les deux stations H₁ et H₂.

— En été, les températures de surface aux différentes stations varient de 5,10 à 7,90°C. A 100 mètres, elles varient de 4,39 à 6,10°C. Le gradient fond-surface est donc peu important (0,7 à 1,8°C), mais il est cependant moins faible qu'en Terre Adélie. En surface, ces chiffres peuvent augmenter pour des raisons locales, principalement près de la côte : 6,7° le long du littoral de Port-Jeanne d'Arc, 7,7° près du marégraphe de Port-aux-Français, 7,9° au sud de l'île Suhm.

— Les résultats présentés au tableau 9 montrent une élévation progressive et régulière de l'ensemble des températures depuis le début

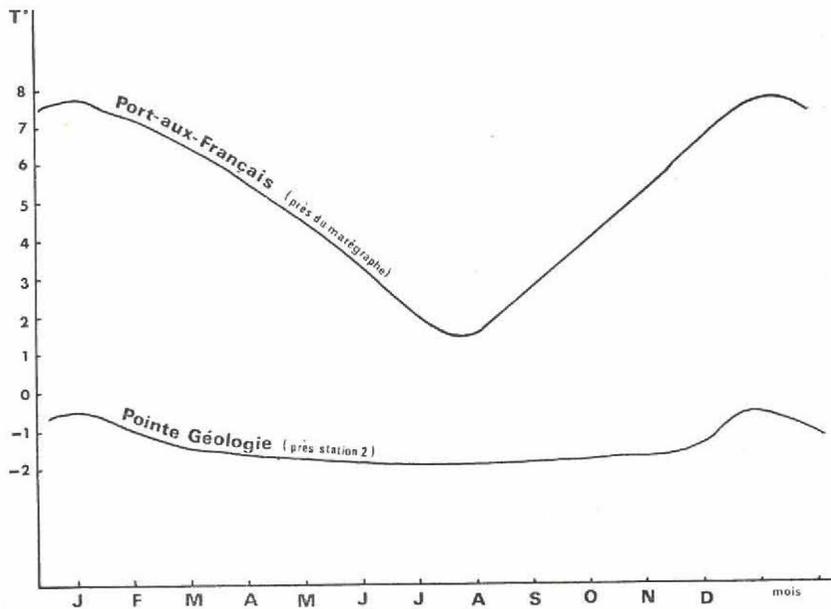


FIG. 15. — Températures moyennes de l'eau de mer superficielle à Pointe-Géologie (1961) et à Port-aux-Français (1962).

janvier jusqu'à la mi-février. Ensuite les températures de l'eau de mer tendent à baisser.

— En hiver, les seules mesures que nous possédions sont celles prises près du marégraphe. On constate que l'amplitude annuelle est alors de 5,2°C, cette valeur est nettement plus grande qu'en Terre Adélie.

La température des eaux en hiver descend rarement en-dessous de 0°. Il peut arriver très exceptionnellement que de la glace se forme en surface mais de façon fugitive (cas de l'hiver 1955).

Les eaux de la baie du Morbihan montrent donc une certaine homothermie, moins remarquable cependant que les eaux de Terre Adélie. Les Poissons aux îles Kerguelen seront donc moins rigoureusement sténothermes qu'en Terre Adélie.

Salinités de l'eau de mer

Le tableau 9 rassemble les résultats obtenus aux différentes stations. Ici encore on constate une différence entre les stations : celles situées près de la côte à proximité d'un déversoir d'eaux douces présentent des salinités plus faibles que les autres ; c'est le cas des stations A, G, F et surtout E₁ où la salinité en surface est inférieure à 32‰.

La salinité est dans son ensemble basse puisqu'elle varie en surface de 31,89 à 33,57‰.

Le gradient de salinité de la surface au fond est assez faible : 0,05 à 0,59‰. Cette salinité est nettement plus faible qu'en Terre Adélie, environ 1‰ en moins. Ces faibles valeurs sont en accord avec la faible salinité des eaux antarctiques et subantarctiques et, le fait que les eaux de Terre Adélie soient « anormalement » plus salées provient, à notre avis, du rôle joué par la glace de mer dans cette zone.

La salinité des eaux semble influencer la répartition des Poissons à l'intérieur de la baie du Morbihan. En effet dans le bras Baudissin, là où la salinité est particulièrement basse (32‰), aucune capture n'a pu être réalisée, alors que l'abri algal habituel (*Macrocystis pyrifera*) y est présent.

Oxygène dissous

Un mode opératoire utilisant la méthode de Winkler et dérivé de la technique de M. FOX et C.A. WINGFIELD, a été employé pour le prélèvement des échantillons d'eau : des quantités de 10 cm³ d'eau sont prélevées dans une seringue en plexiglass*, et une simple rotation d'un ou deux tours du système de blocage du piston permet d'introduire les quantités nécessaires de chlorure de manganèse et d'iode de potassium utilisées pour la fixation de l'oxygène dissous. Dans cette seringue spéciale, l'eau de mer n'entre en contact qu'avec du plexiglass et est complètement isolée de l'air ambiant.

Les échantillons fixés étaient dosés au laboratoire par le Thiosulfate de sodium, aussitôt après le retour à terre.

Au cours de la campagne d'été 1966, nous avons utilisé, conjointement à la méthode précédente, une nouvelle méthode potentiométrique utilisant la diffusion des molécules d'oxygène dissoutes, à travers une membrane perméable. Cette méthode est précise et exacte mais les membranes utilisées ont malheureusement une durée d'utilisation très limitée. Les résultats obtenus sont indiqués dans le tableau 11.

TABLEAU 11

Oxygène dissous dans les eaux : baie du Morbihan

Profondeurs stations et dates	0 m		5 m		10 m		20 m		50 m		75 m		100 m ou le fond	
	cm ³ /l	% sat.	cm ³ /l	% sat.										
A 17-1-64	—	—	9,75	136	—	—	7,23	100	—	—	—	—	—	—
B 21-1-64	—	—	9,85	133	—	—	9,33	126	—	—	—	—	—	—
A 22-1-64	—	—	7,74	107	—	—	9,75	135	—	—	—	—	—	—
A 30-1-64	—	—	9,85	136	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B 30-1-64	—	—	9,75	135	—	—	10,72	148	—	—	—	—	—	—
A 7-2-64	—	—	8,89	125	—	—	9,75	137	—	—	—	—	—	—
B 11-2-64	—	—	8,61	121	—	—	5,92	83	—	—	—	—	—	—
E ₂ 28-1-66	12,45	170	9,70	132	9,80	132	8,38	114	8,58	117	8,92	122	—	—
C 31-1-66	12,40	170	7,75	106	7,54	103	7,43	101	8,82	120	—	—	7,43	101
F 4-2-66	8,58	117	7,97	109	—	—	7,47	102	7,47	102	7,37	100	7,27	99
D 10-2-66	—	—	7,24	99	8,67	118	8,57	117	—	—	—	—	7,07	95
H ₁ 13-2-66	8,48	121	8,08	115	8,78	125	9,99	142	8,38	119	—	—	—	—
H ₂ 13-2-66	6,56	92	6,56	92	6,86	96	6,76	95	6,66	93	6,76	95	6,66	93

* Cette seringue a été réalisée par Monsieur A. BÉTRANCOURT selon les plans de Monsieur WURTZ, Directeur de la Station d'hydrobiologie du Paralet.

Ces valeurs de l'oxygène dissous dans l'eau de mer sont nettement plus élevées que celles mesurées en Terre Adélie puisque, dans presque tous les cas, l'eau est sursaturée en oxygène. Ces valeurs sont supérieures à celles indiquées par H.U. SVERDRUP, M.W. JOHNSON et R.H. FLEMING [1942] mais les eaux étudiées ici sont particulières : ce sont des eaux de surface ou de faible profondeur, mélangées à des eaux douces sursaturées en oxygène.

pH

Quelques mesures de pH ont été réalisées au moyen d'un pH-mètre portatif Jouan. Toutes les mesures sont indiquées dans le tableau 9 et sont comprises entre 7 et 8,6. Comme en Terre Adélie, le pH est donc relativement bas, ce qui est probablement lié à la faible teneur en carbonates : les eaux douces, coulant sur des roches basaltiques, sont très pauvres en carbonates et sont acides; elles agissent ainsi sur le pH des eaux de la baie du Morbihan.

TABLEAU 12

Tableau récapitulatif des conditions hydrologiques en Terre Adélie et aux îles Kerguelen

			Terre Adélie (archipel de Pointe-Géologie)	Kerguelen (baie du Morbihan)
températures moyennes	été	surface	— 0,5 °C	+ 5,51 °C
		50 m	— 1,0	+ 5,04
	hiver	surface	— 1,85	+ 2,10
		50 m	— 1,90	—
salinités moyennes		surface 50 m	34,32 ‰ 34,33	33,40 ‰ 33,60
oxygène dissous			4,50 cm ³ /litre	8,39 cm ³ /litre
pH moyen			7,54	7,91

Transparence des eaux

Une détermination très grossière de la transparence des eaux a été faite en utilisant un disque de Secchi.
La profondeur à laquelle ce disque disparaît à la vue varie entre

10 et 14,50 mètres selon la présence ou l'absence de nuages. Ces mesures ont toujours été faites entre 10 et 15 heures, donc au moment où le soleil est le plus élevé au-dessus de l'horizon. Le coefficient d'extinction de ces eaux peut alors être estimé (selon POOLE et ATKINS) à 0,11 ou 0,17 et la profondeur de la couche euphotique (selon J.D.H. STRICKLAND) à 25 ou 35 mètres. Ceci expliquerait qu'au cours de nos dragages, nous n'ayons jamais rencontré d'Algues au-delà de 30 ou 35 mètres de fond.

En résumé sur le plan hydrologique, les eaux de l'archipel de Kerguelen (baie du Morbihan) présentent tous les caractères généraux des eaux océaniques antarctiques et subantarctiques : homothermie, salinité très faible, forte teneur en oxygène, pH faiblement alcalin.

D - FACTEURS BIOTIQUES

a - Considérations générales

L'un des caractères principaux de la vie animale et végétale dans les régions antarctiques est l'extraordinaire contraste qui existe entre la vie terrestre et la vie marine. La première est très pauvre et réduite, alors que la seconde est extrêmement riche, non pas en espèces, mais en individus.

En Terre Adélie, la végétation terrestre se limite à quelques espèces de Lichens pauvrement représentés et à une espèce d'Algue verte. Les végétaux supérieurs sont absents, mais par contre une microflore bactérienne a été décrite par PRÉVOT et MOUREAU [1952]. Aucun animal proprement terrestre n'a été rencontré dans l'archipel de Pointe-Géologie et tous les Vertébrés supérieurs vivent à partir de la mer. Les principales espèces sont : le Phoque de Weddell (*Leptonychotes Weddelli* (Less.)), le Phoque Crâhier (*Lobodon carcinophagus* (Hombron et Jacquinot)), de nombreux Pétrels, le Manchot Empereur (*Aptenodytes forsteri* Gray) et le manchot Adélie (*Pygoscelis adeliae* Hombron & Jacquinot).

Aux îles Kerguelen, la végétation terrestre reste pauvre malgré la présence de quelques dizaines d'espèces de Phanérogames et Cryptogames vasculaires; aucun arbre ou arbuste n'y a été signalé. La faune terrestre originelle est surtout représentée par des Insectes, des Annélides et divers Invertébrés. Les Vertébrés terrestres actuellement présents ont tous été importés par les hommes : Souris, Rats, Lapins, Chats, Rennes, Mouflons et Moutons; les seuls Mammifères indigènes rencontrés à terre sont l'Éléphant de mer (*Mirounga leonina* (L.)) et l'Otarie de Kerguelen (*Arctocephalus gazella* (Peters)). Les Oiseaux, très nombreux, sont principalement les Procellariens, le Skua (espèce existant également en Terre Adélie) (*Catharacta skua* (Mathews)), le Manchot Royal (*Aptenodytes patagonica* Miller), le Manchot Papou (*Pygoscelis papua* (Forster)), le Gorfou sauteur (*Eudyptes cristatus* (Miller)), et le Grand Albatros (*Diomedea exulans* L.); 27 espèces d'Oiseaux ont été dénombrées par P. PAULIAN en 1951.

La vie marine est très intense que ce soit en Terre Adélie ou aux îles Kerguelen. Les Algues dont l'importance est très grande pour la biologie des Poissons Nototheniidae ont été citées au début de ce chapitre.

La faune benthique est très riche, tous les groupes d'Invertébrés y sont représentés. En Terre Adélie, ce sont les Échinodermes qui constituent le groupe le plus important du benthos, avec surtout *Odontaster validus* Kœhler, *Diplasterias brucei* (Kœhler), *Ophiura mimaria* (Kœhler) et *Sterechinus neumayeri* (Meissner) [P. ARNAUD, 1964].

Les Mollusques et les Crustacés jouent également un rôle important par leur biomasse et certaines espèces sont à la base du régime alimentaire des Poissons, en particulier les différentes espèces d'Isopodes du genre *Antarcturus* et d'Amphipodes divers.

Aux îles Kerguelen, la faune benthique est également très variée; les groupes les plus importants pondéralement sont par ordre décroissant : les Crustacés Isopodes et Amphipodes, les Mollusques, les Spongiaires, les Annélides, les Ophiures et les Holothuries.

Cette appréciable richesse des Invertébrés benthiques est un facteur très important pour la faune ichthyologique qui est ainsi assurée d'une nourriture abondante tout au long de l'année.

b - La faune ichthyologique

La caractéristique essentielle de cette faune est la pauvreté des espèces opposée à l'abondance des individus, laquelle est souvent méconnue des membres des différentes expéditions ou même des biologistes qui ont séjourné sur place [P. GRUA, 1964]. Ces Poissons sont tous benthiques, ils fuient les eaux très éclairées et ne sont pratiquement capturés que la nuit durant l'été ou bien le jour au cours de l'hiver antarctique lorsque la glace de mer diminue l'éclairement des eaux. Pendant le jour en été, les Poissons se cachent dans les épais bancs d'Algues ou dans les anfractuosités des rochers. Le 6 février 1964, une longueur de 100 mètres de filet, mouillé dans la baie du Morbihan par 5 mètres de fond pendant toute une nuit, a permis la récolte de 145 Poissons appartenant à 4 espèces. Une pêche analogue effectuée du 16 au 18 mars 1966 a rapporté en trois nuits 330 Poissons de 8 espèces.

Le 29 septembre et le 1^{er} octobre 1961, dans l'archipel de Pointe-Géologie, une nasse immergée pendant 48 heures par 50 mètres de fond et relevée 2 fois, a fourni 85 Poissons appartenant à 2 espèces. Ces trois exemples montrent bien l'abondance de la faune ichthyologique dans les zones que nous avons étudiées et sont suffisants pour détruire la légende affirmant l'absence de Poissons dans ces régions et particulièrement aux îles Kerguelen.

La liste des espèces capturées s'établit ainsi, par ordre d'abondance (celles marquées d'un astérisque font spécialement l'objet de ce travail) :

ARCHIPEL DE POINTE-GÉOLOGIE (Terre Adélie)

Nototheniidae

- * *Trematomus bernacchii* Boulenger, 1902
- * *Trematomus hansonii* Boulenger, 1902
- * *Notothenia neglecta* Nybelin, 1951
- Trematomus newnesi* Boulenger, 1902
- Trematomus borchgrevinkii* Boulenger, 1902
- Trematomus centronotus* Regan, 1914
- Pleuragramma antarcticum* Boulenger, 1902
- Dissostichus mawsoni* Norman, 1937

Bathyaconidae

- Gymnodraco acuticeps* Boulenger, 1902
- Gymnodraco victori* Hureau, 1963

Harpagiferidae

- Artedidraco loennbergi* Roule, 1913
- Artedidraco skottsbergi* Lönnberg, 1905

BAIE DU MORBIHAN (Kerguelen)

Nototheniidae

- * *Notothenia cyanobrancha* Richardson, 1844
- * *Notothenia rossii* Richardson, 1844
- * *Notothenia macrocephala* Günther, 1860
- Notothenia acuta* Günther, 1880
- Notothenia mizops* Günther, 1880
- Notothenia coriiceps* Richardson, 1844
- Notothenia brevipectoralis* Hureau, 1966

Chaenichthyidae

- Chaenichthys rhinoceros* Richardson, 1844
(= *Ch. rugosus* Regan)

Harpagiferidae

- Harpagifer bispinnis* (Schneider, 1801)

Muraenolepididae

- Muraenolepis marmoratus* Günther, 1880

Congiopodidae

- Zanclorhynchus spinifer* Günther, 1880

Rajidae

- Raja eatonii* Günther, 1879
- Raja murrayi* Günther, 1880

D'après ces deux listes, on constate que la famille des Nototheniidae est nettement dominante, mais que seul le genre *Notothenia* est représenté aux Kerguelen. Nous aborderons plus loin, au chapitre II, tous les problèmes de systématique, en particulier celui concernant les rapports entre *Notothenia coriiceps* et *Notothenia neglecta**.

* Dans la suite de ce travail, nous ne répéterons que rarement les noms des auteurs des espèces; il suffira de se reporter à la liste ci-dessus.

c - Prédateurs

Tous ces Poissons benthiques attirent la convoitise de nombreux prédateurs et en particulier des Phoques : Phoques de Weddell en Terre Adélie et Éléphant de mer aux Kerguelen. Dans les deux zones géographiques, le Léopard de mer (*Hydrurga leptonyx* (Blainville)) ne dédaigne pas les Poissons, bien que ses proies soient souvent plus grosses [P. PAULIAN, 1953]. Parmi les Oiseaux, qui ne s'attaquent qu'aux très petites espèces ou aux individus très jeunes, il faut surtout citer les Manchots, les Pétrils, les Cormorans et les Mouettes.

Enfin, dans une dernière catégorie de prédateurs, on doit placer les Poissons eux-mêmes qui s'attaquent aux jeunes d'autres espèces ou aux œufs fixés sur les Algues : nombreux sont les contenus stomacaux observés qui contenaient des débris de Poissons ou des œufs.

CHAPITRE II

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE DES NOTOTHENIIDAE

Dans ce chapitre, nous avons réuni les caractéristiques systématiques des espèces qui font l'objet de ce travail. Les diverses espèces de la famille sont très voisines les unes des autres, aussi il a semblé utile d'envisager également certains caractères morphométriques : relations entre longueur et poids, entre longueur de la tête et longueur standard, entre longueur de la tête et distance interorbitaire. Enfin, nous avons repris toutes les connaissances actuelles pour établir la répartition biogéographique de chaque espèce étudiée.

Un tel chapitre de systématique nous a semblé indispensable au début de ce travail, afin de bien situer et préciser les espèces dont la biologie est le sujet essentiel de notre étude.

A - PLACE DES NOTOTHENIIDAE DANS LA CLASSIFICATION DES POISSONS

Les Nototheniidae sont des Téléostéens Perciformes; ils appartiennent au sous-ordre des Trachinoidei à côté des Trachinidae (Vives) et des Uranoscopidae. L. BERTIN et C. ARAMBOURG [1958] dans leur classification des Poissons ont réuni sous le terme « Nototheniidae » plusieurs familles qu'il est nécessaire de séparer en raison de leurs nombreuses différences anatomiques, morphologiques et physiologiques.

C.T. REGAN [1914], à partir des récoltes de la *Terra Nova*, puis J.R. NORMAN [1938], avec les collections de l'Expédition antarctique australienne, de la B.A.N.Z.A.R.E. et de l'Expédition du *Discovery* ont publié successivement d'importantes révisions de ce groupe de Poissons antarctiques.

A la suite de ces auteurs, nous dirons que, dans le sous-ordre des Trachinoidei, la superfamille des Notothenioidea regroupe les familles suivantes : Nototheniidae, Harpagiferidae, Bathydraconidae, Chaenichthyidae et Bovichthyidae. Cette super-famille est caractérisée morphologiquement par la présence d'une seule narine de chaque côté de la tête (au lieu de deux) et ostéologiquement par l'absence de la lame sous-oculaire.

Les Notothenioidea représentent dans l'Antarctique 75 p.100 des espèces de Poissons et les Nototheniidae 32 p.100 (60 p.100 dans les deux régions étudiées). La distribution des cinq familles est très

intéressante : les quatre premières sont surtout antarctiques tandis que la cinquième (*Bovichthyidae*) est antiboréale, c'est-à-dire largement répandue dans les eaux tempérées de l'hémisphère sud.

B - SYSTÉMATIQUE DES NOTOTHENIIDAE ET DESCRIPTION DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

La famille des *Nototheniidae* présente les caractères suivants : corps recouvert d'écailles (cténoïdes ou cycloïdes), museau pas ou peu allongé, palatins et ptérygoïdes normalement développés, absence de dents palatines, membranes branchiostèges réunies en un pont à travers l'isthme branchial, opercule normal, dorsale épineuse présente.

Cette famille compte cinq genres dont les deux principaux sont *Notothenia* Richardson, 1844 (30 espèces) et *Trematomus* Boulenger, 1902 (13 espèces).

Les six espèces dont nous donnons les diagnoses appartiennent à ces deux genres dont le dernier est strictement antarctique.

a - Problème de la séparation des genres *Notothenia* et *Trematomus*

Ces deux genres, très voisins, ne se distinguent que par un caractère ostéologique de la ceinture pectorale : position du foramen par rapport à la scapula et à l'hypocoracoïde. Dans le genre *Trematomus*, ce foramen est entièrement percé dans la scapula, alors que, dans le genre *Notothenia*, il est compris entre la scapula et l'hypocoracoïde. Ce caractère ostéologique a tout d'abord été utilisé par G.A. BOULENGER [1902] qui lui attribua primitivement la valeur d'un caractère de famille, puis d'un caractère générique (voir fig. 16).

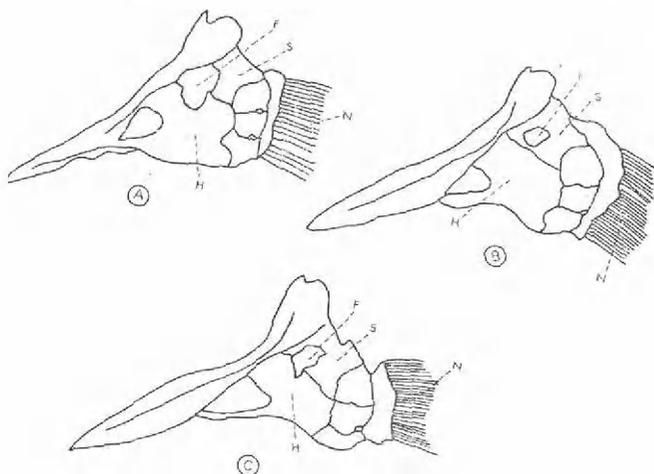


FIG. 16. — Squelette des ceintures pectorales : A - *Notothenia coriiceps neglecta*; B - *Trematomus bernacchii*; C - *Trematomus hansonii* « anormal ». F : foramen, S : scapula, H : hypocoracoïde, N : nageoire pectorale.

Or, dès 1912, P. PAPPENHEIM signale que ce caractère présente de nombreuses exceptions : chez certaines espèces du genre *Notothenia* ou du genre *Trematomus*, le foramen occupe une position variable et intermédiaire entre les deux genres. Nous-mêmes, en 1961, avons trouvé 8 exemplaires de *Trematomus hansonii* dont la ceinture pectorale possède un foramen de *Notothenia* [J.-C. HUREAU, 1962a].

Il semble donc que ce caractère ostéologique ne soit pas suffisamment valable pour séparer les deux genres. P. PAPPENHEIM a essayé de donner une liste d'autres caractères génériques distinctifs, mais ceux-ci ne sont pas précis et n'ont aucune valeur réelle.

Nous avons tenté de trouver des indices définissant ces deux genres, autres que la position du foramen scapulaire, en utilisant les écailles, le nombre et la répartition des vertèbres ou les otolithes; mais tous les essais ont été infructueux. Ce n'est pas ici la place d'une étude détaillée systématique et nous ne voulons que soulever le problème et non le résoudre. Mais il semble que les deux genres *Notothenia* et *Trematomus* soient artificiels : ou bien ces deux genres devraient être regroupés en un seul, ou bien les espèces devraient être réparties autrement entre les deux genres. C'est ainsi qu'à tous points de vue, *Notothenia cyanobrancha* est beaucoup plus proche de *Trematomus hansonii* ou de *Trematomus bernacchii* que de *Notothenia rossii*, particulièrement en ce qui concerne l'otolithe : toutes les espèces de *Notothenia* observées (7 espèces), sauf *N. cyanobrancha*, présentent un otolithe dont la *cauda* et l'*ostium* sont reliés par un sillon assez profond (voir fig. 17), alors que chez les *Trematomus* (4 espèces observées) et chez *N. cyanobrancha*, ces deux parties du *sulcus* sont séparées par un *collum* très net.

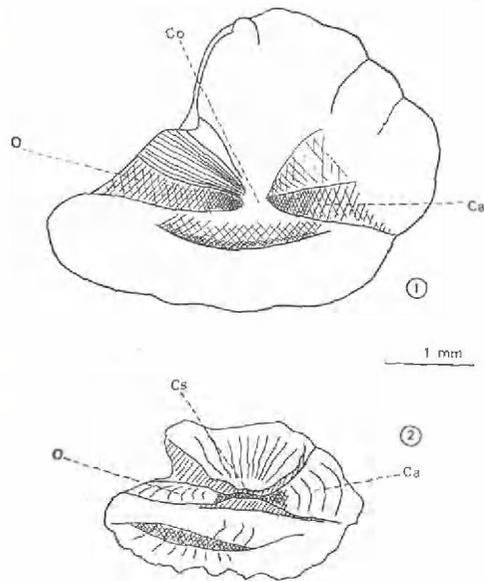


FIG. 17. — Otolithes de *Trematomus* (1) (*T. bernacchii*) et de *Notothenia* (2) (*N. coriiceps neglecta*). Ca : cauda, Co : collum, O : ostium.

De plus, du point de vue physiologique, nous verrons plus loin que tous les *Trematomus* (et *N. cyanobrancha*) ont un rapport gonadosomatique qui atteint avant la ponte de très fortes valeurs (de l'ordre de 20 p. 100), alors que chez les *Notothenia* ce rapport ne dépasse jamais 10 à 12 p. 100 et se maintient généralement en dessous de 5 p. 100.

b - Diagnose sommaire des six espèces étudiées

Le tableau 14, placé à la fin de ces diagnoses résume les principaux caractères des six espèces étudiées; aussi, dans les diagnoses ci-dessous ne seront détaillées que les formules radiaires et les colorations. A propos de chaque espèce, certains problèmes de systématique seront évoqués.

1. *Trematomus bernacchii* Boulenger (fig. 18)

203 individus ont été observés : 63 mâles et 140 femelles, soit 31 p. 100 de mâles et 69 p. 100 de femelles (si l'on calcule l'intervalle de confiance de ce pourcentage, on trouve qu'il y a 95 p. 100 de chances pour que la proportion des mâles soit 31 ± 6 p. 100 et que la proportion des femelles soit 69 ± 6 p. 100). Le taux de masculinité (nombre de mâles pour 100 femelles) est assez faible : 45.

La *formule radiaire* s'établit ainsi (au numérateur, nombre de rayons et au dénominateur, nombre d'individus) :

Dorsales :	IV - V - VI
	<u>28 - 160 - 15</u>
	34 - 35 - 36 - 37 - 38 - 39 (nombre de rayons)
	<u>4 - 14 - 63 - 86 - 34 - 2</u> (nombre d'individus)
Anale :	31 - 32 - 33 - 34 - 35
	<u>3 - 27 - 105 - 60 - 8</u>
Pectorale :	22 - 23 - 24 - 25 - 26
	<u>2 - 18 - 114 - 67 - 2</u>

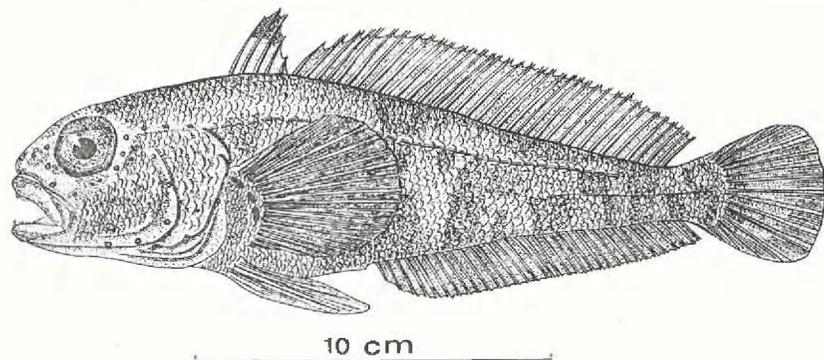


FIG. 18. — *Trematomus bernacchii* Boulenger.

Aucune différence significative dans le nombre de rayons n'a été trouvée entre les deux sexes.

Les autres caractères seront énumérés dans le tableau 14, aussi nous n'indiquerons ici que la *coloration* : le corps est de teinte générale ocre-rose; les flancs portent des bandes ou taches verticales fauves ou noires. Les nageoires dorsales et anale sont brun-ocre. Les nageoires pectorales, brunes, sont ornées d'une multitude de points clairs; leur base porte trois taches vertes allongées, présentes chez tous les individus immatures et matures. Les écailles cténoïdes donnent aux flancs un aspect strié très visible. La coloration, assez terne toute l'année, devient éclatante au moment de la reproduction en octobre, novembre.

2. *Trematomus hansonii* Boulenger (fig. 19)

Sur 137 exemplaires, nous avons récolté 31 femelles et 106 mâles, soit 22 ± 6 p. 100 de femelles et 78 ± 6 p. 100 de mâles. La différence est très grande avec l'espèce précédente puisque les proportions sont complètement inversées. Le taux de masculinité est ici très fort : 340.

FORMULE RADIAIRE :

Dorsales :	V - VI - VII
	<u>12 - 93 - 32</u>
	37 - 38 - 39 - 40 - 41
	<u>4 - 24 - 55 - 50 - 4</u>
Anale :	33 - 34 - 35 - 36
	<u>15 - 26 - 70 - 26</u>
Pectorale :	28 - 29 - 30 - 31 - 32
	<u>8 - 43 - 63 - 19 - 4</u>

COLORATION :

Les flancs sont gris ou brun-clair et le ventre est argenté avec des reflets bleu-mauve. Les nageoires ont des rayons verts et portent des bandes verticales vert foncé.

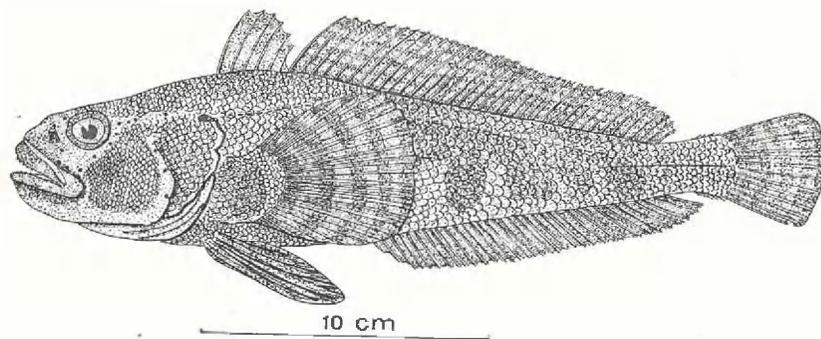


Fig. 19. — *Trematomus hansonii* Boulenger.

Cette espèce est facile à confondre avec *T. loennbergii* Regan, car presque tous les caractères méristiques se superposent. Le tableau 13 permet la comparaison des deux espèces.

C'est chez *T. hansonii* que nous avons trouvé huit individus présentant une ceinture pectorale typique du genre *Notothenia*, or ces huit Poissons ont par ailleurs exactement tous les caractères de *T. hansonii*. P. PAPPENHEIM en 1911 a créé une espèce spéciale pour ces « individus anormaux », *Notothenia lepidorhinus*, mais REGAN puis NORMAN l'ont réunie avec juste raison à *Trematomus hansonii*.

TABLEAU 13

Comparaison entre les diagnoses de
Trematomus loennbergii et *Trematomus hansonii*

	<i>T. loennbergii</i> (d'après NORMAN)	<i>T. hansonii</i> (d'après NORMAN)	<i>T. hansonii</i> (récoltés en Terre Adélie)
Formule radiare : dorsales anale pectorale	V-VII, 31-35 31-35 28-29	V-VII, 36-41 33-36 27-29	V-VII, 37-41 33-36 28-32
$\frac{\text{longueur tête}}{\text{espace interorbitaire}}$	6 à 10	5 à 6,5	5,3 à 7,7
$\frac{\text{longueur standard}}{\text{longueur tête}}$	3 à 3,75	3,2 à 4	3,1 à 3,6
$\frac{\text{longueur museau}}{\text{longueur œil}}$	< 1	≥ 1	≥ 1
nombre branchiospines	10 à 13	13 à 16	13 à 20
écailles tubulaires sur ligne latérale inférieure	10 à 15	0	0 (ou moins de 10)

3. *Notothenia coriiceps neglecta* Nybelin (fig. 20)

185 exemplaires ont été étudiés : 150 proviennent de l'archipel de Pointe-Géologie et 35 proviennent des caps Bienvenue et Jules à l'est du glacier de l'Astrolabe. Pour l'étude systématique, ces deux populations n'ont pas été mélangées, car il est possible qu'aucune relation n'existe entre elles : des profondeurs de près de 1 500 mètres (vallée glaciaire sous-marine prolongeant l'Astrolabe) séparent leurs habitats.

Dans les deux cas, le sex ratio est très voisin de 50 p. 100 : 73 femelles et 77 mâles pour la première population, 17 femelles et 18 mâles pour la seconde. Le taux de masculinité est de 105 dans les deux cas.

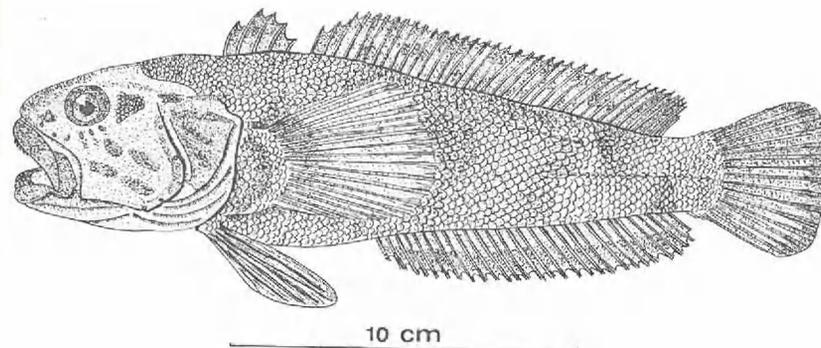


FIG. 20. — *Notothenia coriiceps neglecta* Nybelin.

FORMULE RADIAIRE :

Pointe-Géologie D₁ : III - IV - V - VI
(population n° 1) $\frac{6 - 60 - 82 - 2}{37 - 38 - 39 - 40 - 41}$

$\frac{14 - 55 - 59 - 19 - 3}{A_1 : 28 - 29 - 30 - 31 - 32}$
 $\frac{5 - 32 - 75 - 36 - 2}{P_1 : 17 - 18 - 19}$

$\frac{31 - 106 - 13}{\text{Caps Bienvenue D}_2 : \text{III - IV - V}}$

et Jules D₂ : III - IV - V
(population n° 2) $\frac{3 - 15 - 17}{37 - 38 - 39 - 40 - 41}$
 $\frac{2 - 18 - 9 - 5 - 1}{A_2 : 29 - 30 - 31 - 32}$

$\frac{6 - 14 - 13 - 2}{P_2 : 17 - 18 - 19}$
 $\frac{7 - 25 - 3}{\text{Ces chiffres semblent assez voisins les uns des autres, mais il existe cependant une différence dans la proportion des individus possédant 38, 39 et 40 rayons à la deuxième dorsale, ou 29, 30 et 31 rayons à l'anale. Pour plus de précision, nous avons comparé mathématiquement (par la méthode statistique) les nombres indiqués ci-dessus :}}$

cas de la 2^e dorsale

Les moyennes du nombre de rayons pour les deux populations ont été calculées :

$$m_1 = 38,61 \quad \text{et} \quad m_2 = 38,57$$

Les variances* correspondantes sont :

$$\sigma_1^2 = 0,73 \quad \text{et} \quad \sigma_2^2 = 0,74$$

L'erreur standard** de la différence des moyennes est alors égale à :

$$Sd = \sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_1} + \frac{\sigma_2^2}{n_2}} = \sqrt{\frac{0,73}{150} + \frac{0,74}{35}} = 0,16$$

Le rapport de la différence $m_1 - m_2$ à son erreur standard est donc :

$$t = \frac{m_1 - m_2}{Sd} = \frac{38,61 - 38,57}{0,16} = 0,25 < 2$$

Cette valeur est très inférieure au seuil correspondant au degré de sécurité 95 p. 100, donc la différence observée dans les nombres de rayons de la deuxième dorsale est uniquement due au hasard de l'échantillonnage.

cas de l'anale

Pour l'anale, nous pouvons faire les mêmes calculs :

$$m_1 = 29,28 \quad \sigma_1^2 = 0,63$$

$$m_2 = 30,31 \quad \sigma_2^2 = 0,66$$

$$Sd = \sqrt{\frac{0,63}{150} + \frac{0,66}{35}} = 0,15$$

et

$$t = \frac{30,31 - 29,98}{0,15} = 2,2 > 2$$

Dans ce cas, au contraire, la différence des moyennes est supérieure à 2 fois l'erreur standard et les variations observées entre les deux populations quant aux rayons anaux, ne sont pas dues au seul hasard et l'on doit admettre que nous avons affaire à deux populations indépendantes de la même espèce (95 p. 100 de chance).

PROBLÈME DES RAPPORTS *Notothenia neglecta*-*Notothenia coriiceps*

Jusqu'en 1947, les individus de cette espèce provenant des côtes du continent antarctique ou des régions subantarctiques ont été attribués à *Notothenia coriiceps* Richardson. Or, O. NYBELIN en 1947 a fait remarquer que, suivant la provenance, les échantillons différaient quelque peu, ce qui l'a amené à créer une nouvelle espèce en 1951 : *Notothenia neglecta* Nybelin, localisée aux côtes de l'Antarctide, alors que *N. coriiceps* ne se rencontrait que plus au nord. Nos récoltes de Terre Adélie et de Kerguelen contiennent des représentants de ces deux groupes et les différences observées sont les suivantes :

* Rappelons que la variance est la moyenne de la somme des carrés des écarts à la moyenne. La racine carrée de la variance est appelée écart-type.

** L'erreur standard est l'écart-type de la distribution d'échantillonnage rapporté à l'effectif de l'échantillon.

N. neglecta Nybelin
(Terre Adélie)

N. coriiceps Richardson
(Kerguelen et Crozet)

Dorsales : III-VI, 37-41

IV-V, 35-38

Anale : 28-32

27 - 29

Pectorale : 17 - 19

16 - 17

Vertèbres : 19-22 + 33-35 = 52-55

18-19 + 31-33 = 50-52

Ces nombres ont été établis sur 185 Poissons pour la Terre Adélie et 19 seulement pour les Kerguelen. Le deuxième chiffre est faible, et bien que le type provienne de cet archipel, l'espèce y semble très rare, du moins dans la baie du Morbihan*.

A la suite d'A.P. ANDRIASHEV [1964], nous pensons que ces Poissons appartiennent à la même espèce, mais qu'il convient d'en faire deux sous-espèces distinctes :

Notothenia coriiceps coriiceps Richardson (subantarctique ou antitoréale)

et *Notothenia coriiceps neglecta* Nybelin (antarctique).

L'augmentation dans le nombre de rayons ou de vertèbres, du nord au sud, observée entre ces deux sous-espèces est tout à fait compatible avec le fait maintenant bien connu que les caractères numériques augmentent avec la latitude aussi bien dans l'hémisphère nord que dans l'hémisphère sud. On sait en particulier que le nombre de vertèbres chez une espèce augmente lorsque la température diminue [D.S. JORDAN, 1891; A.V. TĀNING, 1950] ou lorsque la salinité augmente [J. SCHMIDT, 1917; L. BERTIN, 1925]. Or nous avons vu (chapitre I) que la température est plus faible et la salinité plus forte en Terre Adélie qu'aux îles Kerguelen. C'est pour cette raison qu'il semble difficile d'attribuer la valeur d'espèces aux deux populations observées, mais qu'il est normal d'en faire deux sous-espèces. A part les caractères méristiques, les deux échantillons ont des diagnoses tout à fait semblables : mensurations, coloration et mode de vie.

COLORATION :

Cette espèce est caractérisée par l'existence de deux types de coloration successifs : chez les immatures des deux sexes, les flancs sont éclatants, rouge vermillon, avec des bandes verticales plus claires; le ventre est jaune d'or. Le dessus du crâne porte une tache noire et la plaque operculaire est rayée par quatre taches noires allongées dont la position est constante. Chez les individus matures, les flancs ont une coloration très variable mais toujours très sombre, brun-rouge, brun-verdâtre ou même noire chez les vieux individus; le dessous de la tête et le ventre sont toujours jaune clair, parfois légèrement jaune-vert.

* Les récoltes faites en 1966 dans la baie de l'Oiseau (nord des îles Kerguelen) et dans la baie du Marin (Crozet) montrent une prédominance très nette de *N. coriiceps* sur les autres espèces. Ces deux baies sont beaucoup plus ouvertes sur l'océan que la baie du Morbihan.

Les taches noires présentes chez les immatures se retrouvent chez les adultes.

Le passage d'un type de coloration à l'autre correspond exactement à la maturité sexuelle chez les femelles alors que la coloration rouge persiste un certain temps après le début de la maturité chez les mâles.

4. *Notothenia cyanobrancha* Richardson (fig. 21)

154 individus ont été observés : 73 femelles, 68 mâles et 13 individus immatures dont le sexe est indéterminable. Le taux de masculinité est voisin de celui de *N. coriiceps neglecta*, soit 93.

FORMULE RADIAIRE :

$$D : \frac{IV - V - VI}{62 - 89 - 3} \quad \frac{34 - 35 - 36 - 37 - 38}{22 - 59 - 40 - 30 - 3}$$

$$A : \frac{29 - 30 - 31 - 32}{16 - 57 - 59 - 22}$$

$$P : \frac{19 - 20 - 21 - 22}{11 - 46 - 65 - 32}$$

Cette formule radiaire est un peu différente de celle indiquée par J.R. NORMAN pour la 2^e dorsale (33-36) et pour l'anale (30-34). Or les données de J.R. NORMAN s'appuient sur des échantillons récoltés au cours de la *B.A.N.Z. Antarctic Research Expedition*. Il est possible qu'il s'agisse de deux populations différentes de la même espèce, populations qui présentent entre elles des caractères méristiques légèrement différents. En effet, cette espèce a des mœurs très sédentaires et les populations peuvent être différentes d'un point à l'autre de l'archipel. La description originale de J. RICHARDSON [1844] correspond à la formule radiaire que nous donnons.

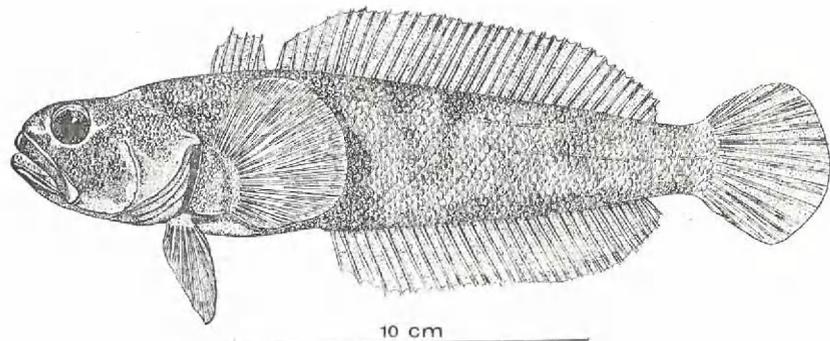


FIG. 21. — *Notothenia cyanobrancha* Richardson.

COLORATION :

Les flancs sont très foncés, bruns plus ou moins noirâtres avec des bandes verticales noires. Le ventre est brun clair, les nageoires sont noires; la caractéristique essentielle de la coloration est que le bord operculaire postérieur est bleu foncé. Ce caractère spécifique distinctif se retrouve chez les individus des deux sexes et de tous âges et a donné son nom à l'espèce.

5. *Notothenia rossii* Richardson (fig. 22)

111 individus dont 73 mâles et 38 femelles ont permis d'apporter quelques précisions sur cette espèce déjà bien étudiée par ailleurs : en particulier, travail de S.A. OLSEN [1954] sur *N. rossii marmorata*, sous-espèce de Géorgie du Sud. Pour nos récoltes, le taux de masculinité est de 192, ce qui est très grand.

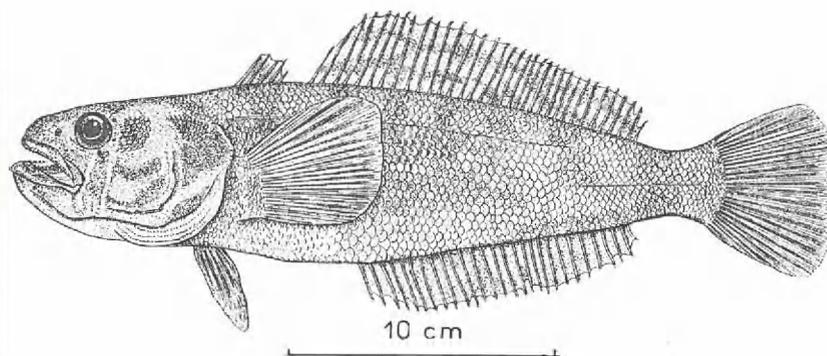


FIG. 22. — *Notothenia rossii* Richardson.

FORMULE RADIAIRE :

$$D : \frac{IV - V - VI}{16 - 37 - 58} \quad \frac{32 - 33 - 34 - 35 - 36}{9 - 37 - 52 - 9 - 4}$$

$$A : \frac{26 - 27 - 28 - 29}{21 - 29 - 46 - 15}$$

$$P : \frac{21 - 22 - 23}{28 - 67 - 16}$$

Cette espèce ressemble beaucoup à *Notothenia coriiceps coriiceps* et *N. coriiceps neglecta*. A côté de la légère différence entre les formules radiaires, *N. rossii* se distingue des deux autres espèces par l'allure du dessus du crâne : il est très lisse alors que le crâne de *N. coriiceps coriiceps* porte de légères papilles.

COLORATION :

Très voisine de celle décrite pour *N. coriiceps neglecta*, la coloration en diffère surtout chez les jeunes immatures qui sont plus souvent jaune-vert ou jaune-orangé que rouges. Les flancs sont chez les adultes beaucoup plus colorés (jaune tacheté de brun ou de vert) que chez *N. coriiceps neglecta*.

6. *Notothenia macrocephala* Günther (fig. 23)

61 individus seulement ont pu être récoltés (45 femelles et 16 mâles). Le taux de masculinité est assez faible : 35 seulement.

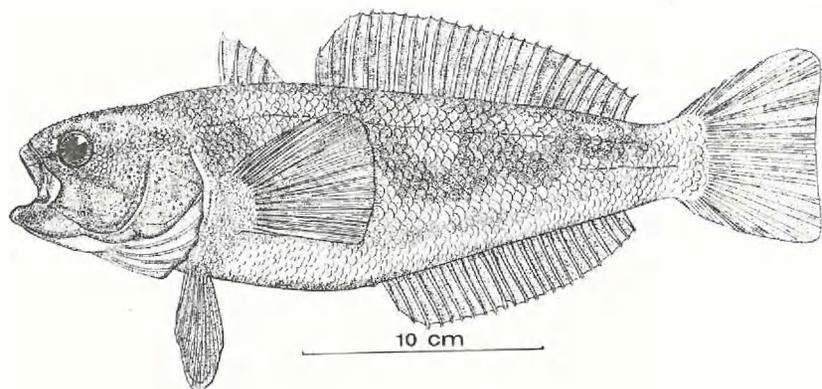


FIG. 23. — *Notothenia macrocephala* Günther.

FORMULE RADIAIRE :

$$D : \frac{(III) - IV - V - (VI)}{56 - 5} \quad \frac{28 - 29 - 30 - 31}{3 - 6 - 23 - 29}$$

$$A : \frac{(22) - 23 - 24 - 25}{16 - 27 - 18}$$

$$P : \frac{16 - 17}{8 - 53}$$

Les nombres indiqués entre parenthèses sont donnés par J.R. NORMAN [1937] mais n'ont pas été retrouvés chez nos exemplaires.

COLORATION :

La coloration de *N. macrocephala*, déjà décrite en partie par J.R. NORMAN, est très caractéristique et présente une particularité remarquable : il y a dimorphisme entre les deux sexes.

Chez les mâles, la coloration générale du corps est bleu-gris argenté, le ventre est blanc et le dos gris un peu plus foncé que les flancs. La partie ventrale de la tête est jaune avec des bandes longitudinales oranges.

Chez les femelles, la coloration générale est brun-rouge, le dos est presque noir, et le ventre est rose saumon. La partie ventrale de la tête est rouge vermillon. Il faut noter que les tissus (chair, gonades) sont teintés en rose saumon.

Cette espèce possède donc une coloration très vive, remarquable, qui en fait l'une des plus belles espèces que nous ayons récoltées.

TABEAU 14

Comparaison entre les diagnoses des six espèces étudiées

Caractères utilisés	<i>Trematomus bernacchii</i>	<i>Trematomus hansonii</i>	<i>Notothenia coriiceps neglecta</i>	<i>Notothenia cyano-branchia</i>	<i>Notothenia rossii</i>	<i>Notothenia macrocephala</i>
nombre d'individus étudiés	203	137	185	154	111	61
taux de masculinité (nombre de ♂ pour 100 ♀)	45	340	105	93	192	35
formule radiaire :						
dorsales	IV-VI, 34-39	V-VII, 37-41	III-VI, 37-41	IV-VI, 34-38	IV-VI, 32-36	IV-V, 28-31
anale	31-35	33-36	28-32	29-32	26-29	23-25
pectorale	22-26	28-32	17-19	19-22	21-23	16-17
longueur tête / espace interorbitaire	5,3 à 8,2	5,3 à 7,7	3,0 à 4,8	5 à 6,5	2,7 à 3,7	2,5 à 3,5
longueur standard / longueur tête	3,0 à 3,5	3,1 à 3,6	2,7 à 3,5	3 à 4	3,2 à 3,7	3,2 à 3,7
nombre de vertèbres dorsales + caudales = totales	17-19 + 33-36 = 51-54	20-22 + 35-37 = 56-58	19-22 + 33-35 = 52-55	16-18 + 30-32 = 46-49	19-21 + 31-33 = 51-53	18(19) + 28-29 = 46-47
écailles	cténoïdes	cténoïdes ou cycloïdes	cycloïdes	cténoïdes ou cycloïdes	cycloïdes	cycloïdes
nombre sur une rangée verticale	21	17	20	25	18	17
nombre sur une série longitudinale	60-75	60-68	54-68	60-70	55-62	50-60
occiput	écailleux	écailleux	nu	nu	nu	nu
espace interorbitaire	nu	écailleux	nu	nu	nu	nu
joues et opercules	écailleux	écailleux	quelques écailles en arrière de l'œil	écailleux (partie sup. seulement)	quelques écailles en arrière de l'œil	écailleux (partie sup. seulement)

C - DONNÉES MORPHOMÉTRIQUES

L'étude morphométrique approfondie des Nototheniidae n'a jamais été faite : il est cependant certain qu'une telle étude peut apporter des éclaircissements sur leur taxinomie. Jusqu'à présent, les données morphométriques fournies par tous les auteurs dans leurs diagnoses manquent de précision. C'est ainsi que la distinction des espèces porte souvent sur la proportion entre la longueur de la tête et la longueur du corps, or cette longueur n'est jamais précisée : certains auteurs utilisent la longueur totale, d'autres la longueur standard.

C'est pourquoi nous commencerons par établir les relations existant entre ces deux longueurs chez les trois espèces antarctiques. Puis nous étudierons les relations entre la longueur standard et le poids du corps chez les six espèces étudiées. Enfin, nous présenterons les résultats obtenus sur les proportions de différentes parties du corps : tête et espace interorbitaire, tête et longueur standard qui sont des éléments importants de la taxinomie des Nototheniidae.

Dans la littérature, nous n'avons trouvé de références précises que sur *Trematomus bernacchii*, concernant la relation entre longueur totale et poids [D.E. WOHLISCHLAG, 1961a].

Nous donnons ci-dessous la liste des mesures faites sur chaque Poisson et la figure 24 les précise :

LT : longueur totale, mesurée depuis la pointe du museau jusqu'à l'extrémité du plus long rayon de la nageoire caudale.

L : longueur standard, mesurée depuis la pointe du museau jusqu'à la fin du pédoncule caudal (articulation des rayons caudaux médians).

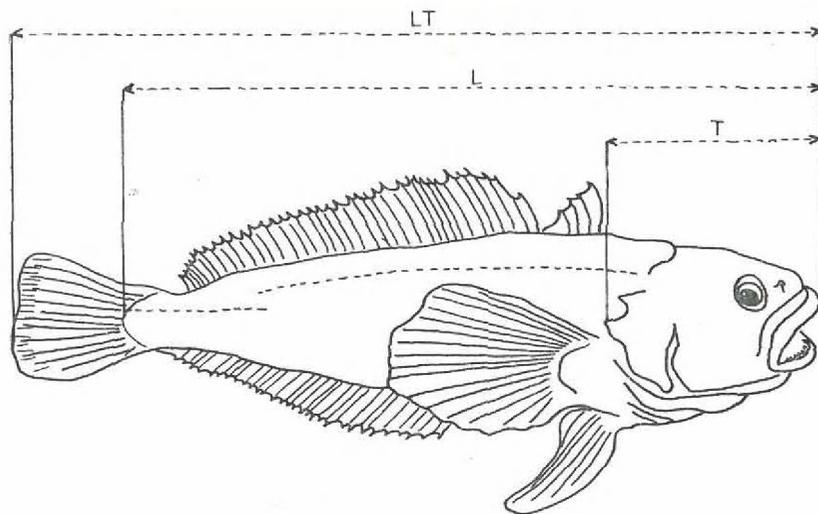


FIG. 24. — Schéma définissant les mensurations faites sur les Poissons : L.T. : longueur totale; L : longueur standard; T : longueur de la tête.

T : longueur de la tête, mesurée depuis la pointe du museau jusqu'à celle de l'opercule (sans tenir compte de la membrane operculaire).

I : distance interorbitaire (et non interoculaire).

P : poids total du Poisson.

Les longueurs sont mesurées au millimètre près et les poids au gramme près. Les distances interorbitaires sont mesurées au dixième de millimètre près.

a - Relations entre longueur totale et longueur standard (fig. 25, tableau 15)

L'étude de la relation entre ces deux longueurs présente un gros intérêt chez les Nototheniidae : en effet, une part importante de la systématique de cette famille est basée sur la proportion entre la longueur de la tête ou la hauteur du corps et la longueur du Poisson. Rares sont les auteurs qui précisent quelle longueur ils utilisent, aussi est-il utile de connaître la relation existant entre la longueur totale et la longueur standard afin de pouvoir aisément passer de l'une à l'autre.

Nous avons toujours utilisé la longueur standard *L*, car celle-ci est plus précise que la longueur totale *LT* variable selon l'état de conservation de la nageoire caudale.

L'étude porte sur les espèces antarctiques et les mesures des deux longueurs ont été faites sur 151 *Notothenia coriiceps neglecta*, 103 *Trematomus hansonii* et 187 *Trematomus bernacchii*.

A partir de ces mesures, nous avons calculé le coefficient de corrélation « *r* » et ses limites de sécurité, puis nous avons établi l'équation de la droite de régression représentant la longueur standard en fonction de la longueur totale.

Le tableau 15 regroupe tous les calculs.

TABLEAU 15

Corrélation entre longueur standard et longueur totale chez les trois espèces antarctiques

	<i>Notothenia coriiceps neglecta</i>	<i>Trematomus hansonii</i>	<i>Trematomus bernacchii</i>
nombre de spécimens	151	103	187
moyenne des <i>LT</i> (mm)	253,29	223,71	205,39
moyenne des <i>L</i> (mm)	215,88	194,74	178,27
variance de <i>LT</i>	2801,56	1036,01	937,73
variance de <i>L</i>	2022,44	789,82	752,51
coefficient de corrélation <i>r</i>	0,935 ± 0,010	0,990 ± 0,002	0,994 ± 0,010
droite de régression $L = f(LT)$	$L = 0,794 LT + 14,8$	$L = 0,864 LT + 1,5$	$L = 0,890 LT - 4,5$

Chez les trois espèces, le coefficient de corrélation r est très voisin de 1 : 0,935 chez *N. coriiceps neglecta*, 0,990 chez *T. hansonii* et 0,994 chez *T. bernacchii*. La corrélation entre LT et L est donc très grande : ce résultat était certainement prévisible mais cependant il est intéressant de savoir que les deux longueurs, totale et standard, sont étroitement liées et qu'elles peuvent être employées indifféremment dans la pratique, à condition de le préciser.

Très voisines les unes des autres, ces corrélations sont néanmoins différentes chez les trois espèces étudiées. En effet, les intervalles de confiance des trois coefficients, calculés pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100, montrent que les limites des intervalles ne chevauchent pas : la différence de valeur entre les trois coefficients est donc bien significative.

Les trois équations de régression sont différentes et sont représentées sur la figure 25.

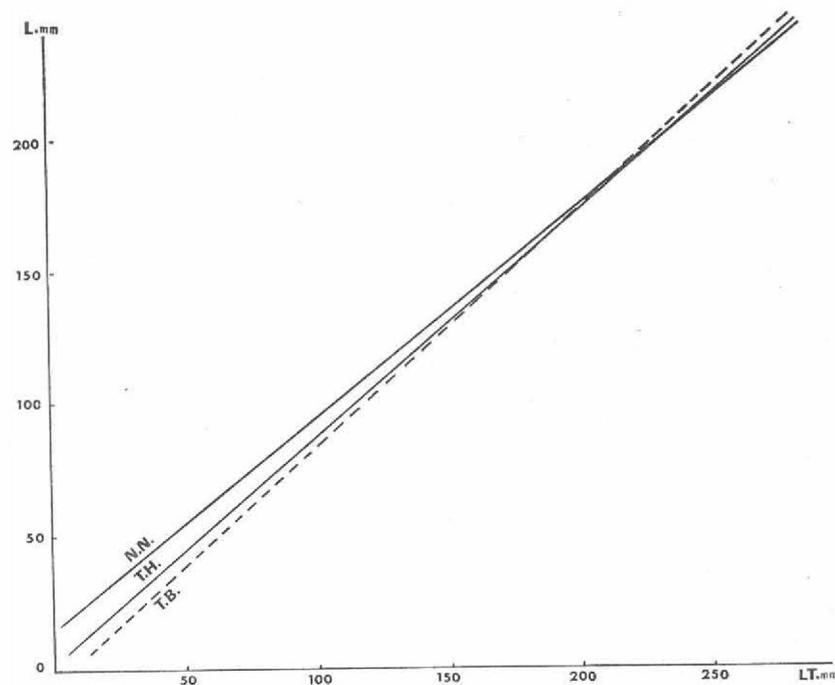


FIG. 25 : Droites de régression représentant les variations de la longueur standard en fonction de la longueur totale chez les trois espèces antarctiques :

T.B. : *T. bernacchii*;
T.H. : *T. hansonii*;
N.N. : *Notothenia coriiceps neglecta*.

b - Relations longueur standard-poids

L'étude de ces relations présente chez les Poissons un triple intérêt :

— *physiologique* : les variations de ces relations au cours de la vie d'un Poisson, reflètent les changements intervenant dans le métabolisme de l'individu. Chaque phénomène biologique (maturité sexuelle par exemple) peut avoir une répercussion sur les relations entre poids et longueur.

— *taxinomique* : il est bien évident que des espèces différentes présentent des relations poids-longueur différentes. L'étude de celles-ci pourra donc permettre de séparer des espèces ou des sous-espèces très voisines. Ceci est particulièrement intéressant chez les Nototheniidae, famille très homogène et dont certaines espèces se ressemblent beaucoup.

— *pratique* : les relations longueur-poids permettent de calculer le poids des Poissons connaissant leur longueur, ce qui est utilisé pour préciser la croissance en poids des Poissons.

Nous avons d'abord établi, pour chaque espèce, l'équation mathématique donnant le poids (en grammes) en fonction de la longueur standard (en millimètres), puis nous avons abordé l'étude du coefficient de condition qui permet de préciser les variations individuelles de l'embonpoint de chaque Poisson.

Le matériel utilisé pour cette étude comprend : 295 *Trematomus bernacchii* (79 ♂ et 216 ♀), 262 *T. hansonii* (182 ♂ et 80 ♀), 228 *Notothenia neglecta* (121 ♂ et 107 ♀), 135 *N. cyanobrancha* (60 ♂, 64 ♀ et 11 indéterminés), 111 *N. rossii* (73 ♂ et 38 ♀) et 61 *N. macrocephala* (16 ♂ et 45 ♀). Alors que pour les cinq premières espèces l'échantillonnage est très suffisant, pour la dernière les conclusions seront moins précises et devront être discutées. Toutes les mesures faites sont groupées dans les tableaux de corrélation correspondants (tableaux 16 à 21); fP et fL représentent les fréquences des Poissons dans chaque catégorie de poids et de longueurs.

1. Relation mathématique entre le poids et la longueur standard

Si un Poisson gardait la même forme générale et le même poids spécifique durant toute sa vie, la relation entre son poids et sa longueur serait de la forme :

$$P = b L^3$$

En fait, cette formule est rarement observée dans la nature et l'équation réelle est de la forme :

$$P = b L^\alpha$$

où P est le poids total du Poisson, L sa longueur standard, b une constante et α le coefficient de régression [M. LAMOTTE, 1957] qui représente la pente de la droite de régression autour de laquelle se groupent les points représentatifs de $\log P$ en fonction de $\log L$. En effet la formule :

$$P = b L^\alpha$$

s'écrit aussi :

$$\log P = \alpha \log L + \log b$$

Nous avons reporté en coordonnées logarithmiques la longueur standard et le poids total de chacun des Poissons des six espèces (voir fig. 26 à 31). Ces points s'ordonnent assez exactement autour des droites de régression dont nous allons maintenant calculer les équations.

Pour chaque sexe de chaque espèce, nous avons calculé la covariance p , le coefficient de corrélation r et le coefficient de régression α .

TABLEAU 16

Trematomus hansonii

corrélacion entre poids *P* et longueur *L*
(*f_P* et *f_L* : fréquence des poids et des longueurs)

$\begin{matrix} L \\ \text{cm} \\ \backslash \\ P \\ \text{g} \end{matrix}$	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	<i>f_P</i>
720																		1			1
600																1		1			2
580																		1	1		2
560																					
540																					
520																					
500																		1			1
480																					
460																					
440															1		1	1			3
420																					
400														1		1					2
380																1					1
360																	1				1
340																		1			1
320																			1		1
300																				1	2
280																					2
260																					5
240																					6
220																					9
200																					16
180																					30
160																					37
140																					32
120																					35
100																					35
80																					24
60																					10
40																					3
20																					1
<i>f_L</i>	1	2	5	10	19	31	39	25	43	23	23	16	6	5	3	4	1	4	1	1	262

— La covariance s'exprime par la formule :

$$p = \frac{\sum (\log P - \bar{\log P}) (\log L - \bar{\log L})}{n}$$

où *n* est le nombre d'individus étudiés.

— Le coefficient de corrélation s'exprime par la formule :

$$r = \frac{p}{\sigma_P \sigma_L}$$

TABLEAU 17

Trematomus bernacchii

corrélacion entre poids *P* et longueur *L*
(*f_P* et *f_L* : fréquence des poids et des longueurs)

$\begin{matrix} L \\ \text{cm} \\ \backslash \\ P \\ \text{g} \end{matrix}$	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	<i>f_P</i>					
380																							2				
360																						1	1	2			
340																						1	1	2			
320																						1	1	3			
300																						1	1	4			
280																						1	1	3			
260																						2	2	5			
240																						2	2	10			
220																						3	3	17			
200																						1	2	20			
180																						1	4	27			
160																						2	6	21			
140																						3	11	45			
120																						1	6	37			
100																						7	17	36			
80																						8	9	22			
60																						2	11	24			
40																						5	2	9			
20																						1	1	4			
:																											
:																											
5	2																							2			
<i>f_L</i>	2									1	1	2	7	13	19	19	30	35	42	37	27	27	16	9	6	2	295

où σ_P et σ_L sont les écarts-types respectifs de $\log P$ et de $\log L$.

$$\sigma_P = \sqrt{\frac{\sum (\log P - \bar{\log P})^2}{n}} \quad \text{et} \quad \sigma_L = \sqrt{\frac{\sum (\log L - \bar{\log L})^2}{n}}$$

Le coefficient de corrélation *r* représente la covariance lorsque les deux séries de variables sont rapportées à leurs écarts-types respectifs. *r* ne peut prendre qu'une valeur comprise entre -1 et +1. La corrélation entre les deux séries de variables est d'autant meilleure que *r* est proche de 1 en valeur absolue.

— Le coefficient de régression s'exprime par la formule :

$$\alpha = r \frac{\sigma_P}{\sigma_L}$$

α représente la pente de la droite de régression. Si α est supérieur à 1, la relation d'allométrie est positive; si α est inférieur à 1, cette relation d'allométrie est négative et si α est égal à 1, il y a isométrie. Dans le cas étudié, l'allométrie est toujours positive

TABLEAU 20

Notothenia rossii
 corrélation entre poids P et longueur L
 (f_P et f_L : fréquence des poids et des longueurs)

$\frac{L_{cm}}{P_g}$	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42	44	46	48	50	52	54	56	58	60	62	f _P			
4150																										1	1			
3500																												1	1	
3250																													1	1
2900																													1	1
2750																													1	1
2400																													1	1
2050																													1	1
1800																													1	1
1750																													1	1
1600																													1	1
1450																													1	1
1150																													1	1
1050																													1	1
1000																													1	1
950																													1	1
900																													1	1
850																													1	1
800																													1	1
750																													1	1
700																													1	1
650																													1	1
600																													1	1
550																													1	1
500																													1	1
450																													1	1
400																													1	1
350																													1	1
300																													1	1
250																													1	1
200																													1	1
150																													1	1
100																													1	1
50																													1	1
f _L	3	2	2	2	5	15	27	10	9	8	5	5	4	1	3														1	111

Tous les résultats de ces calculs ont été résumés dans le tableau 22 et les courbes de log P en fonction de log L sont représentées dans les figures 26 à 31. Seule l'espèce *Trematomus bernacchii* présente une allométrie de croissance différente suivant le sexe. C'est pourquoi seule la figure 26 représente deux droites de régression, l'une pour les points représentatifs des femelles, l'autre pour les points représentatifs des

TABLEAU 21

Notothenia macrocephala
 corrélation entre poids P et longueur L
 (f_P et f_L : fréquence des poids et des longueurs)

$\frac{L_{cm}}{P_g}$	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	f _P																			
1450																															1	1		
1400																															1	1		
:																																		
1050																																	1	1
1000																																	2	2
900																																	3	3
850																																	1	1
750																																	2	2
700																																	2	2
650																																	7	7
600																																	2	2
550																																	3	3
500																																	4	4
450																																	3	3
400																																	3	3
350																																	4	4
300																																	3	3
250																																	4	4
200																																	3	3
150																																	8	8
100																																	4	4
50																																	2	2
f _L	1	1	2	3	8	6	7	7	7	7	5	6	2	4	2																	61		

mâles. Les autres figures (27 à 31) ne portent qu'une seule droite de régression commune aux deux sexes.

En effet, les calculs de $\frac{Z_M - Z_F}{S_{Z_M - Z_F}}$ nous donnent pour :

- Trematomus bernacchii* : 2,84 > 2 ou même > 2,6
 - Trematomus hansonii* : 0,56 < 2
 - Notothenia coriiceps* : 1,1 < 2
 - neglecta* : 0 < 2
 - Notothenia cyanobrancha* : 1,5 < 2
 - Notothenia rossii* : 1,5 < 2
 - Notothenia macrocephala* : l'échantillonnage est trop restreint pour permettre une sérieuse étude séparée des mâles et des femelles.
- donc la différence entre les sexes n'est pas significative

Des équations de régression, on peut déduire les équations de P en fonction de L : ainsi on obtient, entre les poids et les longueurs chez les six espèces, les relations suivantes : (P est exprimé en grammes et L en millimètres)

- Trematomus bernacchii* : $P = 25. 10^{-6} L^{2,97}$ (femelles)
 $P = 8,4. 10^{-6} L^{3,19}$ (mâles)
- Trematomus hansonii* : $P = 3,2. 10^{-6} L^{3,34}$
- Notothenia coriiceps neglecta* : $P = 35,5. 10^{-6} L^{2,92}$
- Notothenia cyanobrancha* : $P = 28. 10^{-6} L^{2,97}$
- Notothenia rossii* : $P = 87. 10^{-6} L^{2,76}$
- Notothenia macrocephala* : $P = 61. 10^{-6} L^{2,87}$

Ces équations ont été représentées graphiquement sur la figure 32.

TABLEAU 22

Calculs des constantes et de l'équation de régression de $\log P$ en fonction de $\log L$

(Pour les espèces autres que *T. bernacchii*, les résultats sont indiqués, mâles et femelles regroupés)

	covariance p	coefficient de corrélacion r	erreur standard sur r Sr	$\log P = f(\log L)$
<i>T. bernacchii</i> femelles	0,008694	0,957	0,005	$\log P = 2,97 \log L - 4,59$
mâles	0,01769	0,983	0,007	$\log P = 3,19 \log L - 5,07$
<i>T. hansonii</i>	0,01039	0,959	0,005	$\log P = 3,34 \log L - 5,48$
<i>N. coriiceps neglecta</i>	0,02219	0,974	0,004	$\log P = 2,92 \log L - 4,45$
<i>N. cyanobrancha</i>	0,01308	0,990	0,002	$\log P = 2,97 \log L - 4,54$
<i>N. rossii</i>	0,05640	0,989	0,003	$\log P = 2,76 \log L - 4,06$
<i>N. macrocephala</i>	0,03171	0,990	0,005	$\log P = 2,87 \log L - 4,20$

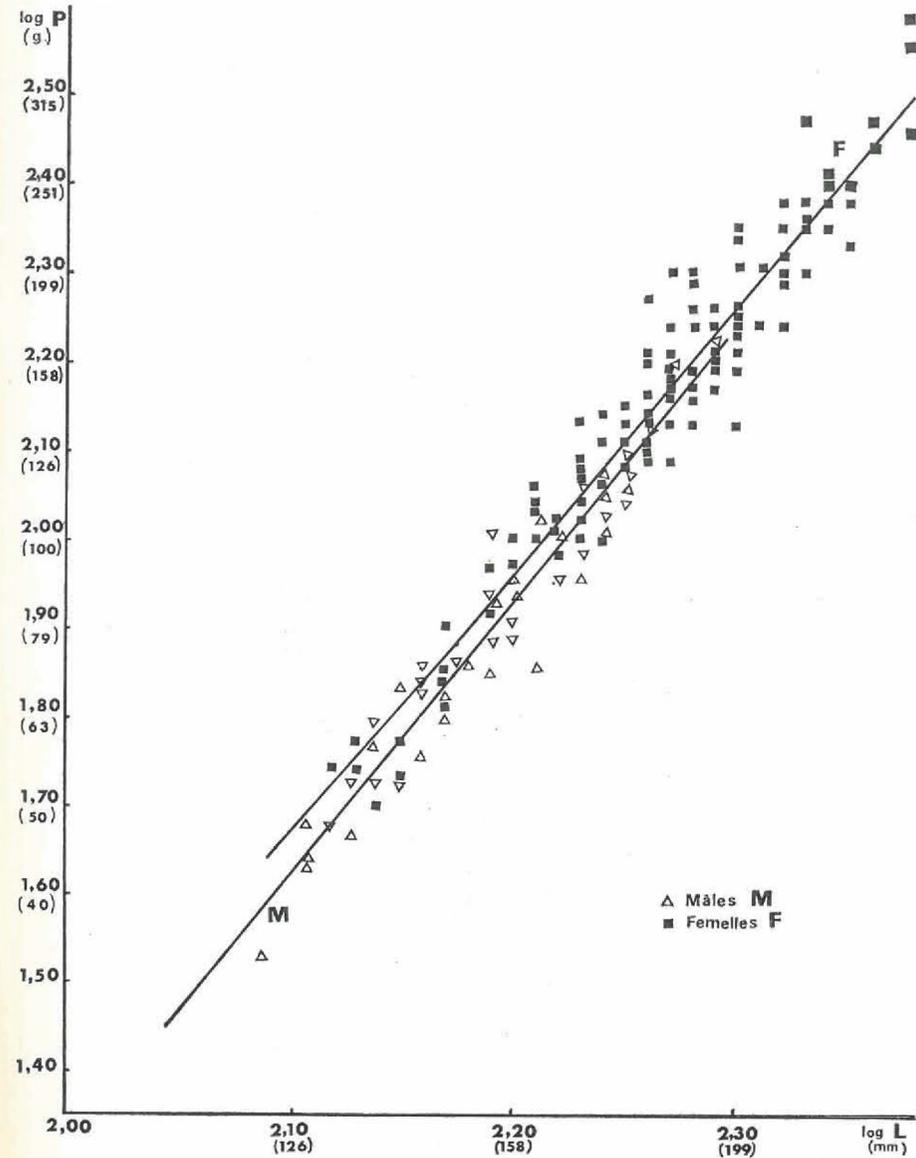


FIG. 26. — Variations du logarithme de P en fonction du logarithme de L : *Trematomus bernacchii*.

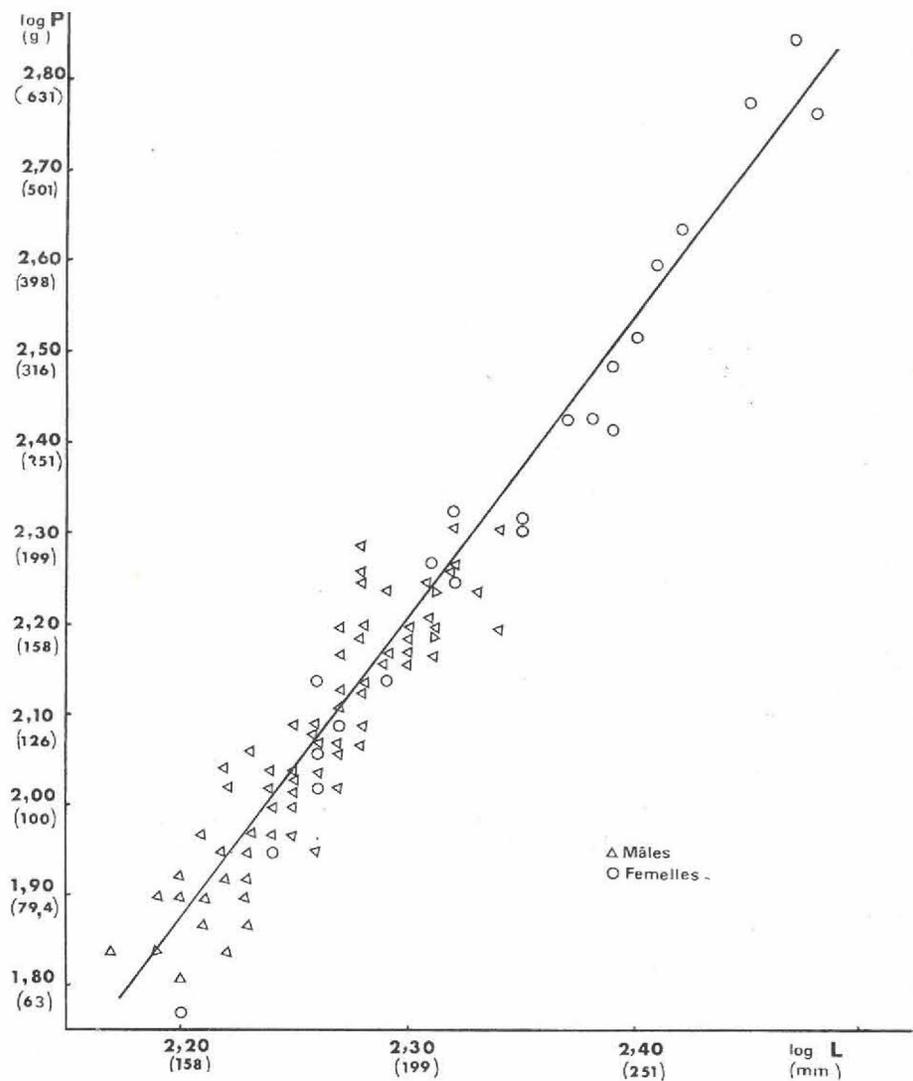


FIG. 27. — Variations du logarithme de P en fonction du logarithme de L : *Trematomus hansonii*.

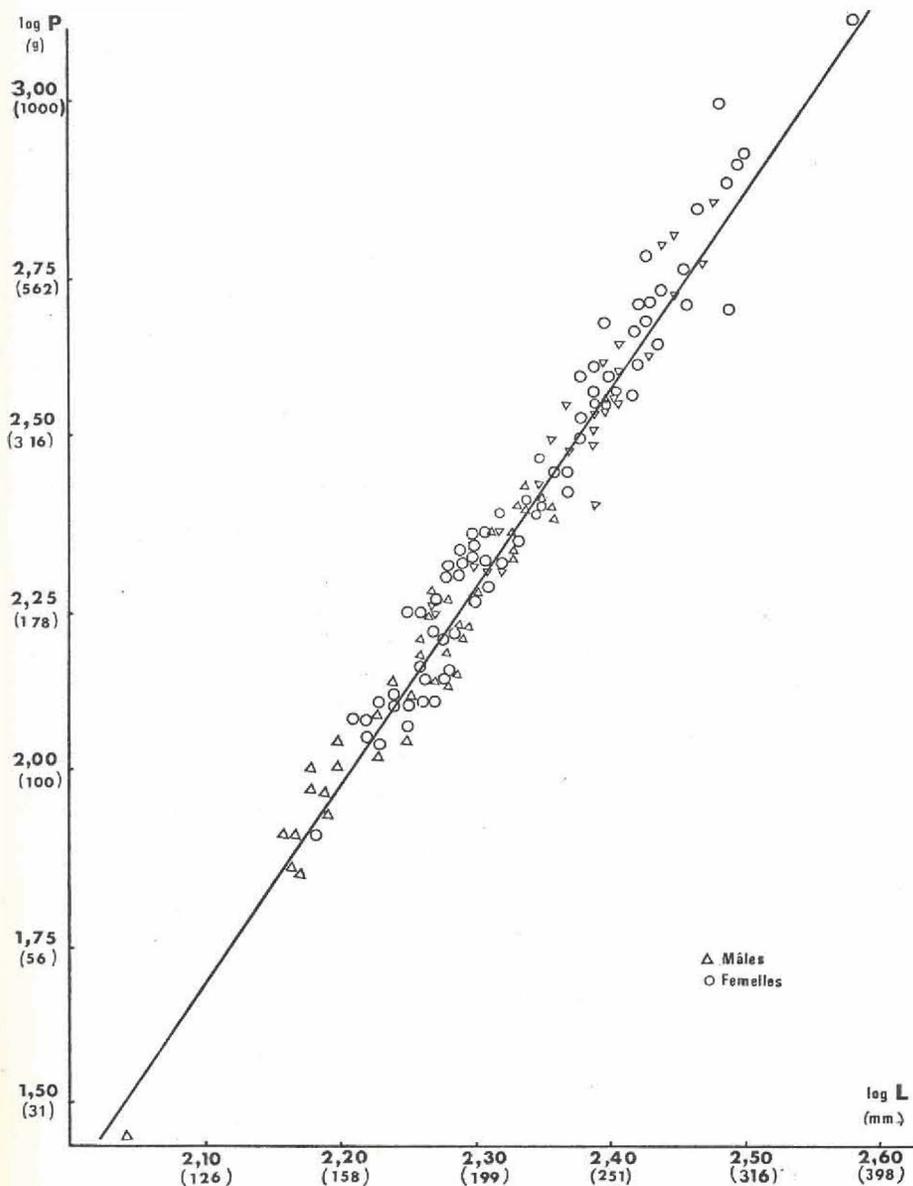


FIG. 28. — Variations du logarithme de P en fonction du logarithme de L : *Noththenia coriiceps neglecta*.

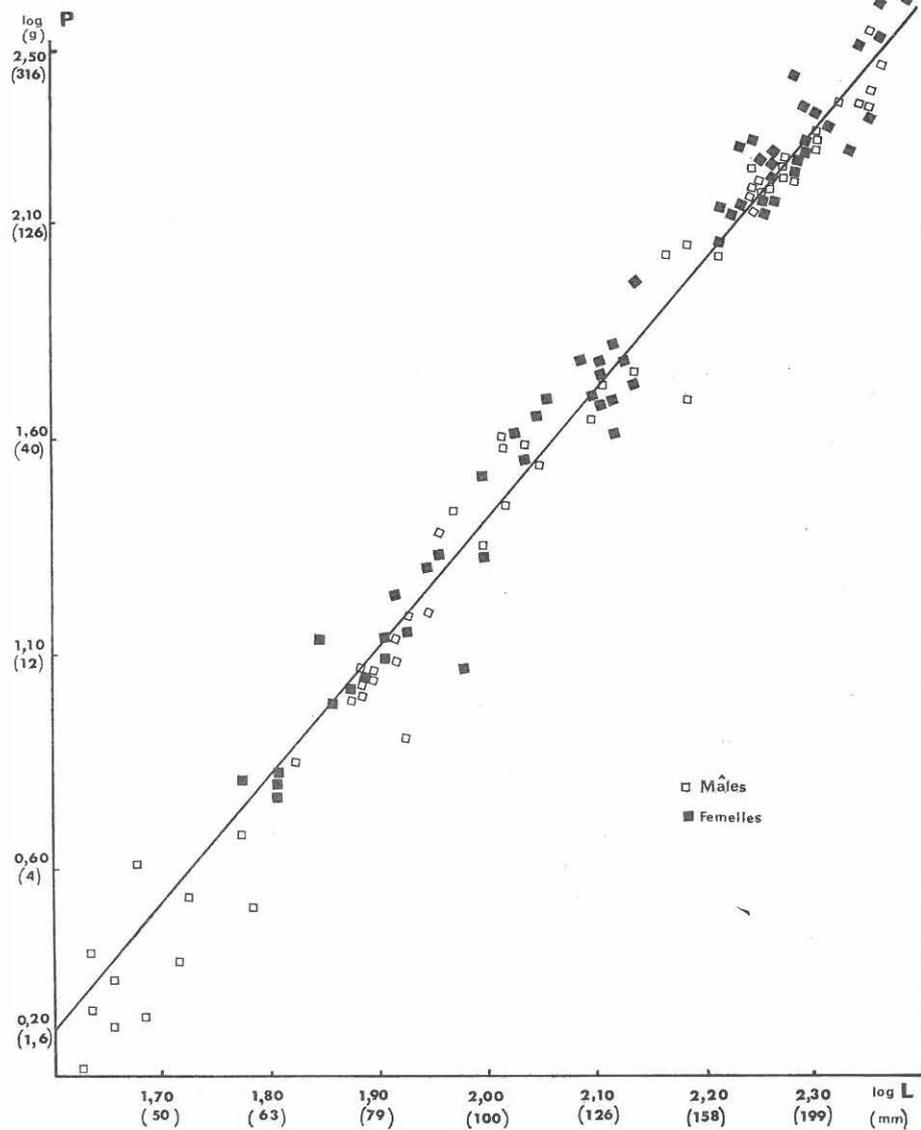


FIG. 29. — Variations du logarithme de P en fonction du logarithme de L : *Notothenia cyanobrancha*.

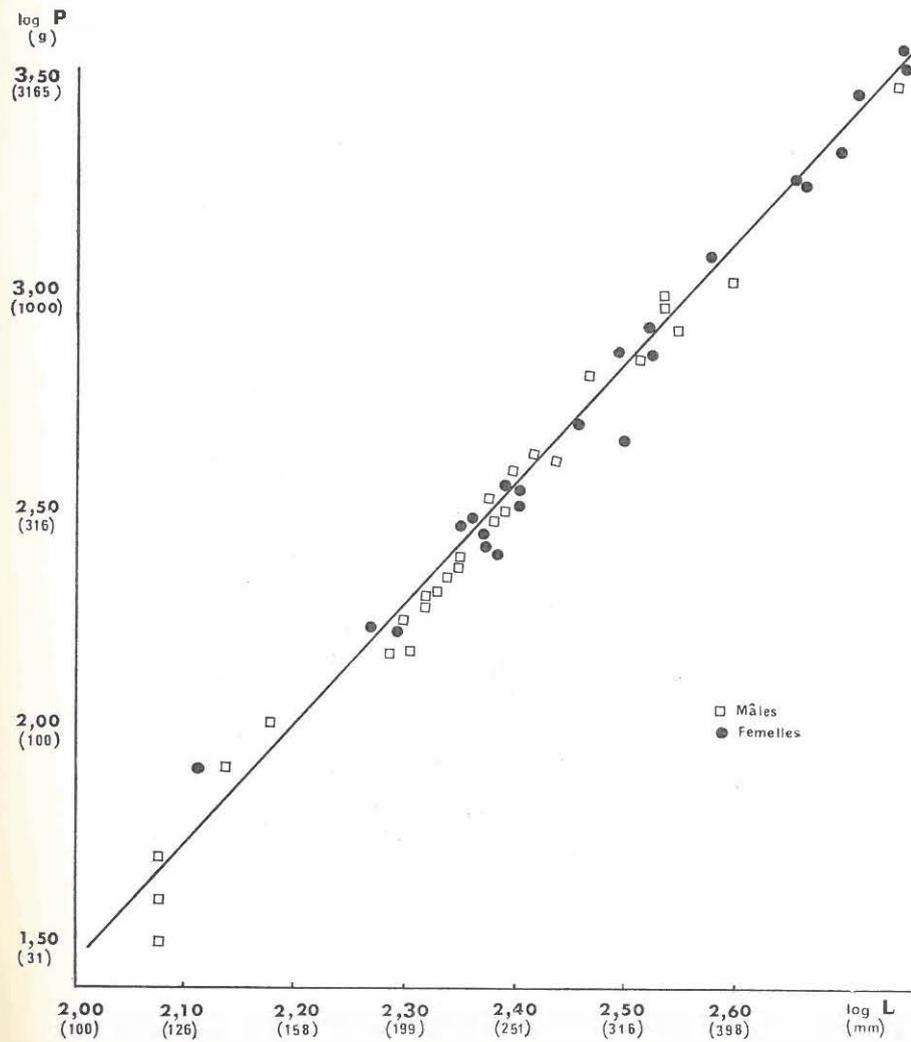


FIG. 30. — Variations du logarithme de P en fonction du logarithme de L : *Notothenia rossii*.

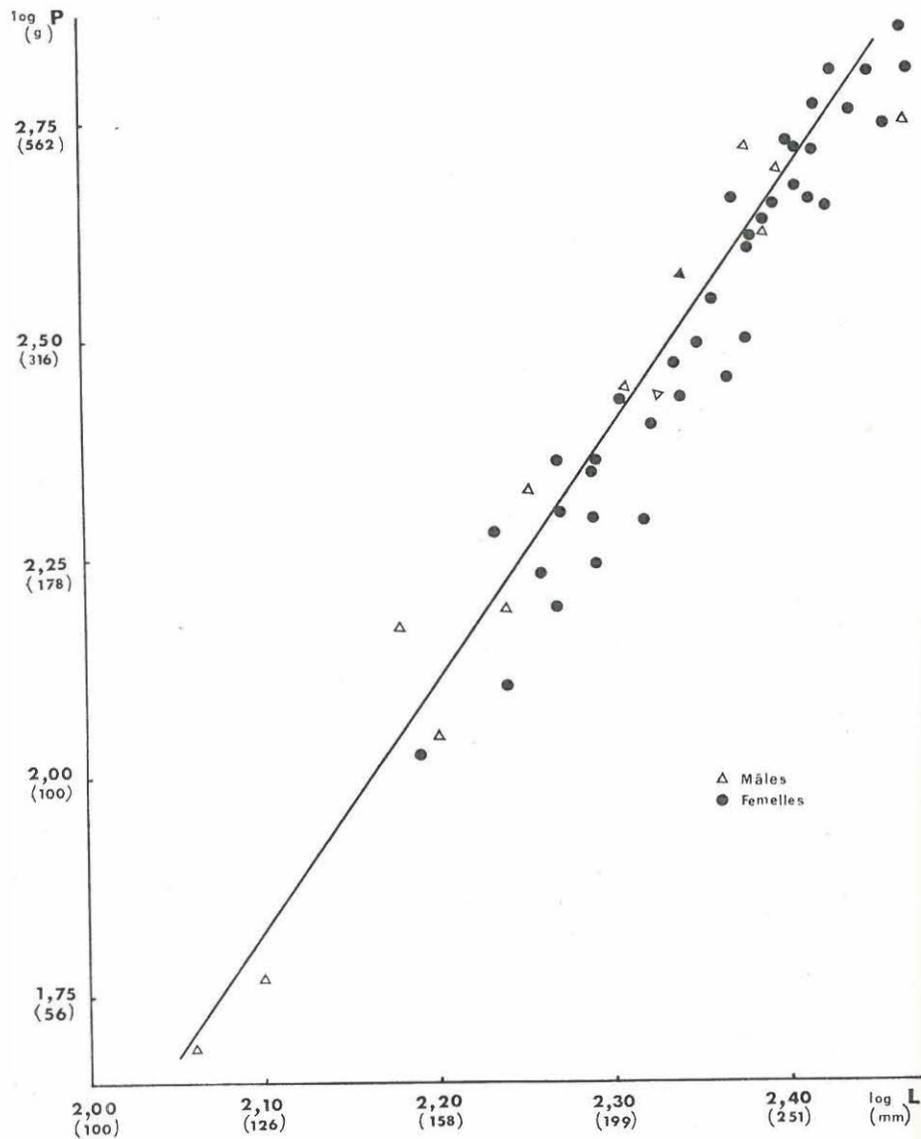


FIG. 31. — Variations du logarithme de P en fonction du logarithme de L : *Notothenia macrocephala*.

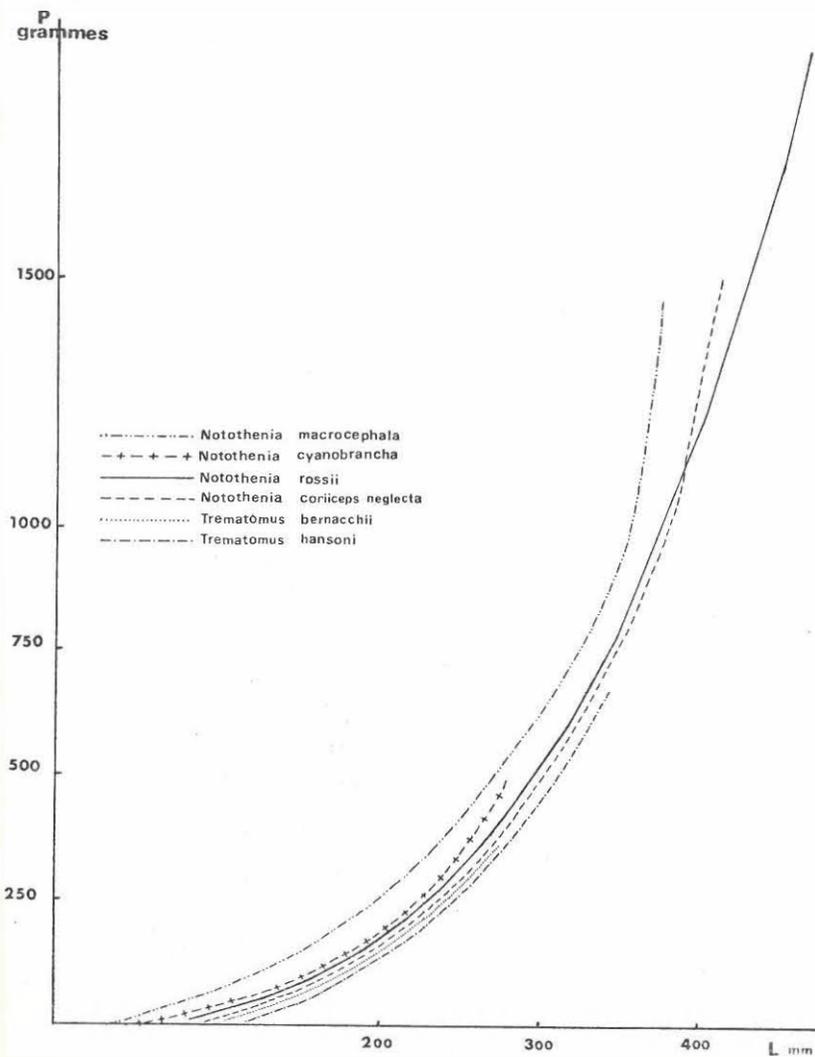


FIG. 32. — Variations du poids en fonction de la longueur chez les six espèces de Nototheniidae étudiés.

DISCUSSION

Ces formules étant calculées, il nous faut voir maintenant quelle valeur on peut leur attribuer : donnent-elles exactement le poids en fonction de la longueur standard quelle que soit la taille des individus? Ont-elles un intérêt taxinomique pour chacune des espèces? et enfin, peut-on en tirer des renseignements biologiques?

Nous avons réuni dans le tableau 23 les poids calculés et les poids moyens mesurés pour certaines valeurs de la longueur standard. L'observation de ces chiffres montre que les équations $P = bL^{\alpha}$ calculées ci-dessus donnent généralement de bons résultats. Cependant pour les fortes valeurs de L , supérieures à 300 ou 350 mm, chez *Notothenia coriiceps neglecta*, *N. rossii* et *N. macrocephala*, on constate que le poids calculé est trop fort, ceci s'explique par la variation du coefficient de régression α au cours de la croissance. Les équations établies sont valables dans tous les autres cas et ne sont limitées que par la distribution de fréquence des échantillons utilisés. En résumé, pour chacune des six espèces, nous aurons, comme limites de validité des équations, les longueurs suivantes :

<i>Trematomus bernacchii</i>	:	50 à 260 mm
<i>Trematomus hansonii</i>	:	130 à 320 mm
<i>Notothenia coriiceps neglecta</i>	:	100 à 300 mm
<i>Notothenia cyanobrancha</i>	:	40 à 250 mm
<i>Notothenia rossii</i>	:	120 à 450 mm
<i>Notothenia macrocephala</i>	:	120 à 250 mm

TABLEAU 23

Comparaison entre les poids calculés et les poids mesurés

L	<i>T. bernacchii</i> femelles		<i>T. hansonii</i>		<i>N. coriiceps</i> <i>neglecta</i>		<i>N. cyano-</i> <i>brancha</i>		<i>N. rossii</i>		<i>N. macro-</i> <i>cephala</i>	
	P calcul.	P mesu.	P calcul.	P mesu.	P calculé	P mesu.	P calcul.	P mesu.	P calculé	P mesu.	P calculé	P mesu.
50	2,85	2,80	1,56	—	3,24	—	4,20	3,0	4,20	—	4,73	—
100	22,39	23,0	15,85	—	24,55	25,0	29,0	27,5	28,84	—	34,68	—
150	74,64	73,0	61,40	56,0	80,20	83,0	91,0	89,0	88,31	100,0	110,8	120,0
200	175,4	178,9	160,5	157,5	185,8	180	196,8	185	195,3	185,0	253,5	230,0
250	340,3	355,0	338,2	330	356,4	355	381,8	360	361,7	350,0	480,9	435,0
300	544	—	621,7	640	607	640	625	—	598,2	640,0	811,6	720,0
350	900	—	—	—	940	720	—	—	915,4	925,0	1200,0	1020,0
400	—	—	—	—	1406,0	1200,0	—	—	1323,0	1445,0	—	—
450	—	—	—	—	1940,0	—	—	—	1830,0	1800,0	—	—
550	—	—	—	—	3550,0	—	—	—	3180,0	2915,0	—	—

Du point de vue systématique, on peut constater sur la figure 32 que les six espèces ont des croissances en poids tout à fait parallèles, les deux *Trematomus* ont une croissance plus lente que les *Notothenia*, mais ceci n'est probablement pas un caractère taxinomique mais biologique : en effet ce sont les trois espèces antarctiques qui ont les croissances les plus lentes; ce fait est certainement en liaison avec l'existence

d'eaux très froides en Terre Adélie. Comme nous le verrons dans le chapitre III, le froid a tendance à ralentir la croissance chez les Poissons et tout particulièrement chez les *Nototheniidae*.

Une seule espèce se distingue nettement des autres, c'est *Notothenia macrocephala* dont la croissance en poids est très rapide. L'étude du coefficient de condition va nous permettre de préciser ces différentes croissances en poids.

2. Coefficient de condition

L'étude des variations du poids du corps en fonction de la longueur est généralement complétée par l'étude des variations du coefficient de condition K (également appelé « facteur de condition », « index pondéral », « index de condition », « coefficient d'embonpoint », ou « indice de nutrition »). Ce coefficient permet de décrire le degré de finesse ou de corpulence du Poisson. Il est défini par la formule :

$$K = \frac{P \times 100}{L^3}$$

P , calculé d'après l'équation générale $P = bL^{\alpha}$ est exprimé en grammes et la longueur standard L en centimètres.

De nombreux facteurs agissent sur le coefficient de condition : l'état de maturité sexuelle, la saison, le milieu, le sexe, l'âge et naturellement l'espèce.

Pour établir les variations dues aux trois derniers facteurs, nous avons fait le calcul de K pour chaque espèce, par classe d'âge* et par sexe. Les résultats sont inscrits aux tableaux 24 à 29 et sont illustrés par la figure 33.

Il est aisé de constater que les variations du coefficient K avec l'âge dépendent essentiellement de l'espèce envisagée : chez *Trematomus hansonii*, K augmente régulièrement avec l'âge, c'est-à-dire que la forme du corps a tendance à devenir de moins en moins allongée et que le poids est proportionnellement plus fort chez les vieux individus que chez les jeunes. Chez *Notothenia cyanobrancha*, *N. coriiceps neglecta*, *N. macrocephala* et *N. rossii* par contre, K diminue nettement avec l'âge mais de moins en moins vite, c'est-à-dire en tendant vers une asymptote horizontale; la forme du corps s'allonge donc avec l'âge; cela est particulièrement marqué chez *N. rossii*. Le cas le plus curieux est fourni par *Trematomus bernacchii* chez lequel K augmente fortement avec l'âge chez les mâles alors qu'il diminue faiblement chez les femelles. Ce fait vient confirmer que l'étude de la croissance en poids chez cette dernière espèce doit être faite séparément pour les deux sexes.

Les variations de K suivant les espèces sont en rapport avec la valeur du coefficient de régression α : en effet lorsque α est supérieur à 3, K augmente avec l'âge (*Trematomus hansonii* et *T. bernacchii* mâle) et lorsque α est inférieur à 3, K diminue avec l'âge (cas des *Notothenia* et de *T. bernacchii* femelle).

* Les « classes » seront définies au chapitre III : les longueurs utilisées ici sont les longueurs moyennes de chaque classe d'âge annuelle.

TABLEAUX 24 à 29

Calcul des coefficients de condition *K*
(*L* est exprimé en centimètres et *P* en grammes)

TABLEAU 24

Trematomus bernacchii

Classes	<i>L</i>		<i>P</i>		<i>K</i>	
	mâles	féelles	mâles	féelles	mâles	féelles
I	4,5	4,5	1,56	2,04	1,76	2,238
II	7,03	7,03	6,64	7,87	1,91	2,265
III	10,2	10,2	21,75	23,75	2,04	2,238
IV	13,61	14,37	54,58	65,70	2,16	2,214
V	15,08	17,02	75,69	108,6	2,20	2,202
VI	16,70	18,47	104,8	138,5	2,25	2,198
VII	18,48	19,76	144,8	169,2	2,29	2,193
VIII	—	21,3	—	211,5	—	2,188
IX	—	22,8	—	258,8	—	2,183
X	—	24,4	—	316,6	—	2,179

TABLEAU 25

Trematomus hansonii

Classes	<i>L</i>		<i>P</i>		<i>K</i>	
	mâles	féelles	mâles	féelles	mâles	féelles
III	15,8	—	73,0	—	1,850	—
IV	16,7	17,6	87,8	100,5	1,885	1,843
V	18,0	18,9	112,9	132,8	1,935	1,967
VI	19,5	21,6	147,5	207,5	1,989	2,059
VII	20,5	24,1	174,2	295,5	2,022	2,111
VIII	21,9	25,7	217,3	370,8	2,068	2,184
IX	—	29,5	—	587,7	—	2,289

Les variations de *K* en fonction du sexe dépendent également de l'espèce envisagée. L'influence du sexe est particulièrement nette chez *T. bernacchii* comme il vient d'être dit. Chez *T. hansonii* et *N. cyanobrancha* l'influence du sexe ne se rencontre que chez les jeunes individus

TABLEAU 26

Notothenia coriiceps neglecta

Classes	<i>L</i>		<i>P</i>		<i>K</i>	
	mâles	féelles	mâles	féelles	mâles	féelles
III	11,1	—	33,2	—	2,427	—
IV	15,0	—	80,2	—	2,376	—
V	16,6	16,4	107,8	104,1	2,356	2,360
VI	18,2	18,4	141,0	145,6	2,338	2,337
VII	19,6	21,7	175,1	235,7	2,325	2,306
VIII	21,7	25,5	235,7	377,6	2,306	2,277
IX	24,7	27,8	344,1	485,9	2,283	2,261
X	25,9	30,9	395,2	661,7	2,274	2,242
XI	28,1	—	496,8	—	2,239	—
XII	30,0	—	607,0	—	2,248	—
XIII	—	40,5	—	1458,0	—	2,194

TABLEAU 27

Notothenia cyanobrancha

Classes	<i>L</i>		<i>P</i>		<i>K</i>	
	mâles	féelles	mâles	féelles	mâles	féelles
I	4,75	—	2,7	—	2,56	—
II	7,68	7,16	11,4	9,3	2,52	2,53
III	9,88	10,44	24,1	28,5	2,49	2,50
IV	14,21	14,96	71,3	83,0	2,48	2,48
V	18,41	18,93	153,9	167,2	2,46	2,46
VI	20,7	21,0	218,0	227,5	2,45	2,45
VII	22,5	22,8	279,2	290,4	2,45	2,45
VIII	24,1	24,2	345,0	346,7	2,44	2,44

alors que chez les adultes le coefficient de condition est le même dans les deux sexes. Par contre chez *N. rossii*, une différence entre les sexes ne s'observe que chez les individus âgés supérieurs à 50 centimètres; chez *N. coriiceps neglecta*, le coefficient *K* subit des variations parallèles et très voisines dans les deux sexes; enfin chez *N. macrocephala* aucune influence des sexes n'est observée, du moins dans notre échantillonnage, malheureusement assez restreint.

TABLEAU 28

Notothenia rossii

(en partie d'après les données de S.A. OLSEN)

Classes	L		P		K	
	mâles	femelles	mâles	femelles	mâles	femelles
I	11,17	11,17	39,1	39,1	2,80	2,80
II	17,05	17,05	125,8	125,8	2,56	2,56
III	23,54	23,54	306,3	306,3	2,41	2,41
IV	32,1	32,1	722,3	722,3	2,18	2,18
V	39,2	39,2	1 255	1 255	2,22	2,22
VI	48,0	50,0	2 150	2 400	1,94	1,92
VII	53,0	55,0	2 800	3 150	1,88	1,89
VIII	57,0	60,0	3 350	3 800	1,80	1,75
IX	61,0	64,0	4 100	4 600	1,80	1,75
X	63,0	67,0	4 500	5 250	1,79	1,74

TABLEAU 29

Notothenia macrocephala

Classes	L	P	K
	mâles et femelles	mâles et femelles	mâles et femelles
I	12,1	59,9	3,38
II	18,0	187,3	3,21
III	23,4	397,8	3,10
IV	26,6	574,7	3,05
V	30,0	811,6	3,00
VI	33,1	1 070	2,95
VII	36,5	1 420	2,89

En ce qui concerne l'influence du milieu, il est facile de voir que les trois espèces antarctiques ont un coefficient de condition inférieur à celui des trois espèces subantarctiques. La cause principale de cette différence est certainement la température plus basse des eaux de Terre Adélie par rapport aux eaux de Kerguelen. *N. rossii*, espèce subantarctique, présente un coefficient de condition très bas pour les individus âgés. Or cette espèce accomplit des migrations reproductrices et les

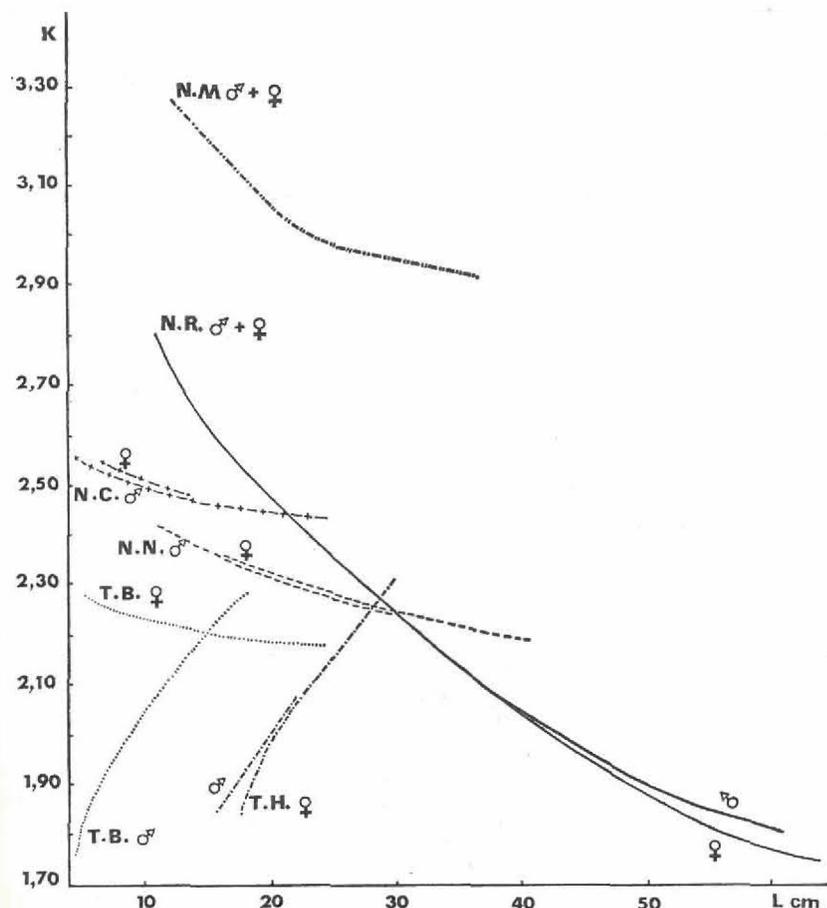


FIG. 33. — Variations du coefficient de condition K en fonction de la longueur chez les six espèces de Nototheniidae étudiées.

individus supérieurs à 35 centimètres gagnent des eaux plus profondes donc plus froides, ce qui explique l'abaissement du coefficient de condition.

Nous n'avons pas pu établir de variations saisonnières de K, bien que nous disposions d'un échantillonnage important pour les espèces de Terre Adélie. Les seules variations saisonnières observées sont dues à l'état de maturation sexuelle. L'influence de ce facteur n'est sensible que pour les femelles des espèces *Trematomus bernacchii*, *T. hansonii* et *Notothenia cyanobrancha* chez lesquelles les produits sexuels deviennent très gros : leur poids total peut dépasser le cinquième du poids du Poisson.

Nous n'avons pas trouvé, dans la bibliographie antarctique, d'étude semblable permettant de confirmer ou d'infirmer ces résultats obtenus chez les Nototheniidae. Généralement chez les Téléostéens, le coefficient de condition, très variable d'une espèce à l'autre, croît avec l'âge. Tous les *Notothenia* étudiés ont un coefficient *K* dont les variations sont inverses du cas général. Seuls les *Trematomus* (*T. bernacchii* femelle exceptée) correspondent au cas général.

c - Relations entre la longueur standard et la longueur de la tête

La proportion entre la longueur de la tête et la longueur standard est l'un des principaux caractères utilisés dans la diagnose des Nototheniidae. Or l'étude d'un tel rapport n'a de valeur réelle que si l'on connaît la taille des Poissons examinés; en effet les proportions entre les différentes parties du corps peuvent varier au cours de la croissance.

Nous avons donc mesuré la longueur de la tête, sur chaque Poisson, au moyen d'un compas dont les pointes sèches étaient appuyées sur les parties osseuses de la tête pour ne pas tenir compte des parties membraneuses.

Nous avons reporté ensuite, en coordonnées logarithmiques, la longueur standard et la longueur de la tête, séparément pour chaque sexe avant et après la maturité sexuelle.

TABLEAU 30

Relation entre la longueur de la tête et la longueur standard chez les différentes espèces

espèces	cova- riance <i>p</i>	coefficient de corré- lation <i>r</i>	$\log T = f(\log L)$
<i>Trematomus bernacchii</i> mâles	0,005557	0,98 ± 0,01	$\log T = 1,006 \log L - 0,53$
femelles	0,002846	0,960 ± 0,005	$\log T = 0,980 \log L - 0,47$
<i>Trematomus hansonii</i> immatures ♂ et ♀	0,001203	0,81 ± 0,06	$\log T = 1,02 \log L - 0,58$
matures mâles	0,09075	0,92 ± 0,03	$\log T = \log L - 0,54$
matures femelles	0,002378	0,95 ± 0,03	$\log T = 0,83 \log L - 0,14$
<i>N. coriiceps neglecta</i>	0,008053	0,994 ± 0,005	$\log T = 1,09 \log L - 0,71$
<i>Notothenia cyanobrancha</i>	0,04298	0,996 ± 0,002	$\log T = 0,96 \log L - 0,45$
<i>Notothenia rossii</i>	0,01693	0,99 ± 0,01	$\log T = 1,06 \log L - 0,67$
<i>Notothenia macrocephala</i>	0,009492	0,98 ± 0,01	$\log T = 1,01 \log L - 0,56$

Pour chacun des quatre cas (mâles immatures *Mi*, mâles matures *Mm*, femelles immatures *Fi*, et femelles matures *Fm*), nous avons calculé le coefficient de corrélation. La comparaison de ces coefficients entre eux amène à envisager séparément les espèces car les résultats sont variables.

Trematomus bernacchii :

Les différences $r_{Mi} - r_{Mm}$ et $r_{Fi} - r_{Fm}$ sont inférieures à deux fois leur erreur standard. Par contre $r_{Mi} - r_{Fi}$ et $r_{Mm} - r_{Fm}$ sont supérieures à deux fois leur erreur standard. Donc les sexes doivent être étudiés séparément, mais aucune différence n'existe entre les individus matures et les individus immatures.

Les résultats sont inscrits au tableau 30 et représentés par la figure 34.

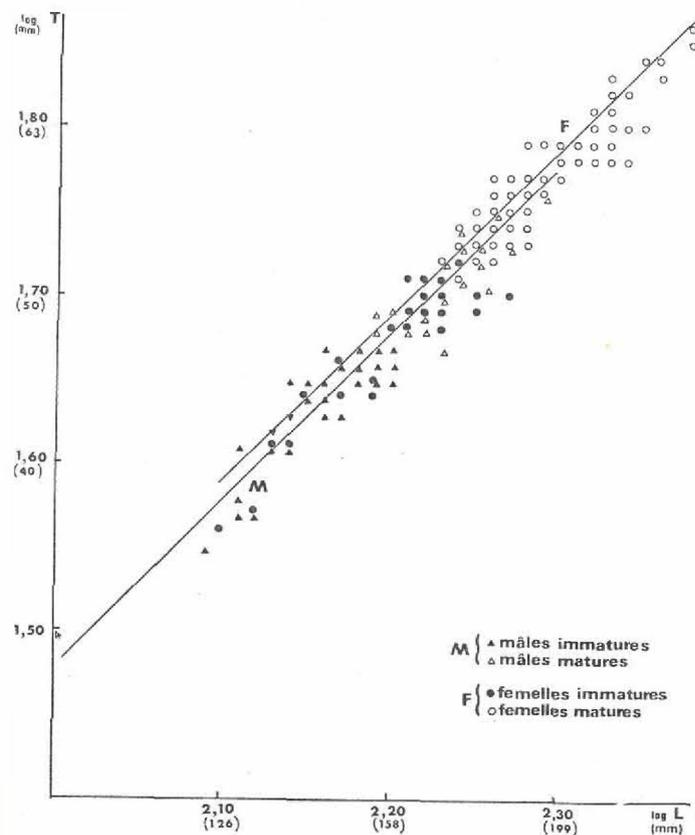


FIG. 34. — *T. bernacchii*, variation du logarithme de *T* en fonction du logarithme de *L*.

Nous constatons que chez les mâles comme chez les femelles la croissance de la tête est isométrique ($\alpha \neq 1$), sa longueur étant proportionnelle à la longueur standard quel que soit le stade de maturité sexuelle. Il existe cependant une faible différence entre mâles et femelles et les droites de régression sont sensiblement parallèles, très légèrement décalées l'une par rapport à l'autre.

Trematomus hansonii :

La comparaison des quatre coefficients de corrélation montre que, dans ce cas, il est légitime de faire l'étude séparée des individus matures et des individus immatures, mais que les sexes ne doivent être séparés que chez les individus matures. En définitive, il faut grouper les mesures en trois ensembles : immatures mâles et femelles, matures mâles et femelles. Les résultats numériques sont groupés au tableau 30 et les droites de régression sont représentées par la figure 35. Chez les mâles, la tête présente une croissance isométrique durant toute la vie; la relation d'isométrie est sensiblement la même avant et après la maturité sexuelle. Par contre, alors que les femelles immatures ont une croissance de la tête isométrique (selon la même loi que les mâles immatures),

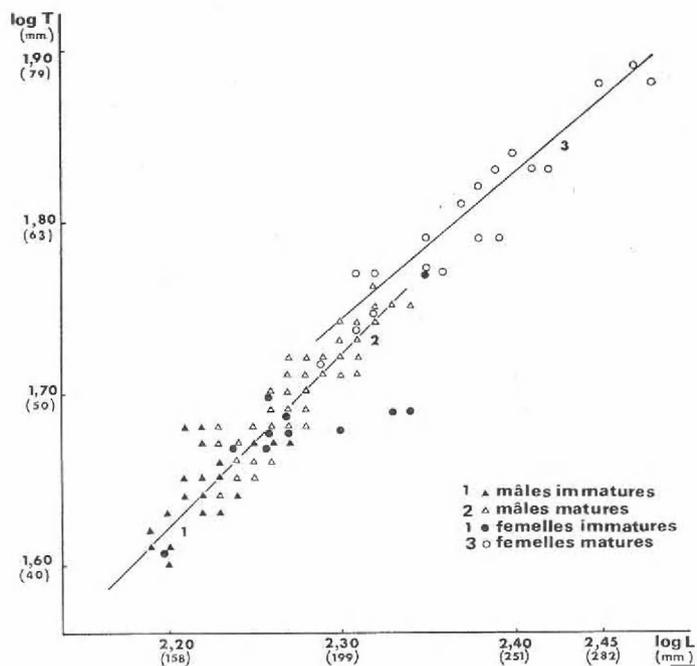


FIG. 35. — *T. hansonii*, variations du logarithme de *T* en fonction du logarithme de *L*.

chez les femelles matures il existe une relation d'allométrie négative entre la longueur de la tête et la longueur standard. Autrement dit, chez les femelles, à partir de la maturité sexuelle, la tête s'allonge légèrement moins vite que la longueur standard.

Notothenia coriiceps neglecta, *N. cyanobrancha*, *N. rossii* et *N. macrocephala* :

Chez les quatre espèces de *Notothenia*, l'étude de la croissance de la tête n'offre pas le même intérêt que chez les *Trematomus*. En effet, à tous les stades, âges et sexes, la tête croît de façon isométrique. Les résultats sont résumés au tableau 30 et représentés par la figure 36.

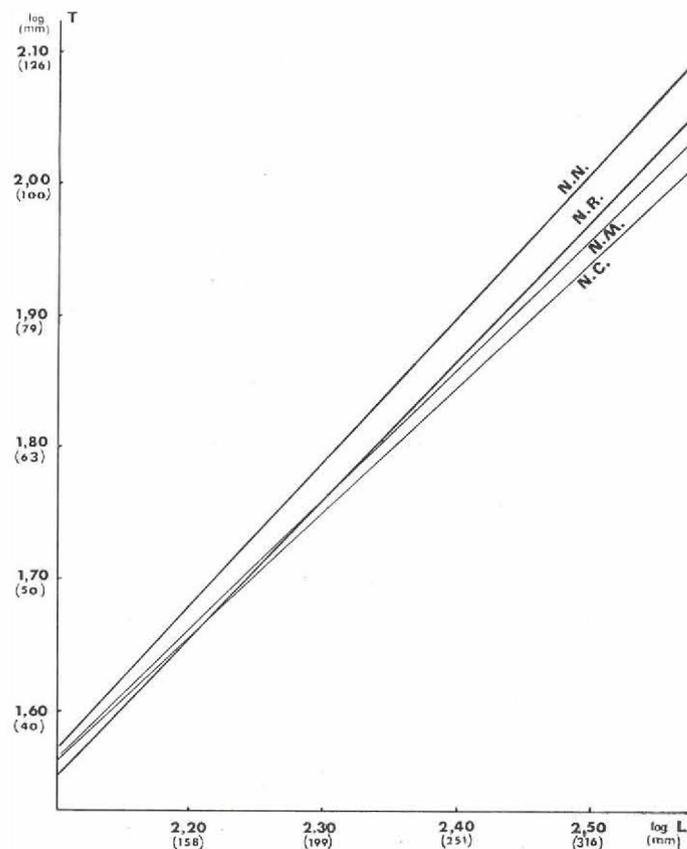


FIG. 36. — Variations du logarithme de *T* en fonction du logarithme de *L* chez les quatre *Notothenia* : N.N. : *N. coriiceps neglecta*; N.R. : *N. rossii*; N.M. : *N. macrocephala*; N.C. : *N. cyanobrancha*.

Alors que l'étude de la croissance de la tête nous montrait un certain dimorphisme sexuel chez les espèces du genre *Trematomus*, rien de comparable n'a pu être mis en évidence chez les *Notothenia*.

d - Relations entre la longueur de la tête et la distance interorbitaire

La distance interorbitaire est, avec la longueur de la tête, le caractère essentiel utilisé dans les diagnoses des Nototheniidae. Dans ce cas, toutes les espèces étudiées présentent des relations d'allométrie légèrement positive entre la distance interorbitaire et la longueur de la tête.

Le tableau 31 et la figure 37 regroupent les résultats. Les relations ainsi établies entre les différentes parties du corps viennent préciser les rapports donnés dans les diagnoses au début de ce chapitre; mais on constate que *T. bernacchii* et *T. hansonii* d'une part, *N. rossii* et *N. macrocephala* d'autre part, répondent à la même loi et les droites de régression correspondantes sont confondues.

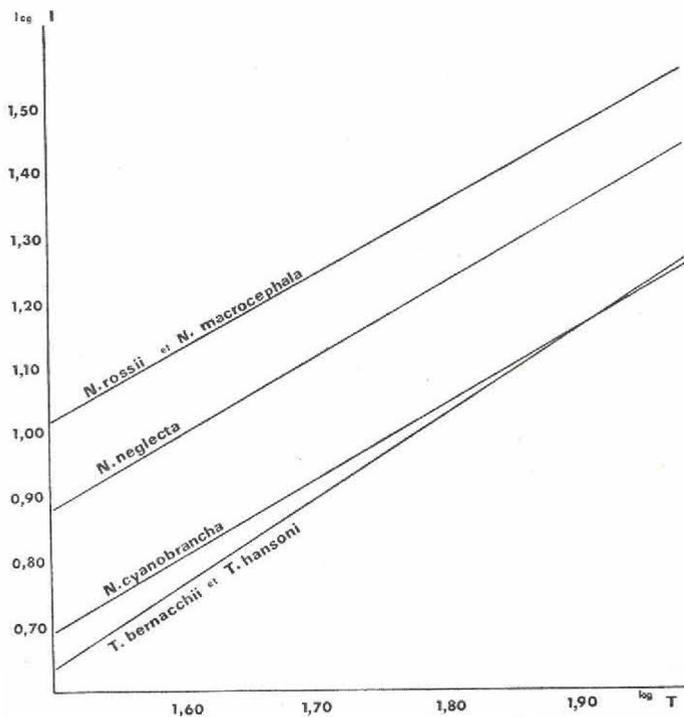


FIG. 37. — Variations du logarithme de l'espace interorbitaire en fonction du logarithme de la longueur de la tête chez les six espèces étudiées.

TABLEAU 31

Relation entre espace interorbitaire et longueur de la tête chez les différentes espèces

espèces	coefficient de corrélation <i>r</i>	$\log I = f(\log T)$
<i>Trematomus bernacchii</i>	0,89 ± 0,05	$\log I = 1,28 \log T - 1,28$
<i>Trematomus hansonii</i>	0,85 ± 0,05	$\log I = 1,25 \log T - 1,23$
<i>Notothenia coriiceps neglecta</i>	0,93 ± 0,03	$\log I = 1,13 \log T - 0,81$
<i>Notothenia cyanobrancha</i>	0,95 ± 0,02	$\log I = 1,15 \log T - 1,03$
<i>Notothenia rossii</i>	0,94 ± 0,05	$\log I = 1,10 \log T - 0,63$
<i>Notothenia macrocephala</i>	0,90 ± 0,05	$\log I = 1,08 \log T - 0,60$

D - BIOGÉOGRAPHIE DES NOTOTHENIIDAE

Le problème de l'ichthyogéographie des régions antarctiques a déjà été étudié par de nombreux auteurs. Le premier d'entre eux C.T. REGAN [1914] a divisé cette aire géographique en deux zones : la zone subantarctique avec deux districts (Magellan et antipodes) et la zone antarctique avec deux districts (Glacial et Kerguelen). S. EKMAN [1953], J.R. NORMAN [1938], O. NYBELIN [1947], A.P. ANDRIASHEV et A. TOKAREV [1958] et A.P. ANDRIASHEV [1965] ont contribué ensuite à éclaircir le problème mais les avis diffèrent en ce qui concerne les affinités du district Kerguelen-Macquarie: les uns (J.R. NORMAN, A.P. ANDRIASHEV) le rattachent à la zone antarctique, les autres (S. EKMAN, O. NYBELIN) lui confèrent des affinités subantarctiques. L'étude des espèces récoltées en Terre Adélie et aux Kerguelen nous permet de prendre part à cette discussion biogéographique.

La figure 38 montre la répartition actuellement connue des espèces principales que nous avons récoltées :

Trematomus bernacchii se rencontre sur tout le pourtour du continent antarctique, aux Shetlands du Sud et aux Orcades du Sud. *Trematomus hansonii* présente la même répartition que *Trematomus bernacchii* avec cependant une extension à la Géorgie du Sud. *Notothenia coriiceps neglecta* a une aire de dispersion voisine de celle de *Trematomus hansonii*, sauf qu'elle manque dans l'Antarctique de l'Est (exception faite pour la Terre Adélie).

Notothenia coriiceps coriiceps ne se rencontre que dans le district de Kerguelen-Macquarie (îles Crozet, Kerguelen, Heard et Macquarie).

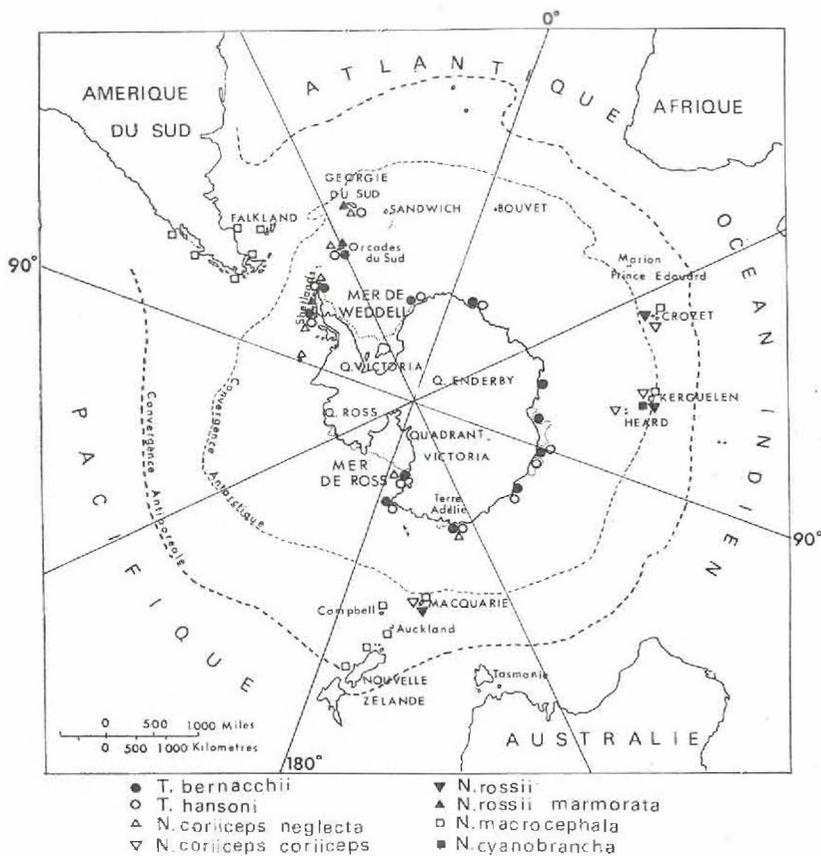


FIG. 38. — Répartition géographique de quelques Nototheniidae.

Il en est de même pour *Notothenia rossii*. La sous-espèce *Notothenia rossii marmorata* Fischer est présente par contre en Géorgie du Sud, aux Orcades du Sud et aux Shetlands du Sud. *Notothenia cyanobrancha* est endémique des îles Kerguelen. Enfin, *Notothenia macrocephala* est présente aux îles Kerguelen, Macquarie, Campbell, Auckland, en Nouvelle-Zélande, aux îles Falkland, sur les côtes d'Argentine (jusqu'au cap Blanc) et sur les côtes du Chili (jusqu'à Talcahuano).

On constate donc qu'aucune espèce n'est commune au district de Kerguelen et à l'ensemble côtes du continent antarctique, Shetlands, Orcades et Géorgie du Sud; par contre, une espèce (*N. macrocephala*) est commune aux Kerguelen et aux régions plus nordiques : Nouvelle-Zélande et région du détroit de Magellan.

A la suite de S. EKMAN et d'O. NYBELIN, nous pensons donc qu'il faut distinguer les subdivisions suivantes dans les régions antarctiques (fig. 39) :

1 - Une zone antarctique elle-même divisée en deux régions : une région antarctique « haute » comprenant les côtes du continent, les Shetlands du Sud et les Orcades du Sud, et une région antarctique « basse » groupant la Géorgie du Sud, les îles Sandwich du Sud et l'île Bouvet.

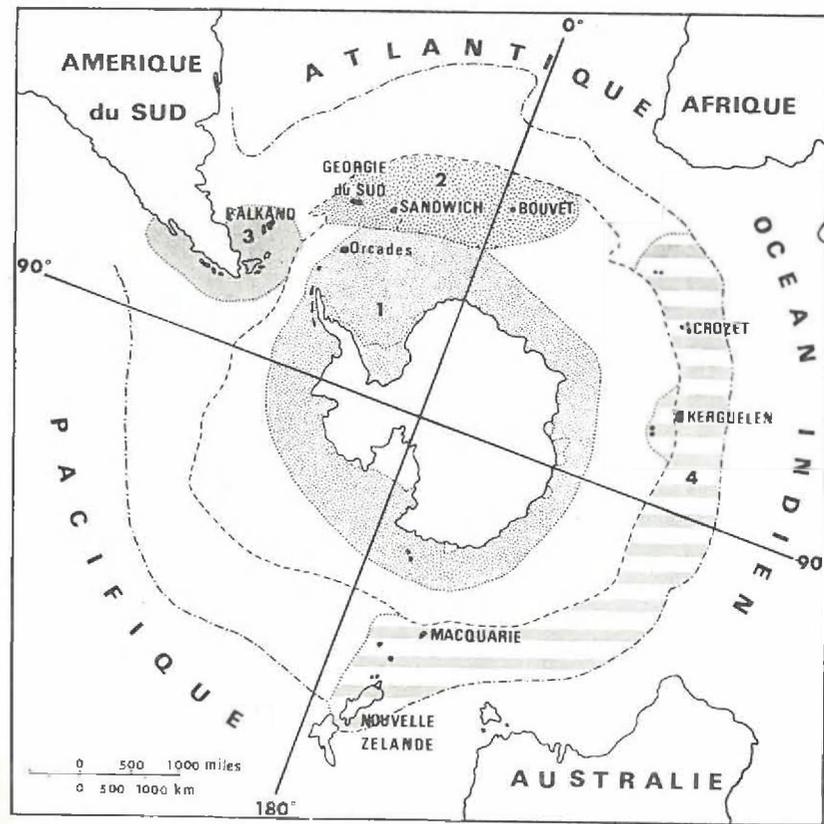


FIG. 39. — Définition des régions biogéographiques de l'Antarctique.

2 - Une zone *antiboréale* dans laquelle nous distinguerons un *district magellanique* réunissant les côtes sud du Chili, de l'Argentine, la Terre de Feu et les îles Falkland et un *district Kerguelen-Macquarie* réunissant d'ouest en est, les îles Marion, Prince-Edouard, Crozet, Kerguelen, Heard, Macquarie, Campbell, Auckland et Antipodes.

L'espèce *T. bernacchii* caractéristique de la région antarctique haute appartient au type continental-circumpolaire d'O. NYBELIN, alors que les deux espèces *T. hansonii* et *N. coriiceps neglecta* communes aux deux régions de la zone antarctique appartiennent au type panantarctique [O. NYBELIN, 1947].

La limite entre la zone antarctique et la zone *antiboréale* correspond au point de vue hydrologique à l'isotherme + 4°C des eaux de surface au mois le plus chaud de l'année (rappelons que la température de surface aux Kerguelen en été est comprise entre 5 et 6°C).

Un fait remarquable est à signaler dans la répartition géographique des *Nototheniidae*, c'est qu'une même espèce (*N. coriiceps coriiceps* par exemple) peut se trouver en des points très éloignés les uns des autres (Kerguelen et Macquarie). Or ceci peut s'expliquer par la présence des violents courants circumpolaires de direction ouest-est. L'espèce citée présente des alevins pélagiques dont la dispersion par les courants est facile.

Les zones et régions ainsi définies sont représentées sur la figure 39. Nous avons laissé en blanc un intervalle entre la région antarctique haute et le district Kerguelen-Macquarie; il est très probable que cet intervalle corresponde au prolongement de la région antarctique basse mais aucune terre n'y émerge et nous ne possédons aucun renseignement sur la répartition des Poissons benthiques dans cette aire géographique; aussi il semble préférable de laisser planer un doute sur l'extension de la région antarctique basse.

E - QUELQUES ASPECTS DE LA BIOLOGIE GÉNÉRALE DES NOTOTHENIIDAE

a - Déplacements

A part quelques exceptions (*Trematomus borchgrevinki*, *Pleurogramma antarcticum*), en Terre Adélie, tous les *Nototheniidae* à l'âge adulte sont des Poissons benthiques dont la vie est strictement liée au fond. Nous avons même pu constater que *Trematomus bernacchii* ne s'élève jamais à plus de 30 centimètres au-dessus du fond : en effet, du 2 au 6 novembre 1961, nous avons fait des essais de pêche au filet trémail, immergé à diverses profondeurs au-dessus du fond; entre la pose et la relève du filet, il s'est écoulé chaque fois environ 24 heures, c'est-à-dire que le trémail passait au moins une nuit sous l'eau; or les captures n'ont commencé qu'à partir du moment où le bas de l'engin touchait le fond; le filet mesurait 1 mètre de hauteur et les Poissons capturés se trouvaient au maximum à 30 centimètres au-dessus du bord inférieur du filet.

En janvier et février 1964 et 1966, presque toutes les pêches ont été réalisées au filet, or celui-ci ne capturait jamais de Poisson lorsqu'il

était posé en dehors et à plus d'un mètre des bancs de *Macrocystis*; par contre, la pêche était très fructueuse lorsque le filet était posé à l'intérieur même des bancs d'Algues ou sur leur lisière; donc *Notothenia cyanobrancha*, *Notothenia macrocephala* et *Notothenia rossii* ne semblent pas s'écarter de leur protection algale, du moins à l'époque et au stade où nous les avons observés aux Kerguelen.

A cette même époque, nous avons conservé des individus de ces trois espèces dans des bacs-aquariums; certains ont vécu ainsi pendant près de trois mois. Or nous avons remarqué qu'ils fuyaient les parois éclairées et se réfugiaient sous les Algues ou les roches. Ils restaient presque continuellement immobiles au fond de l'eau, et ne se déplaçaient que le soir ou pendant la nuit, pour chasser les jeunes Poissons mis à leur disposition comme nourriture.

Ces quelques exemples montrent la faible activité que présentent les *Nototheniidae* benthiques. Ce sont des Poissons très lents qui ne se déplacent pratiquement pas.

b - Répartition suivant la profondeur des fonds

Cette étude, faite en Terre Adélie, n'a pas été réalisée aux îles Kerguelen où la durée des observations a été trop brève. Elle porte sur les trois principales espèces.

Les pêches ont été faites sur des fonds variant de 0 à 100 mètres. Les résultats en sont exposés dans le tableau 32 qui donne en fonction de chaque profondeur :

TABLEAU 32

Répartition des pêches et des Poissons récoltés suivant la profondeur

Profondeurs	Nombre total de pêches	<i>Notothenia neglecta</i>		<i>Trematomus bernacchii</i>		<i>Trematomus hansonii</i>	
		pêches	exemplaires	pêches	exemplaires	pêches	exemplaires
0-5 m	25	20	60	15	44	4	5
5-10 m	28	21	78	17	46	1	1
10-15 m	13	8	20	8	14	3	7
15-20 m	10	5	24	6	15	3	5
20-25 m	10	7	20	7	24	7	14
25-30 m	8	1	1	5	7	3	4
30-40 m	19	—	—	16	60	13	65
40-50 m	10	—	—	7	35	10	102
50-60 m	3	—	—	2	3	3	15
60-100 m	2	—	—	1	1	—	—
totaux	128	62	203	84	249	47	218

— la répartition des 128 pêches effectuées au cours de l'année 1961 (col. 2),

— le nombre d'exemplaires récoltés de chaque espèce (col. 4, 6 et 8),

— enfin, le nombre de pêches ayant fourni chacune des espèces (col. 3, 5 et 7).

A partir de cet ensemble de résultats, on peut calculer deux séries de proportions intéressantes :

1 — des « pourcentages horizontaux » qui donnent en fonction de la profondeur la composition spécifique des récoltes (tableau 33) : sur une même ligne horizontale la somme de ces pourcentages est égale à 100.

2 — des fréquences relatives qui indiquent la répartition de chaque espèce suivant la profondeur (tableau 34).

Les résultats, indiqués par ces derniers tableaux, conduisent aux conclusions suivantes :

— Les trois espèces principales de la faune des eaux de l'archipel de Pointe-Géologie, ne sont pas réparties uniformément en fonction de la profondeur et cette répartition varie suivant les espèces.

— *Notothenia coriiceps neglecta* Nybelin est strictement limité aux eaux peu profondes (0 à 30 mètres) avec un maximum entre 15 et 20 mètres ($F = 0,27$). De 5 à 10 mètres, 62 p.100 des pêches sont constituées par *Notothenia coriiceps neglecta*; de 15 à 20 mètres, ce pourcentage est de 55 p.100.

— *Trematomus bernacchii* Boulenger est la seule espèce dont la répartition soit presque uniforme de 0 à 50 mètres. Ce Poisson se raréfie plus profondément; mais, au-delà de 50 mètres, nos récoltes ont été trop peu nombreuses pour être significatives. Malgré cette répartition uniforme, *Trematomus bernacchii* est cependant plus fréquent dans les pêches de 20 à 40 mètres que dans les autres récoltes : 41 p. 100 dans celles faites entre 20 et 25 mètres, 58 p. 100 de 25 à 30 mètres et 48 p. 100 de 30 à 40 mètres.

— *Trematomus hansonii* Boulenger a été pêché à toutes les profondeurs de 0 à 60 mètres, mais il est très rare jusqu'à 30 mètres et présente une concentration importante de 30 à 60 mètres : la fréquence relative est de 0,68 entre ces deux profondeurs (0,17 + 0,34 + 0,17) et les pêches entre 40 et 50 mètres contiennent 75 p. 100 de *Trematomus hansonii*.

Nous constatons donc que, sur trois espèces, l'une est strictement une espèce de très faibles fonds : *Notothenia coriiceps neglecta*, une autre est une espèce vivant de préférence à la limite inférieure de la zone euphotique : *Trematomus hansonii*, tandis que la troisième, *Trematomus bernacchii*, est indifférente.

Il est difficile de déterminer la cause de ces différences entre trois espèces voisines, mais on peut mentionner que ces variations dans la profondeur de l'habitat sont en rapport avec les variations dans le régime alimentaire. Ce problème sera envisagé plus loin, mais dès

TABLEAU 33

Composition spécifique des récoltes en fonction de la profondeur :
« pourcentages horizontaux »

Profondeurs	<i>Notothenia neglecta</i>	<i>Trematomus bernacchii</i>	<i>Trematomus hansonii</i>
0-5 m	55 p. 100	40 p. 100	5 p. 100
5-10 m	62 p. 100	37 p. 100	1 p. 100
10-15 m	49 p. 100	34 p. 100	17 p. 100
15-20 m	55 p. 100	34 p. 100	11 p. 100
20-25 m	35 p. 100	41 p. 100	24 p. 100
25-30 m	8 p. 100	58 p. 100	34 p. 100
30-40 m	—	48 p. 100	52 p. 100
40-50 m	—	25 p. 100	75 p. 100
50-60 m	—	17 p. 100	83 p. 100
60-100 m	—	—	—

TABLEAU 34

Répartition de chaque espèce suivant la profondeur :
« Fréquences relatives » F

Profondeurs	<i>Notothenia neglecta</i>	<i>Trematomus bernacchii</i>	<i>Trematomus hansonii</i>
0-5 m	0,17	0,11	0,04
5-10 m	0,20	0,10	0,03
10-15 m	0,14	0,07	0,08
15-20 m	0,27	0,10	0,06
20-25 m	0,16	0,13	0,07
25-30 m	0,06	0,06	0,04
30-40 m	—	0,14	0,17
40-50 m	—	0,19	0,34
50-60 m	—	0,06	0,17
60-100 m	—	0,04	—
	1,00	1,00	1,00

maintenant signalons que les contenus stomacaux de *Trematomus hansonii* ne contiennent jamais d'Algues (sur 191 contenus examinés, 4 seulement présentaient des fragments d'algues). *Trematomus bernacchii* semble également peu herbivore : 12 contenus stomacaux sur 194 contenaient des débris de *Desmarestia* sp. Par contre, chez l'espèce de

faible profondeur *Notothenia coriiceps neglecta*, nous avons trouvé 116 individus ayant avalé des Algues (*Desmarestia* sp. ou *Gracilaria* sp. plus superficielle) pour 184 contenus stomacaux examinés.

c - Allure des populations de Terre Adélie

Sur la figure 40, nous avons groupé les Poissons récoltés, par sexe et par espèce et nous avons représenté les histogrammes donnant le nombre d'individus capturés pendant l'année 1961 en fonction des classes d'âge (voir au chapitre III la détermination de l'âge et la définition plus précise des classes).

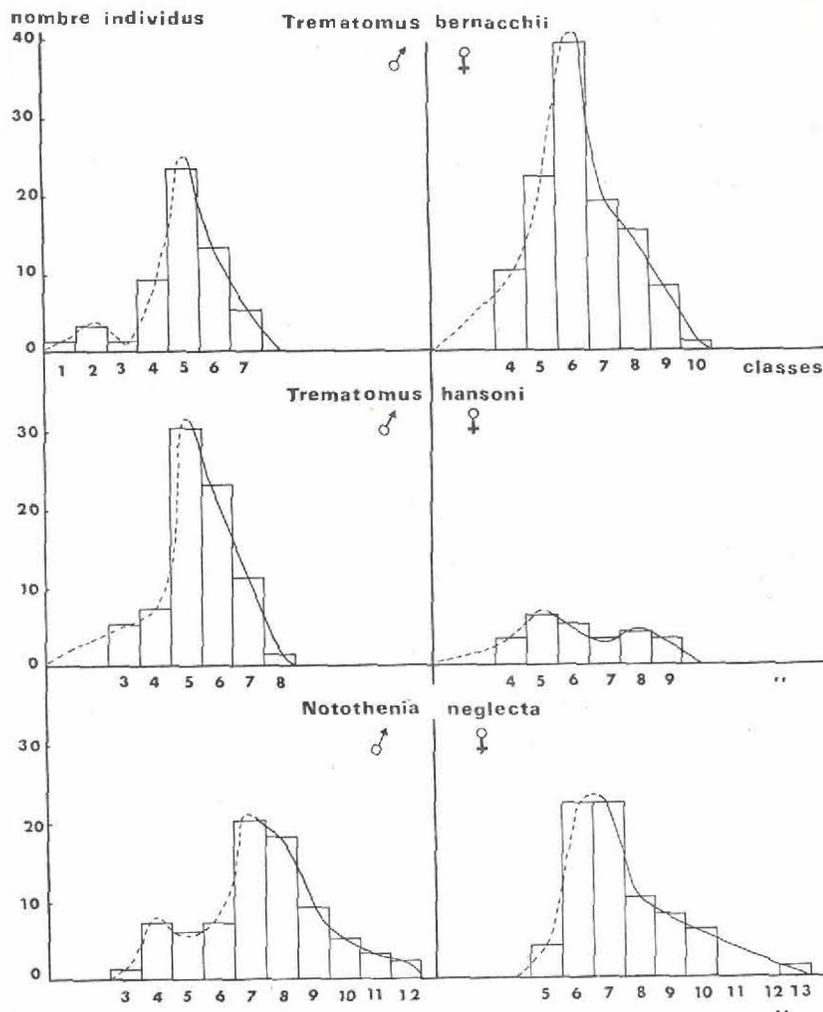


FIG. 40. — Histogramme de fréquence des trois espèces antarctiques.

Nous obtenons une répartition assez anormale puisque les classes jeunes ne sont pas ou peu représentées; la classe modale correspond à la première maturation sexuelle. Cette répartition anormale des Poissons pêchés peut s'expliquer de deux façons :

1. La sélection due aux engins de pêche : les récoltes ont été essentiellement faites à la ligne (avec des hameçons de tailles très variées, mais tous appâtés avec de la viande), avec des nasses (aux entrées de tailles variées) et par dragages (récoltes accidentelles). Il est fort possible que les jeunes Poissons aient échappé à ces engins de pêche en raison, d'une part de la taille des mailles des nasses, d'autre part du régime alimentaire des jeunes qui n'étaient peut-être pas attirés par la viande fixée aux hameçons ou placée dans les nasses.

2. Il est très probable que les jeunes passent par un stade de vie pélagique et ne reviennent sur les lieux de ponte qu'au moment de la maturité sexuelle ou peu de temps avant. Dans ces conditions, les histogrammes de la figure 40 sont alors représentatifs de la population, à partir de la maturation sexuelle seulement et les courbes de fréquence représentées ne caractérisent la population que dans leur deuxième moitié (en trait plein) et sont la fin de la courbe complète réelle.

Un complément d'étude sur le terrain serait nécessaire (pêches pélagiques) pour confirmer cette hypothèse d'un stade pélagique chez les jeunes.

Un début de confirmation est d'ailleurs apporté par J.R. NORMAN [1938] qui cite le cas de *Notothenia coriiceps* (= *Notothenia neglecta*) dont les jeunes seraient pélagiques.

S.A. OLSEN [1954] a décrit la biologie de *Notothenia rossii marmorata* Fischer de la Géorgie du Sud, or cette espèce passe par un stade de vie pélagique chez les jeunes. Nous-mêmes avons observé plusieurs fois de petits Poissons argentés, pélagiques, à travers les trous dans la glace de mer, mais aucune capture n'a été possible malgré tous les essais tentés, aussi ces jeunes individus ne peuvent être attribués à une espèce définie.

T.J. HART [1946] indique également que chez *Notothenia macrocephala* les jeunes sont pélagiques pendant une longue période et qu'à ce moment ils ne peuvent être capturés qu'en surface au moyen d'un filet dérivant.

CHAPITRE III

CROISSANCE DES NOTOTHENIIDAE

Avant d'aborder l'étude détaillée de la croissance de chacune des espèces de Terre Adélie : *Trematomus bernacchii*, *T. hansonii*, *Notothenia coriiceps neglecta* et de Kerguelen : *N. cyanobrancha*, *N. rossii* et *N. macrocephala*, nous allons exposer les méthodes et techniques employées pour la détermination de l'âge, puis nous précisons les conventions utilisées dans l'expression de la longueur, du poids et de l'âge; enfin nous expliquerons comment la représentation mathématique de la croissance peut s'exprimer.

A - MÉTHODES EMPLOYÉES

a - Techniques de détermination de l'âge

La détermination de l'âge chez les Poissons est essentiellement basée sur le fait que ces Vertébrés poïkilothermes ont des variations de croissance annuelles qui s'inscrivent sur toutes les formations osseuses sous forme de zones de croissance alternativement rapide et lente.

Nombreux sont les éléments osseux utilisés pour l'observation des zones de croissance, mais les écailles sont, de loin, le matériel employé le plus fréquemment. Malheureusement les essais que nous avons tentés sur les espèces antarctiques nous ont montré que les écailles étaient très difficilement lisibles. Par contre, les trois espèces antboréales de Kerguelen présentent des écailles dont les anneaux successifs sont bien marqués chez la plupart des individus. Chez les trois espèces de Terre Adélie, nous avons donc recherché un autre élément susceptible de présenter des zones de croissance et il s'est avéré que les otolithes (plus précisément la *sagitta*) étaient un excellent matériel, dont l'étude est aisée et sûre. Chez l'une des espèces (*Notothenia cyanobrancha*), nous avons observé conjointement écailles et otolithes afin de pouvoir relier les résultats obtenus dans les deux cas.

Sous quelles influences les anneaux de croissance s'inscrivent-ils sur les écailles ou les otolithes? C.F. HICKLING [1935] pense que, chez la Morue, la formation des zones de croissance serait due à des rythmes physiologiques liés au cycle reproductif, or les individus immatures présentent, eux aussi, des zones de croissance très nettes.

D'autres auteurs ont proposé aussi une influence des facteurs externes : les Poissons sont des vertébrés Poïkilothermes que leur sang froid rend très sensibles aux variations de température du milieu ambiant; d'autre part, la nourriture peut manquer à certaines époques de l'année et entraîner un arrêt dans la croissance; enfin, la lumière doit jouer un rôle important, particulièrement en Terre Adélie où l'eau de mer est

plongée dans l'obscurité pendant plusieurs mois chaque année. M.D. MENON [1950], dans sa revue générale des travaux faits sur la croissance des Poissons, s'aperçoit que le problème n'a pas encore reçu de solution; il est cependant certain que des corrélations étroites existent entre facteurs externes, facteurs internes (endocriniens) et croissance chez les Poissons.

1. Observation des otolithes

Sur chaque Poisson, aussitôt après la pêche, nous avons extrait les otolithes. Il est très important de faire les prélèvements d'otolithes sur les Poissons frais : en effet, dès la mort de l'animal, les tissus cérébraux se décomposent très vite et il arrive que l'otolithe change de position ce qui rend très difficile sa recherche; de plus, si le Poisson est fixé au formol, celui-ci attaque l'otolithe dont la surface se craquelle et tombe en poussière. C'est ce qui s'est produit pour la plupart des Poissons que nous avons rapportés des îles Kerguelen pour lesquels nous n'avions pas eu le temps sur place d'extraire les otolithes (sauf pour les prélèvements effectués en 1966).

Conservés à sec dans de petits tubes fermés, les otolithes ont ensuite été étudiés à Paris, dès notre retour, plusieurs mois après les prélèvements. Nous avons utilisé la méthode décrite par A. GANDOLFI-HORNYOLD [1922] : chaque otolithe est immergé dans de la créosote de hêtre pendant 1 à 6 jours et observé ensuite à la loupe binoculaire soit dans le même liquide, soit dans l'eau. La créosote de hêtre éclaircit l'otolithe ce qui permet une lecture plus aisée des zones de croissance. Un otolithe éclairci présente un noyau central et un certain nombre de zones concentriques périphériques (fig. 41). Lorsque l'éclaircissement reste insuffisant après le bain de créosote, l'otolithe est usé sur une pierre à huile très fine. La face interne est ainsi polie suffisamment en quelques minutes.

Un autre procédé consiste à couper l'otolithe en deux par son milieu au moyen d'un vieux scalpel et, sur la cassure ainsi obtenue, il est très facile de voir les différentes zones de croissance; mais cette dernière méthode, bien que plus facile et plus

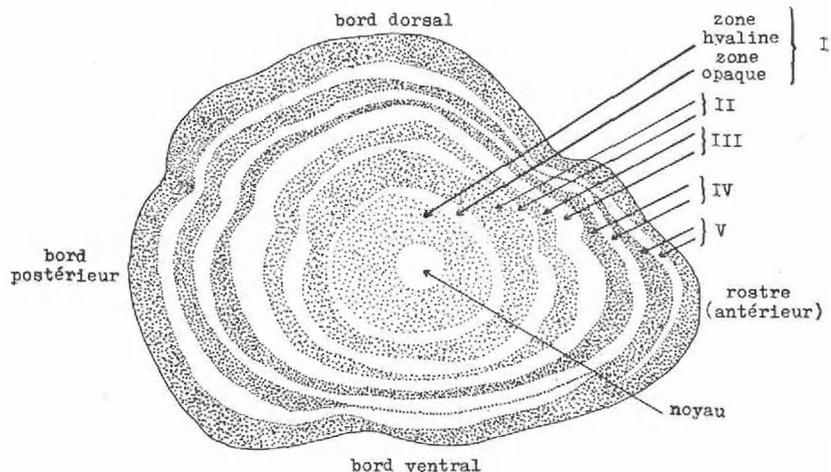


FIG. 41. — Face interne d'un otolithe gauche de *Trematomus bernacchii* : le polissage fait apparaître les zones de croissance. L'observation est faite en lumière réfléchie : les zones opaques apparaissent blanches et les zones hyalines sombres.

rapide que la précédente, présente l'inconvénient de détruire l'otolithe et parfois de le réduire en poussière.

Tous les otolithes étudiés étaient de très petite taille (1 à 4 mm) et l'observation des zones a dû se faire à la loupe binoculaire ou au microscope, face interne de l'otolithe tournée vers le haut, en lumière réfléchie puis en lumière transmise. L'utilisation des deux sortes d'éclairage est indispensable pour obtenir une certitude dans le nombre de zones de croissance.

Les zones de croissance sont visibles surtout dans la région de la cauda postérieure et de la section supérieure dorsale. Comme R. MOTAIS [1960], nous distinguerons des « zones opaques » et des « zones hyalines » en écartant les termes anneaux d'hiver et anneaux d'été ou zones sombres et zones claires qui sont ambigus ou qui manquent de précision. Les « zones opaques » apparaissent sombres en lumière transmise et blanchâtres en lumière réfléchie; les « zones hyalines » apparaissent claires blanchâtres en lumière transmise et sombres en lumière réfléchie. Plusieurs auteurs dont C.F. HICKLING [1933] et G.S. SAETERSDAL [1953] ont montré que la formation des zones hyalines correspond à un taux de croissance faible tandis que la formation des zones opaques correspond à un taux de croissance élevé.

En plus de la détermination du nombre de zones de croissance, chez l'une des espèces (*N. cyanobrancha*), les otolithes ont été pesés au dixième de milligramme près et mesurés au dixième de millimètre près, afin de mettre en évidence une éventuelle relation entre la taille des otolithes et la taille des Poissons.

L'étude complète des otolithes a été faite chez *Trematomus bernacchii*, *Trematomus hansonii*, *Notothenia coriiceps neglecta* et *Notothenia cyanobrancha*. Chez les deux autres espèces, les otolithes n'ont été utilisés que chez les individus de grande taille pour lesquels les écailles n'offraient pas toujours une garantie absolue dans la détermination des âges.

2. Observation des écailles

Les écailles ont été prélevées sur les flancs, au niveau de l'anus et dans la série longitudinale médiane, c'est-à-dire dans le prolongement de la ligne latérale inférieure; c'est à cet emplacement que les écailles sont les meilleures pour une étude scalimétrique [A. GANDOLFI-HORNYOLD, 1928; J. DAGET, 1956; D.E. WOHLISCHLAG, 1961a].

Nous avons éliminé toutes les écailles présentant le phénomène de lépidoclasie macrocentrique [J. DAGET, 1956], c'est-à-dire celles dont la structure des *circuli* est totalement modifiée (écailles de néoformation ou juvéniles, écailles adultes dont le centre est en voie de destruction).

Après nettoyage dans de l'eau, les écailles sont observées sous une couche d'eau et par transparence au moyen d'une loupe binoculaire donnant un grossissement de 400 fois : les écailles montrent un ensemble de fines stries concentriques appelées *circuli*, dont la disposition varie dans le temps (fig. 42a). Des zones à *circuli* espacés et d'autres à *circuli* très rapprochés, se succèdent; les premières correspondent à une croissance rapide, les secondes à une croissance très lente. La fin des zones à *circuli* rapprochés marque un arrêt de croissance. L'ensemble d'une zone à *circuli* espacés et d'une zone à *circuli* serrés constitue un *annulus*. Les *annuli* sont limités par deux caractères : d'une part la fin de la zone à *circuli* resserrés et d'autre part le fait que d'un *annulus* à l'autre, les *circuli* resserrés sont recoupés obliquement par les *circuli* espacés, plus récents (fig. 42b).

Après repérage et comptage du nombre d'*annuli*, l'écaille est placée sur une règle graduée en dixièmes de millimètres (micromètre oculaire) et l'on mesure le rayon total de l'écaille (depuis le centre de formation des *circuli* jusqu'au bord antérieur) et les rayons jusqu'aux *annuli* successifs.

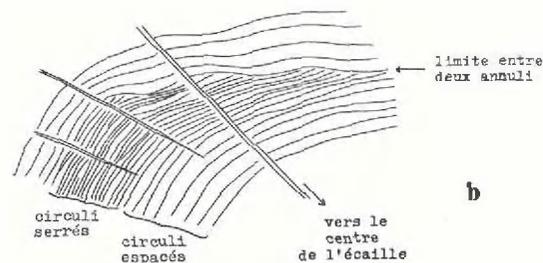
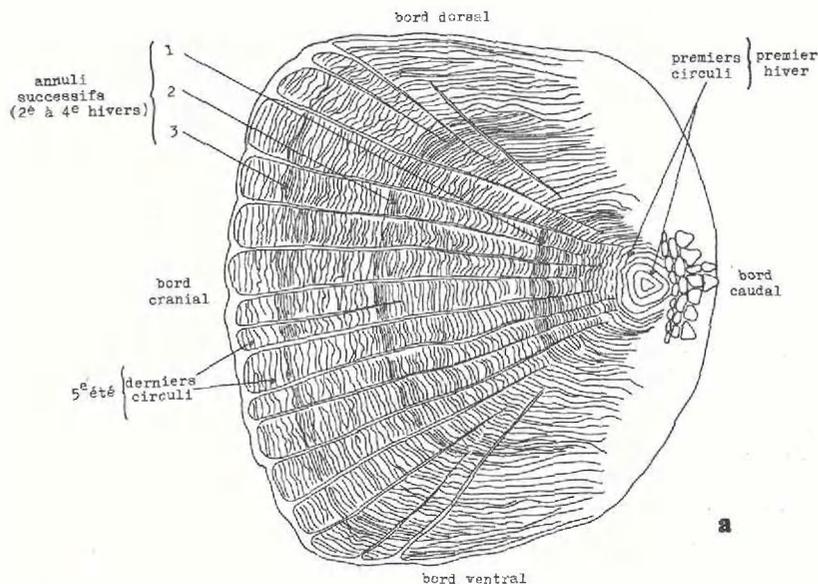


FIG. 42a. — Écaille de *Notothenia cyanobrancha* présentant trois annuli de croissance (classe IV); Poisson âgé de quatre ans (cinquième année d'âge).

FIG. 42b. — Détail d'une écaille montrant la limite entre deux annuli successifs.

L'étude des écailles a été faite chez *Notothenia cyanobrancha*, *Notothenia rossii* et *Notothenia macrocephala*.

b - Conventions

La longueur utilisée ici sera toujours la longueur standard dont le choix a été justifié au chapitre II. Cette longueur sera toujours exprimée en millimètres.

Le poids donné est toujours le poids total exprimé en grammes. Certains auteurs utilisent le poids des Poissons vidés mais il semble qu'au point de vue biologique il est normal de faire intervenir le poids des viscères, en particulier du foie dont les variations sont importantes.

Quant à l'expression de l'âge, nous avons adopté les conventions suivantes : les Poissons sont répartis par classes suivant le nombre de zones opaques inscrites sur les otolithes, les individus de la classe I possédant une zone, ceux de la classe II possédant deux zones, etc.

Pour établir une correspondance entre otolithes et écailles, nous verrons plus loin que les individus de la classe I ont zéro *annulus* sur les écailles, ceux de la classe II en ont un, etc.

Nous verrons que les classes ainsi définies sont annuelles. Donc l'âge des Poissons correspondra aux numéros des classes compte tenu de l'époque de la naissance et de l'époque de formation des zones de croissance. Ces paramètres seront précisés à propos de chaque espèce.

c - Expression mathématique de la croissance

L'expression mathématique de la croissance présente un triple intérêt :

- Elle permet l'extrapolation avec calcul de la longueur maximale théorique atteinte par l'espèce.

- Elle peut être utilisée éventuellement pour les calculs de production.

- Enfin elle peut servir à préciser la physiologie de la croissance; la croissance chez les Poissons présente deux périodes : une période de croissance rapide suivie d'une période de croissance lente, les deux étant séparées par un phénomène physiologique (généralement la première maturation sexuelle); la courbe expérimentale présente alors un point d'inflexion.

Pour l'étude mathématique, les deux périodes doivent être étudiées séparément, mais la deuxième est la plus intéressante car elle tend vers une asymptote et c'est elle qui nous donnera la longueur maximale théorique.

Les équations sont de la forme :

$$L_t = Ae^{k't} \text{ pour la première période (jeunesse du poisson)}$$

$$\text{et } L_t = B - Ce^{-kt} \text{ pour la seconde période.}$$

L_t exprime la longueur au temps t , k et k' sont les taux de croissance spécifique, A , B et C des constantes caractéristiques de chaque espèce. Seule la deuxième période fera l'objet de calculs.

La deuxième équation peut être utilisée sous la forme donnée par L. VON BERTALANFFY [1933 et 1938]

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}]$$

L_∞ étant la valeur de L_t quand t tend vers l'infini, c'est-à-dire la longueur maximale que peut atteindre l'espèce, et t_0 est le temps hypothétique au moment où le Poisson aurait la longueur 0 (avant l'éclosion par conséquent). K porte le nom de coefficient de catabolisme.

L.A. WALFORD [1946] a montré que la courbe représentant les variations de L_{t+1} en fonction de L_t est une droite. Par exemple, la figure 43 représente ces variations chez *Trematomus bernacchii* pour les deux sexes. L'équation de la droite représentative est de la forme [E. MAGNIN, 1962] :

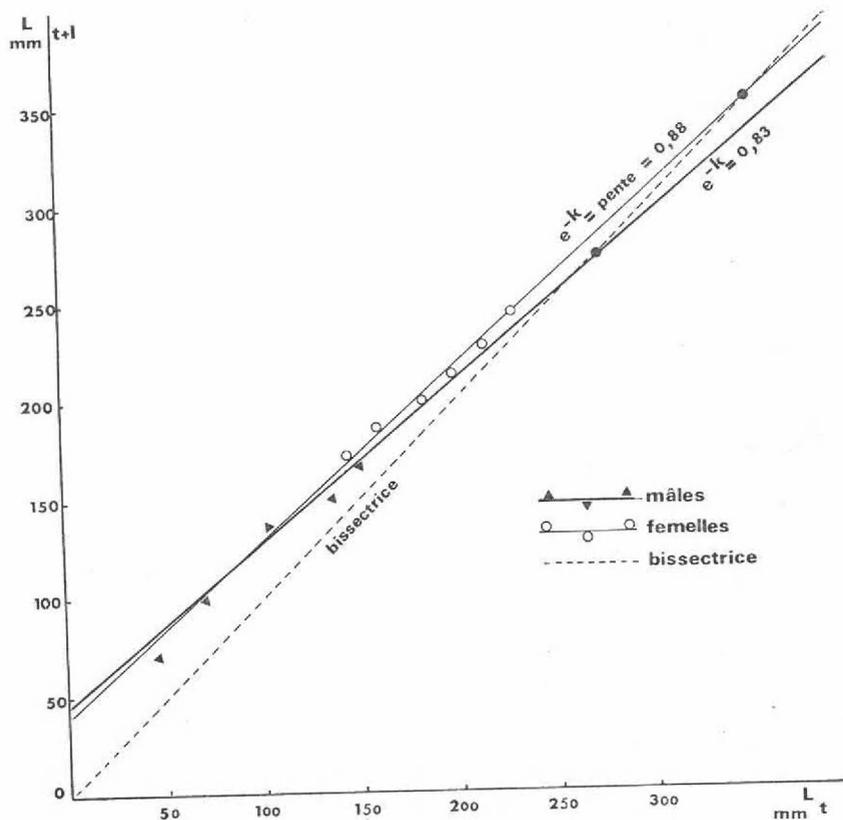


FIG. 43 — *Trematomus bernacchii*, variations de L_{t+1} en fonction de L_t .

$$L_{t+1} = L_{\infty} (1 - e^{-K}) + e^{-K} L_t$$

Cette droite nous permet de déterminer graphiquement K et L_{∞} . En effet e^{-K} en est la pente et L_{∞} en sera l'intersection avec la bissectrice des deux axes de coordonnées : cette intersection correspond au moment où $L_t = L_{t+1}$.

Pour écrire l'équation de la courbe de croissance (2^e période), il reste à déterminer la valeur de t_0 , facilement déductible de l'équation de L. VON BERTALANFFY :

$$L_t = L_{\infty} [1 - e^{-K(t-t_0)}]$$

$$\text{ou } e^{-K(t-t_0)} = \frac{L_{\infty} - L_t}{L_{\infty}} = 1 - \frac{L_t}{L_{\infty}}$$

En passant aux logarithmes népériens on obtient :

$$-K(t-t_0) = \text{Log}_e \left(1 - \frac{L_t}{L_{\infty}} \right)$$

$$\text{c'est-à-dire } t_0 = \frac{1}{K} \text{Log}_e \left(1 - \frac{L_t}{L_{\infty}} \right) + t$$

t_0 se calcule alors aisément en prenant pour t et L_t , l'âge moyen des Poissons et la longueur moyenne correspondante.

B - CROISSANCE DES DIFFÉRENTES ESPÈCES ÉTUDIÉES

a - Croissance de *Trematomus bernacchii*

La croissance de *Trematomus bernacchii* a déjà été étudiée une fois par D.E. WOHLSCHLAG [1961a] au moyen de la méthode scalimétrique. L'étude que nous avons faite est fondée sur l'observation des otolithes et les résultats obtenus sont tout à fait concordants avec ceux de D.E. WOHLSCHLAG.

Nous avons ainsi déterminé le nombre de zones sur 171 otolithes appartenant à des individus différents mâles ou femelles, au moyen de la technique décrite plus haut.

1. Périodicité de la croissance

Pour être certain que les zones visibles sur les otolithes correspondent à des zones de croissance annuelle, nous avons observé l'époque à laquelle ces zones se formaient. Or la zone opaque ne se forme que pendant les mois de novembre, décembre, janvier et février et la zone hyaline n'apparaît que de mars à juillet. La formation de la zone opaque n'est d'ailleurs pas régulière sur tout le pourtour de l'otolithe : elle commence à apparaître aux extrémités, c'est-à-dire dans la région du rostre et dans la région du bord postéro-dorsal.

La zone opaque est donc bien annuelle puisque sa formation est limitée aux quatre mois de la belle saison australe.

Ce fait est d'ailleurs confirmé par l'étude de D.E. WOHLSCHLAG [1960] concernant les variations du taux de métabolisme de *Trematomus bernacchii* en fonction de la température du milieu ambiant. En effet, si l'on compare la courbe donnée par D.E. WOHLSCHLAG avec les variations de la température de l'eau de mer dans l'archipel de Pointe-Géologie (fig. 44), on constate que de décembre à février la température de l'eau de mer est telle que le taux de métabolisme peut être maximal (température supérieure à -1°C). Ce même auteur a publié un peu plus tard [D.E. WOHLSCHLAG, 1964a] les variations saisonnières du métabolisme respiratoire de *T. bernacchii*; or le taux de métabolisme passe par un maximum en janvier.

C'est donc bien à cette époque que la croissance se traduit sur les otolithes par l'apparition d'une zone opaque. Nous avons en effet déjà signalé que plusieurs auteurs [C.F. HICKLING, 1933; G.S. SAETERSDAL, 1953] ont montré que la formation des zones opaques correspond à un taux de croissance élevé.

D'autre part D.E. WOHLSCHLAG a démontré l'existence de zones de croissance annuelles sur les écailles et, comme lui, nous pouvons

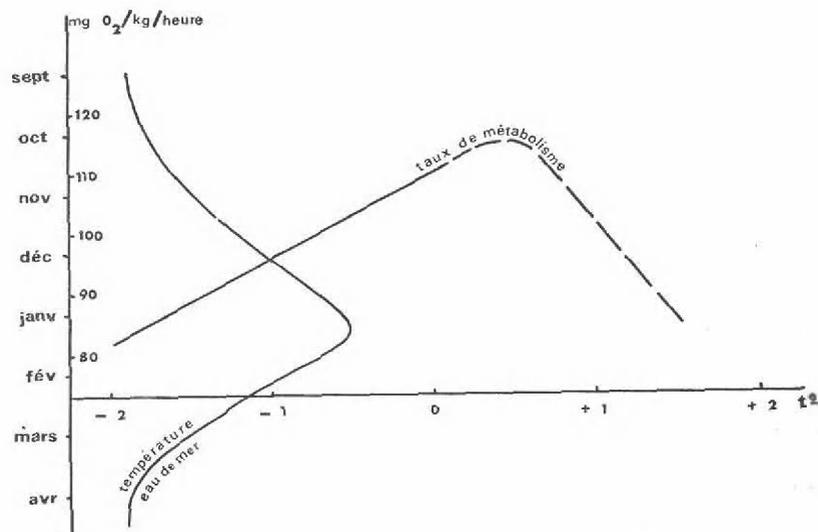


FIG. 44. — Comparaison entre les variations du taux de métabolisme chez *T. bernacchii* (d'après D.E. WOHLISCHLAG) et les variations de la température de l'eau de mer à Pointe Géologie.

affirmer que la croissance de *Trematomus bernacchii* suit un cycle annuel composé d'une période à croissance faible en hiver et d'une période à croissance forte en été.

2. Détermination de l'âge

Le classement des spécimens étudiés suivant le nombre de zones opaques inscrites sur les otolithes, nous a amené à créer 10 classes : la classe I groupe les individus présentant une seule zone opaque sur l'otolithe, la classe II groupe ceux dont l'otolithe présente deux zones opaques, etc.

Nous avons eu la chance de faire une récolte de larves le 8 mars 1961. Plusieurs dizaines de petits alevins (25 mm de longueur standard en moyenne) ont été trouvés morts flottant à la surface de l'eau (point de pêche n° 14, fig. 3). Ces alevins (fig. 45) sont très comparables aux larves de Nototheniidae décrites par C.T. REGAN [1916]. Les nageoires anale et pectorales sont bien développées mais la nageoire dorsale est incomplète. Les nombres de rayons et de branchiospines nous font penser que ces larves appartiennent à l'espèce *Trematomus bernacchii* : anale 34 ou 35 rayons, pectorales 22 à 24 rayons, et 15 ou 16 branchiospines. D'ailleurs la ponte de cette espèce se produisant fin octobre début novembre, il est tout à fait plausible que la taille de 25 mm soit atteinte à l'âge de 4 mois. En effet, chez un autre Nototheniidae (*Pleuragramma antarcticum*), C.T. REGAN donne les tailles suivantes : 6-7 mm peu

après l'éclosion en décembre, 15 mm en février et 25 mm en avril, c'est-à-dire 4 mois après l'éclosion.

Les otolithes (*sagitta*) de ces larves ont pu être prélevés malgré leur petitesse (15/100 mm) mais leur forme subcirculaire n'est d'aucune aide pour la détermination spécifique; par contre, aucune zone de croissance n'y est visible, ce qui confirme le fait que le noyau central de l'otolithe se forme au cours de la première année après l'éclosion.

A la même époque (février-mars 1961), nous avons pêché plusieurs petits individus mesurant 40 à 50 mm de longueur dont l'otolithe présentait une seule zone opaque de croissance. Ces jeunes Poissons étaient évidemment nés en octobre ou novembre 1959 car s'ils étaient nés en octobre-novembre 1960, ils auraient mesuré 25 mm. Ils étaient donc âgés d'un an et quatre mois.

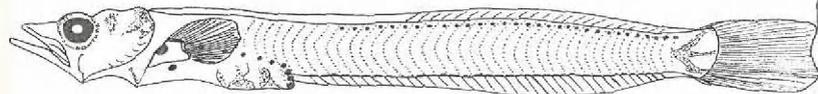


FIG. 45. — *Trematomus bernacchii*, stade larvaire de quatre mois (25 mm de longueur).

Nous pouvons ainsi apprécier l'âge de chacun des Poissons étudiés, compte tenu de leur date de capture : ainsi un Poisson de la classe V aura 5 ans s'il a été capturé en décembre ou janvier mais aura presque 6 ans s'il a été pêché en septembre ou octobre (c'est-à-dire avant la formation de la zone opaque). Dans tous les cas, un Poisson de la classe V sera dans sa 6^e année d'âge.

3. Courbes de croissance

Le tableau 35 groupe les Poissons par sexe et par classe, en indiquant pour chaque classe le nombre d'individus utilisés (matures et immatures), les valeurs extrêmes de la longueur standard, la valeur moyenne de la longueur standard et la valeur moyenne du poids total.

Les classes I, II et III contiennent des individus dont le sexe est indéterminé; aussi, dans le tableau 35 on retrouve les mêmes mesures pour les mâles et pour les femelles de ces trois classes; il en sera de même pour les espèces suivantes : *N. cyanobrancha* (classe I) et *N. coriiceps neglecta* (classe III).

— CROISSANCE EN LONGUEUR

Pour chaque sexe, nous avons commencé par tracer les droites correspondant aux variations de L_{t+1} en fonction de L_t (fig. 43). Graphiquement, ces deux droites nous permettent de déterminer K et L_{∞} .

TABEAU 35

Répartition par sexe et par classe chez *Trematomus bernacchii*

Classes		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Femelles	nombre individus étudiés	voir ci-dessous			10	17	7	1	0	0	0
	immatures				0	5	22	18	15	8	1
	matures										
	valeurs extrêmes de L	40-50	61-80	102	134-155	151-187	172-195	184-216	203-222	220-242	244
	valeurs moyennes de L	45	70,3	102	143,7	170,2	184,7	197,6	213	228	244
	valeurs moyennes de P	0,55	4,2	25	62,2	110,7	142,8	178,9	215,7	263,4	390
Mâles	nombre individus étudiés	3 ♂ 0 ♀	3 ♂ 0 ♀	1 ♂ 0 ♀	2 7	2 21	0 13	0 5			
	valeurs extrêmes de L	40-50	61-80	102	125-160	140-167	152-181	175-197			
	valeurs moyennes de L	45	70,3	102	136,1	150,8	167,0	184,8			
	valeurs moyennes de P	0,55	4,2	25	52,6	75,6	98,8	141,0			

femelles :

$$e^{-K} = 0,88$$

donc $K = 0,127$

$$L_{\infty} = 350 \text{ mm}$$

et $t_0 = 0,05$

mâles :

$$e^{-K} = 0,83$$

donc $K = 0,178$

$$\text{et } L_{\infty} = 275 \text{ mm}$$

$t_0 = 0,5$

On en déduit les équations théoriques des courbes de croissance correspondantes :

femelles : $L_t = 350 [1 - e^{-0,127(t-0,05)}]$ pour $t > 5$

mâles : $L_t = 275 [1 - e^{-0,178(t-0,5)}]$ pour $t > 4$

L_t est exprimé en millimètres et t en années.

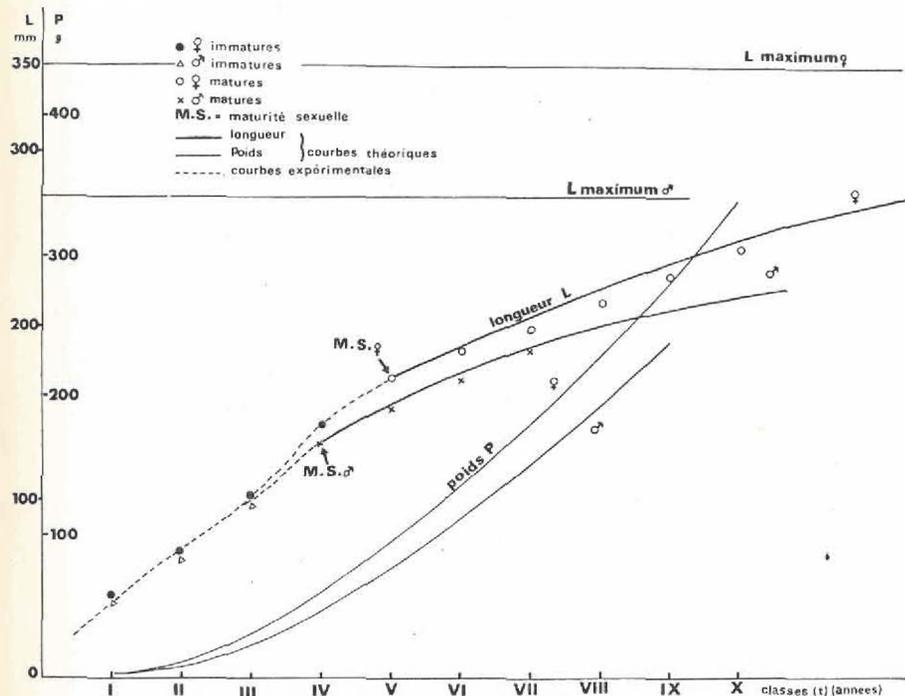


FIG. 46. — *Trematomus bernacchii*, courbes de croissance en longueur et en poids.

Ces courbes théoriques sont représentées en trait plein dans la figure 46. En pointillés, nous avons figuré les courbes expérimentales. Celles-ci, comme il a été dit plus haut, présentent un point d'inflexion juste avant la maturité sexuelle. Les différences entre courbes expérimentales et courbes théoriques après la maturité sexuelle sont très faibles, aussi ces dernières représentent bien la seconde période de la croissance chez *T. bernacchii*.

Nous pouvons ainsi décrire la suite du déroulement de la croissance en nous souvenant sans cesse que cette description ne donne qu'une valeur moyenne autour de laquelle les variations individuelles sont souvent très grandes. Après l'éclosion, au cours des quatre premières années, la croissance est assez rapide, mais dès la cinquième année pour les mâles et la sixième année pour les femelles la croissance se ralentit brusquement mais continue régulièrement. La courbe femelle tend asymptotiquement vers la longueur maximale théorique 350 mm et la courbe mâle tend de son côté vers 275 mm.

— CROISSANCE EN POIDS

Sur le même graphique (fig. 46), nous avons représenté les courbes de croissance en poids. Ces courbes sont établies d'après les données du tableau 36 dans lequel les « poids mesurés » sont les moyennes des

TABLEAU 36

Trematomus bernacchii
Comparaison entre poids mesurés et poids calculés

Classes <i>t</i> (années)	Femelles			Mâles		
	L_t	Poids mesurés	Poids calculés	L_t	Poids mesurés	Poids calculés
I	42	0,55	1,6	23	0,55	0,2
II	77	4,2	9,7	63	4,2	4,7
III	108	25	26,9	98	25	18,9
IV	136	62,2	56,7	126	52	43
V	162	110	93,4	150	75	75
VI	184	142	137	170	99	110
VII	204	179	185	187	141	151
VIII	220	215	229			
IX	236	263	281			
X	250	390	340			

poids mesurés pour chaque classe, les « poids calculés » étant tirés des équations établies au chapitre II.

$\log P = 2,97 \log L - 4,59$ pour les femelles

et $\log P = 3,19 \log L - 5,07$ pour les mâles.

Les longueurs utilisées sont les longueurs théoriques L_t déterminées d'après les équations établies plus haut.

b - Croissance de *Notothenia cyanobrancha*

Chez cette espèce, l'étude de la croissance est systématiquement basée sur l'observation des zones de croissance et de la taille, des écailles d'une part, et des otolithes d'autre part (135 individus). Nous avons utilisé ce double matériel afin de pouvoir comparer les deux méthodes : en effet, chez les espèces antarctiques, seuls les otolithes ont été utilisés (écailles très difficiles à lire), alors que chez les espèces subantarctiques autres que *N. cyanobrancha*, seules les écailles ont été utilisées : en effet le prélèvement des otolithes n'a été fait qu'à Paris à notre retour et le formol les avait beaucoup abîmés ou même détruits; seuls les otolithes de *Notothenia cyanobrancha* ont été prélevés sur les Poissons frais.

Cette comparaison entre les deux méthodes était indispensable pour pouvoir faire un rapprochement entre les deux groupes de *Nototheniidae* étudiés.

1. Périodicité et détermination de l'âge

— RÉSULTATS CONCERNANT LES ÉCAILLES

Non seulement nous avons déterminé le nombre d'arrêts de croissance inscrits sur les écailles, mais nous avons mesuré les rayons des écailles et les distances entre le centre de l'écaille et les anneaux successifs (voir fig. 42).

Pour déterminer si la taille de l'écaille s'accroît uniformément en même temps que la longueur du corps et pour établir une relation permettant d'apprécier la taille des alevins au moment de la formation des écailles, nous avons représenté graphiquement la longueur standard L en fonction du rayon de l'écaille R (fig. 47). L'équation de la droite représentative de tous les points est :

$$L = 5,7 R + 12,5 \quad (\text{coefficient de corrélation } r = 0,95)$$

R est exprimé en dixièmes de millimètre et l'équation a été établie par la méthode statistique habituelle. Aucune différence entre les sexes n'a pu être mise en évidence.

Cette relation montre que les écailles apparaissent chez *N. cyanobrancha*, lorsque le Poisson atteint une taille d'environ 12,5 mm. Remarquons que chez les alevins de 25 mm de *T. bernacchii* décrits plus haut, nous avons observé de minuscules écailles en formation, en particulier sur la partie postérieure de la tête, mais ces écailles juvéniles ne portaient pas encore de *circuli*.

L'âge auquel apparaissent les premières écailles est important à déterminer, afin de bien connaître l'âge du premier arrêt de croissance observé.

Pour pouvoir interpréter les anneaux de croissance comme des *annuli*, c'est-à-dire comme des arrêts de croissance annuels, nous avons groupé toutes les mesures faites sur les écailles dans le tableau 37 : celui-ci donne en fonction du nombre d'arrêts de croissance, d'abord le nombre de Poissons (mâles et femelles) présentant de 0 à 7 *annuli*, puis les distances entre le centre de l'écaille et chaque *annulus*, et enfin, la moyenne du rayon total de l'écaille.

On constate que :

— Quel que soit le nombre d'arrêts de croissance considéré, un *annulus* de rang déterminé est toujours situé à la même distance du centre de l'écaille :

- le 1^{er} *annulus* est à environ 6,7/10 mm du centre de l'écaille (6 à 7,5)
- le 2^e *annulus* est à environ 14 /10 mm du centre de l'écaille (13,4 à 14,8)
- le 3^e *annulus* est à environ 21,5/10 mm du centre de l'écaille (20,5 à 22,2)
- le 4^e *annulus* est à environ 27,8/10 mm du centre de l'écaille (27,4 à 28,4)
- le 5^e *annulus* est à environ 31,7/10 mm du centre de l'écaille (31 à 32,2)
- le 6^e *annulus* est à environ 35,2/10 mm du centre de l'écaille (35 à 35,4)
- le 7^e *annulus* est à environ 37 /10 mm du centre de l'écaille

Seules quelques anomalies se rencontrent pour les écailles présentant 7 *annuli*.

— la croissance du rayon de l'écaille se ralentit très progressivement avec l'âge. Les distances entre les *annuli* successifs sont en effet depuis

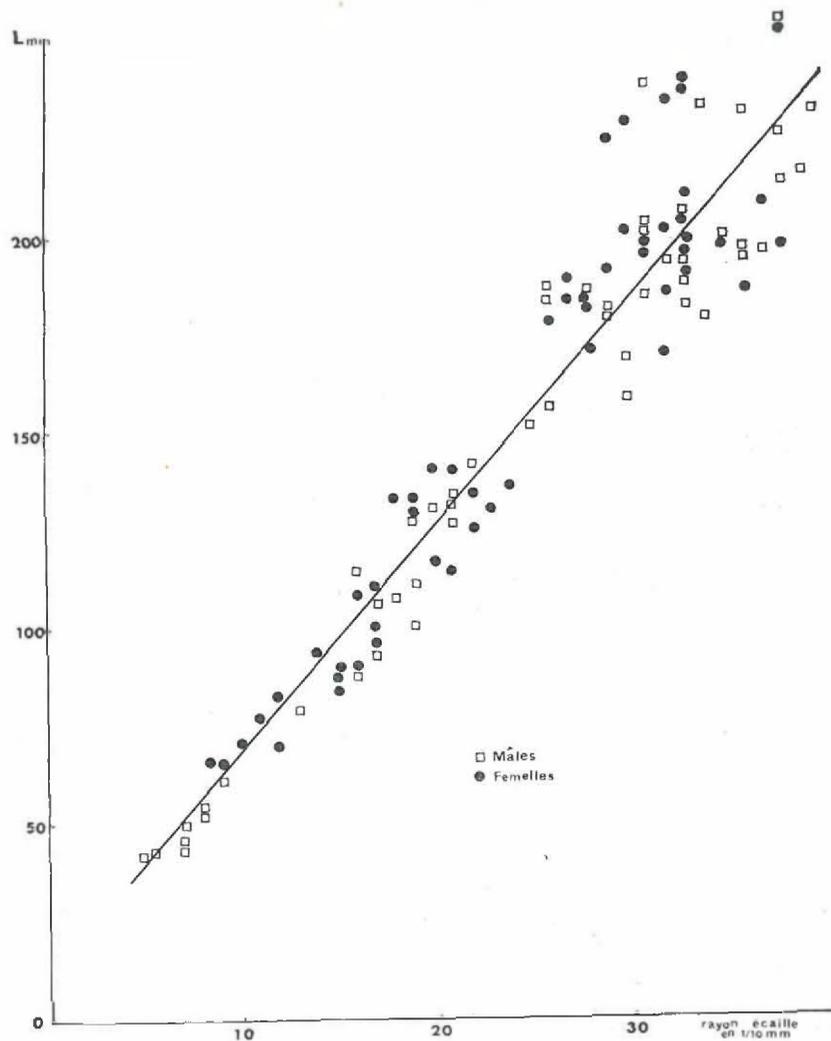


FIG. 47. — *Notothenia cyanobrancha*, relation entre la longueur standard et le rayon des écailles.

le centre jusqu'à la périphérie de l'écaille (en dixièmes de mm) :

7,3 - 7,5 - 6,3 - 3,9 - 3,5 - 2,8

— enfin, le rayon total d'une écaille présentant n annuli, est à peu près égal ou légèrement inférieur à la distance entre le centre de l'écaille et le $n + 1^{\text{e}}$ annulus de l'écaille présentant $n + 1$ annuli.

Ces anneaux de croissance peuvent donc être considérés comme annuels. Il reste maintenant à savoir à quel âge correspond chaque

TABLEAU 37

Notothenia cyanobrancha
moyennes des distances entre le centre de l'écaille
et les arrêts de croissance successifs d'une part,
et le bord de l'écaille d'autre part

(les longueurs sont exprimées en dixièmes de millimètre)

nombre d'arrêts de croissance	nombre de Poissons			numéro d'ordre des arrêts de croissance							moyenne du rayon total	
	♂	♀	total	1 ^{er}	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e	6 ^e	7 ^e		
0	—	—	11	—								6,0
1	10	9	19	7								10,7
2	11	13	24	7,3	14,5							17,6
3	10	13	23	6,3	13,6	20,5						23,0
4	11	15	26	6,4	14,3	22,0	27,7					30,3
5	11	8	19	7,5	14,8	21,3	27,4	31,9				33,5
6	4	3	7	6,6	13,4	22,2	28,4	32,2	35,4			37,6
7	3	3	6	6,0	10,0	16,0	22,0	31,0	35,0	37,0		40,0
	60	64	135									

annulus : l'observation de nombreux individus depuis les stades les plus jeunes a permis de déterminer la période à laquelle apparaissent les écailles et les otolithes et leur processus de formation.

Quelle que soit la date de la naissance (février ou mai), l'été de l'année de la naissance n'est pas marqué sur l'écaille.

Le premier hiver correspond à la formation du centre de l'écaille et des premiers *circuli*; le premier été complet donne naissance à une zone de *circuli* espacés et le premier anneau (*circuli* très rapprochés) se forme au moment de l'arrêt de croissance du deuxième hiver. Donc le nombre d'*annuli* inscrit sur les écailles donne le nombre moins un d'hivers vécus par le Poisson. Presque tous nos échantillons ayant été récoltés en janvier ou février, ceux qui présentent un seul *annulus* sont âgés de deux ans (classe II), ceux qui en présentent deux sont âgés de trois ans (classe III), etc.

— RÉSULTATS CONCERNANT LES OTOLITHES

L'étude de la croissance des otolithes a été faite en mesurant leur longueur l au dixième de millimètre près et en calculant la relation existant entre cette longueur et la longueur standard. La figure 48 représente cette relation, les points marqués sont les moyennes des mesures pour chaque classe et pour chaque sexe. Aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les sexes et entre les

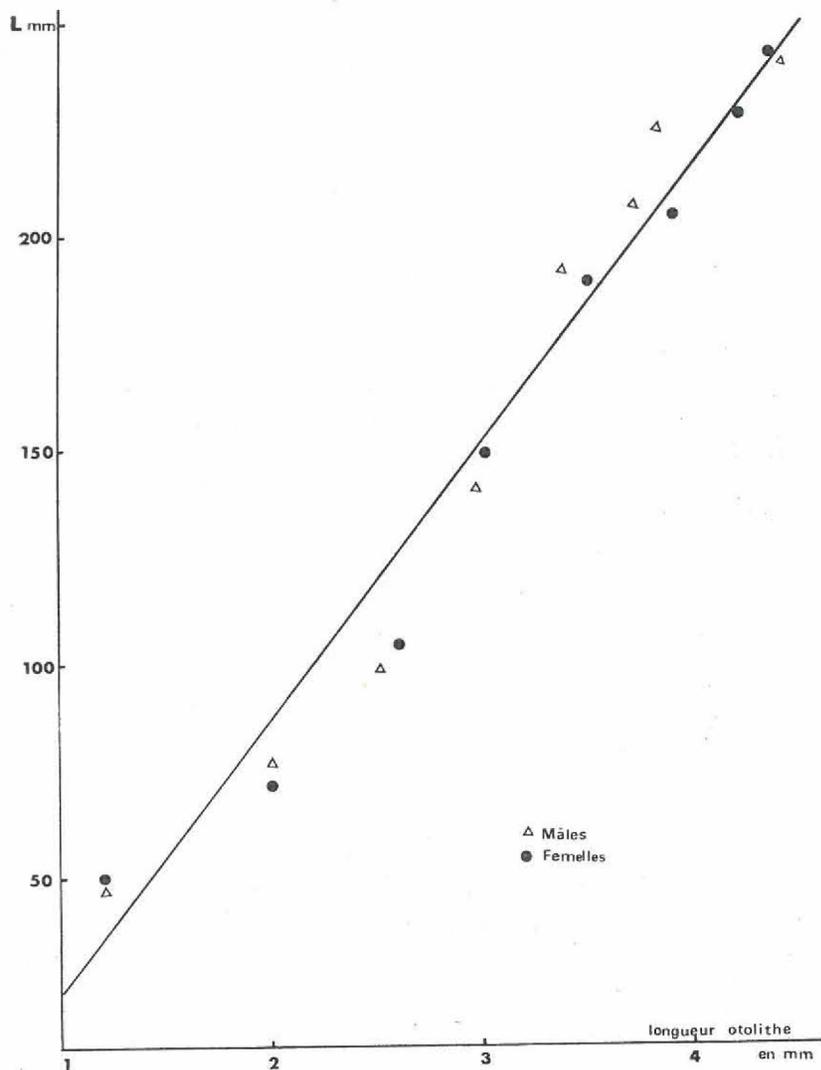


FIG. 48. — *Notothenia cyanobrancha*, relation entre la longueur standard et la longueur de l'otolithe.

différentes classes d'âge ($\frac{r_1 - r_2}{S r_1 - r_2}$ est toujours inférieur à 2). C'est pourquoi une seule droite de régression a été tracée. Son équation est la suivante :

$L = 64 l - 40,4$ (Coefficient de corrélation $r = 0,98$)
où l et L sont exprimés en millimètres.

La mesure des longueurs des otolithes montre que ces derniers s'accroissent en moyenne de 4 à 5 dixièmes de millimètre par an; la longueur à l'âge d'un an est d'environ 1,5 mm.

Les résultats sont inscrits au tableau 38.

TABLEAU 38

Notothenia cyanobrancha
moyennes des longueurs l des otolithes (en mm)
rangées par classe et par sexe

Classes		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Mâles	l	1,2	2	2,53	2,98	3,20	3,76	3,85	4,43
	L	47,5	76,8	98,8	142,1	184,1	207	225	241,6
Femelles	l		2	2,60	3,01	3,56	3,93	4,23	4,40
	L		71,6	104,4	149,6	189,3	210	228	242

Certains auteurs [E.N.C. EZIUZO, 1963] ont utilisé, non pas la longueur de l'otolithe mais son poids. Des essais faits dans ce sens (otolithes pesés au dixième de milligramme près) n'ont abouti à aucun résultat cohérent chez *N. cyanobrancha*.

Au cours du premier hiver après la naissance du jeune Poisson se forme le « noyau » de l'otolithe; ce noyau est creux et présente souvent l'aspect d'une zone hyaline. La première zone opaque se forme au cours du premier été complet, c'est-à-dire à l'âge d'un an (ou parfois aussitôt après la naissance : voir remarque ci-dessous). A l'époque de nos récoltes (janvier, février 1964) sur chaque otolithe une zone opaque est en pleine formation. Donc le nombre de zones opaques inscrites sur les otolithes donne le nombre d'étés passés par le Poisson, non compris (généralement) l'été de la naissance. Les individus possédant une seule zone opaque sont donc âgés d'un an, ou pour mieux dire, sont dans leur deuxième année d'âge. Nous avons établi le même résultat chez l'espèce antarctique *T. bernacchii*.

Donc, en résumé, à l'époque de nos récoltes, pour un même Poisson, l'otolithe présente n zones opaques et l'écaille $n - 1$ annuli.

REMARQUE :

Une remarque reste à faire sur l'interprétation des résultats : en effet *Notothenia cyanobrancha* présente une singularité quant à la période de ponte; nous verrons plus loin (chapitre V) que la ponte, chez cette espèce, se produit à une date variable suivant l'âge des Poissons : ceux âgés de 3 ans pondent en février, tandis que ceux âgés de 4 ans et plus ne pondent qu'en avril ou mai. Il en résulte que les naissances des jeunes se font à deux époques différentes chaque année; cela explique certaines difficultés rencontrées dans la lecture des écailles et des otolithes : il est en effet arrivé parfois (11 cas sur 135) que l'otolithe présente une zone opaque en trop; c'est-à-dire $n + 1$ zones opaques. Or si la naissance se fait en février, il peut arriver que la première zone opaque de l'otolithe se forme dès l'été de la naissance (au lieu de se former à l'âge d'un an), alors qu'en ce qui concerne l'écaille, rien n'est changé, si ce n'est que les premiers *circuli* espacés sont plus nombreux.

En résumé, la correspondance que nous avons voulu établir entre l'observation des écailles et celle des otolithes est la suivante :

	<i>Trematomus bernacchii</i> et espèces antarctiques	<i>Notothenia cyanobrancha</i> et espèces subantarctiques	
		cas général naissance en mai	cas exceptionnel naissance en février
CLASSE I (1 an ou 2 ^e année d'âge) { otolithes écailles	1 zone opaque	1 zone opaque 0 annulus	2 zones opaques 0 annulus
CLASSE II (2 ans ou 3 ^e année d'âge) { otolithes écailles	2 zones opaques	2 zones opaques 1 annulus	3 zones opaques 1 annulus
.....
.....
etc.	etc.	etc.	etc.

2. Courbes de croissance

Pour chacune des espèces étudiées maintenant, nous avons utilisé la même méthode que pour *Trematomus bernacchii*, aussi nous donnerons les résultats plus rapidement, nous réservant de discuter les différentes croissances dans le paragraphe suivant (voir paragraphe C: Discussion).

Le tableau 39 groupe les mesures faites sur *Notothenia cyanobrancha*.

La classe I contient des individus indifférenciés sexuellement, c'est pourquoi, dans cette classe, les mesures sont les mêmes pour les deux sexes.

TABLEAU 39

Notothenia cyanobrancha
répartition des Poissons par classe et par sexe

Classes		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Femelles	nombre individus étudiés	11 { ♂ + ♀	9	13	13	16	11	3	3
	valeurs extrêmes de L	40-61	61-82	84-130	125-182	170-200	196-220	223-233	236-252
	valeurs moyennes de L	47,5	71,6	104,4	149,6	189,3	210	228	242
	valeurs moyennes de P	2,1	9,4	30,6	88,4	166,5	190,5	258,6	387
Mâles	nombre individus étudiés	11 { ♂ + ♀	10	11	11	14	12	4	3
	valeurs extrêmes de L	40-61	62-84	85-114	126-168	178-200	193-213	215-230	232-255
	valeurs moyennes de L	47,5	76,8	98,8	142,1	184,1	207	225	241,6
	valeurs moyennes de P	2,1	9,8	25,4	70,3	155,8	186,3	262,5	314

Nous avons d'abord tracé la courbe expérimentale correspondant aux données du tableau 39 (en pointillé sur la figure 49). Nous constatons ici un fait remarquable, c'est que contrairement à *Trematomus bernacchii*,

aucune différence entre les sexes n'a pu être mise en évidence : mâles et femelles ont des croissances parallèles, très voisines, c'est pourquoi nous n'avons calculé qu'une seule courbe de croissance théorique pour les deux sexes.

L'étude des variations de $L_t + 1$ en fonction de L_t aboutit aux résultats suivants :

$$\begin{aligned} K &= 0,186 \\ L_{\infty} &= 335 \text{ mm} \\ t_0 &= 0,5 \end{aligned}$$

donc l'équation de la courbe de croissance théorique de *Notothenia cyanobrancha* est :

$$L_t = 335 [1 - e^{-0,186(t-0,5)}] \text{ pour } t > 3$$

Cette courbe est représentée en trait plein sur la figure 49.

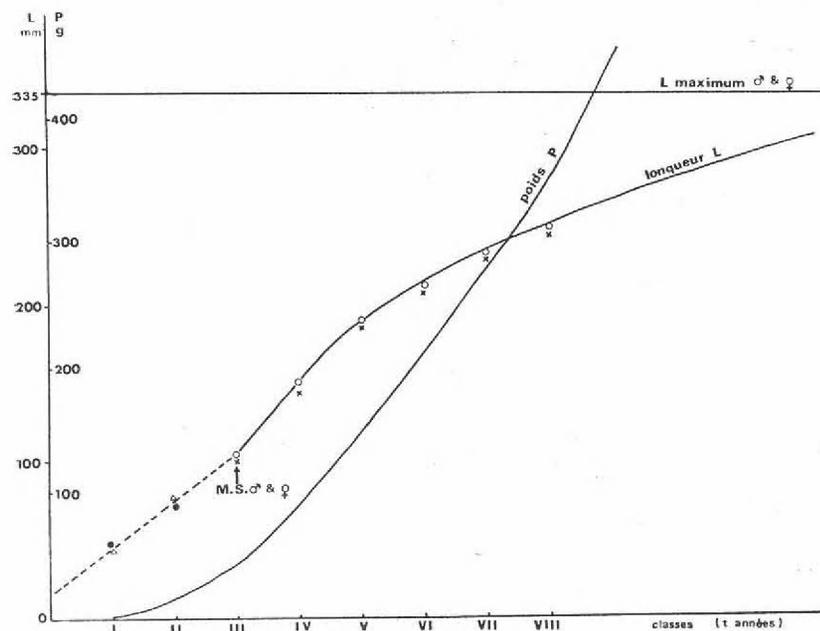


FIG. 49. — *Notothenia cyanobrancha*, courbes de croissance en longueur et en poids (mêmes légendes que pour la figure 46).

Le même graphique porte la courbe de croissance en poids établie d'après les données réunies au tableau 40; les poids calculés sont tirés de l'équation établie au chapitre II :

$$\text{Log } P = 2,97 \text{ log } L - 4,54$$

TABEAU 40

Notothenia cyanobrancha
comparaison entre poids mesurés et poids calculés

classes (t années)	L_t mâles et femelles	poids mesurés		poids calculés mâles et femelles
		mâles	femelles	
I	40,5	2,1	2,1	1,7
II	82	9,8	9,4	13,5
III	125	25,4	30,6	45
IV	160	70,3	88,4	97
V	189	155,8	166,5	160
VI	214	186,3	190,5	220
VII	234	262,5	258,6	280
VIII	250	314	387	350

c - Croissance de *Trematomus hansonii*

L'étude suivante porte sur 101 otolithes. Comme chez les autres espèces, les otolithes de *T. hansonii* montrent une succession de zones opaques et de zones hyalines. La formation des zones opaques se fait de novembre à mars et celle des zones hyalines de juin à septembre. La croissance est donc périodique et présente un cycle annuel.

1. Détermination de l'âge

Le classement des échantillons d'après le nombre de zones opaques a permis de faire huit classes numérotées de IV à X pour les femelles et de III à VIII pour les mâles.

Nous n'avons malheureusement pas récolté de stades jeunes chez *T. hansonii*, aussi il nous est difficile d'affirmer que, par exemple, les individus de la classe IV sont dans leur cinquième année d'âge.

Cependant, cette espèce est très voisine de *Trematomus bernacchii* et peut lui être comparée : il est fort probable que le noyau central de l'otolithe se forme au cours de la première année et que la première zone opaque marque le début de la deuxième année. L'âge de chaque Poisson peut donc être déterminé avec suffisamment de certitude, compte tenu de la date de capture.

2. Courbes de croissance

Le tableau 41 réunit toutes les mesures concernant *T. hansonii*. La figure 50 représente les courbes expérimentales des croissances mâle et femelle, et les courbes théoriques de croissance en longueur et en poids.

TABLEAU 41

Trematomus hansonii
répartition des Poissons par classe et par sexe

classes			III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Femelles	nombre individus étudiés	immatures	0	3	4	1	0	0	0	0
		matures	0	0	2	4	3	4	0	3
	valeurs extrêmes de L		—	161-190	182-207	208-226	235-248	249-265	—	283-303
	valeurs moyennes de L		—	176	189,6	216,2	241	257	—	295,3
valeurs moyennes de P		—	91,6	132,1	200	268,3	371,2	—	640	
Mâles	nombre individus étudiés	immatures	5	7	4	0	0	0	—	—
		matures	0	0	26	23	11	1	—	—
	valeurs extrêmes de L		150-163	162-170	170-194	185-206	190-213	219	—	—
	valeurs moyennes de L		158	167	180,2	195	205	219	—	—
valeurs moyennes de P		82	89,2	106,9	143,8	171,7	205	—	—	

Les calculs menés comme précédemment nous donnent :

mâles (pour $t > 5$)
 $K = 0,111$
 $L_{\infty} = 305 \text{ mm}$
 $t_0 = -3,1$

femelles (pour $t > 6$)
 $K = 0,093$
 $L_{\infty} = 450 \text{ mm}$
 $t_0 = -1,2$

et $L_t = 305 [1 - e^{-0,11(t+3,1)}]$ | $L_t = 450 [1 - e^{-0,09(t+1,2)}]$

La courbe de croissance en poids est établie d'après les données du tableau 42 et d'après l'équation commune aux deux sexes :

$\log P = 3,34 \log L - 5,48$

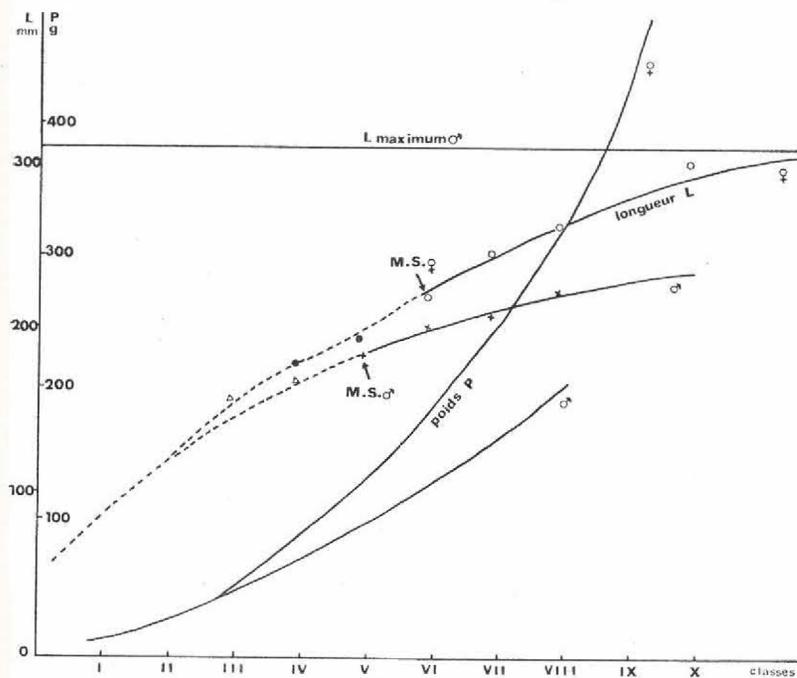


FIG. 50. — *Trematomus hansonii*, courbes de croissance en longueur et en poids (mêmes légendes que pour la figure 46).

TABLEAU 42

Trematomus hansonii
comparaison entre poids mesurés et poids calculés

classes (t années)	femelles			mâles		
	L_t	poids mesurés	poids calculés	L_t	poids mesurés	poids calculés
I	80	—	7,3	82	—	7,9
II	111	—	21,5	120	—	27,1
III	140	—	46,5	147	82	54,2
IV	168	91,6	86,0	164	89,2	80
V	191	132,1	135	178	106,9	108
VI	212	200	185	193	143,8	136
VII	234	268,3	252	203	171,7	160
VIII	252	371,2	343	214	205	200
IX	269	—	432	—	—	—
X	298	640	590	—	—	—

d - Croissance de *Notothenia coriiceps neglecta*

L'étude de la croissance a été faite ici sur 151 otolithes. Bien que leur taille soit nettement plus faible que chez les espèces précédentes (2 à 3 mm contre 3 à 5 mm pour *T. bernacchii*), la lecture en a été plus facile, les différentes zones étant très bien visibles.

Le classement des échantillons d'après le nombre de zones opaques annuelles permet de répartir les femelles entre les classes III et XIII et les mâles entre les classes III et XII.

Malheureusement, aucun individu jeune de *N. coriiceps neglecta* n'a été récolté, aussi l'estimation de l'âge chez cette espèce reste incertaine. Nous supposons que le noyau central de l'otolithe se forme la première année et que la première zone opaque marque le début de la deuxième année.

TABEAU 43

Notothenia coriiceps neglecta
répartition des Poissons par classe et par sexe

classes		III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
Femelles	nombre individus étudiés	1 ♂ + 0 ♀	0	4	22	14	0	0	0	0	0	0
	valeurs extrêmes de <i>L</i>	111	—	152-170	168-195	198-243	242-273	268-291	294-320	—	—	405
	valeurs moyennes de <i>L</i>	111	—	164	184,5	217,5	255,8	278	309,5	—	—	405
	valeurs moyennes de <i>P</i>	28	—	108	148	245	398	490	750	—	—	1520
Mâles	nombre individus étudiés	1 ♂ + 0 ♀	7	6	1	3	2	0	0	0	0	0
	valeurs extrêmes de <i>L</i>	111	145-155	158-175	176-187	187-210	200-231	236-255	251-270	275-285	299-302	—
	valeurs moyennes de <i>L</i>	111	150	166	182,2	196,7	217	247,1	259,4	281,6	300,5	—
	valeurs moyennes de <i>P</i>	28	83	111	145	175	230	330	389	580	640	—

Le tableau 43 groupe tous les résultats concernant cette espèce. L'unique individu représentant la classe III est de sexe indéterminé, mais comme, à cet âge, mâles et femelles ont la même taille, il peut être utilisé dans l'étude de l'un ou l'autre sexe.

La figure 51 représente les variations de L_{t+1} en fonction de L_t . On constate que pour les deux sexes, les droites correspondantes sont parallèles entre elles et leur pente est égale à 1.

Nous obtenons donc $L_{\infty} = \infty$, *N. coriiceps neglecta* est donc capable d'atteindre théoriquement une longueur infinie; pratiquement cette longueur doit être très grande, de l'ordre de 100 à 150 centimètres. La croissance est continue toute la vie, sans présenter de ralentissement chez les spécimens âgés. Cela revient à dire que les courbes de croissance

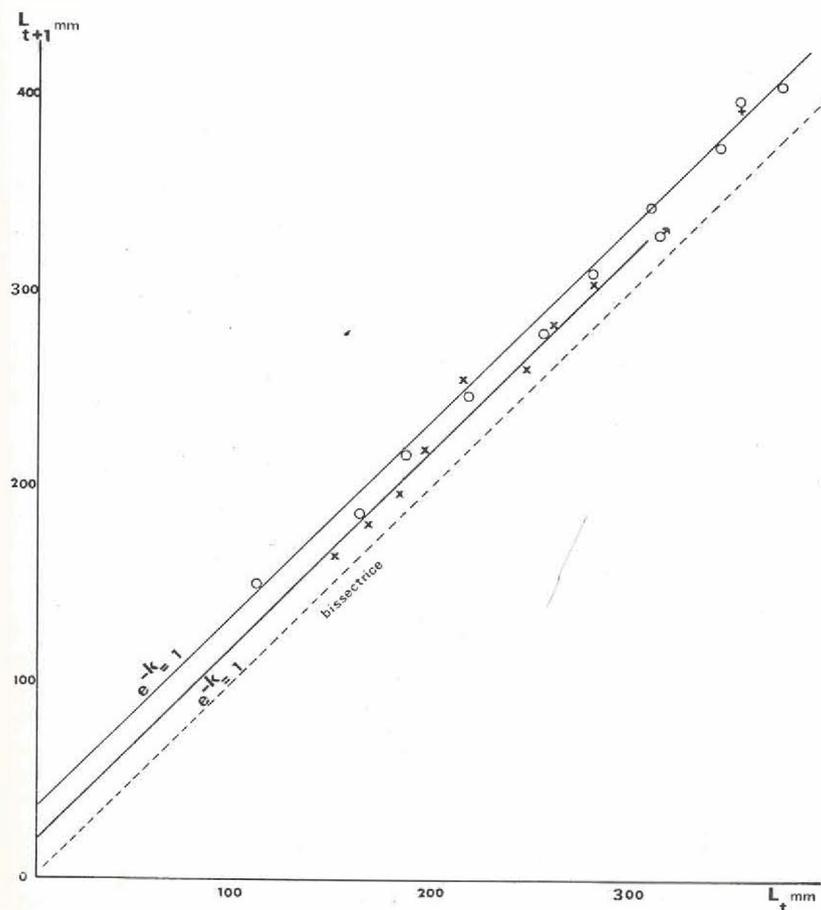


FIG. 51. — *Notothenia coriiceps neglecta*, variations de L_{t+1} en fonction de L_t .

en longueur sont des droites dont les équations sont de la forme :

$$L = at + b \text{ (fig. 52).}$$

On obtient pour les femelles : $L = 32 t - 10$ (pour $t > 6$)

et pour les mâles : $L = 19,25 t + 69$ (pour $t > 5$)

Pour les faibles valeurs de t , l'équation serait, comme nous l'avons dit plus haut, de la forme $L_t = Ae^{Kt}$.

Les courbes de croissance en poids, représentées également sur la figure 52, sont établies d'après les données du tableau 44 et d'après l'équation commune aux deux sexes :

$$\log P = 2,92 \log L - 4,45.$$

TABEAU 44

Notothenia coriiceps neglecta
comparaison entre poids mesurés et poids calculés

classes (t années)	femelles			mâles		
	L_t	poids mesurés	poids calculés	L_t	poids mesurés	poids calculés
V	—	108	—	165,2	111	107
VI	182	148	141	184,5	145	147
VII	214	245	225	203,7	175	190
VIII	246	398	338	223	230	240
IX	278	490	480	242	330	316
X	310	750	670	261,5	389	387
XI	342	—	890	280,7	580	500
XII	374	—	1157	300	640	620
XIII	406	1520	1485	319,2	—	760

e - Croissance de *Notothenia rossii*

Nous ne disposons que de 134 individus mais une sous-espèce très voisine a été longuement étudiée par S. OLSEN [1954] : *N. rossii marmorata* provenant de Géorgie du Sud. Aussi, une grande partie des données utilisées ci-dessous sont empruntées à S. OLSEN. Il semble très valable, au point de vue croissance, d'assimiler les deux sous-espèces, car les résultats que nous avons obtenus sur les échantillons provenant des îles Kerguelen, concordent parfaitement avec ceux de S. OLSEN.

Nous avons observé les zones de croissance sur les écailles ou parfois les otolithes chez 52 femelles et 82 mâles. D'après le nombre de zones opaques observées sur les otolithes ou d'annuli sur les écailles, les Poissons ont pu être groupés en classes annuelles. Le tableau 45 rassemble les résultats. Aucune différence n'existe entre les deux sexes

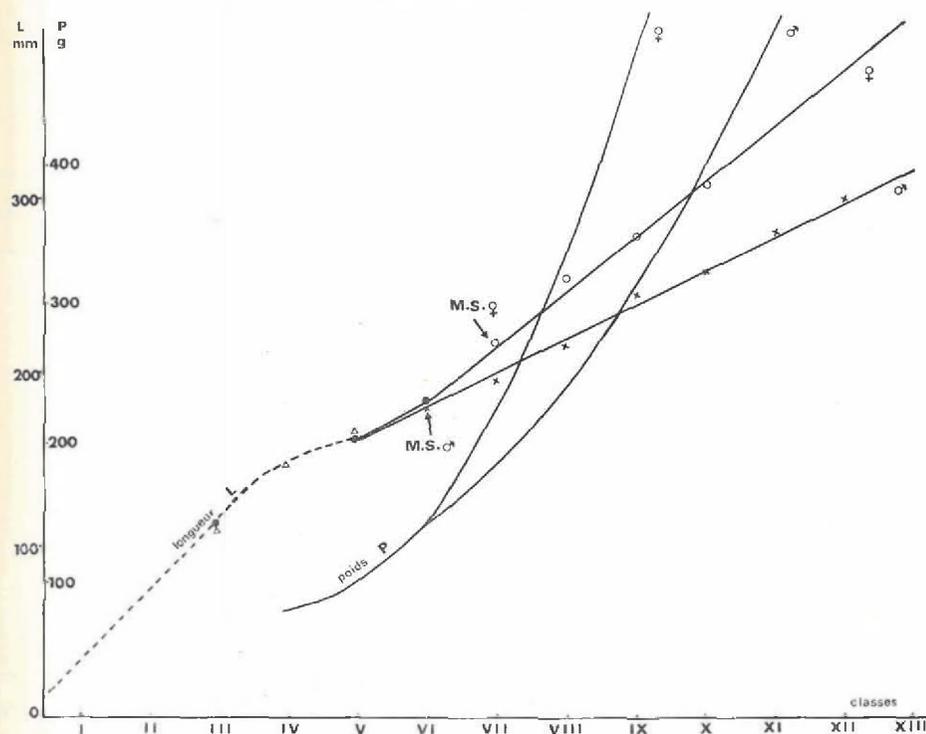


Fig. 52. — *Notothenia coriiceps neglecta*, courbes de croissance en longueur et en poids (mêmes légendes que pour la figure 46).

pour tous les exemplaires récoltés; par contre, selon S. OLSEN, une différence apparaît chez les adultes à partir d'une taille de 48 à 50 centimètres.

Les données numériques (longueurs moyennes) concernant les classes I à IX proviennent de nos observations personnelles alors que celles concernant les classes VIII à XIV sont empruntées à S. OLSEN. Dans nos récoltes, nous ne disposons que d'un seul exemplaire femelle de la classe VI, de deux femelles de chacune des classes VII et VIII, de 3 mâles de la classe VI, de 1 mâle de la classe VII et 1 mâle de la classe IX.

Les valeurs moyennes des poids sont déduites de la relation établie plus haut entre poids et longueur :

$$\log P = 2,76 \log L - 4,06$$

Les calculs nous donnent :

	mâles	femelles
K	= 0,13	= 0,13
L_{∞}	= 800 mm	= 900 mm
to	= -1,69	= -0,62

TABLEAU 45

Notothenia rossii

répartition des Poissons par classe et par sexe

(à partir de la classe VI, les longueurs standard sont en partie empruntées à S. OLSEN et les poids sont calculés d'après $\log P = 2,76 \log L - 4,06$)

classes	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
nombre individus étudiés (sexes réunis)	12	17	62	23	9	1 ♀ 3 ♂	2 ♀ 2 ♂	2 ♀	—	—	—	—	—	—
valeurs extrêmes de L	80-135	131-206	203-276	285-345	335-450	465-500	520-570	585-620	—	—	—	—	—	—
valeurs moyennes de L	111,7	170,5	235,4	321,2	392,5	500	550	600	640	670	700	710	720	730
	♀													
	♂					480	530	570	610	630	650	670	690	—
valeurs moyennes de P mesuré	40,7	130,6	293,4	752,3	1200	1963	2800	3815	—	—	—	—	—	—
P calculé	39,1	125,8	306,3	722,3	1255	2400	3150	3800	4600	5250	6000	6400	6650	6800
	♀													
	♂					2150	2800	3350	4100	4500	5000	5250	5900	—

Les équations des courbes de croissance sont donc :

$$L_t = 800 [1 - e^{-0,13 (t + 1,69)}] \text{ (mâles)}$$

$$\text{et } L_t = 900 [1 - e^{-0,13 (t + 0,62)}] \text{ (femelles)}$$

Ces deux équations sont valables à partir de la classe V pour les mâles et de la classe VI pour les femelles. Elles sont représentées sur la figure 53.

f - Croissance de *Notothenia macrocephala* (fig. 54)

Le nombre d'échantillons étudiés est assez réduit : 20 mâles et 57 femelles. Cependant, nous avons pu déterminer le nombre d'annuli sur les écailles et répartir les Poissons en sept classes (tableau 46).

Malgré le faible nombre d'échantillons, la relation entre L_{t+1} et L_t a permis le tracé d'une droite dont la position est certaine car

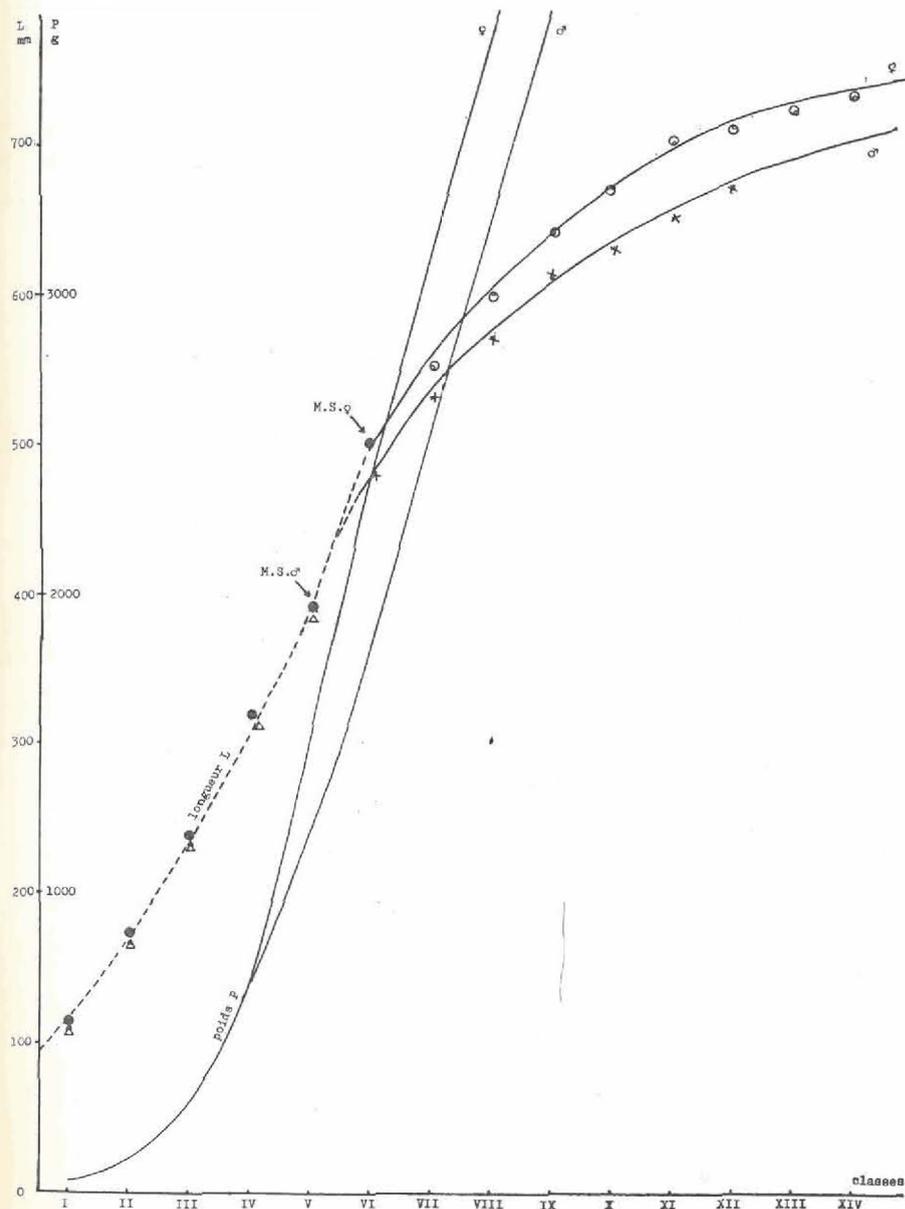


FIG. 53. — *Notothenia rossii*, courbes de croissance en longueur et en poids (mêmes légendes que pour la figure 46).

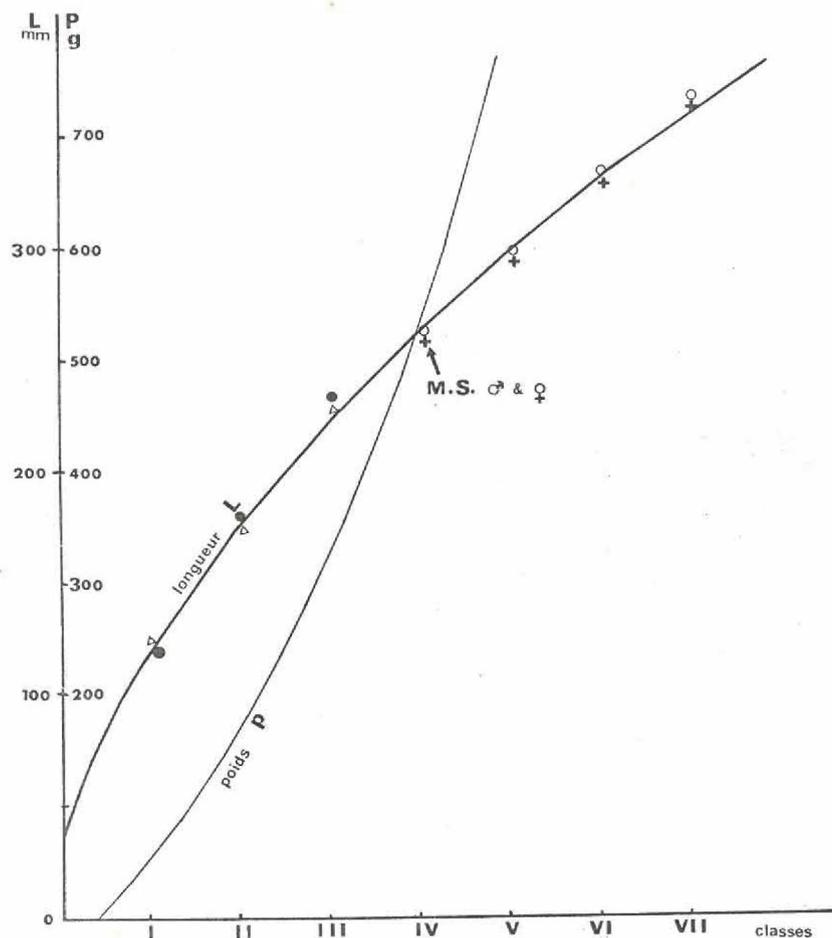


FIG. 54. — *Notothenia macrocephala*, courbes de croissance en longueur et en poids (mêmes légendes que pour la figure 46).

les quatre points obtenus sont alignés. Ainsi, il a été facile d'établir l'équation de la courbe de croissance théorique, malgré l'incertitude d'un faible échantillonnage.

Chez les exemplaires récoltés, aucune différence n'apparaît dans la croissance entre les deux sexes, mais il est possible que nous ayons affaire au même phénomène que chez *N. rossii* : la croissance ne devenant différente que chez les individus sexuellement mûrs; or ces derniers sont en nombre trop restreint dans nos récoltes.

Les résultats numériques nous donnent, pour les deux sexes, et pour les sept classes étudiées :

TABLEAU 46

Notothenia macrocephala
répartition des Poissons par classe

Classes		I	II	III	IV	V	VI	VII
nombre individus étudiés (sexes réunis)		4	18	23	11	11	5	5
L	valeurs extrêmes	117-126	153-198	205-258	262-273	290-315	320-348	350-385
	valeurs moyennes mesurées	121	180	234	266	303	331	365
	valeurs moyennes calculées	121	184	233	271	300	321	340
P	valeurs moyennes mesurées	54,5	177,6	373,5	564,5	642	886	1176
	valeurs moyennes calculées	58,7	180	374	557	758	982	1151

$$K = 0,26$$

$$L_{\infty} = 400 \text{ mm}$$

$$t_0 = -0,4$$

$$\text{et } L_t = 400 [1 - e^{-0,26(t + 0,4)}]$$

La courbe de croissance en poids a été établie à partir des valeurs calculées de la longueur standard et grâce à la relation $\log P = 2,87 \log L - 4,20$.

C - DISCUSSION

Pour chacune des six espèces étudiées, nous avons établi les courbes de croissance et calculé les équations de ces courbes. Il nous reste maintenant à comparer les différentes croissances obtenues et à en faire ressortir les caractères généraux de la croissance des Nototheniidae.

La figure 55 rassemble et permet de comparer toutes les courbes de croissance en longueur. De l'observation de ces courbes et des paramètres relatifs à chaque espèce, on peut tirer plusieurs remarques :

a - La croissance chez toutes les espèces est continue, même après l'apparition de la maturité sexuelle. Ce caractère est d'ailleurs commun à tous les Poissons, Vertébrés dont la croissance ne s'arrête pas à un

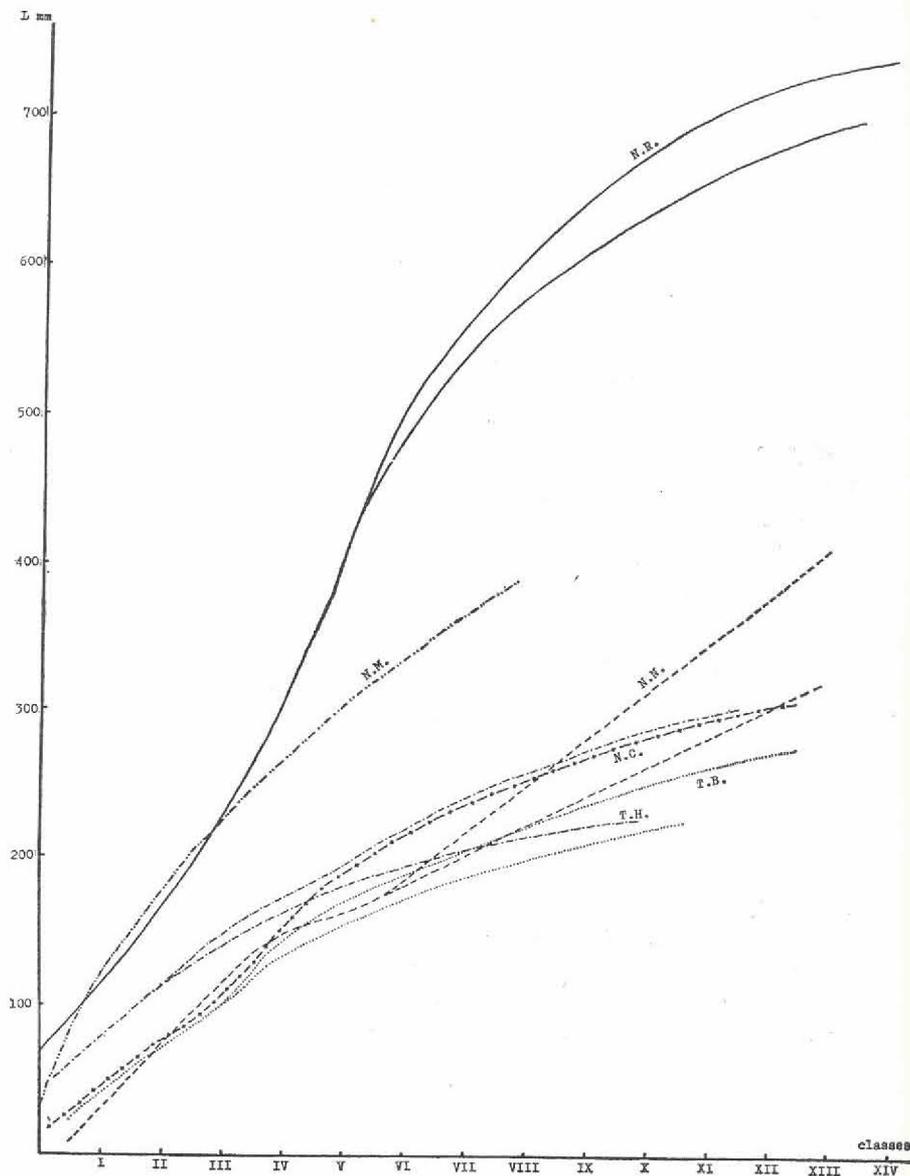


FIG. 55. — Comparaison de la croissance en longueur chez les six espèces étudiées :

T.H. : *Trematomus hansonii*;
 T.B. : *T. bernacchii*;
 N.C. : *Notothenia cyanobrancha*;
 N.N. : *N. coriiceps neglecta*;
 N.M. : *N. macrocephala*;
 N.R. : *N. rossii*.

moment donné de la vie comme chez les Vertébrés supérieurs. Ce qui est intéressant à noter, ce sont les variations du taux de croissance : chez toutes les espèces, la croissance, d'abord rapide dans les premières années, s'accélère encore, juste avant la maturité sexuelle, ce qui provoque l'apparition d'un point d'inflexion sur la courbe de croissance; une seule exception se rencontre chez *Notothenia macrocephala*, chez qui le taux de croissance diminue toute la vie (d'où l'absence de point d'inflexion). Après la maturité sexuelle, le taux de croissance diminue régulièrement sauf chez *N. coriiceps neglecta*; chez les autres espèces, la courbe de croissance tend vers une asymptote correspondant à la longueur maximale atteinte par l'espèce, alors que chez *N. coriiceps neglecta*, les courbes de croissance pour les deux sexes sont des droites car le taux de croissance reste constant à partir de la maturité sexuelle.

b - La longévité des espèces que nous avons étudiées est la suivante :

<i>N. macrocephala</i>	: > 7 ans
<i>N. cyanobrancha</i>	: 8 ans
<i>N. rossii</i>	: > 9 ans (14 d'après S. OLSEN)
<i>T. bernacchii</i>	: 10 ans
<i>T. hansonii</i>	: 10 ans
<i>N. coriiceps neglecta</i>	: 13 ans

Les données de la littérature, concernant la longévité des Poissons, sont souvent contradictoires. Nous donnons ci-dessous quelques chiffres d'après G.V. NIKOLSKY [1963] et d'après S. FLOWER [1925, 1935]; ces longévités maximales ont été observées sur des Poissons en captivité, aussi les chiffres sont certainement supérieurs à la longévité dans la nature :

<i>Anguilla anguilla</i> L.	: 55 ans
<i>Hippoglossus hippoglossus</i> L.	: 30 ans
<i>Pleuronectes platessa</i> L.	: 25 ans
<i>Epinephelus gigas</i> Brünn	: 23 ans
<i>Clupea harengus</i> L.]	: 19 ans
<i>Gadus aeglefinus</i> L.	: 14 ans
<i>Gadus morrhua</i> L.]	: 13 ans
<i>Sardina pilchardus</i> Walb.	: 8 ans
<i>Sprattus sprattus</i> L.	: 6 ans
<i>Blennius pholis</i> L.	: 4 ans

Les Nototheniidae étudiés ont une croissance lente comparée à la plupart des autres Téléostéens, et leur longévité est probablement assez grande. Généralement, les Poissons à croissance lente ont une longévité plus grande que les Poissons à croissance rapide; aussi il semble tout à fait normal que les Nototheniidae atteignent un âge élevé. Des restes de Nototheniidae fossilisés par le froid ont été retrouvés sur la barrière de Ross près de Mac Murdo Sound [C.W.M. SWITHIN-

BANK, D.G. DARBY & D.E. WOHLISCHLAG, 1961]*; or le plus grand de ces Poissons congelés mesurait 142 centimètres et était donc très âgé. Parmi les six espèces que nous avons étudiées, celles qui ont la plus grande longévité, ont la croissance la plus lente. Nous pouvons dire qu'en général les Nototheniidae dans la nature ne doivent pas dépasser une quinzaine d'années.

c - Quels sont les facteurs principaux agissant sur la croissance? Ils sont certainement très nombreux et leurs interactions doivent être complexes. Cependant l'observation des courbes de la figure 55 fait immédiatement apparaître le rôle de la nature des sexes, du moins chez les espèces suivantes : *T. bernacchii*, *T. hansonii*, *N. coriiceps neglecta* et *N. rossii*.

Chez ces quatre espèces, après la puberté, et à âges égaux, les mâles ont une taille nettement plus faible que les femelles. De plus, au sein d'un même sexe, mais surtout chez les femelles, deux individus de même taille seront d'âge différent suivant l'état de maturité sexuelle : une femelle mature est plus âgée qu'une femelle immature, à taille égale.

Or nous avons déjà noté, et nous le verrons plus loin (chap. V), que la maturité sexuelle apparaît généralement une année plus tôt chez les mâles que chez les femelles. Ces quelques remarques ne font que confirmer le principe, déjà admis souvent, d'après lequel la taille est d'autant plus faible que la maturité sexuelle se produit plus tôt. Le cas de l'espèce *N. cyanobrancha* vient également confirmer ce principe : en effet, mâles et femelles atteignent la maturité sexuelle au même âge et aucune différence de taille n'apparaît entre les deux sexes.

Ce phénomène de balancement entre développement germinal et développement somatique a été observé de nombreuses fois : C.F. HICKLING sur *Merluccius merluccius*, P. STEINMANN sur *Salmo salar*, J. LELOUP et M. OLIVEREAU sur *Scyliorhinus canicula*, P. BOUGIS sur *Mullus barbatus* et *M. surmuletus*... Cette question sera reprise et détaillée à propos de l'étude des cycles sexuels et thyroïdiens; en effet, les facteurs internes endocriniens jouent un rôle primordial dans les manifestations de la croissance.

Comme facteurs externes agissant sur la croissance, le plus important de tous est généralement la température. On constate en effet que les espèces de Terre Adélie ont une croissance plus lente que les espèces des Kerguelen (sauf *N. cyanobrancha*); or on sait que la température des eaux de Terre Adélie est en moyenne de 4 à 6° inférieure à celle des eaux des Kerguelen. Mais pour les espèces antarctiques, nous verrons que le facteur lumière est probablement le plus important.

En conclusion, l'étude de la croissance chez six espèces de Nototheniidae permet de dire que les manifestations de la croissance ne sont pas identiques chez toutes les espèces de la famille. Deux espèces ont une croissance relativement rapide : *N. rossii* et *N. macrocephala*; les

autres ont une croissance très lente. Cette croissance, continue pendant toute la vie, est généralement influencée par le sexe.

Nous nous réservons d'étudier simultanément à la fin de ce travail, toutes les corrélations qui existent entre facteurs internes (rôle de la thyroïde et des gonades), facteurs externes (température et lumière) et croissance.

* D'après A.P. ANDRIASHEV [1965], ces restes appartiendraient à l'espèce *Dissostichus mawsonii* Norman.

CHAPITRE IV

RÉGIME ALIMENTAIRE DES NOTOTHENIIDAE

Le régime et l'éthologie alimentaire des Poissons marins sont bien connus pour certaines espèces depuis les travaux déjà anciens d'auteurs tels que W.R. SMITH [1888-1892], T. SCOTT [1902, 1903], R.A. TODD [1907], H. BLEGVAD [1928, 1930] et W.J. ZATSEPIN [1939]. Tous les Poissons étudiés appartiennent à des espèces d'intérêt commercial et sont surtout des espèces pélagiques (Clupeidae, Gadidae) ou néritiques (Pleuronectiformes). En ce qui concerne les Poissons côtiers benthiques, les données sont beaucoup plus réduites [J.P. REYS, 1960]. Les Nototheniidae, Poissons inutilisés commercialement en raison de leur habitat éloigné, n'ont pas fait l'objet d'études nombreuses: R.G. MILLER [1959], lors du Symposium antarctique de Buenos-Aires, a présenté une note dans laquelle il étudiait l'alimentation de quatre espèces de Nototheniidae: *Trematomus centronotus* Regan, *T. bernacchii* Boulenger, *T. pennellii* Regan et *Notothenia coriiceps neglecta* Nybelin; malheureusement cette communication n'a pas été publiée et il ne nous a pas été possible d'en obtenir autre chose qu'un résumé succinct. Dans un travail récent publié en commun avec P. ARNAUD [P. ARNAUD & J.-C. HUREAU, 1966], nous avons étudié l'alimentation des trois espèces les plus communes en Terre Adélie. Dans ce chapitre, nous reprenons en partie ce travail après l'avoir complété et remanié et nous y ajoutons une étude similaire sur les trois espèces des îles Kerguelen qui font l'objet de ce travail d'ensemble.

Après la description du matériel récolté et des techniques utilisées pour son étude, nous définirons le régime alimentaire des six espèces; des observations faites en aquarium aux îles Kerguelen, permettront de préciser l'éthologie alimentaire des trois espèces antarctiques.

A - MÉTHODES D'ÉTUDE

a - Récoltes des Poissons. Matériel étudié

L'ensemble des récoltes utilisées (voir introduction) a permis de regrouper un matériel ichthyologique important comportant 1 061 individus. Le tableau 47 donne la répartition de ces Poissons entre les six espèces.

Les pêches ont été réalisées au moyen de cinq sortes d'engins :

— *nasses* : ce sont, en Terre Adélie, les engins certainement les plus fructueux. Par contre, aux îles Kerguelen, leur rendement est très faible, malgré tous les essais

TABLEAU 47

Matériel étudié du point de vue du régime alimentaire

	0-50 m janvier à décembre	80-100 m janvier à mars
<i>T. bernacchii</i>	194	15
<i>T. hansonii</i>	191	88
<i>N. coriiceps neglecta</i>	184	1
<i>N. cyanobrancha</i>	216	—
<i>N. macrocephala</i>	61	—
<i>N. rossii</i>	101	10

effectués avec des appâts variés. Malheureusement l'intérêt des Poissons pris aux nasses est assez limité : en effet, l'appât, placé à l'intérieur, attire une grande quantité d'Invertébrés benthiques; les contenus stomacaux des Poissons ainsi récoltés peuvent donc être modifiés qualitativement et quantitativement. Nous dirons plus loin comment de telles données furent utilisées.

— *lignes* : généralement appâtées avec de la viande de manchot, elles sont intéressantes parce que les Poissons conservent un contenu stomacal inchangé. Ce mode de pêche a été très utilisé en Terre Adélie, mais très peu aux Kerguelén.

Les lignes et les nasses, parfaitement adaptées à la pêche hivernale à travers la glace de mer, ont un inconvénient commun : celui de ne capturer que des Poissons plus ou moins affamés, particularité dont il faut tenir compte dans l'interprétation des résultats quantitatifs de l'étude des contenus stomacaux. Ces deux engins de pêche n'ont pratiquement été utilisés qu'en Terre Adélie.

— *filets trémails* : ces engins capturent tous les Poissons, affamés ou non, gros ou petits et les contenus stomacaux de ces Poissons peuvent être considérés comme réellement représentatifs qualitativement et quantitativement. C'est ce mode de pêche qui a été presque exclusivement employé aux îles Kerguelén où sa mise en œuvre est très facile toute l'année avec une petite embarcation et où son rendement est très important (jusqu'à 145 Poissons pour 100 mètres de filet). Malheureusement, l'emploi des filets est très limité en Terre Adélie où ils ne peuvent être utilisés que pendant l'été (décembre à février), lorsque la mer n'est pas recouverte de glace : même à cette saison, leur rendement reste toujours très faible.

— *chalut* : uniquement utilisé aux îles Kerguelén, cet engin est d'un rapport très faible : en effet il ne peut être utilisé que sur les fonds sableux ou vaseux, mais dans cette région ceux-ci sont recouverts d'une grande quantité de Spongiaires qui colmatent très rapidement la poche du chalut. De plus, les traits de chalut n'ont pas pu être faits dans les bancs d'Algues, seul abri des Poissons étudiés ici. En Terre Adélie, où les fonds sont rocheux, l'utilisation du chalut n'est pas envisageable.

— *dragues* : elles ne capturent que des individus très jeunes, de petite taille, dont le contenu stomacal, généralement très réduit, ne donne que peu de renseignements sur le régime alimentaire.

On peut donc constater qu'en Terre Adélie, aucun mode de pêche ne peut donner entière satisfaction pour l'étude du régime alimentaire des Poissons. Aux Kerguelén, par contre, les filets sont les engins de capture parfaits.

b - Méthodes d'étude des contenus stomacaux

Avant de prélever le contenu stomacal, on détermine pour chaque Poisson étudié : l'espèce exacte, la longueur standard, le poids total et le sexe. Ensuite, l'estomac est ouvert et vidé de son contenu. Par contenu stomacal, il faut comprendre l'ensemble des aliments prélevés dans l'estomac et dans l'œsophage car ce dernier est toujours très court et peu séparé de l'estomac. Pour chaque individu, le matériel alimentaire est alors pesé au centigramme près ou bien la vacuité de l'estomac est notée. Ces pesées ont été faites sur le matériel frais, exception faite pour les contenus stomacaux récoltés en 1961 qui furent pesés après leur séjour en alcool.

1. Analyse des contenus stomacaux

Soit immédiatement après leur prélèvement, soit après un séjour en alcool ou mieux au formol, le matériel alimentaire est examiné à la loupe binoculaire et les groupes zoologiques sont alors déterminés. Les individus d'une même espèce-proie sont comptés pour chaque contenu stomacal, puis, pour une même espèce de Poisson, les proies de même espèce sont réunies et pesées. Cette dernière opération n'a pu être faite avec exactitude que pour les Poissons des Kerguelén. Pour ceux de Terre Adélie, une certaine imprécision subsiste pour le poids total de chaque espèce-proie, car les pesées n'ont été faites que longtemps après les prélèvements.

Ainsi sont rassemblées, pour chacune des six espèces de Poissons, plusieurs données qui permettent de préciser leur régime alimentaire :

- inventaire des proies avec détermination générique ou spécifique,

- poids de chaque contenu stomacal,
- nombre d'individus de chaque proie,
- poids total de toutes les proies de même espèce.

Les déterminations spécifiques des proies autres que les Poissons, faites par comparaison avec des spécimens intacts provenant des dragages, ont été effectuées par P. ARNAUD (Mollusques et Isopodes de Terre Adélie), R. DELÉPINE (Algues) ou par nous-même (Invertébrés des îles Kerguelén).

Les différents genres d'Algues sont toujours considérés comme une proie unique, quelle que soit l'abondance de leurs fragments dans un contenu stomacal. Cette abondance est évaluée par le poids de toutes les Algues réunies pour chaque espèce de Poisson. Les Euphausiacées sont le plus souvent en bouillie et, dans plusieurs cas, leur nombre dans un contenu stomacal ne peut être évalué que par division par deux du nombre total des yeux noirs présents dans la masse alimentaire. L'erreur ainsi commise est faible car la masse constituée par les corps des Euphausiacées apparaît proportionnelle au nombre d'yeux comptés. De même, dans certains cas où la digestion était avancée, le nombre d'Amphipodes n'est connu que par un décompte des têtes non encore digérées et souvent isolées du corps.

Enfin il n'a pas été tenu compte, dans les estomacs des Poissons pris à l'aide de nasses, des proies susceptibles d'avoir été absorbées dans ces nasses : viande d'appât, Vertébrés ou Invertébrés divers. Parmi ces groupes ou espèces ainsi rayés des listes, citons les grands Amphipodes, les gros Gastéropodes *Neobuccinum eatoni*, les Poissons, les Némertes géantes *Lineus corrugatus*, tous fréquemment attirés dans les nasses. Par contre, ces mêmes espèces ont été comptées chaque fois que les Poissons étaient pris à la ligne ou au trémail. Dans le cas des trois Nototheniidae des îles Kerguelén, toutes les proies sont considérées comme valables puisque les récoltes n'ont pratiquement été réalisées qu'au filet.

2. Expression des résultats

Plusieurs méthodes peuvent être employées pour l'étude du régime alimentaire des Poissons. Avec J.-P. REYS [1960], nous pouvons distinguer :

— la méthode *numérique* [R.A. TODD, 1907] qui consiste à compter le nombre d'individus de chaque espèce-proie sans tenir compte de la taille des proies.

— la méthode *pondérale*, qui fait intervenir seulement le poids des proies [ZATSEPIN, 1939], ce qui a l'inconvénient de donner trop d'importance aux organismes volumineux ou denses qui peuvent n'être que des proies accidentelles.

— enfin la méthode *mixte* [H. BLEGVAD, 1928] qui tient compte à la fois du nombre et du poids des espèces-proies. Cette méthode est la seule réellement valable car il est bien évident qu'en plus du nombre de proies, il faut déterminer le poids des proies : en effet vingt petits Lamellibranches auront peut-être moins de valeur nutritive qu'un seul gros. De même il faut tenir compte du nombre des proies car, à poids égal, 100 Amphipodes auront plus de valeur qu'un Gastéropode dont la coquille est très lourde et peu nutritive.

Le présent travail est basé sur l'emploi d'une méthode mixte qui utilise simultanément le nombre et le poids des différentes proies. Un certain nombre de coefficients et d'indices sont ainsi utilisés et nous en donnons ci-dessous les définitions :

— Le *coefficient de vacuité* V est le pourcentage d'estomacs vides E_v par rapport au nombre total d'estomacs examinés N .

— L'*indice de réplétion* I_r est le pourcentage du poids du contenu stomacal par rapport au poids du Poisson.

— L'*indice de fréquence* f d'une proie est le rapport entre le nombre n de Poissons dont l'estomac contient cette proie et le nombre N d'estomacs d'examinés : $f = \frac{n}{N}$.

— Le *pourcentage en nombre* C_n est le rapport entre le nombre d'individus d'une proie déterminée et le nombre total N_p des diverses proies : $C_n = \frac{\text{quantité d'une proie} \times 100}{N_p}$.

— Le *pourcentage en poids* C_p est le rapport entre le poids total des individus d'une proie déterminée et le poids total P_p des diverses proies absorbées par une même espèce :

$$C_p = \frac{\text{poids d'une proie} \times 100}{P_p}$$

— Le *nombre moyen de proies* par estomac $\frac{N_p}{N}$.

— Le *poids moyen* des proies $\frac{P_p}{N_p}$.

— Enfin le *coefficient alimentaire* d'une proie Q , produit de C_n par C_p , permet une bonne appréciation de l'importance relative et de la valeur des différentes proies dans le régime alimentaire des Poissons en tenant compte à la fois du poids et du nombre des proies. Les proies peuvent être classées en trois catégories selon la valeur du coefficient alimentaire :

Pour les proies *préférentielles*, Q sera supérieur à 200 et peut atteindre plusieurs milliers (le maximum théorique de Q est 10 000). Pour les proies *secondaires*, Q est compris entre 20 et 200 et pour les proies *accidentelles*, Q est inférieur à 20 et généralement compris entre 0 et 1.

Ces limites adoptées pour classer les différentes catégories de proies ont été choisies arbitrairement mais nous ont paru en accord avec l'importance relative des proies ingérées par les Nototheniidae.

B - RÉGIME DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Avant d'aborder l'étude du régime alimentaire de chacune des espèces, il est bon de noter quelques observations générales d'ordre éthologique.

Nous avons pu constater, en Terre Adélie, entre l'été et l'hiver, une différence dans les horaires de recherche alimentaire. En été, les nasses immergées dans la journée et relevées le soir ne capturaient rien; au contraire, celles mises en place le soir et relevées le lendemain matin étaient toujours abondamment garnies de Poissons. En hiver, les pêches ont surtout été faites à la ligne : or les récoltes ont le plus souvent été fructueuses aux heures où le soleil était le plus élevé au-dessus de l'horizon, mais dès que la nuit tombait, les Poissons cessaient de mordre aux hameçons. Ce changement saisonnier dans les habitudes alimentaires des Poissons n'est qu'apparent : dans les deux cas (été et hiver), la période où ils se nourrissent (donc où ils se laissent capturer) correspond à une *luminosité moyenne*. Ainsi les Poissons se nourrissent pendant la nuit en été (lumière atténuée mais encore relativement forte, le soleil ne descendant que très peu sous l'horizon), et pendant le jour en hiver (lumière atténuée par la couverture de glace de mer qu'elle traverse et par le fait que le soleil est très peu élevé au-dessus de l'horizon); au contraire, ils ne se nourrissent plus lorsque la lumière est trop vive (jours d'été) ou trop faible (nuits d'hiver).

Aux Kerguelen, où les différences d'éclairement entre l'été et l'hiver sont beaucoup plus faibles qu'en Terre Adélie, les Poissons ne peuvent être capturés qu'avec des filets posés le soir et relevés le matin, quelle que soit l'époque de l'année. L'observation en aquariums des trois espèces des Kerguelen montre que ces Poissons se mettent en chasse le soir, alors qu'ils restent parfaitement immobiles dans la journée. Il semble donc qu'ici également les Poissons ne se nourrissent que pendant une période de luminosité moyenne.

Il résulte des méthodes de pêche utilisées en Terre Adélie d'une part, aux Kerguelen d'autre part, et du rendement des diverses méthodes que les Poissons de ces deux régions ont des modes d'alimentation nettement différents : en Terre Adélie, les Poissons étudiés sont tous *nécrophages*, normaux ou facultatifs; la nature de l'appât joue un rôle important et seule la viande très rouge, chargée de sang, telle que celle des Manchots (ou des Phoques d'après D.E. WOHLSCHLAG) est capable d'attirer les Poissons. Or les mêmes appâts utilisés aux Kerguelen dans les nasses n'ont donné aucun résultat; nous verrons plus loin que le régime des Nototheniidae des Kerguelen traduit chez eux une *absence de nécrophagie*, sauf chez *Notothenia cyanobrancha*. Cette absence de nécrophagie est rendue manifeste par le fait suivant : une nasse, bien

appâtée, placée à côté d'un filet, la même nuit, au même endroit, ne capture aucun Poisson alors que le filet en capture beaucoup : c'est donc que les espèces des Kerguelen se déplacent la nuit pour chasser et qu'elles ne sont pas attirées par les appâts inertes. De même, en aquarium, *N. rossii* et *N. macrocephala* sont prédateurs de proies vivantes et ne sont pas attirés par une proie immobile tombée au fond du bac d'élevage.

En ce qui concerne les trois espèces de Terre Adélie, il est bon d'analyser la fréquence d'utilisation par les Poissons pris à la nasse, des appâts, des Invertébrés et des jeunes Poissons qui s'y trouvent. En effet, selon D.E. WOHLISCHLAG [1964a] ce sont les *invertébrés et non la viande d'appât* qui attirent les Poissons antarctiques dans les nasses. Une étude fondée sur la majeure partie de nos captures à la nasse, donne les résultats suivants (Tableau 48).

TABLEAU 48

Présence d'appât, Poissons ou Invertébrés nécrophages dans les estomacs des Poissons pris à la nasse

	<i>Trematomus bernacchii</i> (81 examinés)	<i>Trematomus hansonii</i> (179 examinés)	<i>Notothenia coriiceps neglecta</i> (75 examinés)
Poissons	4	0	12
Viande d'appât	11	26	13
Invertébrés nécrophages	3	3	2

Ceci montre très nettement que, contrairement à la remarque de D.E. WOHLISCHLAG, ces trois Poissons sont bien attirés dans la nasse par la viande d'appât et non par les Invertébrés dont ils ne font, en fait, qu'une consommation très réduite dans les nasses (f comprise entre 0,005 et 0,03). On notera de plus la fréquence assez élevée (0,16) correspondant à l'absorption de jeunes Poissons par *Notothenia coriiceps neglecta* pris dans les nasses.

1. *Trematomus bernacchii*

Sur les 194 estomacs analysés, 112 contenaient de la nourriture en plus ou moins grande abondance représentant un total de 657 proies pesant 158,5 grammes.

Les espèces proies sont au nombre d'une trentaine environ; les espèces les plus souvent représentées et tous les groupes sont indiqués au tableau 49. Le groupe zoologique le plus fréquent est celui des Polychètes ($f = 0,28$) dont l'espèce dominante est *Harmothoe spinosa*, espèce très commune en Terre Adélie. Son coefficient alimentaire Q est très élevé : 700,7.

TABLEAU 49

Trematomus bernacchii

	nombre total de chaque proie	n	f	Cn	poids total des proies	Cp	Q
ALGUES <i>Desmarestia</i> sp. et <i>Leptosarca simplex</i>	2 10	2 10	0,06	1,8	15,0	9,4	16,9
GASTÉROPODES <i>Margarita refulgens</i> <i>Submargarita crebrilirulata</i> divers	128 48 7	28 16 7					
AMPHIPODES	176	31	0,15	26,7	6,8	4,2	112,1
ISOPODES <i>Antarcturus</i> sp. divers	97 26	21 13	0,17	18,7	21,7	13,6	254,3
EUPHAUSIACÉES	34	6					
POLYCHÈTES	100	56	0,28	15,2	73,3	46,1	700,7
DIVERS Némertes Sipunculides Poissons Holothuries Ophiures Échinides Cnidaires Ptéroranches indéterminés	1 6 1 2 1 6 6 5 1	1 6 1 2 1 4 6 5 1	0,005 0,03 0,005 0,01 0,005 0,02 0,03 0,02 0,005	4,4	15,2	9,5	41,8

Ensuite on trouve les Gastéropodes ($f = 0,26$; 27,8 p. 100 des proies; $Q = 447,5$) sous forme d'espèces de dimensions moyennes (4 à 10 mm) parmi lesquelles dominent largement deux Trochidae voisines : *Margarella refulgens* (constituant à elle seule 19,3 p. 100 de l'ensemble des proies) et *Submargarita crebrilirulata*.

Amphipodes et Isopodes montrent des indices de fréquence voisins (0,15 et 0,17) mais les premiers sont plus abondants. De ces deux groupes on trouve des espèces et des individus de taille moyenne (5 à 15 mm) dont le genre *Antarcturus* occupe la première place ($Q = 254,3$).

Les autres groupes zoologiques et les Algues jouent un rôle minime dans l'alimentation de *Trematomus bernacchii* et l'examen du tableau 49 montre qu'ils ne sont absorbés qu'accidentellement.

Le nombre moyen de proies par estomac est faible : 3,1; quant au poids moyen des proies, il est de 0,24 g. L'indice de réplétion est en général très faible (moyenne : 0,9); signalons cependant que, dans un cas, celui d'un Poisson pris dans une nasse où il avait absorbé trois jeunes individus de sa propre espèce (deux de 100 mm et un de 60 mm) cet indice atteignait 13,5.

Il s'agit donc d'un régime alimentaire à base de proies de taille moyenne, le plus souvent sessiles ou peu mobiles. Une exception apparente est constituée par l'ingestion d'Euphausiacées, proies très vagiles; leur faible indice de fréquence, dans les contenus stomacaux, permet de penser que ces proies ne sont capturées que lorsque leur densité réduit leur mobilité. Ceci peut être considéré comme traduisant, chez le Poisson, un mode de vie sédentaire et une collecte peu active de la nourriture. D.E. WOHLISCHLAG [1964a] cite d'ailleurs *T. bernacchii* de même que *T. hansonii*, parmi les espèces antarctiques les moins actives.

Trois catégories de proies peuvent donc être distinguées d'après les deux caractéristiques essentielles des proies c'est-à-dire la fréquence et le coefficient alimentaire :

- les proies préférentielles (Polychètes, Gastéropodes et Isopodes),
- les proies secondaires (Amphipodes),
- les proies accidentelles (autres groupes).

Quant à l'évolution saisonnière du régime, elle est assez bien traitée quantitativement par les variations du coefficient de vacuité au cours de l'année (tableau 50). Ce coefficient passe par un minimum en juin puis augmente jusqu'en octobre où il atteint sa plus forte valeur avant de décroître à nouveau. On peut donc en déduire, sachant que l'espèce se reproduit fin octobre (cf. Chap. V), que la période de reproduction correspond à une période de jeûne, ce qui est déjà connu pour d'autres espèces. Il est bon de souligner que les plus faibles valeurs du coefficient s'observent au plus profond de l'hiver, c'est-à-dire pendant la période la plus froide et celle où l'éclairement est le plus réduit.

D.E. WOHLISCHLAG [1964a] a montré que le taux de métabolisme de *T. bernacchii* suit un cycle annuel : un maximum est observé en décembre et janvier (ce maximum correspond à la période de croissance : cf. chapitre précédent) et un minimum de mars à mai; mais, dès le mois

TABLEAU 50

Variations du coefficient de vacuité au cours de l'année
(Poissons pêchés de 0 à 50 m)
Trematomus bernacchii

	estomacs analysés	estomacs pleins total ($\sigma' + \varphi$)	estomacs vides total ($\sigma' + \varphi$)	coefficient de vacuité
janvier	41	25 (1 + 24)	16 (2 + 14)	39,0
avril	4	0 (0 + 0)	4 (2 + 2)	100
mai	7	4 (2 + 2)	3 (0 + 3)	42,8
juin	3	3 (1 + 2)	0 (0 + 0)	0,0
juillet	13	7 (2 + 5)	6 (3 + 3)	46,1
août	11	8 (3 + 5)	3 (1 + 2)	27,2
septembre	79	51 (12 + 39)	28 (6 + 22)	35,4
octobre	15	4 (0 + 4)	11 (3 + 8)	73,3
novembre	18	8 (1 + 7)	10 (2 + 8)	55,5
décembre	3	2 (0 + 2)	1 (0 + 1)	33,3
	194	112 (22 + 90)	82 (19 + 63)	42,3

de juin, le taux de métabolisme croît à nouveau. La *suralimentation hivernale* que nous avons constatée est peut-être l'une des causes de cette augmentation du métabolisme chez *T. bernacchii*.

Qualitativement, le régime ne montre aucun changement caractéristique au cours de l'année et semble constant.

En ce qui concerne l'influence de la profondeur de capture sur le régime alimentaire, il faut noter que sur 15 individus pêchés en profondeur (de 85 à 100 m), en janvier 1965 par P. ARNAUD, 12 avaient l'estomac vide; les trois autres fournirent 9 Polychètes pesant au total 6,6 g. Ceci montre que les Polychètes (qui constituaient entre 0 et 50 mètres la base du régime alimentaire) restent en profondeur le groupe de proies le plus utilisé. Il faut souligner que l'indice de fréquence de ces proies change peu lui-même avec la profondeur : de 0,28 dans les eaux superficielles, il passe à 0,20 entre 85 et 100 mètres.

On peut déduire aussi des données précédentes que l'espèce se nourrit beaucoup moins en profondeur puisqu'en janvier, à un coefficient de vacuité de 39,0 entre 0 et 50 mètres, correspond un coefficient de vacuité de 80,0 en eaux plus profondes (85-100 m). D.E. WOHLISCHLAG [1964a et b] a d'ailleurs constaté un taux de métabolisme plus faible chez les Poissons pêchés en profondeur que chez les Poissons littoraux.

2. *Trematomus hansonii*

Sur les 191 individus examinés, 78 seulement contenaient de la nourriture : 294 proies pesant au total 172,1 g.

TABLEAU 51

Trematomus hansonii

	nombre total de chaque proie	n	f	Cn	poids total des proies	Cp	Q
ALGUES	4	4	0,02	1,3	5	2,8	3,6
GASTÉROPODES <i>Neobuccinum eatoni</i> <i>Margarrella refulgens</i> divers	3 8 3	3 1 3	0,03	4,7	11,1	6,4	30,0
AMPHIPODES	40	10	0,05	13,6	11,8	6,8	92,4
ISOPODES <i>Antarcturus</i> sp. divers	19 1	5 1	0,03	6,7	15,2	8,8	58,9
EUPHAUSIACÉES	64	13	0,07	44,8	5,0	2,8	125,4
COPÉPODES	68	2					
POLYCHÈTES	47	35	0,18	16,6	45,0	26,1	433,2
DIVERS							
Némertes	2	2	0,01	11,9	79,0	45,9	546,2
Poissons œufs	7	6	0,03				
Poissons jeunes	12	7	0,03				
Crinoïdes	1	1	0,005				
Holothuries	2	2	0,01				
Cnidaires	6	5	0,02				
Ptérobranches	5	5	0,02				
Pycnogonides indéterminés	1 1	1 1	0,005 0,005				

Les contenus stomacaux montrent (tableau 51) une assez grande fréquence (0,18) des Polychètes ($Q = 433,2$), mais celles-ci ne représentent que 16,6 p. 100 du régime, valeur voisine de celle trouvée chez *T. bernacchii*. A côté de *Harmothoe spinosa*, on trouve deux espèces non observées chez *T. bernacchii* : *Nephtys macroura* et une Capi-
telligidae.

Avec des indices beaucoup plus faibles, viennent ensuite divers groupes de Crustacés dont le coefficient alimentaire est nettement plus petit (58 à 125) : Euphausiacées et Copépodes (ceux-ci ont une grande taille de 5 à 10 mm), Amphipodes, Isopodes (surtout de grands *Antarcturus*). Une autre proie secondaire est également constituée par les Gastéropodes et les jeunes Poissons ou les pontes de Poissons.

T. hansonii montre donc peu de préférences bien marquées et doit être considéré comme véritablement omnivore, particularité déjà observée par J.P. Gosse [1961]. Il faut souligner cependant le choix très net d'espèces ou individus de grande taille : parmi ces grosses proies, il faut citer *Neobuccinum eatoni* et *Marseniopsis mollis* qui avec leurs 40 à 50 mm de plus grande dimension sont les deux plus volumineux Gastéropodes de Terre Adélie; sont également de grande taille la plupart des Polychètes, les Némertes géantes, les Poissons, les Holothuries et les Actinies.

La grande taille des proies est bien définie par les chiffres : en effet le nombre moyen de proies par estomac est de 1,5 seulement mais le poids moyen de ces proies est de 0,58 g, poids double de celui calculé pour *T. bernacchii*. De même, l'indice de réplétion moyen est nettement supérieur à celui calculé pour *T. bernacchii* puisqu'il est de 1,5. Le chiffre maximal observé atteint 11,5 pour un individu dont l'estomac était rempli d'œufs de Poissons.

On constate aussi, par l'examen de cette liste, une abondance de formes vagiles : Copépodes, Euphausiacées, alevins et jeunes Poissons. Ces formes vagiles constituent près de 50 p. 100 du régime alimentaire. Elles montrent que *T. hansonii* est capable d'effectuer des prédateurs nécessitant une grande rapidité pendant un court instant, type de déplacement parfaitement compatible avec la sédentarité indiquée par D.E. WOHLSCHLAG [1964a].

Les variations du coefficient de vacuité (tableau 52) sont peu différentes de celles étudiées chez *T. bernacchii* : elles montrent également un minimum au milieu de l'hiver et un maximum, qui atteint ici 100 p. 100 coïncidant avec la période précédant la reproduction qui se situe au début janvier (cf. Chap. V). L'espèce consomme donc un maximum de nourriture en hiver et jeûne totalement avant la reproduction, c'est-à-dire à l'époque où la nourriture est la plus abondante dans le milieu alors très riche en Algues, alevins, œufs et Poissons.

L'influence de la profondeur de capture sur le régime alimentaire se traduit par les résultats suivants : sur 88 *T. hansonii* capturés en janvier 1965 par P. ARNAUD entre 85 et 100 mètres, 79 avaient l'estomac vide et les 9 autres contenaient 19 Euphausies et, une fois, des fragments d'une Rhodophycée (*Leptosarca* sp.). Ceci montre que le régime subit en profondeur des modifications analogues à celles observées pour *T. bernacchii* :

— L'espèce se nourrit un peu moins : le coefficient de vacuité passe, en janvier, de 84,6 entre 0 et 50 mètres à 89,7 entre 85 et 100 mètres.

TABLEAU 52

Trematomus hansonii
variations annuelles du coefficient de vacuité
(Poissons pêchés de 0 à 50 m)

	estomacs analysés	estomacs pleins total (♂ + ♀)	estomacs vides total (♂ + ♀)	coefficient de vacuité
janvier	13	2 (2 + 0)	11 (8 + 3)	84,6
avril	25	9 (6 + 3)	16 (10 + 6)	64,0
mai	4	2 (0 + 2)	2 (1 + 1)	50,0
juin	5	3 (2 + 1)	2 (1 + 1)	40,0
juillet	12	7 (5 + 2)	5 (2 + 3)	41,6
août	47	25 (15 + 10)	22 (11 + 11)	46,8
septembre	43	19 (8 + 11)	24 (12 + 12)	55,8
octobre	23	11 (11 + 0)	12 (11 + 1)	52,0
novembre	16	0 (0 + 0)	16 (10 + 6)	100
décembre	3	0 (0 + 0)	3 (2 + 1)	100
	191	78 (49 + 29)	113 (68 + 45)	59,1

— Le régime est moins varié en profondeur puisqu'il se limite aux Euphausiacées, dont l'indice de fréquence change peu : égal à 0,07 entre 0 et 50 mètres, il devient 0,09 entre 85 et 100 mètres.

Cependant il convient de remarquer que J.P. GOSSE [1961] indique que *T. hansonii* pris dans des nasses à 250 mètres, en janvier près de la base du Roi Baudoin (70° 25' 53" S, 24° 18' 38" E), révèle un régime omnivore, composé surtout de Vers, Échinodermes, Mollusques et Crustacés.

3. *Notothenia coriiceps neglecta*

Sur les 184 exemplaires examinés, 126 contenaient de la nourriture représentée par 2 230 proies d'un poids total de 313,85 g.

Ces proies sont très variées et la plupart des groupes ont des indices de fréquence élevés (tableau 53), en particulier les Algues, les Gastéropodes, les Amphipodes et les Isopodes. Ces deux derniers groupes sont les plus abondants, représentant ensemble 73 p. 100 des proies ingérées; mais il faut rappeler que chaque genre d'Algue n'ayant été compté qu'une fois dans un même estomac (quel que soit le nombre de fragments), l'importance des Algues dans le régime n'est bien traduite que par leur indice de fréquence et leur coefficient alimentaire. Enfin, on note aussi une certaine abondance des Polychètes et toute une série de groupes accidentels.

Parmi les cinq genres d'Algues reconnus dominant surtout *Leptosarca* et *Desmarestia*, formant, dans plusieurs cas, la totalité d'un contenu stomacal (jusqu'à 7 g par estomac).

TABLEAU 53

Notothenia coriiceps neglecta

	nombre total de chaque proie	n	f	Cn	poids total des proies	Cp	Q
ALGUES							
<i>Desmarestia</i> sp.	50	50	} 0,63	5,1	105,0	33,4	170,3
<i>Leptosarca simplex</i>	61	61					
divers	5	5					
GASTÉROPODES							
Littorinidae	54	13	} 0,44	10,6	34,0	10,8	148,4
Rissoïdæ	163	58					
divers	21	12					
AMPHIPODES	1246	62	0,33	55,8	40,0	12,7	708,6
ISOPODES							
<i>Antarcturus</i> sp.	28	6	} 0,26	17,2	65,4	20,8	357,7
divers	357	43					
EUPHAUSIACÉES	78	11	} 0,09	6,6	4,4	1,4	9,2
COPÉPODES	71	4					
POLYCHÈTES	69	31	0,16	3,0	50,0	15,9	47,7
DIVERS							
Némertes	4	4	0,02	} 1,2	15,0	4,7	5,6
Poissons œufs	1	1	0,005				
Poissons jeunes	9	9	0,04				
Ophiures	3	2	0,01				
Cnidaires	4	2	0,01				
Pycnogonides	1	1	0,005				
Ptérobranches	3	3	0,02				
Pélécy-podes	1	1	0,005				
Octopodes	1	1	0,005				

Les Gastéropodes sont fréquents et abondants, presque toujours sous forme d'espèces ou d'individus d'une taille inférieure à 5 mm et parfois voisine de 2 mm.

Deux proies sont ici préférentielles, ce sont les Amphipodes ($Q = 708,6$) et les Isopodes ($Q = 357,7$). Gastéropodes, Polychètes et Algues ne sont que des proies secondaires.

Le caractère quasi constant des proies absorbées par *N. coriiceps neglecta* est leur petite taille. Les faibles dimensions indiquées pour les Gastéropodes se retrouvent chez les Amphipodes et les Isopodes. Ceci entraîne une augmentation du nombre moyen des proies par estomac (qui atteint 12,1) et une diminution du poids moyen des proies (0,14 g). Quant à l'indice de réplétion moyen, il est faible et identique à celui de *T. bernacchii* (0,9).

On peut constater également une fréquence des formes vagiles comparable à celle observée pour *T. hansonii* et indiquant chez *N. coriiceps neglecta* une prédation possible à quelques décimètres au-dessus du fond, probablement accompagnée d'une accélération de la nage sur une distance de l'ordre du mètre.

Les variations annuelles du coefficient de vacuité (tableau 54) sont très voisines de celles observées pour les deux espèces précédentes mais suggèrent les remarques suivantes :

— Le maximum printanier (octobre), identique à celui observé pour *T. bernacchii*, ne correspond pas ici à la période de reproduction, située fin décembre. Ceci s'explique probablement par le fait que la maturité sexuelle est atteinte très tardivement chez *Notothenia coriiceps neglecta* et que parmi les 184 individus étudiés, très peu étaient sexuellement mûrs.

TABLEAU 54

Notothenia coriiceps neglecta
variations annuelles du coefficient de vacuité

	estomacs analysés	estomacs pleins total (σ^+ + φ)	estomacs vides total (σ^+ + φ)	coefficient de vacuité
janvier	29	27 (14 + 13)	2 (0 + 2)	6,8
mars	8	5 (2 + 3)	3 (1 + 2)	37,5
avril	3	1 (0 + 1)	2 (1 + 1)	66,6
mai	10	6 (2 + 4)	4 (3 + 1)	40,0
juillet	5	3 (1 + 2)	2 (1 + 1)	40,0
août	18	13 (5 + 8)	5 (2 + 3)	29,4
septembre	23	19 (13 + 6)	4 (1 + 3)	17,4
octobre	7	2 (0 + 2)	5 (3 + 2)	71,4
novembre	18	10 (7 + 3)	8 (5 + 3)	44,4
décembre	63	40 (22 + 18)	23 (14 + 9)	36,5
	184	126 (66 + 60)	58 (31 + 27)	31,5

— La consommation de nourriture augmente d'octobre à janvier (coefficient de vacuité : 6,8) puis diminue jusqu'en avril : cette variation traduit probablement le caractère saisonnier du développement des Algues dans le milieu, puisque, comme nous l'avons vu, l'espèce en consomme beaucoup.

Enfin, l'influence de la profondeur sur le régime n'a pu être étudiée, le seul individu pris en profondeur (90 mètres) avait l'estomac vide et représente certainement une exception : nous avons déjà dit précédemment (Chapitre II) que *N. coriiceps neglecta* est strictement limité en profondeur à la zone 0-30 mètres.

4. *Notothenia cyanobrancha*

216 individus ont été examinés; 145 contenaient de la nourriture représentant 1 564 proies d'un poids de 788,8 g.

Ces proies se répartissent entre quelques groupes ou espèces assez peu nombreuses : le tableau 55 indique la répartition des proies. L'espèce la plus largement représentée est un Isopode, *Exosphaeroma gigas* dont la fréquence atteint 0,49. Cette espèce représente 54,1 p.100 en nombre et 40,2 p.100 en poids du régime de *N. cyanobrancha*. Son coefficient alimentaire est très élevé puisqu'il est de 2 174. Tous les individus de cette espèce sont de grande taille, supérieure à 10 mm.

Un autre Crustacé, un Décapode, *Halicarcinus planatus* est très abondant. Sa fréquence est assez élevée (0,24). Bien qu'il ne représente que 8,9 p. 100 en nombre du régime, étant donné sa grande taille (2 à 3 centimètres) il possède un coefficient alimentaire très élevé, égal à 1 557.

Assez loin derrière ces deux proies préférentielles, viennent trois catégories secondaires : Les Algues, très abondantes puisque leur fréquence est de 0,52, mais avec un coefficient alimentaire de 165 seulement, les Gastéropodes ($Q = 93,8$) avec surtout le Patellidae *Patinigera kerguelensis* et les Amphipodes ($Q = 40,1$).

Quelques proies accidentelles sont représentées par des Cnidaires, des Polychètes sédentaires tubicoles, des Hirudinées et très rarement des Poissons.

La caractéristique essentielle du régime alimentaire de *N. cyanobrancha* est la très grande taille des proies. Le nombre moyen des proies par estomac est assez fort (7,2) comparé aux trois espèces de Terre Adélie mais est faible en comparaison des autres espèces des Kerguelen. Le poids moyen des proies est très élevé (0,50 g) et est analogue à ce qui a été noté chez *T. hansonii*. L'indice de réplétion moyen est très grand, 3,63, chiffre beaucoup plus fort que celui mesuré chez les trois espèces antarctiques.

Il s'agit donc, chez *N. cyanobrancha*, d'un régime alimentaire à base de très grosses proies (de 10 à 30 mm), sédentaires ou peu vagiles, vivant très près du fond ou même fixées sur le fond : *Patinigera kerguelensis*, Hirudinées, Polychètes tubicoles, Hydriaires, Actiniaires.

TABLEAU 55
Notothenia cyanobrancha

	nombre total de chaque proie	n	f	Cn	poids total des proies	Cp	Q
ALGUES	113	113	0,52	6,7	195,25	24,7	165,4
GASTÉROPODES							
Rissoïdæ: <i>Eatoniella kerguelensis</i>	13	2	0,20	7,0	106,23	13,4	93,8
Littorinidæ: <i>Laevilittorina caliginosa</i>	7	6					
Patellidæ: <i>Patinigera kerguelensis</i>	90	36					
AMPHIPODES	449	30	0,13	28,7	11,44	1,4	40,1
ISOPODES							
<i>Exosphaeroma gigas</i>	815	94	0,49	54,1	317,65	40,2	2174,8
<i>Serolis</i> sp.	32	13					
DÉCAPODES							
<i>Halicarcinus planatus</i>	140	53	0,24	8,9	138,44	17,5	1557,5
DIVERS							
Poissons	2	2	0,01	1,1	17,20	2,1	2,4
Hirudinées	4	3	0,02				
Polychètes sédentaires	7	6	0,03				
Cnidaires	8	7	0,04				

Parmi les espèces des îles Kerguelen, *N. cyanobrancha* est la seule dont les estomacs contiennent des graviers ou cailloux avec une fréquence notable ($f = 0,09$) ce qui indique un mode d'alimentation au voisinage du fond.

Les variations annuelles du régime alimentaire sont difficiles à établir pour les espèces des Kerguelen, en raison de l'absence de données pour certains mois. Le tableau 56 donne la répartition annuelle des récoltes étudiées pour les trois espèces subantarctiques et montre qu'à part les mois de décembre, janvier et février, les récoltes sont trop peu nombreuses pour pouvoir étudier les variations annuelles du régime.

TABLEAU 56

	<i>Notothenia cyanobrancha</i>	<i>Notothenia rossii</i>	<i>Notothenia macrocephala</i>
janvier	114	30	16
février	56	33	18
avril	10	13	9
mai	3	9	4
août	4	3	2
septembre	3	7	—
octobre	8	6	3
novembre	3	7	6
décembre	15	3	3
Total	216	111	61

Chez *N. cyanobrancha* le coefficient de vacuité moyen est de 32,8 p. 100. Il présente un minimum en janvier-février au moment où la nourriture est la plus abondante : 25,0 p. 100 (42 estomacs vides et 128 pleins).

Un maximum apparaît en avril et mai : 76,9 p. 100 (10 estomacs vides et 3 pleins) au moment de la reproduction. Un minimum hivernal n'a pu être mis en évidence comme chez les espèces antarctiques : ou bien les échantillons d'hiver dont nous disposons n'étaient pas suffisamment nombreux, ou bien ce minimum hivernal n'existe pas chez les espèces subantarctiques; en effet, la température de l'eau de mer en hiver descend rarement au-dessous de + 2°C et la luminosité des eaux n'est jamais très faible comme en Terre Adélie, aussi il n'y a pas nécessité pour les Poissons de s'alimenter davantage en hiver pour accroître leur métabolisme. Ce point particulier demanderait à être éclairci par des mesures de métabolisme respiratoire en hiver.

5. *Notothenia rossii*

Sur 111 Poissons examinés, 84 possédaient un contenu stomacal plein. L'ensemble des proies forme un important total de 3 864 proies pesant 1 023,1 grammes. Leur répartition est indiquée au tableau 57.

Chez cette espèce, nous avons également deux proies préférentielles : en tête viennent les Isopodes avec essentiellement l'espèce *Exosphaeroma gigas* comme chez *Notothenia cyanobrancha* et un *Serolis*. Ces Isopodes montrent ici une fréquence de 0,51 analogue à celle trouvée chez *N. cyanobrancha* (0,49). Le coefficient alimentaire est important ($Q = 619,9$) ce qui correspond à 27,8 p.100 en nombre et 22,3 p.100 en poids de l'ensemble du régime alimentaire. Viennent ensuite les Amphipodes ($f = 0,40$) dont le coefficient alimentaire est également élevé : $Q = 503$; malgré leur nombre très grand (2160) ($Cn = 55,9$

TABLEAU 57
Notothenia rossii

	nombre total de chaque proie	n	f	Cn	poids total des proies	Cp	Q
ALGUES	21	21	0,18	0,5	48,3	4,7	2,3
GASTÉROPODES <i>Patinigera kerguelensis</i>	2	2	0,01	0,05	2,1	0,2	0,0
PÉLÉCYPODES	2	1	0,005	0,05	0,07	0,00	0,0
AMPHIPODES	2160	45	0,40	55,9	93,09	9,0	503,1
ISOPODES <i>Exosphaeroma gigas</i> <i>Serolis</i> sp.	957 120	40 17	0,51	27,8	228,81	22,3	619,9
DÉCAPODES <i>Halicarcinus planatus</i>	20	7	0,06	0,5	17,75	1,7	0,8
POISSONS JEUNES	90	43	0,38	2,3	621,5	60,7	139,6
EUPHAUSIACÉES	506	7	0,06	13,0	10,1	0,9	1,1
POLYCHÈTES ERRANTES	7	7	0,06	0,1	3,25	0,3	0,0

p. 100) étant donné leur petite taille, le pourcentage en poids reste assez faible : $Cp = 9$ p. 100.

N. rossii se nourrit également beaucoup de jeunes Poissons : cette proie secondaire offre une fréquence de 0,38 et son coefficient alimentaire est assez grand : $C = 139$.

Les Algues, malgré une fréquence relativement grande de 0,18, n'entrent que pour 0,5 p.100 en nombre et 4,7 p.100 en poids dans le régime de *N. rossii* ($Q = 2,3$). Toutes les autres proies trouvées dans les estomacs ne sont qu'accidentelles : leur fréquence est toujours très

faible et leur coefficient alimentaire ne dépasse jamais l'unité. Cependant leur intérêt est grand car il s'agit de Polychètes errantes et surtout d'Euphausiacées, ce qui traduit le caractère très vagile de *N. rossii*.

Les proies capturées par *N. rossii* sont de très petite taille; le nombre moyen de proies par estomac est très grand : 34,8 et le poids moyen de ces proies est faible : 0,26 gramme. L'indice de réplétion moyen est assez grand puisqu'il atteint 2.

Le régime alimentaire de *N. rossii* est donc essentiellement composé de petites proies (généralement inférieures à 10 mm) très vagiles puisqu'il s'agit essentiellement d'Amphipodes, d'Euphausiacées et de jeunes Poissons. Le cas des Isopodes est particulier mais confirme le caractère vagile des proies capturées par *N. rossii*: en effet les jeunes *Exosphaeroma gigas* se rencontrent surtout en pleine eau à plusieurs décimètres ou mètres au-dessus du fond, alors que les gros individus de cette espèce (capturés par *N. cyanobrancha*) ne vivent que sous les galets ou les Algues au niveau même du fond. Quant à la petitesse des proies généralement constatée chez *N. rossii*, il convient de noter l'exception apportée par les proies jeunes Poissons dont la taille peut atteindre ou même dépasser 4 à 5 centimètres.

Le coefficient de vacuité est en moyenne de 24,3 p. 100 chez *Notothenia rossii*; ce chiffre est nettement plus faible que celui trouvé chez tous les autres Nototheniidae étudiés. Nous attribuons ce fait au caractère chasseur de *N. rossii*: celui-ci recherche sa nourriture alors que les autres espèces et surtout les deux *Trematomus* de Terre Adélie attendent la rencontre des proies. Ainsi *N. rossii* s'alimente beaucoup plus fréquemment et les estomacs examinés contiennent très souvent des proies.

L'évolution saisonnière du régime alimentaire de *N. rossii* est semblable à celle observée chez *N. cyanobrancha*: un maximum du coefficient de vacuité s'observe en avril-mai, au moment de la reproduction (coefficient de vacuité = 77,2 p. 100 soit 17 estomacs vides et 5 pleins); un minimum s'observe en janvier-février : 12,6 p. 100 (8 estomacs vides et 55 pleins) au moment où les jeunes Poissons sont très abondants.

6. *Notothenia macrocephala*

Les données concernant *N. macrocephala* sont moins nombreuses que pour les autres espèces. Cependant 61 estomacs ont pu être examinés : 42 contenaient de la nourriture représentée par 1 092 proies d'un poids total de 276,3 grammes. La répartition de ces proies entre les différents groupes zoologiques est indiquée dans le tableau 58.

Comme chez les deux espèces précédentes, la proie la plus fréquemment rencontrée chez *N. macrocephala* est l'Isopode *Exosphaeroma gigas* ($f = 0,40$). Avec un pourcentage en nombre $Cn = 29,6$ p. 100 et en poids $Cp = 19,9$ p. 100, les Isopodes arrivent en tête dans le régime alimentaire de *N. macrocephala*. Le coefficient alimentaire des Isopodes est grand : $Q = 589$.

TABLEAU 58

Notothenia macrocephala

	nombre total de chaque proie	<i>n</i>	<i>f</i>	<i>C_n</i>	poids total des proies	<i>C_p</i>	<i>Q</i>
ALGUES	21	21	0,34	1,8	55,0	19,9	35,8
GASTÉROPODES <i>Patinigera kerguelenensis</i>	10	5	0,08	0,9	4,25	1,5	1,3
PÉLÉCYPODES <i>Gaimardia trapesina</i>	468	12	0,19	42,8	16,11	5,8	248,2
AMPHIPODES	194	12	0,19	17,7	9,02	3,2	56,6
ISOPODES <i>Exosphaeroma gigas</i> <i>Serolis</i> sp.	323 2	23 2	0,40	29,6	55,16	19,9	589,0
DÉCAPODES <i>Halicarcinus planatus</i>	34	15	0,24	3,1	30,02	10,8	33,4
COPÉPODES	42	3	0,04	3,8	0,25	0,09	0,3
POLYCHÈTES ERRANTES	2	2	0,03	0,1	1,00	0,3	0,0
POISSONS JEUNES	17	10	0,16	1,5	100,3	36,3	54,4

Une deuxième proie préférentielle est un Pélécy-pode, *Gaimardia trapesina* dont le coefficient alimentaire atteint 248. Cette proie est intéressante à considérer du point de vue de l'éthologie alimentaire de *N. macrocephala* : en effet *Gaimardia trapesina* vit fixée sur les frondes des *Macrocystis pyrifera* à plusieurs mètres au-dessus du fond.

Viennent ensuite quatre proies secondaires : les Algues, avec principalement l'espèce *Macrocystis pyrifera*, ont une fréquence importante de 0,34 et un coefficient alimentaire de 35,8. Le Décapode *Hali-*

carcinus planatus occupe également une place importante dans le régime avec une fréquence de 0,24 et un coefficient alimentaire de 33,4. Les Amphipodes ont la même fréquence que le Pélécy-pode *Gaimardia trapesina* (0,19) mais leur coefficient alimentaire n'est que de 55,6. Enfin une proie secondaire assez importante est constituée par les jeunes Poissons (essentiellement *N. cyanobrancha* et parfois *Harpagifer bispinnis*) : leur fréquence est de 0,16, et, avec un pourcentage en poids de 36,3, ils ont un coefficient alimentaire de 54,4.

Comme chez *N. rossii*, la taille moyenne des proies ingérées est faible puisque leur poids moyen n'est que de 0,23 gramme pour un nombre moyen de proies par estomac égal à 17,9. L'indice de réplétion moyen n'est que de 1,46, chiffre de l'ordre de ceux rencontrés chez les Nototheniidae antarctiques.

Le régime alimentaire de *N. macrocephala* est donc assez voisin du régime de *N. rossii* : proies petites, très vagiles, Algues en assez grande abondance; cependant il faut noter le régime moins varié de *N. macrocephala* et une nette préférence pour les proies fixées aux Algues : *Gaimardia trapesina*, *Patinigera kerguelenensis*. La présence de Copépodes dans le régime de *N. macrocephala* est certainement comparable à la présence d'Euphausiacées chez *N. rossii*.

Les variations annuelles du régime alimentaire se manifestent sur le plan quantitatif et non qualitatif, comme chez *N. cyanobrancha* et *N. rossii*. Le coefficient de vacuité passe par un maximum en avril et mai avec 69,2 p. 100 (9 estomacs vides et 4 pleins) et un minimum en janvier et février avec 26,4 p. 100 (9 estomacs vides et 25 pleins). Là encore, l'espèce cesse de s'alimenter ou s'alimente moins au moment de la reproduction en avril-mai.

C - CONCLUSIONS SUR LE RÉGIME ALIMENTAIRE DES NOTOTHENIIDAE

Les trois Nototheniidae de Terre Adélie et les trois des Kerguelen ont, respectivement pour chaque région, un habitat commun, aussi est-il remarquable de constater que chaque espèce possède un régime spécifique, aussi bien en ce qui concerne le choix des proies, que leur dimension, leur nombre et leur nature. Le tableau 59 regroupe quelques-unes des données quantitatives les plus caractéristiques pour chacune des six espèces.

Sous une forme graphique (fig. 56 à 61), nous avons essayé de traduire simultanément les deux caractéristiques majeures des régimes alimentaires de chacune des six espèces étudiées : fréquence (*f*) et coefficient alimentaire (*Q*) des diverses proies préférentielles et secondaires. Chacun des groupes de proies est figuré par un secteur dont l'angle est proportionnel à *Q* et le rayon proportionnel à *f*. Il convient de préciser que dans un travail précédent sur les espèces antarctiques [P. ARNAUD & J.-C. HUREAU, 1966], nous avons utilisé une représentation graphique analogue, en fonction de la fréquence et du pourcentage en nombre *C_n* (ou composition de la nourriture). Nous avons préféré

TABLEAU 59

Caractéristiques alimentaires des six *Nototheniidae* étudiés

	TERRE ADÉLIE			KERGUÉLEN		
	<i>Trematomus bernacchii</i>	<i>Trematomus hansonii</i>	<i>Notothenia coriiceps neglecta</i>	<i>Notothenia cyanobrancha</i>	<i>Notothenia rossii</i>	<i>Notothenia macrocephala</i>
nombre poissons examinés	194	191	184	216	111	61
nombre estomacs pleins	112	78	126	145	84	42
coefficient de vacuité	42,3 p. 100	59,1 p. 100	31,5 p. 100	32,8 p. 100	24,3 p. 100	31,1 p. 100
poids total des estomacs	158,5 g	172,1 g	313,8 g	788,8 g	1023,1 g	276,3 g
poids moyen des estomacs	1,9 g	2,2 g	2,4 g	5,4 g	12,1 g	6,5 g
nombre total des proies	657	294	2230	1564	3864	1092
nombre moyen de proies par estomac	3,1	1,5	12,1	7,2	34,8	17,9
poids moyen des proies	0,24 g	0,58 g	0,14 g	0,50 g	0,26 g	0,23 g
indice de réplétion moyen	0,9	1,5	0,9	3,63	2,00	1,46

ici faire intervenir le coefficient alimentaire qui possède l'avantage de tenir compte simultanément du nombre et du poids des diverses proies.

Parallèlement aux caractères particuliers de chacune des six espèces de *Nototheniidae*, il est bon de réunir maintenant les principaux caractères généraux de leur régime alimentaire, tels que ce travail a permis de les dégager; nous pourrons ainsi préciser les différences entre les trois espèces antarctiques et les trois espèces antboréales.

a - Les trois premières espèces, *T. bernacchii*, *T. hansonii* et *N. coriiceps neglecta* sont très sédentaires et ne quittent le fond qu'exceptionnellement sans jamais s'en éloigner de plus de quelques décimètres. Il en est de même pour *N. cyanobrancha* dont le régime montre un lien très étroit avec le fond. Par contre, *N. rossii* et *N. macrocephala* sont des Poissons très actifs, chasseurs et qui s'éloignent de plusieurs mètres au-dessus du fond sans toutefois jamais quitter l'abri algal constitué par les *Macrocystis pyrifera*, sauf au moment de la reproduction. Au cours des pêches, lorsqu'une portion des filets se trouve entraînée à plus d'un ou deux mètres des Algues, aucun Poisson n'est alors capturé. En Terre Adélie, nous ne disposons pas d'aquariums, mais aux Kerguelen où nous avons une importante installation de bacs d'élevage, nous avons pu observer facilement la différence entre *N. cyanobrancha* et les deux autres espèces.

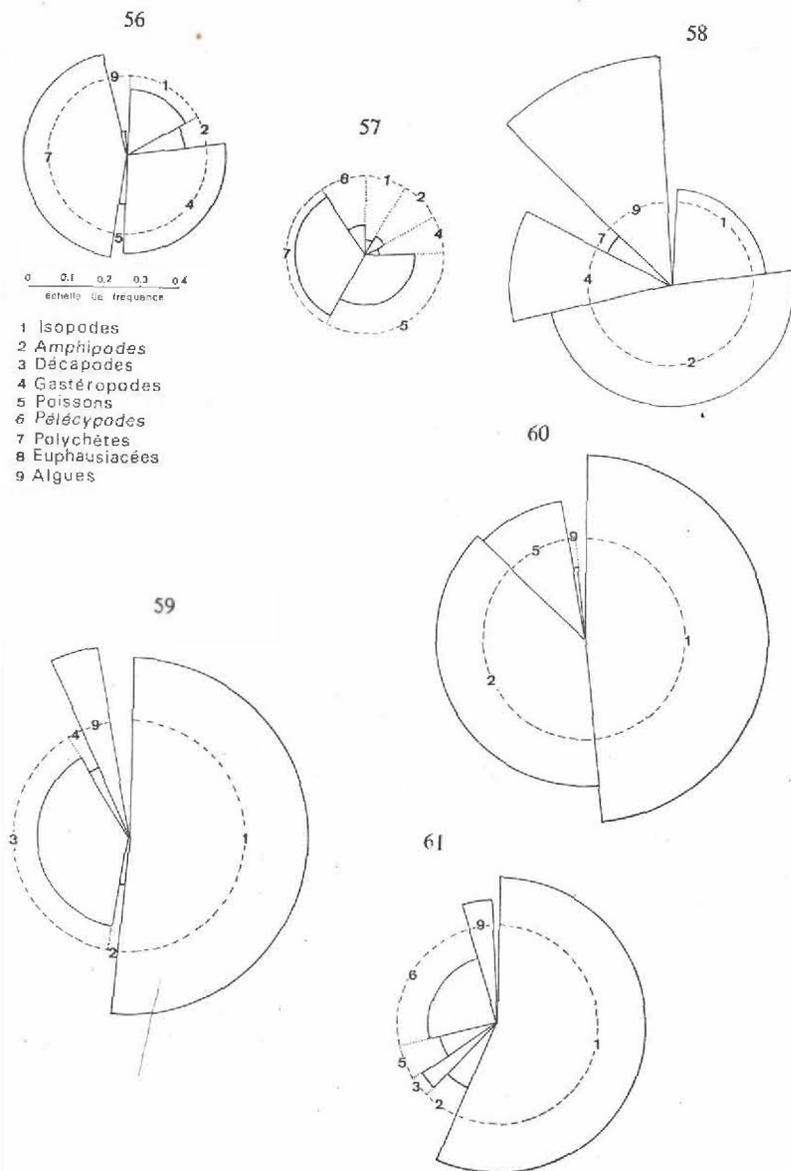


FIG. 56 à 61. — Représentation schématique du régime alimentaire (proies préférentielles et secondaires). Les angles des secteurs sont proportionnels à *Q* et les rayons proportionnels à *f*.

- 56 : *Trematomus bernacchii*;
- 57 : *Trematomus hansonii*;
- 58 : *Notothenia coriiceps neglecta*;
- 59 : *Notothenia cyanobrancha*;
- 60 : *Notothenia rossii*;
- 61 : *Notothenia macrocephala*.

b – Corrélativement au caractère précédent, les trois Nototheniidae antarctiques ainsi que *N. cyanobrancha* sont susceptibles de nécrophagie : cela se manifeste dans l'attirance exercée sur ces espèces par la viande d'appât des nasses. Par contre, *N. rossii* et *N. macrocephala* ne sont absolument pas nécrophages et ne peuvent être capturés qu'au filet. Il convient ici de faire une remarque qui sépare les espèces des Kerguelen de celles de Terre Adélie : aucune ponte n'a été trouvée dans les contenus stomacaux de *N. rossii*, *N. macrocephala* et *N. cyanobrancha* alors que de telles proies étaient souvent présentes chez les trois autres espèces. Cette différence n'est pas due à l'absence de pontes dans le biotope étudié aux Kerguelen car l'espèce sédentaire *N. cyanobrancha* fraye dans les bancs de *Macrocystis* et des pontes ont été récoltées par dragage. Ceci confirme le fait que les espèces de Terre Adélie sont nécrophages, alors que celles des Kerguelen ne le sont pas (*N. rossii* et *N. macrocephala*) ou le sont moins (*N. cyanobrancha*).

c – Le régime alimentaire des six Poissons est, dans l'ensemble, varié : ces Poissons sont omnivores bien que, généralement, quelques espèces dominant, en particulier parmi les Crustacés. Il faut toutefois noter que les espèces des Kerguelen ont un régime moins varié que les espèces antarctiques : la liste des proies trouvées dans leurs contenus stomacaux est moins longue que pour les espèces de Terre Adélie. Cependant ce régime moins varié n'atteint pas la haute spécialisation que nous avons découverte chez un autre Poisson vivant dans le même biotope : *Chaenichthys rhinoceratus* (« Poisson à sang blanc ») dont le régime alimentaire ne se compose que de jeunes Poissons, à l'exclusion de toute autre proie.

L'observation et la comparaison des figures 56 à 61 mettent en évidence les caractéristiques essentielles des six Nototheniidae étudiés, quant à la nature des proies ingérées : les deux *Trematomus* ont une proie commune : les Polychètes (n° 7 des figures) que l'on ne retrouve pas du tout chez les *Notothenia* des Kerguelen et très peu chez *N. coriiceps neglecta*. La présence des Polychètes est étroitement liée à la nécrophagie constatée pour les trois espèces de Terre Adélie.

D'autre part, les trois *Notothenia* des Kerguelen sont caractérisés par la grande importance des Isopodes (n° 1) qui occupent de loin la première place dans la liste de leurs proies. Enfin *N. rossii* et *N. coriiceps neglecta*, bien qu'appartenant à deux zones géographiques différentes, montrent une préférence très nette pour les Amphipodes (n° 2), proies dont l'importance est faible chez les autres espèces.

Le régime alimentaire de *N. coriiceps neglecta* semble intermédiaire entre le régime des deux *Trematomus* et le régime des trois *Notothenia* des îles Kerguelen.

d – La taille des proies absorbées est caractéristique de chaque espèce. Un exemple pris sur les trois espèces des Kerguelen illustre bien ce fait : nous avons constaté plus haut que l'Isopode *Exosphaeroma gigas* est une proie commune aux trois Poissons *N. cyanobrancha*,

N. rossii et *N. macrocephala*, or le tableau 60 nous montre que cette même proie est absorbée par chaque espèce sélectivement suivant sa taille :

N. cyanobrancha ne consomme que les gros individus de l'espèce proie *Exosphaeroma gigas* alors que *N. rossii* et *N. macrocephala* n'en consomment que de petits individus.

TABLEAU 60

Taille des individus absorbés d'une même proie,
Exosphaeroma gigas

	nombre total d'individus absorbés	poids total de ces individus (g)	poids moyen de chaque individu (g)
<i>N. cyanobrancha</i>	815	268,9	0,33
<i>N. rossii</i>	957	124,4	0,13
<i>N. macrocephala</i>	323	54,9	0,17

e – Les six espèces ont un caractère commun : elles ne se nourrissent qu'en période de luminosité moyenne ; en Terre Adélie cette période alimentaire se situe la nuit en été et le jour en hiver ; aux Kerguelen elle se place toujours le soir ou le matin, été comme hiver.

f – Le régime des Nototheniidae ne montre pas de différences saisonnières importantes dans le choix des proies, ce qui confirme la règle selon laquelle les Poissons ayant une nourriture à base d'Invertébrés benthiques changent peu de régime au cours de l'année [J.-M. PÉRÈS, 1961].

g – Par contre, du point de vue quantitatif, les variations saisonnières sont manifestes : les Nototheniidae montrent une phase de jeûne plus ou moins strict lors de la reproduction. De plus les trois espèces antarctiques présentent une phase de suralimentation hivernale, phase non retrouvée chez les trois espèces subantarctiques. Sur ce dernier point il est bon de remarquer que dans les régions tempérées, c'est l'inverse qui se produit, puisque pendant les mois les plus froids, les Poissons se nourrissent peu ou pas du tout. C'est en particulier le cas de *Pleuronectes platessa*, *Anguilla vulgaris* [H. BLEGVAD, 1917] ainsi que de la Morue, *Gadus morrhua* [MC KENSIE, 1938] ; ce phénomène a également été étudié par E.S. HATAWAY [1927]. Cette différence du comportement alimentaire en saison froide, entre les espèces des régions tempérées et celles des régions antarctiques, semble devoir être expliquée par une parfaite adaptation des Poissons antarctiques aux basses températures. En effet, à un froid particulièrement intense, ils répondent par une suralimentation susceptible de leur apporter le supplément énergétique compensateur.

D.E. WOHLSCHLAG [1964a], à la suite de ses études sur le métabolisme respiratoire de cinq espèces de Poissons de la mer de Ross, classe *Trematomus bernacchii* et *T. hansonii* parmi les espèces les mieux adaptées au froid ("highly cold adapted"). Nos conclusions sur le régime alimentaire de ces espèces confirment donc les siennes et permettent de penser que *N. coriiceps neglecta* doit, lui aussi, être une espèce bien adaptée à la vie dans les eaux antarctiques.

Par contre, *N. cyanobrancha*, *N. rossii* et *N. macrocephala* ne semblent pas bien adaptés à cette vie au froid : ces espèces ne présentent pas de suralimentation hivernale; de plus, des essais de résistance aux basses températures (de 0 à -2° C) montrent qu'elles supportent mal les températures négatives, mais il ne faut pas oublier que la température des eaux aux îles Kerguelen ne descend jamais en dessous de + 2° C. Des données plus complètes sur ces Poissons, en rapport avec la résistance au froid, devront être obtenues par l'étude de leur métabolisme respiratoire.

CHAPITRE V

REPRODUCTION CHEZ LES NOTOTHENIIDAE : LES GONADES ET LEUR CYCLE, LE FOIE ET SES VARIATIONS DE POIDS

Les récoltes concernant les trois espèces de Terre Adélie ont été suffisamment régulières pendant 13 mois pour permettre l'observation complète du cycle sexuel chez les mâles et les femelles. En ce qui concerne les trois espèces des Kerguelen, c'est grâce aux récoltes faites pendant deux hivers successifs par J. LANG et R. LESEL qu'il a été possible de reconstituer ce cycle, de façon suffisamment précise.

Nous donnons d'abord les résultats concernant l'âge d'apparition de la maturité sexuelle pour chaque espèce. A ce sujet, certaines espèces ont été étudiées ensemble car nous verrons que leur biologie présente des points communs : *Trematomus bernacchii* et *T. hansonii* d'une part, et *Notothenia coriiceps neglecta* et *N. rossii* d'autre part. Puis les deux paragraphes suivants décrivent les cycles sexuels et les cycles hépatiques chez les Nototheniidae étudiés. Enfin, un dernier paragraphe expose le rôle du foie dans le métabolisme des graisses en rapport avec l'élaboration des produits sexuels.

A - ÉTHOLOGIE DE LA REPRODUCTION ET AGE D'APPARITION DE LA MATURITÉ SEXUELLE

1. *Trematomus bernacchii* et *Trematomus hansonii*

Ces deux espèces sont benthiques, côtières ou néritiques et strictement sédentaires, quelle que soit l'époque de leur vie. Elles vivent en permanence à quelques centimètres du fond au milieu des Algues qui tapissent les rochers. Au moment de la fraie, elles restent sur place et les œufs sont fixés sur les stipes des Algues : de telles pontes ont été souvent trouvées dans les dragages. Le caractère sédentaire de ces deux espèces fait que les récoltes ont pu être continues toute l'année, même au moment de la reproduction. Les alevins et les jeunes Poissons sont également sédentaires et vivent sur les quelques fonds sablo-vaseux au milieu des Algues.

Chez *Trematomus bernacchii*, la maturité sexuelle femelle est atteinte par les individus mesurant environ 175 mm de longueur standard : dans nos récoltes, la plus petite femelle mature mesure 162 mm et la

plus grande femelle immature mesure 200 mm. L'étude de la croissance (cf. Chap. III) permet d'estimer que la première ponte se fait à l'âge de 6 ou 7 ans (classes V et VI). La classe V contient 5 femelles matures sur 22 individus étudiés, alors que la classe VI en contient 22 sur 29 (cf. tableau 35). Chez les mâles, la maturité sexuelle s'observe chez les individus très petits, mesurant 130 mm de longueur; mais en moyenne, la maturité apparaît chez les Poissons mesurant plus de 145 mm, c'est-à-dire chez ceux appartenant à la classe IV (5^e année).

Au moment de la ponte, les gonades de *Trematomus bernacchii* femelle sont en forme de cône court et effilé du côté antérieur. Chez les mâles, à la même époque, les gonades sont compactes, ramassées et aplaties en forme de cœur, chaque glande étant fendue dans le sens longitudinal.

Chez *Trematomus hansonii*, les femelles les plus jeunes mesurent 190 mm ce qui correspond à un âge de 6 ans (classe V), mais la plupart des femelles ne sont matures qu'au cours de leur 7^e année. La plus grande femelle immature mesure 225 mm. Il est aisé de constater que la maturité sexuelle apparaît chez les femelles au même âge mais à une taille plus grande que chez *Trematomus bernacchii*. Chez les mâles, par contre, la maturité sexuelle apparaît plus tard que chez *T. bernacchii* : à la fin de la 6^e année (classe V). Tous les mâles de la classe IV sont immatures, alors que dans la classe V, nous ne trouvons que 4 immatures sur 30 individus. Cet âge correspond à une taille de 180 mm. Les gonades, au moment de la ponte, sont plus allongées que chez *T. bernacchii* dans les deux sexes, mais leur forme générale reste la même.

2. *Notothenia coriiceps neglecta* et *Notothenia rossii*

Ces deux espèces ont été réunies ici car elles présentent un même mode de reproduction et atteignent leur maturité sexuelle au même âge.

Ces Poissons, à l'inverse des deux *Trematomus* précédents, ne sont pas continuellement sédentaires et leur vie se décompose en trois phases : après un stade de vie pélagique, les jeunes gagnent les régions côtières dès leur deuxième ou troisième année (8 à 15 centimètres de longueur standard).

A partir de ce moment et pendant 5 ou 6 ans, c'est-à-dire jusqu'à 7 ans pour les mâles et 8 ans pour les femelles, les individus des deux espèces vivent à très faible profondeur (0 à 15 mètres) au sein des bancs d'Algues de la zone infralittorale (bancs de *Macrocystis* aux Kerguelen pour *Notothenia rossii*, bancs de *Gracilaria*, *Desmarestia* et *Phyllogigas* en Terre Adélie pour *N. coriiceps neglecta*). Les Poissons sont alors strictement sédentaires, ne s'éloignent jamais à plus d'un mètre de leur abri végétal, restent pratiquement immobiles dans la journée et se nourrissent quand la luminosité est favorable, c'est-à-dire faible.

A l'approche de la maturité sexuelle, les Poissons, qui ont atteint une taille importante chez *Notothenia rossii* (environ 50 centimètres) et une taille faible chez *N. coriiceps neglecta* (20 centimètres), effectuent

une migration génétique, s'enfoncent en profondeur et gagnent probablement la limite entre plateau continental et haute mer. Au cours de cette nouvelle phase, selon S. OLSEN [1954], *N. rossii* se tient en surface pour chasser le « krill » (*Euphausia superba*) et forme alors des bancs très denses. Au moment de la reproduction en avril et mai, mâles et femelles descendent en profondeur et vont probablement déposer leurs œufs sur le rebord du plateau continental*. Nous verrons plus loin que la nature et la taille des œufs confirme une ponte sur le fond.

En ce qui concerne *N. coriiceps neglecta*, cette phase migratrice génétique est corroborée par les faits suivants : les rares individus dont les glandes sexuelles étaient en voie de maturation ont été capturés à une profondeur supérieure à 30 mètres, et aucun individu en état de maturation complète n'a pu être capturé quelle que soit l'époque de l'année; en effet il nous était matériellement impossible de pêcher au-delà de 75 ou 100 mètres et *a fortiori* à la limite du plateau continental.

Par contre, les faits sont plus précis en ce qui concerne l'espèce *N. rossii*; en effet, de nombreux individus récoltés possédaient des glandes sexuelles à un stade de maturation très voisin de la ponte. Or ces exemplaires ont tous été capturés, de jour, au-dessus de fonds supérieurs à 50 mètres, très loin des bancs d'Algues et en direction du rebord du plateau continental (Passe Royale à la sortie de la baie du Morbihan). Ces migrations génétiques ont été très bien étudiées par S. OLSEN en Géorgie du Sud : les immatures (« fjordfish ») sont tous capturés dans les fjords de la côte nord-est de l'île au milieu des bancs de *Macrocystis* tandis que les matures (« sea-fish ») proviennent d'une région située entre 15 et 30 milles de la côte, au-dessus de la limite entre plateau continental et haute mer.

Après la ponte, les jeunes sont pélagiques pendant leur première année puis gagnent la côte. Quelques pêches pélagiques au filet conique nous ont fourni de tels alevins en janvier 1964 et 1966 à l'entrée de la baie du Morbihan aux îles Kerguelen.

Chez *Notothenia coriiceps neglecta*, les individus matures femelles les plus jeunes mesurent 225 mm de longueur standard et appartiennent à la classe VII (8^e année); la classe VI ne contient que des femelles immatures, la classe VIII des femelles matures. Chez les mâles, la maturité sexuelle apparaît une année plus tôt : classe VI (7^e année) ce qui correspond à une taille moyenne d'environ 180 mm, mais l'âge de la puberté n'est pas aussi limité dans le temps que chez les femelles : en effet, on retrouve encore des immatures dans les classes VII (3 sur 20 individus) et VIII (2 sur 18).

Chez *Notothenia rossii*, l'âge de la maturité sexuelle est le même que chez *N. coriiceps neglecta*, c'est-à-dire 7 ans pour les mâles et 8 ans pour les femelles. Par contre, les tailles correspondantes sont bien diffé-

* Rappelons que la limite du plateau continental se situe, pour le continent antarctique, à une profondeur de l'ordre de 400 ou 500 mètres.

rentes : les femelles atteignent alors 550 mm et les mâles 480 mm.

Nous constatons donc que chez ces deux espèces de *Notothenia*, la maturité sexuelle dans les deux sexes est atteinte deux ans plus tard que chez les deux *Trematomus* étudiés.

3. *Notothenia cyanobrancha*

Chez cette espèce, sédentaire tout au long de son existence, les très jeunes individus, nés dans l'année, ont tous été capturés au cours de dragages sur fonds de graviers ou de sable, à 2 ou 3 mètres de profondeur, dans la zone infralittorale supérieure. Les individus âgés de 2 ou 3 ans ont été ramassés à marée basse dans la zone médiolittorale, sous les pierres humides ou dans les flaques laissées par la mer en se retirant, dans une épaisseur d'eau qui parfois ne dépasse pas un centimètre. Par contre, les individus âgés de 4 ans et plus, immatures et matures, ont tous été pêchés au filet, au bord ou à l'intérieur des bancs de *Macrocystis*, en compagnie des *Notothenia rossii* immatures, dans la zone infralittorale. *N. cyanobrancha* est l'une des rares espèces antarctiques qui soit strictement littorale.

Notothenia cyanobrancha présente un phénomène très curieux, en ce qui concerne la date d'apparition de la maturité sexuelle et la période de ponte : fin janvier, presque toutes les jeunes femelles âgées de 3 ou parfois 4 ans (100 à 140 mm de longueur standard) sont matures, fluentes, prêtes à pondre. Le rapport gonado-somatique ou R.G.S. (voir plus loin) atteint alors 18 p. 100 ce qui est très élevé. Par contre, à cette date, les femelles plus âgées présentent des ovaires non encore mûrs (R.G.S. de l'ordre de 3 p. 100). Elles ne pondront qu'à la fin d'avril ou dans le courant de mai (le R.G.S. atteint alors 24 p. 100).

La longueur standard de 100 mm correspond (cf. chap. III, fig. 49) au point d'inflexion de la courbe de croissance. Ce point marque toujours un changement dans la physiologie des Poissons et correspond souvent à l'acquisition de la maturité sexuelle.

Nous n'avons pas trouvé, dans la littérature sur les Poissons, d'autre exemple de ce phénomène : les jeunes femelles atteignent la maturité sexuelle entre 3 et 4 ans suivant les individus et la première ponte se produit alors fin janvier. Dès l'année suivante (deuxième maturation sexuelle) et durant tout le reste de leur vie, les femelles pondent en fin avril ou mai de chaque année. Ces résultats seront illustrés par la description du cycle sexuel que nous donnerons plus loin.

Ainsi, chaque année, deux générations différentes de *Notothenia cyanobrancha* viennent au monde, l'une en février, l'autre en mai; la première provient de parents jeunes, la seconde de parents âgés. Nous avons vu au chapitre III que ce phénomène entraîne quelques difficultés et des risques d'erreur dans l'étude de la croissance de cette espèce. La génération de février est beaucoup moins nombreuse que la génération de mai (environ dix fois moins). Cela s'explique tout naturellement par le fait que les alevins de février ne sont issus que d'une seule génération de parents âgés de 3 ou 4 ans, alors que les alevins de mai ont

pour parents tous les adultes âgés de 4 ans et plus, c'est-à-dire au moins 5 générations si l'on considère la longévité observée pour cette espèce (8 ans).

4. *Notothenia macrocephala*

Les données sur cette espèce sont malheureusement peu nombreuses et il est très difficile d'en déduire quoi que ce soit quant au mode de reproduction et au cycle sexuel.

Cependant il est fort probable que cette espèce ait une éthologie de la reproduction voisine de celle décrite pour *Notothenia rossii* : en effet, aucun alevin n'a pu être récolté sur la côte et les individus les plus jeunes que nous ayons capturés, étaient déjà dans leur deuxième année; d'autre part, toutes les pêches de cette espèce ont été réalisées au sein des bancs de *Macrocystis* et seuls quelques gros individus (classes VI et VII) possédaient des gonades en voie de maturation. Il est donc fort probable que *Notothenia macrocephala* effectue une migration génétique à partir de la 7^e année d'âge : les individus les plus âgés n'ont été capturés qu'à Port XII^e ou dans la Passe Royale (cf. carte fig. 13), c'est-à-dire dans deux zones communicant largement avec l'extérieur de la baie et le plateau continental. De plus, T.J. HART [1946] a pu récolter neuf alevins (d'une longueur inférieure à neuf centimètres) par 48°50'S et 53°56'W, alevins qu'il attribue à l'espèce *Notothenia macrocephala*. Ces jeunes, capturés en surface au filet, loin de tout littoral, démontrent l'existence d'un stade pélagique chez cette espèce. De plus nous verrons plus loin que les œufs ont une nature pélagique.

B - CYCLES SEXUELS DES NOTOTHENIIDAE

Sur chaque Poisson, nous avons prélevé les gonades et le foie, dont les pesées, à l'état frais, nous ont permis de calculer les rapports gonadosomatiques (R.G.S.) et hépatosomatiques (R.H.S.). Rappelons que le R.G.S. est ainsi défini :

$$\text{R.G.S.} = \frac{\text{Poids des gonades} \times 100}{\text{Poids du corps}}$$

De même le R.H.S. sera :

$$\text{R.H.S.} = \frac{\text{Poids du foie} \times 100}{\text{Poids du corps}}$$

Ces deux rapports s'expriment donc en pourcentage du poids total. Les mesures concernant les R.G.S. et les R.H.S. ont toujours été effectuées avec le même soin : les pesées ont été faites sur les Poissons pêchés le jour même, afin d'éviter toute lyse des tissus et perte de poids. Les pesées concernant les Poissons rapportés par d'autres collecteurs que nous-mêmes, ont été possibles car nous avons pu déterminer la perte de poids des Poissons et de leurs viscères conservés dans une solution de formol : environ 15 p. 100 au bout d'une année de conservation. Cependant ces dernières pesées ont toujours été utilisées avec prudence et seulement en cas de « manques » dans nos données personnelles.

Les Poissons d'un poids supérieur à 100 grammes ont été pesés à 1 gramme près, ceux inférieurs à 100 grammes l'ont été à 1 décigramme près. Les gonades et les foies ont été pesés à cinq centigrammes près. Le poids du corps est le poids total avec ses viscères mais sans le contenu stomacal; en effet ce dernier varie beaucoup

et atteint parfois des valeurs énormes (5 à 10 p. 100 du poids total) ce qui entraînerait des erreurs dans la détermination des R.G.S. et R.H.S. La précision des pesées est telle que les valeurs des rapports peuvent être données avec une décimale, ou même deux décimales, précision bien supérieure aux variations subies par le R.G.S. et le R.H.S.

Dans tous les cas, seuls les individus sexuellement mûrs ont été pris en considération.

1. *Trematomus bernacchii* (tableau 61, figures 62 et 63)

CAS DES FEMELLES

Le cycle sexuel des femelles de *T. bernacchii* est représenté par la figure 62 sur laquelle nous avons porté les variations des R.G.S. mâle et femelle et les variations du diamètre ovulaire, au cours de l'année 1961. Les données numériques sont rassemblées au tableau 61.

On distingue dans ce cycle sexuel quatre phases successives bien nettes : une phase d'accroissement lent des ovaires, une phase d'accroissement rapide, la ponte et le repos sexuel.

a - La phase d'accroissement lent s'étend de fin décembre (R.G.S. = 2,5 p. 100) à fin mars (R.G.S. = 3,0 p. 100). Le diamètre des ovules

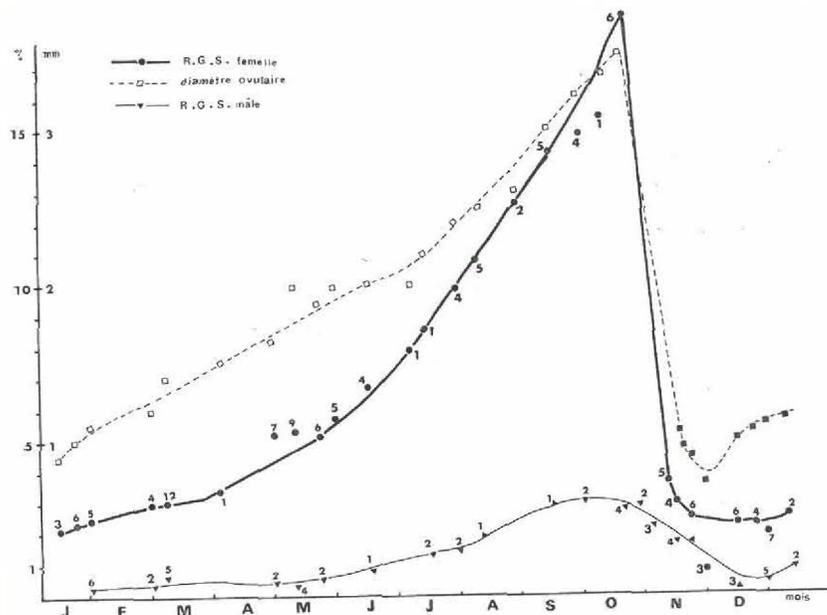


FIG. 62. — *Trematomus bernacchii* : R.G.S. mâle et femelle, diamètre ovulaire. Les chiffres placés près des points indiquent le nombre d'individus ayant servi à établir ces points.

TABLEAU 61

Trematomus bernacchii,
valeurs des R.G.S. ♂ et ♀, du diamètre ovulaire
et des R.H.S. ♂ et ♀ au cours de l'année

Dates	R.G.S. ♀	R.H.S. ♀	diamètre ovulaire (en mm)	R.G.S. ♂	R.H.S. ♂
15 janvier 1961	2,1	2,1	0,9	—	—
21 janvier 1961	2,3	1,7	1,0	—	—
30 janvier 1961	2,5	2,0	1,1	0,45	1,62
1 ^{er} mars 1961	3,0	2,7	1,2	0,48	1,84
8 mars 1961	3,0	3,1	1,4	0,7	1,95
5 avril 1961	3,3	2,9	1,5	—	—
30 avril 1961	5,2	3,3	1,8	0,45	2,0
11 mai 1961	5,2	3,2	2,0	0,42	2,1
21 mai 1961	5,1	3,3	1,9	0,6	2,5
30 mai 1961	5,7	—	2,0	—	—
18 juin 1961	6,7	3,2	2,0	0,84	2,48
7 juillet 1961	7,9	3,1	2,0	—	—
15 juillet 1961	8,4	—	2,2	1,36	2,36
31 juillet 1961	9,8	—	2,4	1,38	2,28
10 août 1961	10,5	3,7	2,5	1,9	2,37
31 août 1961	12,5	3,8	2,6	—	—
15 septembre 1961	14,1	3,9	3,0	2,8	2,7
30 septembre 1961	14,7	4,1	3,2	2,9	2,7
10 octobre 1961	15,3	4,3	3,3	—	2,77
19 octobre 1961	18,5	2,8	3,5	2,7	2,9
4 novembre 1961	—	—	—	2,1	3,1
10 novembre 1961	3,5	1,8	1,0	—	—
15 novembre 1961	2,9	1,9	0,9	1,6	3,2
22 novembre 1961	2,4	1,5	0,9	1,6	2,0
29 novembre 1961	0,7	1,4	0,7	—	—
15 décembre 1961	2,2	1,6	1,0	0,07	1,7
22 décembre 1961	2,2	2,1	1,0	—	—
31 décembre 1961	1,9	2,0	1,1	0,3	1,6
8 janvier 1962	2,5	1,9	1,1	0,7	1,7

subit un accroissement tout à fait parallèle à celui du R.G.S. ; fin décembre les oocytes mesurent 0,9 mm et atteignent déjà 1,5 mm fin mars. Cette période n'est en fait que la reprise de l'activité sexuelle. Histologiquement, les ovaires apparaissent alors constitués de façon déjà hétérogène par des oocytes de deux catégories : les uns à cytoplasme foncé sont petits et ont un noyau nettement circonscrit ; les autres, plus gros, ont un cytoplasme clair, chargé de globules lipidiques et un noyau plus ou moins altéré (fig. 63,1). Les coupes ont été colorées à l'hémalun-éosine ou au Mallory.

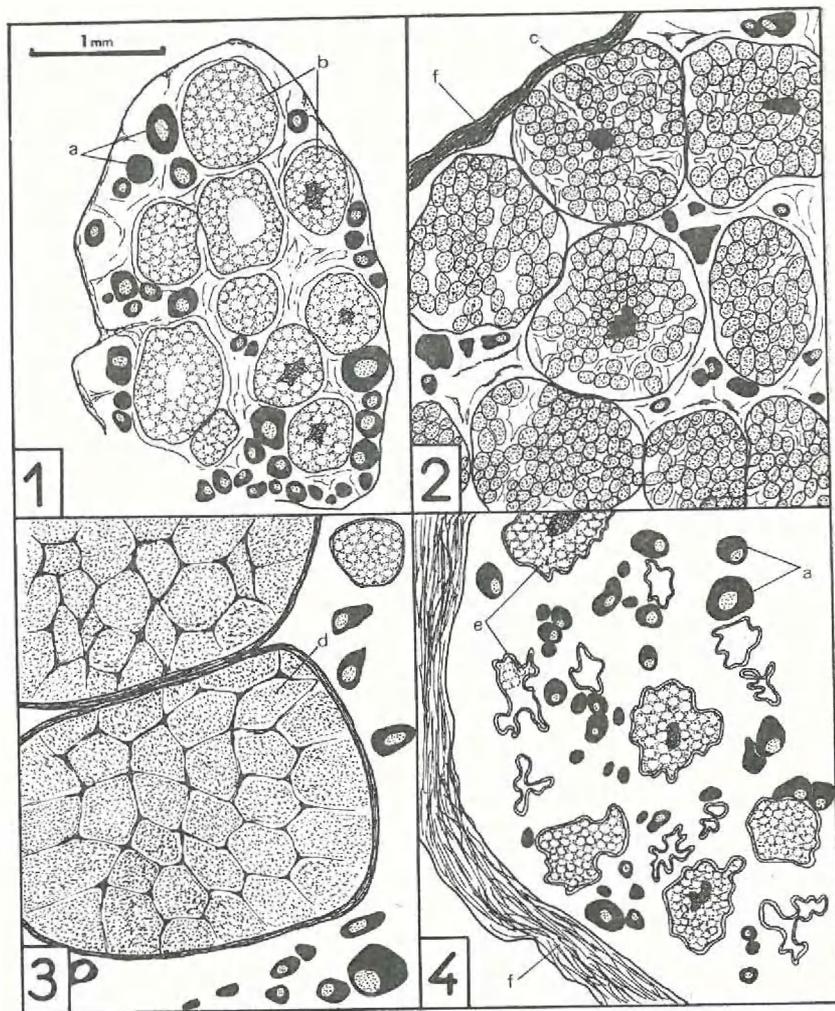


FIG. 63. — *Trematomus bernacchii* : coupes histologiques d'ovaires à différents stades de maturation :

- 1 - phase d'accroissement lent;
- 2 - phase d'accroissement rapide;
- 3 - juste avant la ponte;
- 4 - repos sexuel et atrophie folliculaire.

(a) : oocytes à cytoplasme foncé; (b) : oocytes chargés de globules de vitellus; (c) : oocyte complètement envahi par le vitellus, juste avant la ponte; (d) : ovule non arrivé à maturation et subissant le phénomène d'atrésie; (e) : ovule non arrivé à maturation et subissant le phénomène d'atrésie; (f) : paroi de l'ovaire.

b - La phase d'accroissement rapide commence début avril pour se terminer avec la ponte fin octobre. Cette phase s'étale sur presque sept mois, mais c'est cependant une phase d'accroissement rapide si l'on considère la forte valeur atteinte par le R.G.S. : de 3 p. 100 au début avril, il passe à 18 ou 19 p. 100 fin octobre. Les ovules, pendant cette période, grossissent de 1,5 mm à 3,5 mm. Sur les coupes histologiques, les oocytes changent très rapidement d'aspect (fig. 63,2) : le cytoplasme est entièrement envahi par de nombreux et volumineux globules de vitellus lipidique, la paroi des oocytes s'épaissit et les noyaux deviennent invisibles. Les oocytes à cytoplasme foncé, décrits dans la phase précédente, sont encore présents mais plus ou moins rétractés.

À la fin de cette phase (fig. 63,3), les globules de vitellus semblent se liquéfier, les ovules deviennent translucides et sont alors prêts à être expulsés.

c - La ponte se produit dans la deuxième quinzaine d'octobre ou la première quinzaine de novembre, et le R.G.S. diminue brusquement à 1 ou 2 p. 100.

Les œufs, relativement très peu nombreux (1 500 à 2 500 selon l'âge de la femelle)* sont gros, démersaux, et sont fixés sur des Algues. De telles pontes ont souvent été trouvées au cours de dragages ou bien dans des contenus stomacaux de Poissons qui avaient avalé, ensemble, œufs et Algues. Les ovules au moment de la ponte mesurent 3,5 mm mais les œufs se gonflent rapidement d'eau et leur diamètre dépasse alors 4 mm; une telle taille pour les œufs de poissons marins est assez peu commune : L. BERTIN ne cite qu'une seule espèce dont les œufs soient plus gros que ceux de *T. bernacchii* : *Muraena helena*.

La ponte à cette période précoce du printemps austral est générale chez *Trematomus bernacchii*, mais il existe quelques exceptions : la femelle n° 62-893 avait déjà pondu le 15 septembre tandis que la femelle n° 62-929 n'avait pas encore pondu le 22 novembre. Ces observations sur le cycle complet de *Trematomus bernacchii* montrent l'erreur commise par certains auteurs qui pensaient que la ponte avait lieu à la fin de l'été austral (février-mars), alors qu'elle se produit en réalité au début de l'été austral (octobre-novembre). Cette erreur est d'ailleurs assez compréhensible : en effet, dès la fin mars, les ovaires sont gros, les ovules bien formés et le R.G.S. déjà élevé, mais il faut attendre encore sept mois avant de rencontrer des femelles fluentes.

d - Repos sexuel et phase d'atrésie. Après la ponte, l'ovaire, devenu une masse flasque, presque informe, entre dans une phase de repos sexuel. C'est là l'un des points remarquables du cycle sexuel femelle

* Le nombre d'œufs pour toutes les espèces a été déterminé par pesée : on compte d'abord 500 ovules que l'on pèse, puis, connaissant le poids total des ovaires, on en déduit le nombre d'ovules contenus dans les gonades. L'erreur est très faible car les tissus interstitiels sont, au moment de la ponte, en proportion négligeable par rapport aux ovules.

de *T. bernacchii* car sa durée est très brève et ne dure qu'un mois et demi de novembre à fin décembre. Le R.G.S. se maintient alors autour de 2 p. 100 et le diamètre ovulaire reste inférieur à 1 mm. Les images histologiques (fig. 63,4) montrent que tous les ovules ne sont pas arrivés à maturation complète. Tous ces petits ovules, dont l'évolution s'est arrêtée, vont subir une atresie rapide : la membrane de l'oocyte se plisse en formant des circonvolutions, le vitellus est résorbé, les noyaux se désagrègent et l'ensemble finit par disparaître. A ce stade, de nombreux oocytes à cytoplasme foncé, à contour très régulier et noyau volumineux, réapparaissent. Leurs tailles sont très variées et ils sont probablement à l'origine des ovules pondus l'année suivante.

CAS DES MÂLES (fig. 62)

Les variations du R.G.S. chez les mâles de *Trematomus bernacchii* sont également très nettes mais ont une amplitude beaucoup plus faible. Le repos sexuel est beaucoup plus long que chez les femelles : décembre à mai.

Dès le mois de mai, les testicules se modifient et le R.G.S. croît régulièrement jusqu'au début octobre où il atteint 3 p. 100. La chute du R.G.S. s'amorce alors mais est beaucoup moins brutale que chez les femelles : le R.G.S. diminue régulièrement d'octobre à mi-décembre où il atteint une valeur très faible (0,2 p. 100 environ).

Nous pouvons donc distinguer trois phases dans le cycle sexuel mâle de *Trematomus bernacchii* :

- une phase de maturation de mai à fin septembre,
- une phase de reproduction d'octobre à décembre,
- une phase de repos sexuel de décembre à mai.

Du point de vue histologique, on constate que chez les mâles adultes, dans les testicules, des spermatozoïdes sont présents quelle que soit l'époque de l'année, mais surtout de mai à décembre. Il existe donc ici un fait curieux, c'est que les mâles possèdent des spermatozoïdes à une époque où les femelles ne présentent aucun ovule fécondable. Ce phénomène semble assez général chez les Téléostéens; de nombreux auteurs l'ont décrit: C.F. HICKLING [1930] sur *Merluccius merluccius*, P. BOUGIS sur *Mullus barbatus* et *M. surmuletus*.

Alors que la ponte chez les femelles est brutale et se fait en une fois, l'émission des spermatozoïdes chez les mâles semble s'étaler sur plus de deux mois ce qui semblerait montrer qu'un même mâle doit pouvoir féconder la ponte de plusieurs femelles. Nous avons dit au chapitre II (tableau 14) que le taux de masculinité pour *T. bernacchii* était de 45; ce faible chiffre est tout à fait en accord avec l'étalement de l'émission des spermatozoïdes chez les mâles. Il n'en sera pas toujours de même pour les autres espèces.

2. *Trematomus hansonii* (tableau 62, figure 64)

CAS DES FEMELLES

Trois phases seront distinguées dans le cycle sexuel femelle de *Trematomus hansonii* : une phase d'accroissement des ovules, la ponte et le repos sexuel accompagné d'atresie.

a - La phase d'accroissement s'étend de fin juillet-début août à la fin décembre. Au cours de cette phase, les ovules subissent une croissance rapide passant de 0,6 mm de diamètre à près de 3 mm juste avant la ponte. Parallèlement le R.G.S. varie de 2 p. 100 fin juillet à 19 p. 100 fin décembre-début janvier. Une différence importante existe donc entre *Trematomus hansonii* et l'espèce précédente : la phase d'accroissement ne dure ici que cinq mois alors que l'ensemble des deux phases correspondantes durait 10 mois chez *T. bernacchii*.

Les coupes histologiques dans les ovaires montrent des images identiques à celles décrites pour *Trematomus bernacchii* : les oocytes à cytoplasme clair se chargent graduellement d'une grande quantité de vitellus et leur noyau s'estompe progressivement; conjointement, de nombreux petits oocytes à cytoplasme foncé restent présents toute l'année.

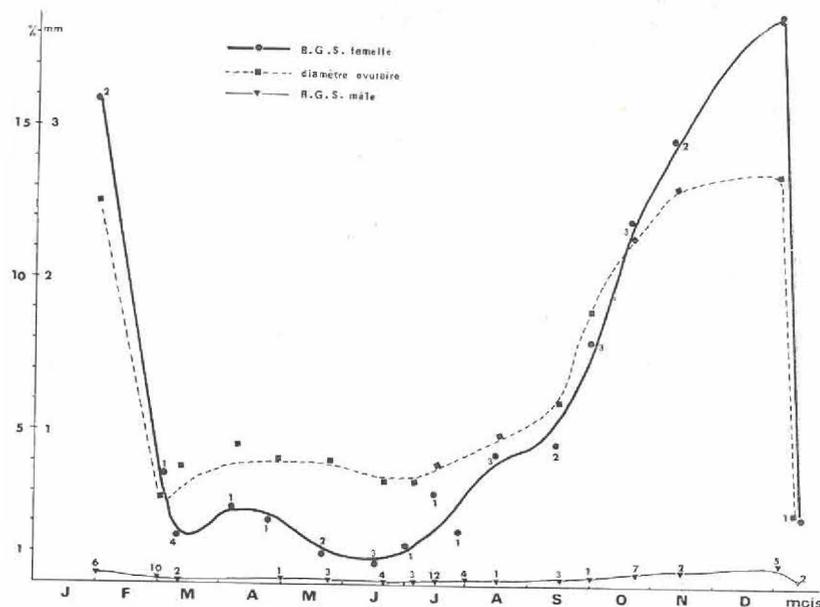


Fig. 64. — *Trematomus hansonii* : R.G.S. mâle et femelle, diamètre ovulaire. Les chiffres placés près des points indiquent le nombre d'individus ayant servi à établir ces points.

TABLEAU 62

Trematomus hansonii,
valeurs des R.G.S. ♂ et ♀, du diamètre ovulaire
et des R.H.S. ♂ et ♀ au cours de l'année

Dates	R.G.S. ♀	R.H.S. ♀	diamètre ovulaire (en mm)	R.G.S. ♂	R.H.S. ♂
29 janvier 1961	15,8	4,2	2,5	0,3	3,8
1 ^{er} mars 1961	3,5	2,2	0,55	0,14	1,9
8 mars 1961	1,5	2,6	0,85	0,03	1,8
5 avril 1961	2,7	2,5	1,0	0,04	1,9
28 avril 1961	2,2	1,2	0,8	0,05	2,0
21 mai 1961	1,0	1,5	0,8	0,07	1,8
18 juin 1961	0,7	1,4	0,7	0,07	2,0
2 juillet 1961	1,3	2,4	0,7	0,07	2,2
15 juillet 1961	3,4	2,8	0,8	0,1	2,3
30 juillet 1961	1,7	2,1	0,6	0,1	2,4
15 août 1961	4,4	2,8	1,0	0,15	2,5
14 septembre 1961	4,5	2,7	1,2	0,16	1,9
29 septembre 1961	7,9	3,7	1,8	0,2	3,0
19 octobre 1961	12,0	4,4	2,3	0,3	3,0
10 novembre 1961	14,6	3,8	2,6	0,4	3,2
4 janvier 1962	19,0	4,2	2,7	0,55	3,9
10 janvier 1962	2,2	1,2	0,5	0,3	3,7

b - La ponte commence fin janvier et se prolonge pendant un mois.

Remarquons tout de suite le décalage entre les dates de ponte des deux espèces de *Trematomus* : près de trois mois les séparent. Étant donné la date de la ponte de *T. hansonii*, nous avons pu observer deux périodes de ponte : l'une au début de 1961 peu après notre arrivée en Terre Adélie, l'autre au début de 1962 peu avant notre départ. L'observation de ces deux périodes de ponte montre les légères variations qui peuvent se produire dans le temps d'une année sur l'autre, probablement en raison des variations climatiques : été austral plus ou moins précoce. C'est ainsi qu'en 1961 la période de ponte s'étale de fin janvier à fin février, alors qu'en 1962, elle s'étale sur tout le mois de janvier.

Les œufs, bien qu'aussi gros ou presque (3 à 3,5 mm) sont beaucoup plus nombreux que chez *T. bernacchii* : 7 000 à 12 000 selon l'âge de la femelle; les individus les plus âgés pondent un plus grand nombre d'œufs mais le nombre d'œufs par gramme d'ovaire est plus faible chez les femelles âgées que chez les plus jeunes :

Poids de la femelle en grammes	nombre d'œufs pondus	nombre d'œufs par gramme d'ovaire
720	12 000	112
590	8 500	120
400	7 000	171

Ce phénomène est très fréquent chez les Téléostéens et son observation chez les Nototheniidae ne fait que confirmer la règle générale.

Les œufs sont démersaux, très riches en vitellus translucide et, gonflés d'eau de mer, ils ont un diamètre de quatre millimètres.

c - *Le repos sexuel.* Après la ponte dont la durée n'est pas aussi rapide que chez *T. bernacchii*, les ovaires de *T. hansonii* entrent dans une phase de repos sexuel beaucoup plus longue que chez l'espèce voisine : en effet ce repos sexuel persiste depuis la fin de la ponte jusqu'au début août, c'est-à-dire pendant cinq mois. Corrélativement le R.G.S. reste à un niveau constant et faible d'environ 2 p. 100. Ce repos sexuel est accompagné lui aussi d'un phénomène d'atrésie des ovules dont la maturation n'a pas été menée à terme. Les images histologiques sont tout à fait comparables à celles de la figure 63.

CAS DES MÂLES

Les variations du R.G.S. chez les mâles de *T. hansonii* suivent exactement celles du R.G.S. femelle, mais l'amplitude n'est pas du tout comparable et les valeurs du R.G.S. mâle restent même toujours très inférieures à ce qui a été observé chez *T. bernacchii* : fin juillet le R.G.S. mâle est de 0,10 p. 100. Il croît régulièrement pour atteindre son maximum (0,55 p. 100) début janvier puis il décroît rapidement : 0,03 p. 100 en mars. De mars à juillet, le R.G.S. se maintient à un niveau très bas de l'ordre de 0,06 p. 100.

Il existe donc ici une différence entre les deux espèces du genre *Trematomus* : alors que chez *T. bernacchii*, le R.G.S. mâle atteint 3 p. 100 au moment de la ponte, le maximum atteint chez *T. hansonii* est comparable au minimum du repos sexuel de la première espèce : 0,4 à 0,6 p. 100.

Trois phases s'observent donc également dans le cycle sexuel mâle de *T. hansonii*, mais en fait ces phases ne sont pas parfaitement différenciées. Les testicules ne se développent que très légèrement au moment de la reproduction.

Du point de vue histologique, nous n'avons pas vu de spermatozoïdes dans les testicules au cours du repos sexuel, contrairement à ce qui s'observe chez *T. bernacchii*. De plus l'expulsion des spermatozoïdes se fait ici plus rapidement que chez *T. bernacchii*. Or le taux de masculinité chez *T. hansonii* est très élevé puisqu'il est de 340. Les mâles, dans cette espèce, n'ont donc pas besoin de féconder la ponte de plusieurs femelles.

3. *Notothenia coriiceps neglecta* (tableau 63, figure 65)

CAS DES FEMELLES

Il a été dit plus haut que cette espèce migre au moment de la reproduction vers des profondeurs supérieures à celles fréquentées par les immatures : de ce fait, les pêches d'individus matures ont été assez

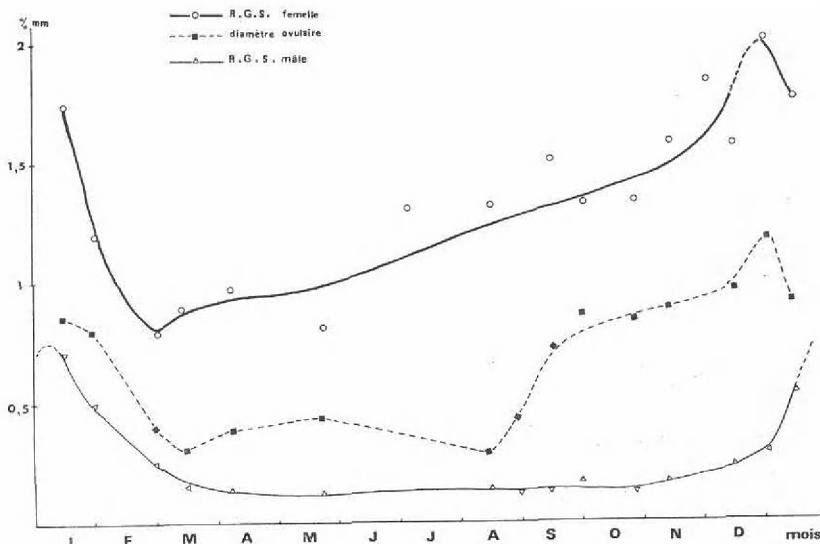


FIG. 65. — *Notothenia coriiceps neglecta* : R.G.S. mâle et femelle, diamètre ovulaire.

TABLEAU 63

Notothenia coriiceps neglecta :
valeurs des R.G.S. ♂ et ♀, du diamètre ovulaire
et des R.H.S. ♂ et ♀ au cours de l'année

Dates	R.G.S. ♀	R.H.S. ♀	diamètre ovulaire (en mm)	R.G.S. ♂	R.H.S. ♂
12 janvier 1961	1,7	1,2	0,85	0,7	1,3
29 janvier 1961	1,2	1,2	0,80	0,5	1,3
1 ^{er} mars 1961	0,7	1,1	0,40	0,25	1,6
10 mars 1961	0,9	1,8	0,30	0,15	1,3
5 avril 1961	1,0	1,7	0,40	0,15	1,95
21 mai 1961	0,8	1,5	0,45	0,15	1,6
5 juillet 1961	1,5	1,6	0,40	0,15	1,5
16 août 1961	1,3	1,7	0,30	0,2	1,3
31 août 1961	1,6	1,7	0,45	0,15	1,3
14 septembre 1961	1,5	1,5	0,75	0,15	1,4
27 septembre 1961	1,3	1,6	0,90	0,2	1,4
26 octobre 1961	1,3	1,4	0,80	0,2	1,4
10 novembre 1961	1,7	1,5	0,85	0,2	1,2
29 novembre 1961	—	—	—	0,6	1,2
3 décembre 1961	1,8	1,5	0,95	—	—
16 décembre 1961	1,6	1,6	1,0	0,25	1,1
2 janvier 1962	2,0	2,1	1,2	0,3	1,3
11 janvier 1962	1,8	1,3	0,9	0,25	1,35

rare mais cependant suffisantes pour permettre l'établissement du cycle sexuel. Sur le graphique de la figure 65, la fin de la phase de maturation a été tracée en pointillés car une certaine incertitude subsiste à cette époque, aucune femelle fluente n'ayant pu être capturée.

Il est possible de distinguer quatre phases successives dans le cycle sexuel femelle de *Notothenia coriiceps neglecta* : une phase d'accroissement lent des ovules, une phase de maturation, la ponte et le repos sexuel.

a — La phase d'accroissement lent dure 8 à 9 mois de mars à novembre. Le R.G.S. croît alors très faiblement de 0,75 p. 100 en mars à 1,5 p. 100 en novembre. Le diamètre ovulaire croît lui aussi très faiblement de 0,30 mm à 0,90 mm. L'accroissement des ovules n'est pas exactement parallèle à l'augmentation de poids des ovaires; en effet ce n'est que fin août que les ovules commencent à se charger de vitellus.

b — La phase de maturation, très brève, ne dure qu'un mois, en décembre. Fin décembre, le R.G.S. atteint 2 p. 100 et le diamètre ovulaire 1,20 mm, peu de temps avant la ponte. Il n'y a donc aucune ressemblance dans les valeurs atteintes par le R.G.S. entre les espèces du genre *Trematomus* et l'espèce *Notothenia coriiceps neglecta*.

c — La ponte commence début janvier et s'étale sur deux mois environ. Deux périodes de ponte ont pu être observées comme chez *Trematomus hansonii*, l'une en janvier 1961, l'autre en janvier 1962. Les œufs sont petits et très nombreux : 20 000 à 30 000 selon l'âge de la femelle. Il nous est impossible de dire quelle est la nature de ces œufs, démersaux ou pélagiques, mais leur grand nombre, leur petite taille et leur faible richesse en vitellus sont des caractères d'œufs pélagiques. De plus la migration génétique de ces Poissons peut être en relation avec une nature pélagique de leur frai.

Des pêches loin des zones côtières, au-dessus de fonds supérieurs à 100 ou 200 mètres, seraient nécessaires pour préciser ce point de la biologie de *N. coriiceps neglecta*.

d — Le repos sexuel est très bref puisqu'il ne dure que quelques semaines en février-mars. Mais cette brève période est compensée, en fait, par la phase suivante au cours de laquelle la croissance des ovaires est extrêmement lente.

CAS DES MÂLES

Les testicules de *N. coriiceps neglecta* présentent également des variations de poids cycliques. Le maximum atteint par le R.G.S. est de 0,70 p. 100 en janvier, quelques jours après le début de la ponte des femelles. Jusqu'à mi-mars, le R.G.S. diminue progressivement jusqu'à une valeur minimale de 0,15 p. 100 qui se maintiendra jusqu'en novembre. A cette date, le R.G.S. augmente d'abord lentement puis brusquement dans les quelques jours qui précèdent la ponte.

Les variations et les valeurs atteintes par le R.G.S. mâle de *N. coriiceps neglecta* sont comparables à celles rencontrées chez *Trematomus hansonii* mais très inférieures à celles atteintes par le R.G.S. de *T. bernacchii*. L'expulsion des spermatozoïdes semble ici assez rapide comme chez *T. hansonii*. Le taux de masculinité est de 105, aussi un même mâle ne féconde pas la ponte de plusieurs femelles.

4. *Notothenia cyanobrancha* (tableau 64, figure 66)

Les observations que nous possédons portent sur une année entière mais les données ne sont nombreuses que pour les six premiers mois. Cependant, cette période d'observations englobe heureusement les phases intéressantes et caractéristiques du cycle sexuel, et a permis d'en reconstituer l'essentiel.

Il convient de distinguer ici deux catégories d'individus : les Poissons qui se reproduisent pour la première fois (classe III) et ceux qui sont matures depuis plus d'une année (classe IV et au-delà). Dans les deux cas, les cycles sexuels sont comparables : seul existe un décalage de trois mois entre les uns et les autres.

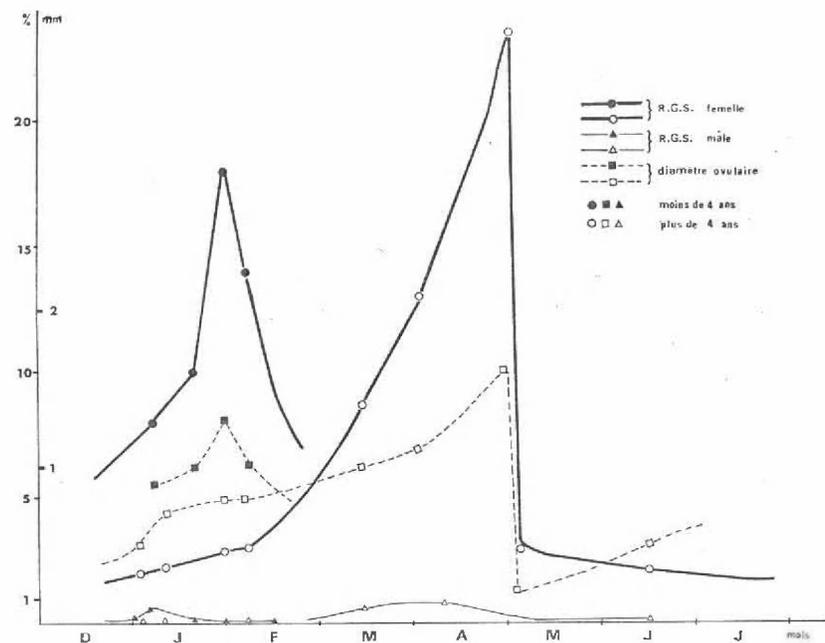


FIG. 66. — *N. cyanobrancha* : R.G.S. mâle et femelle, diamètre ovulaire.

TABEAU 64

Notothenia cyanobrancha :
valeurs des R.G.S. ♂ et ♀, du diamètre ovulaire
et des R.H.S. ♂ et ♀ au cours de l'année

	Dates	R.G.S. ♀	R.H.S. ♀	diamètre ovulaire (en mm)	R.G.S. ♂	R.H.S. ♂
Poissons de 3 ans (parfois 4 ans)	1-1-64	5,0	6,2	0,8	0,25	2,5
	5-1-64	—	—	—	0,40	3,2
	7-1-64	8,0	6,0	0,9	0,55	3,75
	20-1-64	10,0	5,0	1,0	0,50	2,0
	31-1-64	18,0	4,6	1,3	0,05	1,5
	7-2-64	14,0	4,4	1,0	0,05	1,5
	15-2-64	3,5	2,7	0,5	0,05	1,5
	24-4-65	2,0	1,5	0,5	0,02	1,5
Poissons de 4 ans et plus	3-1-64	2,0	2,0	0,5	0,04	1,6
	10-1-64	2,2	2,0	0,7	0,08	1,9
	31-1-64	3,0	2,5	0,8	0,07	2,0
	6-2-64	3,0	3,0	0,8	0,06	2,7
	13-3-64	8,6	5,1	1,0	0,5	2,6
	2-4-64	13,1	4,1	1,1	—	—
	9-4-64	16,5	3,5	1,4	0,6	4,0
	30-4-64	24,0	2,2	1,6	0,9	3,2
	3-5-64	3,0	1,6	0,2	—	—
	15-6-64	2,2	2,2	0,5	0,01	2,5
	3-8-65	2,2	2,1	0,5	0,03	1,1
	21-9-65	2,0	2,0	0,5	0,03	1,5
	21-11-65	2,0	1,5	0,5	0,03	1,5
20-12-65	2,0	1,8	0,5	0,04	1,8	

CAS DES FEMELLES

Après un long repos sexuel qui s'étend de mai à décembre (2^e catégorie) ou de mars à octobre (1^{re} catégorie), les ovaires montrent une phase d'accroissement lent qui dure deux mois (décembre et janvier, ou bien octobre et novembre), puis une phase d'accroissement rapide pendant les trois mois qui précèdent la ponte.

Le R.G.S. au cours du repos sexuel est voisin de 2 p. 100. Au cours de la phase d'accroissement lent, il atteint 3 p. 100 puis augmente rapidement jusqu'à 18 p.100 ou même 24 p.100, selon la catégorie des femelles. La ponte se produit alors en une seule fois, très rapidement : fin janvier-début février pour les jeunes femelles matures et fin avril-début mai pour les femelles plus âgées. Les ovules au moment de la ponte mesurent 1,3 à 1,6 mm alors qu'au cours du repos sexuel leur diamètre n'est que de 0,5 à 0,8 mm. Leur croissance est donc relativement faible. Leur nombre varie de 20 à 30 000.

CAS DES MÂLES

Les variations du R.G.S. chez les mâles sont extrêmement faibles. Le maximum de 0,5 à 0,6 p. 100 est atteint environ quinze jours avant le maximum du R.G.S. femelle mais il se prolonge pendant quelques semaines jusqu'après la ponte des femelles. Au cours du repos sexuel, le R.G.S. mâle est très faible et ne dépasse guère 0,05 p. 100 : les testicules sont alors filiformes, presque inexistantes et très difficiles à prélever et peser.

Le taux de masculinité est de 93 chez *N. cyanobrancha* aussi il est possible qu'un même mâle puisse féconder la ponte de plusieurs femelles, ce qui concorde avec la très progressive diminution du R.G.S. au moment de la ponte.

5. *Notothenia rossii* (tableau 65, figure 67)

Les récoltes de *Notothenia rossii* ont été très nombreuses et portent sur une année complète. Cependant l'étude du cycle de reproduction est assez délicate car cette espèce n'atteint la maturité sexuelle qu'à l'âge de 7 ans et les Poissons sont alors très gros (50 centimètres) ce qui ne facilite pas leur capture. Les individus matures ne se pêchent que dans la Passe Royale. Les observations, portant uniquement sur les Poissons des classes VI et au-delà, sont réunies dans le tableau 65 et entourent la période de ponte.

CAS DES FEMELLES

Après un long repos sexuel (juin à décembre) pendant lequel le R.G.S. se maintient à une valeur voisine de 2 p. 100, la phase d'accroissement commence en janvier (R.G.S. = 2,10 p. 100). Jusqu'en mai, les ovaires grossissent très régulièrement et le R.G.S. tend vers un

TABEAU 65

Notothenia rossii :
valeurs des R.G.S. ♂ et ♀, du diamètre ovulaire
et des R.H.S. ♂ et ♀ au cours de l'année

Dates	R.G.S. ♀	R.H.S. ♀	diamètre ovulaire (en mm)	R.G.S. ♂	R.H.S. ♂
16 janvier 1961	1,20	2,10	0,75	0,05	1,07
14 février 1961	4,45	3,25	1,5	0,09	2,20
16 mars 1961	5,50	4,50	1,7	0,10	1,39
16 avril 1961	9,28	3,11	2,0	5,13	0,89
29 mai 1961	13,00	2,14	3,0	9,60	1,55
3 août 1961	2,50	2,00	1,0	0,09	1,41
23 décembre 1961	0,68	1,97	0,7	—	—

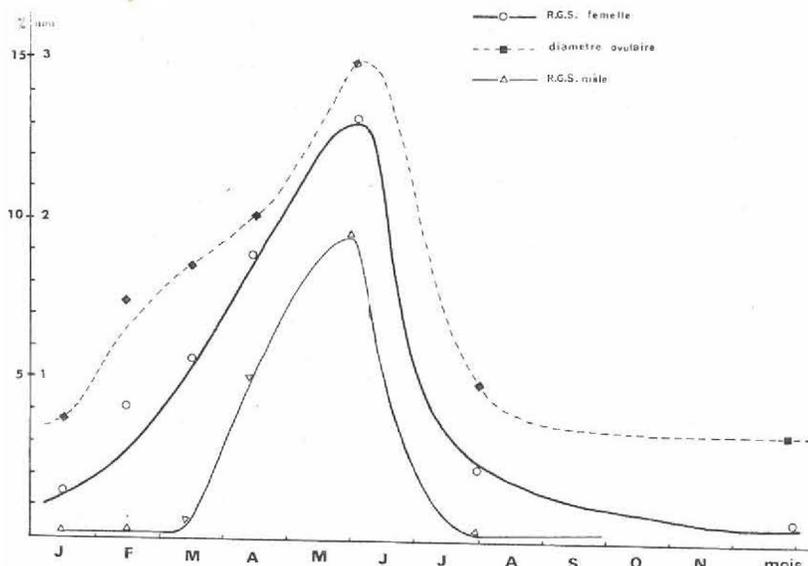


FIG. 67. — *Notothenia rossii* : R.G.S. mâle et femelle, diamètre ovulaire.

maximum de 13 p. 100. Le diamètre ovulaire qui était de 0,75 millimètre en janvier est alors égal à 3 millimètres juste avant la ponte fin mai-début juin. Le nombre d'ovules émis est très élevé : 46 à 53 000. Les œufs sont très chargés en vitellus et, étant donné leur taille, sont certainement démersaux mais ce fait précis n'a malheureusement pas encore pu être vérifié par dragage.

CAS DES MÂLES

Le cycle sexuel mâle suit évidemment le cycle femelle; cependant deux points doivent attirer l'attention : d'une part le repos sexuel est très long puisque les testicules ne commencent à croître que deux mois avant la reproduction, d'autre part, au moment de l'émission des spermatozoïdes, les testicules sont très gros, multilobés, et les circonvolutions envahissent la cavité abdominale. Le R.G.S., très faible au cours du repos sexuel (0,05 à 0,1), croît brusquement en avril (5,13) et atteint une valeur très élevée (9,60) au moment de la fraie, fin mai.

6. *Notothenia macrocephala* (tableau 66, figure 68)

Les individus matures de *N. macrocephala* sont très peu nombreux dans nos récoltes. Les chiffres indiqués au tableau 66 correspondent à des Poissons matures, c'est-à-dire âgés de plus de quatre ans. Nous n'avons pas de données entre le mois d'avril et le mois d'août; cependant l'état de maturation des ovules à la fin mars et en avril (les femelles sont fluentes) laisse penser que la ponte survient en avril.

TABLEAU 66

Notothenia macrocephala :
valeurs des R.G.S. ♀ et ♂, du diamètre ovulaire
et des R.H.S. ♂ et ♀ au cours de l'année

Dates	R.G.S. ♀	R.H.S. ♀	diamètre ovulaire (en mm)	R.G.S. ♂	R.H.S. ♂
7 janvier 1961	1,59	2,25	0,35	—	—
20 janvier 1961	2,14	2,50	0,40	0,24	2,18
4 février 1961	2,30	4,60	0,50	0,23	3,41
11 février 1961	3,18	3,27	0,70	—	—
16 mars 1961	3,46	2,94	0,80	2,62	1,80
30 avril 1961	3,19	2,08	0,80	0,80	1,70
17 août 1961	1,02	2,81	0,30	—	—
25 octobre 1961	1,26	1,94	0,40	—	—
21 novembre 1961	0,50	1,17	0,25	0,20	1,50
19 décembre 1961	0,50	2,22	0,20	0,20	1,61

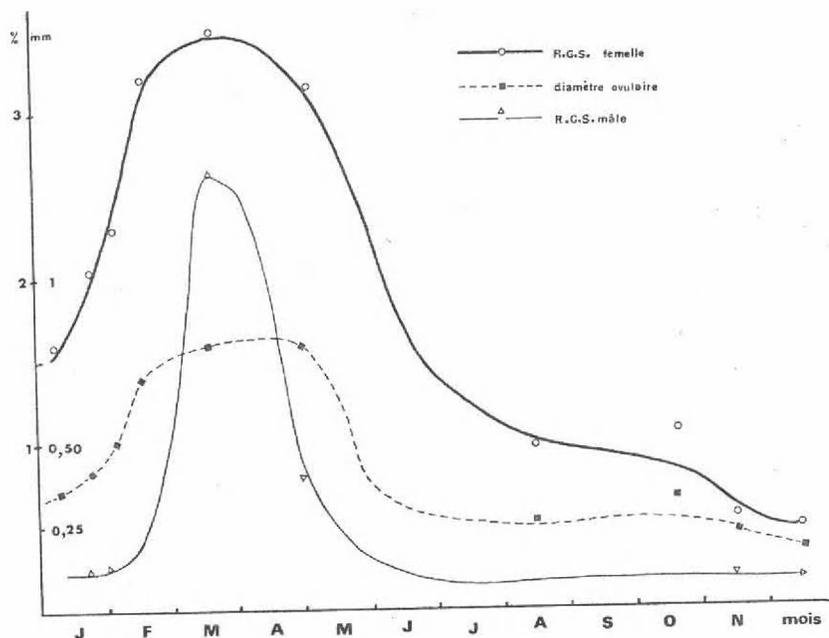


FIG. 68. — *Notothenia macrocephala* : R.G.S. mâle et femelle, diamètre ovulaire.

Le R.G.S. des femelles qui était voisin ou inférieur à 1 p. 100 de juin à décembre commence à augmenter en janvier. Les ovules et par suite les ovaires s'accroissent lentement et faiblement de janvier à avril. Le R.G.S. atteint 3,5 p. 100 en mars. Les ovules sont très petits (0,8 mm) contrairement aux autres espèces de Nototheniidae et leur nombre est très grand au moment de la ponte : 60 à 70 000. Les œufs pondus semblent avoir une nature pélagique étant donné leur taille et leur nombre ; pour essayer de confirmer cette particularité, l'expérience suivante a été faite : des ovules provenant d'une femelle fluente ont été mis en suspension dans l'eau de mer ; alors que les gros ovules de *N. rossii* tendent à gagner le fond du cristalliseur, ceux de *N. macrocephala* restent entre deux eaux ou même remontent à la surface.

Les mâles ont un R.G.S. faible toute l'année, voisin de 0,20 p. 100 sauf au moment de la ponte où il atteint 2,62 p. 100.

On constate donc qu'au sein d'une même famille, les modalités de la reproduction peuvent être très différentes. Nous obtenons pour les Nototheniidae deux catégories d'espèces : celles qui effectuent une migration génétique à une certaine période de leur vie, et celles qui restent sédentaires tout au long de leur existence. Cette dernière catégorie permet une fois de plus, de rapprocher *Notothenia cyanobrancha* des deux espèces de *Trematomus* étudiées. Soulignons encore une fois le cas très curieux de *Notothenia cyanobrancha* pour lequel deux générations éclosent chaque année, l'une en février, l'autre en mai.

C - CYCLES HÉPATIQUES DES NOTOTHENIIDAE

Le cycle hépatique des Nototheniidae a été étudié de façon détaillée, en vue d'obtenir des informations sur le métabolisme de ces Poissons. Comme pour l'étude des contenus stomacaux, les données concernant les variations de poids du foie sont relativement nombreuses pour les Poissons commerciaux et ont permis d'établir le cycle du stockage et de l'utilisation des lipides chez ces Poissons [J. MILLOT 1928; S. RANZI, 1937; P. BOUGIS, 1949, 1952]. Par contre chez les Poissons non commerciaux, les études des variations du poids sont peu nombreuses et à notre connaissance, seule l'étude de R. MORAIS [1960] sur *Trachyrhynchus trachyrincus* RISSO aborde cette question de façon détaillée.

Nous commencerons par décrire les cycles hépatiques pour chacune des espèces étudiées, puis, dans un dernier paragraphe, nous en ferons la synthèse pour mettre en évidence le rôle du foie dans le métabolisme des graisses chez les Nototheniidae en liaison avec l'élaboration des produits sexuels.

1. *Trematomus bernacchii* (tableau 61, figure 69)

Le rapport hépatosomatique des mâles et des femelles subit des variations annuelles comparables à celles du rapport gonadosomatique. Cependant, on constate un très léger décalage dans le temps. Chez

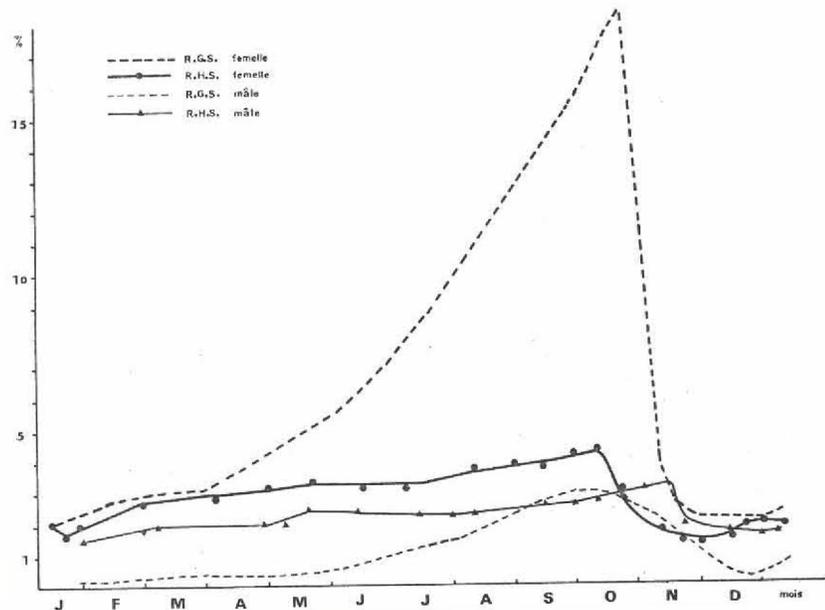


FIG. 69. — *Trematomus bernacchii* : R.H.S. mâle et femelle comparés aux R.G.S. mâle et femelle.

les femelles, le maximum du R.H.S. est atteint environ 10 jours avant celui du R.G.S. De janvier à début octobre, le R.H.S. femelle croît de 2 p.100 à 4,3 p.100; en octobre et novembre, sa valeur tombe rapidement aux environs de 1,5 p.100 pour remonter ensuite lentement dès la mi-décembre.

Chez les mâles, par contre, le maximum du R.H.S. n'est atteint qu'un mois et demi après celui du R.G.S. Les variations du R.H.S. sont ici plus faibles que chez les femelles : le minimum, au cours du repos sexuel est d'environ 1,6 p. 100; dès le mois de février, le R.H.S. commence à augmenter lentement mais régulièrement jusqu'à la mi-novembre où il atteint 3,2 p. 100.

2. *Trematomus hansonii* (tableau 62, figure 70)

Les R.H.S. mâles et femelles suivent des variations exactement parallèles à celles des R.G.S. correspondants. Le décalage dans le temps rencontré chez *T. bernacchii* n'existe plus ici. Par contre les valeurs du R.H.S. sont tout à fait comparables chez les deux espèces.

Chez les femelles, le R.H.S. croît progressivement de juin à octobre et passe du 1,4 p. 100 à 4,4 p. 100. Ce maximum se maintient pendant plus de deux mois jusqu'au début de la ponte, puis le R.H.S. diminue

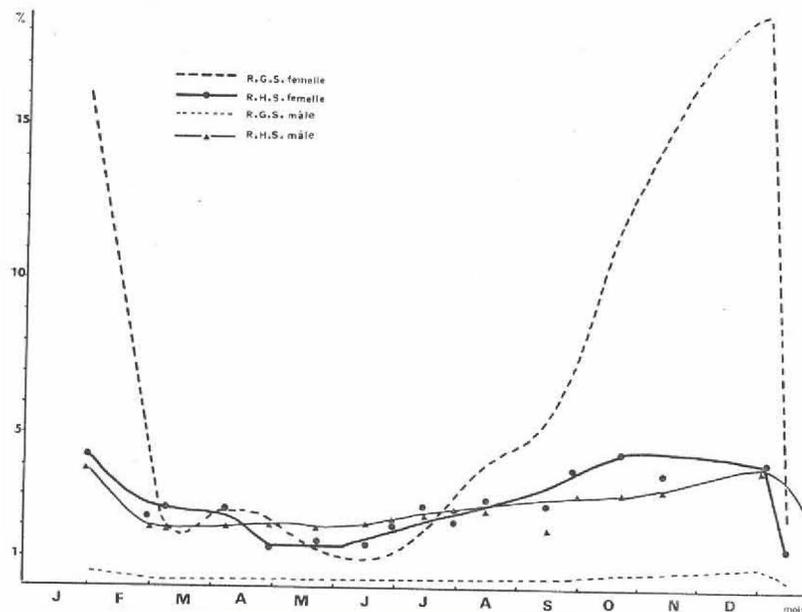


FIG. 70. — *Trematomus hansonii* : R.H.S. mâle et femelle comparés aux R.G.S. mâle et femelle.

plus ou moins rapidement de fin décembre à fin avril. Le caractère remarquable de la courbe des variations du R.H.S. femelle de *T. hansonii* est le palier qui s'étend de la mi-octobre à fin décembre au cours duquel le taux du R.H.S. reste voisin du maximum de 4,4 p. 100. Ce palier maximal n'existait pas chez *T. bernacchii*.

Chez les mâles, le R.H.S. s'accroît très lentement tout au long de l'année. Les variations sont ici plus faibles que chez les femelles : le minimum est voisin de 1,8 p. 100 et le maximum, atteint en même temps que celui du R.G.S., est égal à 3,9 p. 100.

3. *Notothenia coriiceps neglecta* (tableau 63, figure 71)

Les variations du R.H.S. chez *N. coriiceps neglecta*, dans les deux sexes, présentent une allure bien différente de ce qui a été rencontré chez les deux *Trematomus* étudiés précédemment.

Chez les femelles, on observe deux maximums au cours du cycle pondéral du foie : le premier se situe juste après la ponte au début du bref repos sexuel, c'est-à-dire en mars : le R.H.S. atteint alors 1,8 p. 100; le second correspond exactement, dans le temps, à la fin de la maturation des ovules, c'est à dire à fin décembre-début janvier : le R.H.S. atteint cette fois 2,1 p. 100. Au cours de la ponte (janvier et février), le R.H.S.

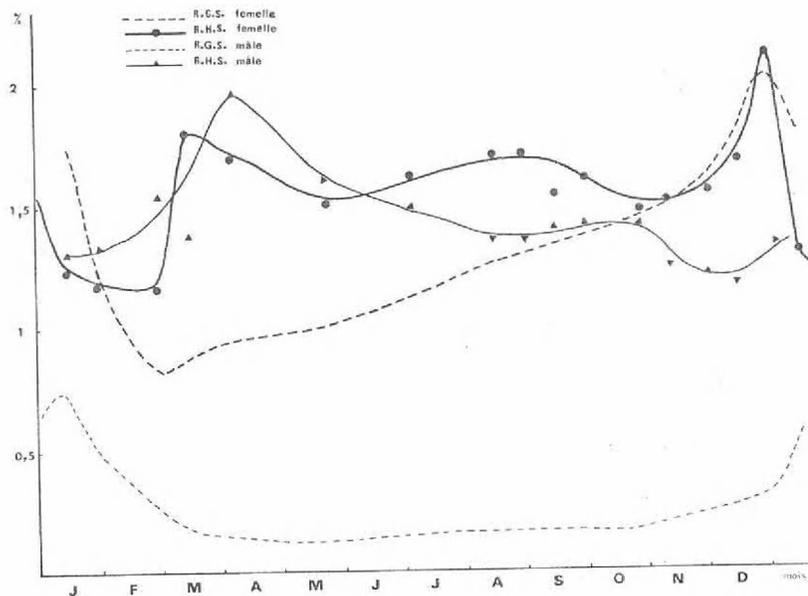


FIG. 71. — *Notothenia coriiceps neglecta* : R.H.S. mâle et femelle comparés aux R.G.S. mâle et femelle.

diminue très rapidement jusqu'à son taux le plus faible : 1,15 p. 100. D'avril à novembre, entre les deux maximums, le R.H.S. reste à peu près constant à un niveau assez élevé compris entre 1,5 et 1,7 p. 100.

Chez les mâles, le R.H.S. ne présente qu'un seul maximum comme chez les *Trematomus*, mais celui-ci, comme le premier maximum des femelles, se place fin mars-début avril, au début du repos sexuel, qui est très long contrairement à ce qui est observé dans l'autre sexe : le R.H.S. mâle est alors voisin de 2 p. 100. Pendant tout le reste de l'année, le R.H.S. diminue lentement pour atteindre le minimum de 1,3 p. 100 juste avant la maturation des produits sexuels.

4. *Notothenia cyanobrancha* (tableau 64, figure 72)

Comme chez les espèces précédentes, le R.H.S. de *N. cyanobrancha* subit des variations au cours de l'année. Chez les mâles, comme chez les femelles, la valeur minimale du R.H.S. est voisine de 1,5 p. 100 et se maintient à ce niveau pendant tout le repos sexuel.

Chez les femelles, dès le début de la phase d'accroissement lent des gonades, le R.H.S. augmente et atteint son maximum (5 à 7 p. 100) un mois et demi avant la ponte; autrement dit, le R.H.S. diminue au cours de la phase d'accroissement rapide des ovaires.

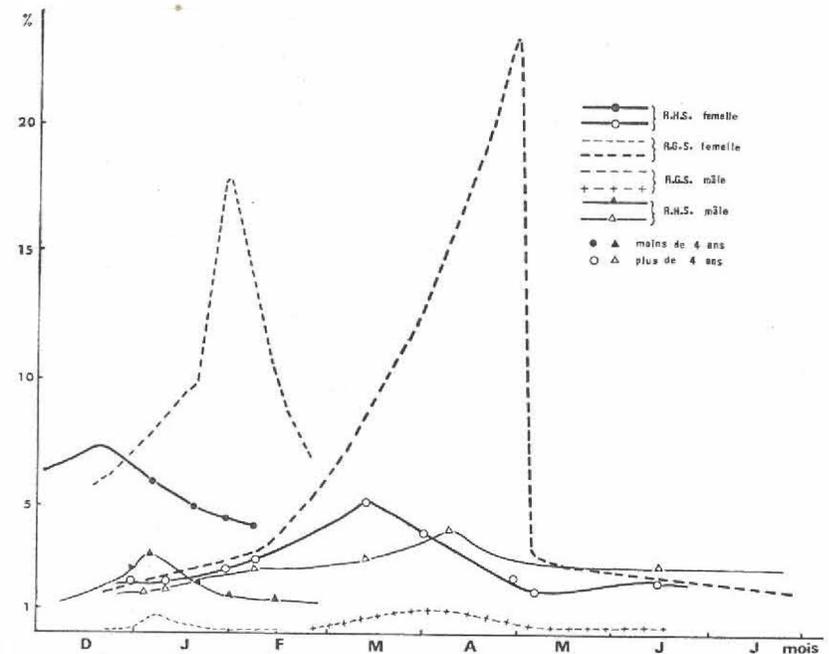


FIG. 72. — *Notothenia cyanobrancha* : R.H.S. mâle et femelle comparés aux R.G.S. mâle et femelle.

Chez les mâles, au contraire, le maximum du R.H.S. s'observe au même moment que le maximum du R.G.S.; il atteint alors une valeur plus faible que chez les femelles : 3 à 4 p. 100.

5. *Notothenia rossii* (tableau 65, figure 73)

Dans les deux sexes, le R.H.S. qui, au cours du repos sexuel, se maintient à un niveau voisin de 2 p. 100 pour les femelles et de 1 p. 100 pour les mâles, commence à croître vers la fin du mois de janvier. C'est également à cette date que le R.G.S. femelle commence à augmenter. Mais, alors que la ponte n'aura lieu que fin mai, le maximum des R.H.S. est atteint dès la fin février pour les mâles et la mi-mars pour les femelles, soit deux mois et demi avant la ponte.

Autrement dit, comme chez *N. cyanobrancha*, le R.H.S., dans les deux sexes, diminue au cours de la phase d'accroissement des ovaires. A son maximum, le R.H.S. atteint 4,5 p. 100 chez les femelles et 2,2 p. 100 chez les mâles.

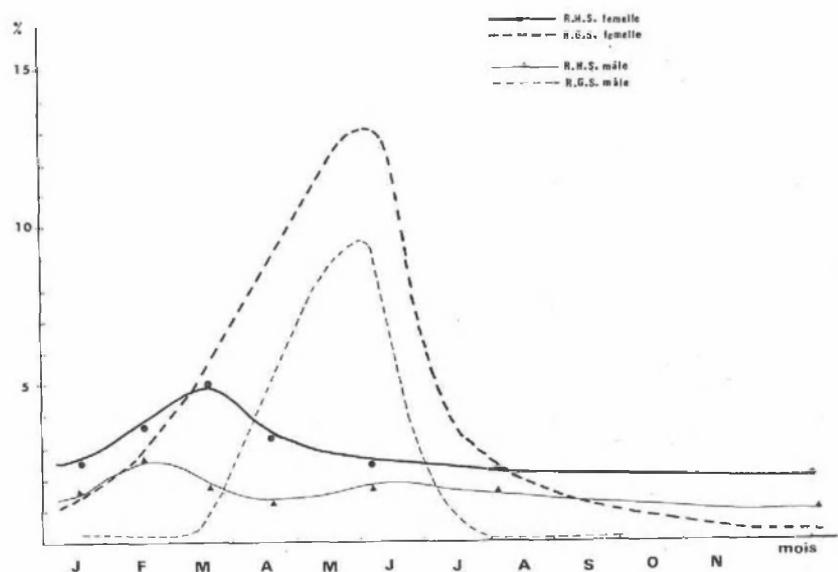


FIG. 73. — *Nototothenia rossii* : R.H.S. mâle et femelle comparés aux R.G.S. mâle et femelle.

6. *Nototothenia macrocephala* (tableau 66, figure 74)

Les variations du R.H.S. chez *N. macrocephala* sont voisines de celles décrites pour *N. rossii* avec cependant un décalage moins grand entre les R.G.S. et les R.H.S. : une période d'un mois et demi seulement sépare les maximums.

Au cours du repos sexuel, le R.H.S. mâle se maintient à environ 1,5 p. 100, tandis que le R.H.S. femelle, après un petit maximum de 2,8 p. 100 en août, diminue jusqu'à 1,2 p. 100 juste avant le début de l'accroissement des ovaires. Le maximum des R.H.S. est de 4,6 p. 100 pour les femelles et de 3,4 p. 100 pour les mâles. Le R.H.S. diminue au moment de la maturation des ovules et des spermatozoïdes.

D - ROLE DU FOIE DANS LE MÉTABOLISME DES GRAISSES EN RAPPORT AVEC L'ÉLABORATION DES PRODUITS GÉNITAUX

Les causes des variations du poids du foie chez les Téléostéens sont assez variées. D'après les travaux de J. MILLOT [1928], S. RANZI [1937] et P. BOUGIS [1952], il ne fait aucun doute que l'augmentation, parfois très importante du poids du foie au cours de l'année, est due à

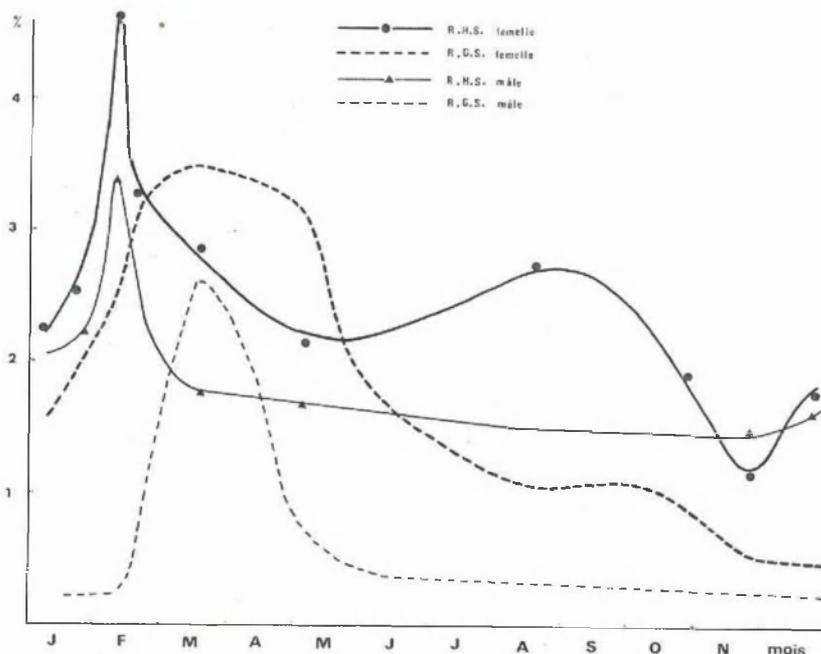


FIG. 74. — *Nototothenia macrocephala* : R.H.S. mâle et femelle comparés aux R.G.S. mâle et femelle.

l'accumulation de lipides au sein des cellules hépatiques : le nombre des cellules ne varie pas mais leur taille augmente par surcharge en matières grasses. L'accumulation ou la libération des stocks de lipides sont fonction, d'après J. MILLOT, des conditions suivantes :

- a) alimentaires, le jeûne faisant baisser le taux de lipides hépatiques;
- b) génitales, la maturation des produits génitaux entraînant une mobilisation des réserves lipidiques et ainsi une diminution du poids du foie;
- c) spécifiques, chaque espèce étant caractérisée par une teneur minimale en lipides hépatiques, au cours du repos sexuel;
- d) saisonnières, peu importantes et masquées par les variations dues aux autres facteurs.

P. BOUGIS [1952] a montré que, chez les Téléostéens, les conditions génitales sont le facteur essentiel agissant sur les variations pondérales du foie et le R.H.S. Il a ainsi mis en évidence, chez *Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L., une corrélation très étroite entre les ovaires et le foie : non seulement les variations de poids des deux organes sont simultanées, mais au cours des périodes de stabilité (repos sexuel) « un individu présentant des ovaires relativement lourds a de très fortes

chances d'avoir également un foie relativement lourd, et vice-versa».

Jusqu'en 1952, la plupart des auteurs, à la suite de J. MILLOT, ont émis l'hypothèse que, chez les Poissons, le foie est le plus important organe d'accumulation des réserves lipidiques, contrairement aux Vertébrés supérieurs où le foie n'est qu'un relais dans le cycle de stockage et d'utilisation des matières grasses. Ainsi, selon ces auteurs, le foie des Téléostéens serait un accumulateur de lipides et non un transformateur comme chez les autres Vertébrés.

Mais P. BOUGIS [1952] a complètement révisé cette notion et dans son étude sur les Rougets (*Mullus barbatus* et *Mullus surmuletus*), il adopte une conception du rôle du foie des Téléostéens, plus complexe, très proche de ce que l'on observe chez les Vertébrés supérieurs. Il constate en effet, chez les *Mullus* femelles, une concordance exacte entre les cycles du R.G.S. et du R.H.S. Ce fait ne pouvant être expliqué par la théorie classique du rôle adipopexique du foie, P. BOUGIS pense qu'il faut « attribuer à l'augmentation des graisses dans le foie un caractère non pas statique mais dynamique ». L'élévation du R.H.S. serait alors « la répercussion du travail physiologique intense nécessité par la transformation des graisses demandées par l'élaboration des œufs ». Tenant compte des travaux réalisés sur diverses espèces : *Gadus morrhua* L., *Gadus merlangus* L., *Clupea harengus*, *Merluccius merluccius* L., *Gambusia holbrooki* Grd, *Thunnus thynnus* L., P. BOUGIS envisage deux types extrêmes de fonctionnement du foie chez les Poissons :

1 - le type *Gadus*, conforme à la théorie classique, « caractérisé par une accumulation très importante des graisses dans le foie précédant la production des éléments génitaux. L'accumulation se produit aussi bien dans les mâles que dans les femelles. Ces graisses accumulées sont ensuite mobilisées et transférées aux gonades au cours de la maturation ».

Ce type de fonctionnement se retrouverait chez les *Gambusia* [E. REMOTTI, 1935] et chez *Trachyrhynchus trachyrincus* Risso [R. MOTAIS, 1960].

2 - le type *Mullus* « où le foie des femelles ne fonctionne que comme un transformateur des graisses, qu'il mobilise et rend aptes à l'édification du vitellus. Les mâles se comportent bien différemment des femelles, leur foie montrant une sorte d'antagonisme avec les testicules ».

La définition de ces deux types de fonctionnement est très précise en ce qui concerne les femelles, mais pour les mâles nous distinguons mal la différence entre les deux types, puisque dans les deux cas le maximum du R.H.S. mâle correspond au minimum du R.G.S. mâle et vice versa. Il semble en réalité que les mâles des *Mullus* appartiennent paradoxalement au type *Gadus* puisque leur foie fonctionne comme accumulateur de lipides et non comme transformateur.

L'étude du R.H.S. des Nototheniidae nous a permis de compléter et préciser ces notions sur le rôle du foie chez les Téléostéens. Les deux types extrêmes *Mullus* et *Gadus* sont présents mais on y trouve des

intermédiaires. De plus, il est possible d'y définir un véritable type *Mullus* en ce qui concerne les mâles.

La figure 75 schématise la position dans le temps des maximums des R.H.S. par rapport aux maximums des R.G.S. pour toutes les

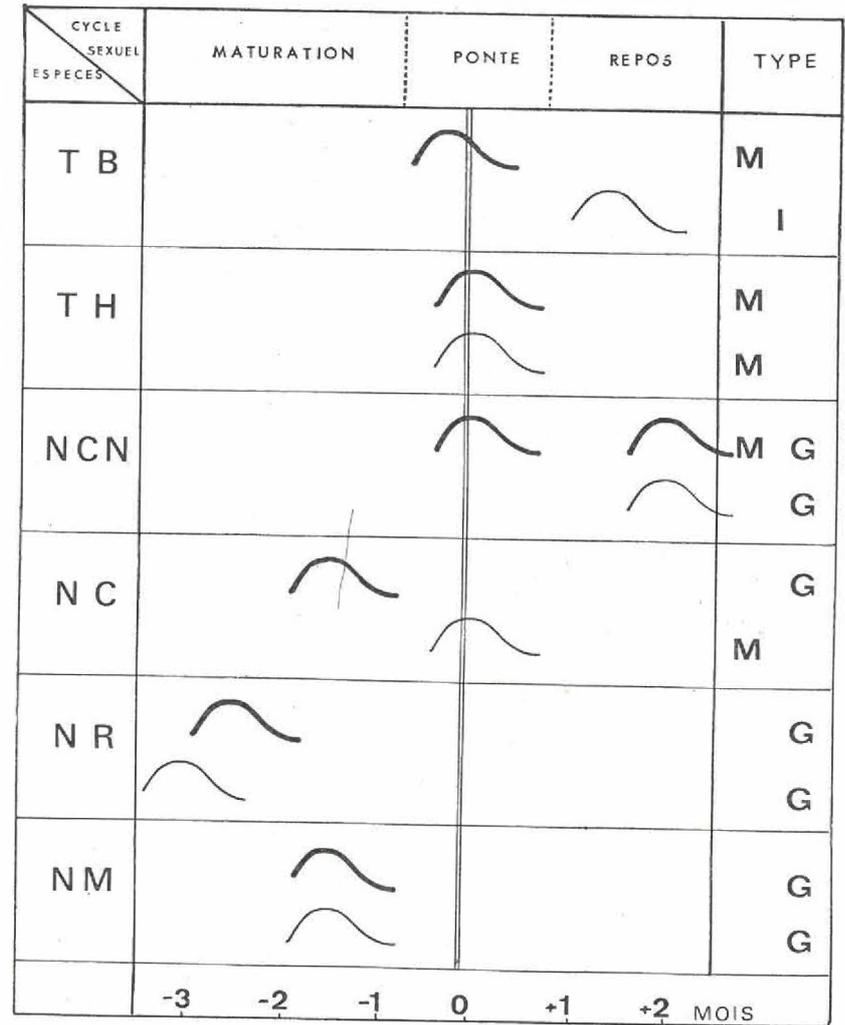


FIG. 75. — Position dans le temps des maximums des R.H.S. par rapport aux maximums des R.G.S. (voir explications dans le texte). Les R.H.S. femelles sont représentés en trait gras et les R.H.S. mâles en trait fin.
T.B. : *Trematomus bernacchii*; T.H. : *T. hansonii*; N.C. N. : *Notothenia coriiceps neglecta*; N.C. : *N. cyanobranca*; N.R. : *N. rossii*; N.M. : *N. macrocephala*.

espèces étudiées : les différentes dates de ponte ont été ramenées arbitrairement à un même instant, pris comme origine des temps; les variations des R.H.S. sont représentées par des courbes schématiques entre - 3 mois avant la ponte et + 2 mois après la ponte; M indique le type *Mullus*, G le type *Gadus* et I un type intermédiaire entre *Mullus* et *Gadus*.

Trematomus bernacchii se rapproche beaucoup du type *Mullus* en ce qui concerne les femelles; cependant il faut considérer la possibilité d'un transfert des réserves lipidiques dans les dix jours précédant la ponte : en effet (fig. 69), le R.H.S. croît parallèlement au R.G.S. mais atteint son maximum 10 jours environ avant le R.G.S.; pendant ces 10 jours, les ovules se modifient et se chargent de graisses. Il semble donc que pendant presque toute la durée des deux phases d'accroissement (lent et rapide), le foie fonctionne comme un transformateur de lipides (*Mullus*) mais qu'au cours des dix derniers jours avant la ponte un rapide transfert des lipides intervienne (*Gadus*). Chez les mâles, où les variations du R.H.S. sont faibles, le maximum n'est atteint qu'un mois et demi après la ponte, au moment où le R.G.S. tend vers son taux le plus bas : on a donc là un cas intermédiaire entre les deux types extrêmes.

Trematomus hansonii est par contre d'un type franchement *Mullus* : dans les deux sexes, les variations du R.H.S. sont exactement semblables à celles du R.G.S. (fig. 70) et les maximums sont atteints au même moment. Le fonctionnement comme transformateur des graisses utilisées pour l'édification du vitellus des ovules est particulièrement net chez les femelles où le R.H.S. se maintient pendant les deux mois précédant la ponte à un palier maximal de 4 p. 100. Les mâles appartiennent au type *Mullus* pur, contrairement aux mâles de *Mullus barbatus* et *M. surmuletus*.

Chez *Notothenia coriiceps neglecta*, le rôle du foie semble plus complexe que chez les deux *Trematomus* : les femelles, dont le cycle du R.H.S. présente deux maximums, appartiendraient à un type exactement intermédiaire entre les deux extrêmes définis par P. BOUGIS; pendant le bref repos sexuel, le foie semble accumuler des réserves lipidiques en vue de la production des éléments génitaux, puis au moment de la maturation des ovules le foie fonctionne comme un transformateur de graisses. Les mâles appartiennent au type *Gadus* pur, puisqu'à la maturation des spermatozoïdes correspond une baisse sensible du R.H.S. dont le maximum est simultané du repos sexuel.

Notothenia cyanobrancha offre aussi deux types différents suivant le sexe : alors que les mâles sont nettement du type *Mullus* (R.H.S. et R.G.S. atteignent leurs maximums et minimums en même temps), les femelles sont du type *Gadus*, le R.H.S. diminuant très fortement au cours de la maturation des ovules.

Les deux dernières espèces *Notothenia rossii* et *Notothenia macrocephala* appartiennent toutes deux au type *Gadus* pour les mâles et les femelles. En effet, il est très net que les R.H.S. de ces deux espèces

diminuent au moment de la maturation des produits sexuels.

Si l'on compare les six espèces de *Nototheniidae* étudiées, on constate que :

— le type *Mullus* se rencontre chez les *Trematomus*, chez les femelles de *Notothenia coriiceps neglecta* et les mâles de *N. cyanobrancha*;

— le type *Gadus* ne se rencontre que chez les *Notothenia*.

Dans cette étude des variations de poids du foie en rapport avec les variations du cycle sexuel, on est donc amené à remarquer, comme dans le chapitre précédent, d'une part que *N. coriiceps neglecta* présente des caractéristiques physiologiques intermédiaires entre les espèces de Terre Adélie et celles des Kerguelen et d'autre part que *N. cyanobrancha* est intermédiaire entre les *Trematomus* et les *Notothenia*.

ÉTUDE DE LA GLANDE THYROÏDE DES NOTOTHENIIDAE

Chez les Téléostéens, le tissu thyroïdien est généralement diffus, composé de follicules plus ou moins dispersés dans un tissu conjonctif lâche. Il est alors difficile de qualifier de « glande thyroïde » un tel tissu et cette particularité anatomique interdit toute possibilité de dissection et d'ablation de la glande, ce qui rend difficile l'étude physiologique de la thyroïde chez les Poissons.

Cette dispersion des follicules est particulièrement nette chez *Benthocometes robustus* G. & B. [P. BOUGIS & M. RUIVO, 1954], chez *Caecobarbus geertsi* Blgr. [M. OLIVEREAU & M. FRANCOÏE-HENRY, 1955] et chez *Trachyrhynchus trachyrincus* Risso [R. MOTAIS, 1960]. Par contre, chez certaines espèces de Téléostéens, les follicules sont regroupés en une glande bien individualisée : *Xiphias gladius* L. [W.H.F. ADDISON & M.N. RICHTER, 1932], *Pseudoscarus guacamaia* [S.A. MATTHEWS, 1948] et *Gymnarchus niloticus* Cuv. [T. THOMOPOULOS, 1950] chez lequel la glande est enveloppée d'une « capsule » conjonctive. Mais généralement, chez les Téléostéens, le tissu thyroïdien est formé de follicules groupés en amas ou nodules situés au voisinage de l'aorte ventrale : *Galeichthys felis* L. [E. FOWLER, 1942], *Thunnus thynnus* L. [M. OLIVEREAU, 1957], *Salmo salar* L. [M. OLIVEREAU, 1954].

Après l'exposé des techniques et méthodes utilisées pour l'étude du tissu thyroïdien chez les Nototheniidae, nous indiquerons les résultats obtenus concernant l'anatomie et la topographie de la thyroïde chez deux espèces de Terre Adélie : *Trematomus bernacchii* et *Trematomus hansonii*. Puis nous étudierons l'histologie de la thyroïde chez tous les Nototheniidae récoltés et ses variations éventuelles au cours de l'année. Enfin nous aborderons l'étude des rapports entre glande thyroïde, croissance et cycle sexuel.

A - MÉTHODES D'ÉTUDE

Les prélèvements de thyroïdes portent essentiellement sur les trois espèces antarctiques dont les récoltes se répartissent sur treize mois. Pour les trois espèces antarctiques (subantarctiques), les prélèvements n'ont été faits qu'au mois de janvier ou février (janvier 1964 et janvier-février 1966). 25 échantillons ont été prélevés et fixés chez

Trematomus bernacchii, 11 chez *Trematomus hansonii* et 24 chez *Notthenia coriiceps neglecta*. Les prélèvements ont été faits régulièrement chaque mois, de janvier 1961 à janvier 1962, sauf chez *T. hansonii* pour lequel les fixations ne portent que sur les mois d'avril à octobre.

Les régions thyroïdiennes ont été prélevées au maximum une heure après la pêche des Poissons et fixées soit au Bouin-Hollande, soit à l'Halmi dont l'acide trichloracétique permet une bonne décalcification du tissu osseux des arcs branchiaux. Les inclusions ont été faites sur place, alors que les coupes et l'étude histologique n'ont été réalisées qu'après le retour en France.

Diverses techniques ont été employées, d'une part pour la reconstitution anatomique, d'autre part pour l'étude histologique des thyroïdes.

a - Technique de reconstitution anatomique

Seules deux espèces ont été utilisées pour ce travail : *Trematomus bernacchii* et *T. hansonii*. Pour la première, l'individu étudié est une femelle mature mesurant 178 mm de longueur standard, âgée de cinq ans et pêchée en novembre 1961 juste après la ponte (n° 1962-930); pour la seconde, il s'agit d'un mâle mature pêché en juillet 1961, mesurant 175 mm de longueur standard et âgé de cinq ans (n° 1962-1032).

Les coupes (10 microns d'épaisseur) ont été colorées à l'hémalum-éosine. La méthode utilisée est celle décrite par J. DAGET et F. D'AUBENTON en 1957. Les coupes, de très grande taille, sont dessinées sur du papier calque par projection à l'aide d'un agrandisseur photographique. En réalité, seule une coupe sur dix est dessinée à un grandissement linéaire de 10, l'épaisseur fictive des dessins à l'échelle de reconstitution étant alors exactement d'un millimètre. On choisit ensuite deux axes repères perpendiculaires (*ab* et *cd*); l'un d'eux (*ab*) est parallèle à l'axe de symétrie des coupes. Ces axes, choisis arbitrairement sur le premier dessin, sont ensuite reportés sur les suivants, en superposant le deuxième dessin au premier et en faisant coïncider au mieux les principaux organes, et ainsi de suite pour tous les dessins.

Pour la reconstitution en vue dorsale, on trace un axe de référence *AB* perpendiculaire à la grille millimétrique (fig. 76); prenant le premier dessin on amène l'axe *ab* dans le prolongement de *AB* et on rappelle parallèlement sur le premier trait de la grille millimétrique le contour apparent des organes à représenter (aorte, branches aortiques, thyroïde et arcs branchiaux). On opère de même avec les dessins suivants, en se décalant d'un millimètre à chaque fois sur la grille.

En prenant bien soin de faire des coupes rigoureusement perpendiculaires à l'axe de l'organe, il est inutile de redresser la figure obtenue.

La reconstitution en vue latérale est faite de la même façon mais en rappelant parallèlement à l'axe *cd* et non à l'axe *ab*.

b - Techniques histologiques utilisées pour l'étude générale et critères de l'activité thyroïdienne

Pour tous les prélèvements thyroïdiens autres que les deux précédemment cités, les coupes (5 microns d'épaisseur) ont été faites dans des zones comparables de la glande pour chaque échantillon, c'est-à-dire aux environs du niveau 3 (fig. 77), en avant de la bifurcation des branches aortiques I, là où le développement de la thyroïde atteint son maximum.

Les coupes ont été colorées par l'hémalum-éosine, le Mallory, l'azan de Heidenhain et le trichromique de Prenant (modifié par Gabe). L'usage de ces diverses colorations permet une comparaison et une interprétation plus aisée des images histologiques obtenues.

Les critères de l'activité thyroïdienne chez les Poissons ne sont pas aussi précis que chez les Vertébrés supérieurs : en effet, le caractère diffus, « non encapsulé » de la thyroïde chez les Téléostéens, ne permet

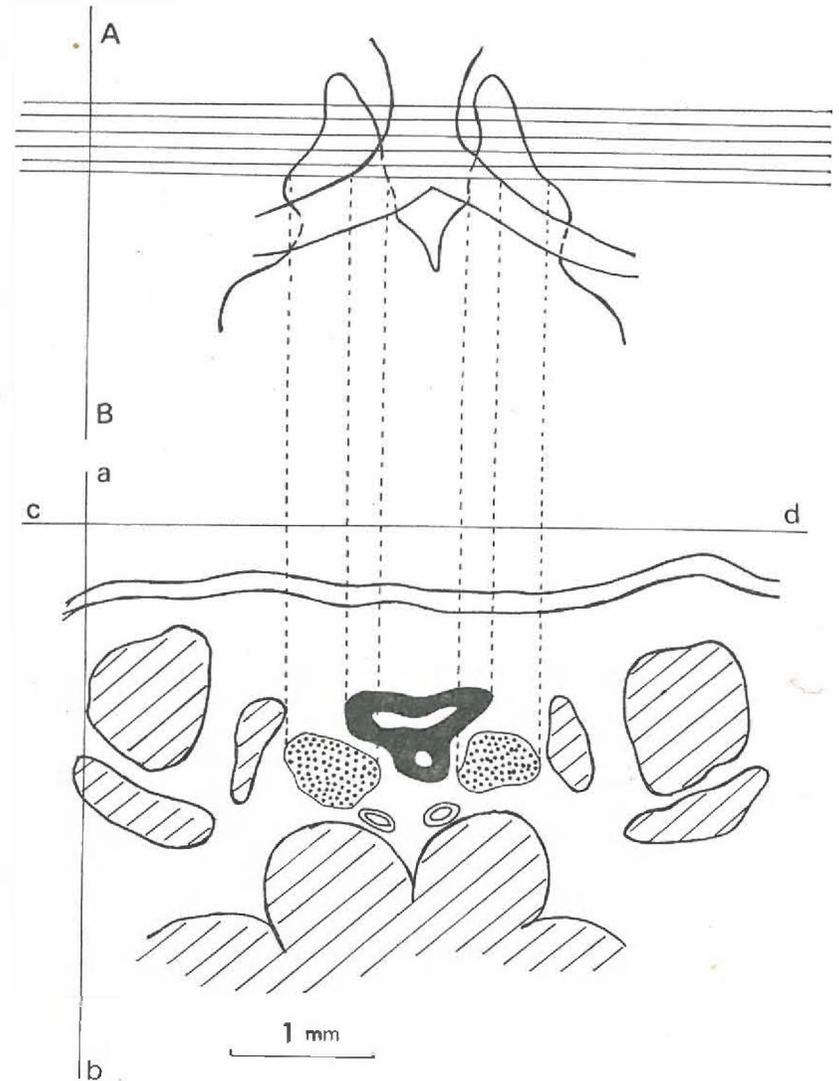


Fig. 76. — Technique de reconstitution de la glande thyroïde : en bas, coupe transversale de la région thyroïdienne, *ab* et *cd*, axes orthogonaux utilisés pour la reconstitution; en haut les contours apparents des organes sont rappelés sur la grille millimétrique.

pas de faire une évaluation pondérale de la glande totale, ou séparation de l'épithélium et de la colloïde. De plus, il existe une hétérogénéité très grande à l'intérieur d'une même glande, à un même niveau ou dans un même follicule, comme cela a souvent été décrit chez les Téléostéens

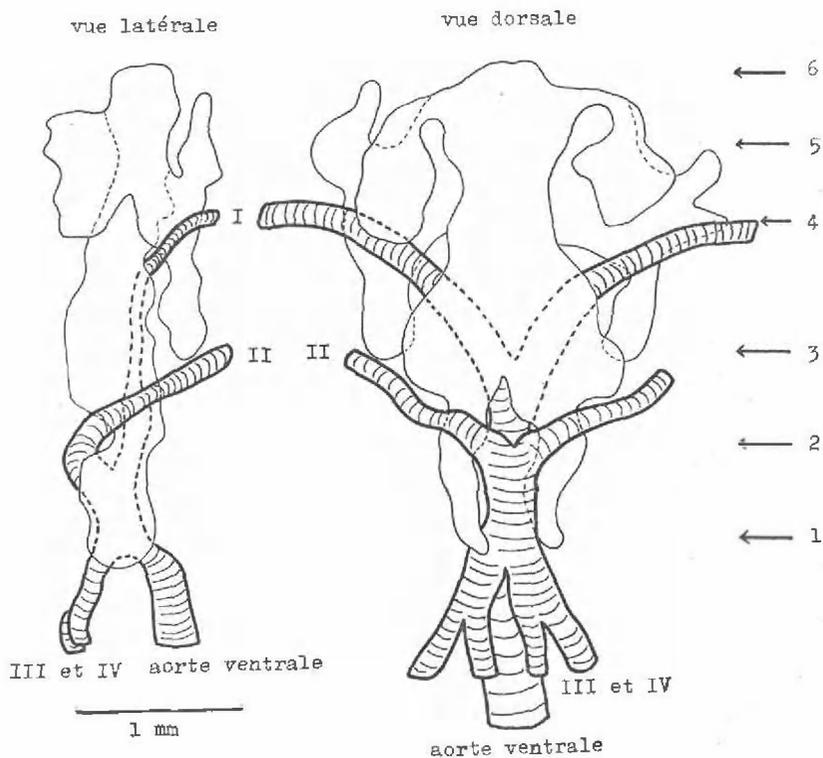


FIG. 77. — *Trematomus bernacchii* : position de la glande thyroïde par rapport aux branches aortiques I à IV (les chiffres arabes indiquent les niveaux des coupes schématiques 1 à 6).

[M. OLIVEREAU, 1960]. Aussi, l'évaluation de l'activité thyroïdienne chez les Poissons est assez délicate.

Plusieurs critères ont été utilisés; aucun d'entre eux n'est suffisant à lui seul mais leur ensemble a permis de se faire une idée assez précise de l'activité thyroïdienne chez les Nototheniidae :

— mesure de la hauteur épithéliale, au micromètre oculaire : l'épithélium est mesuré dans plusieurs follicules d'un même niveau (une dizaine environ), chacun faisant l'objet de quatre mesures diamétralement opposées; puis la moyenne entre toutes les mesures est faite. Mais cette méthode n'est applicable que si les variations de hauteur ne sont pas trop grandes : en effet, la moyenne n'a aucune signification dans les cas où l'hétérogénéité est maximale; c'est ainsi que pour les mois d'avril, septembre, octobre et novembre chez les femelles de *T. bernacchii*, seules les valeurs extrêmes ont été indiquées.

— importance de la congestion vasculaire entre les follicules : suivant l'état d'activité du tissu thyroïdien, la vascularisation entre les

acini varie; elle est d'autant plus importante que les follicules thyroïdiens sont plus actifs.

— aspect de l'épithélium : desquamation épithéliale, épithélium contourné ou non, follicules en collapsus ou non, présence de globules intracellulaires : l'interprétation de ces globules a été longtemps controversée [M. OLIVEREAU, 1954], mais il semble que désormais la plupart des auteurs s'accordent pour penser qu'il s'agit de précurseurs de la colloïde intrafolliculaire. En effet les cellules épithéliales commencent par sécréter une protéine et l'ioduration n'a lieu que secondairement, or l'iode radio-actif ne se fixe pas sur les globules intraépithéliaux mais sur la colloïde intrafolliculaire, donc les globules sont des précurseurs de cette dernière. La présence de globules de colloïde dans les cellules indique donc une importante activité sécrétrice mais n'implique pas forcément une résorption de la colloïde intrafolliculaire, c'est-à-dire la transformation thyroglobuline-thyroxine.

— valeur du rapport noyau/hauteur épithéliale, plus ou moins élevée en fonction de l'activité sécrétrice des cellules.

— aspect de la colloïde : la réaction tinctoriale de la colloïde (éosinophilie ou cyanophilie) n'est pas un critère d'activité très sûr car les résultats ne semblent pas constants d'une espèce de Téléostéen à l'autre : A. STOLK [1950] signale que chez *Lebistes reticulatus* (Peters), la colloïde rouge après coloration à l'azan est un signe d'activité, alors que la colloïde bleue est un signe d'inactivité. Or c'est généralement l'inverse qui est envisagé [P. FLORENTIN, 1931] : la colloïde cyanophile (bleue après coloration au Mallory ou à l'hémalum-éosine, verte après coloration au vert-lumière dans le trichromique de Prenant, ou parfois chromophobe), très fluide, diluée, est un indice d'activité, alors que la colloïde éosinophile, plus anciennement sécrétée, homogène, compacte, dense, est un indice d'inactivité : sa coloration est alors rouge-orange plus ou moins sombre, après coloration à l'éosine ou à la fuchsine et jaune-brunâtre avec le vert-lumière.

M. OLIVEREAU [1954] pense que ces différences de coloration de la colloïde proviennent partiellement d'un degré variable de l'hydratation et non d'une composition chimique différente, mais elles sont cependant fonction de l'état d'activité de la glande.

En plus de la réaction tinctoriale de la colloïde, nous avons considéré la présence ou l'absence de vacuoles de résorption, ainsi que l'aspect général : remplissage plus ou moins complet des follicules et déversement de la colloïde dans la circulation sanguine périfolliculaire.

— « colloid-level » et proportion entre les différents tissus : E. UHLENHUTH et ses collaborateurs [1945] ont mis au point une technique d'appréciation de l'activité thyroïdienne qui consiste en la mesure du rapport colloïde/colloïde + épithélium ou « colloid-level ». Pour cela il dessine les coupes sur du carton homogène puis découpe les aires correspondant aux cellules et à la colloïde, ce qui, par pesée des différentes catégories, permet de calculer le « colloid-level ». Mais cette technique, fort longue, est difficilement applicable aux Poissons car

l'hétérogénéité de la thyroïde est ici très grande, même au niveau d'une seule coupe.

Aussi nous avons évalué les proportions, non seulement entre colloïde et épithélium, mais aussi entre conjonctif interfolliculaire et vides intrafolliculaires. Ces proportions ont été déterminées en mesurant, selon deux axes perpendiculaires, au micromètre oculaire et sur une longueur de 2,5 millimètres pour chaque coupe, les longueurs correspondant à chacun des tissus rencontrés. Ces mensurations linéaires, bien que critiquables, sont rapidement réalisées et donnent une idée assez précise de la proportion entre les différents tissus.

L'observation de l'ensemble de ces critères va permettre de décrire les cycles thyroïdiens des Nototheniidae.

B - ÉTUDE TOPOGRAPHIQUE ET ANATOMIQUE DE LA THYROÏDE

1. *Trematomus bernacchii*

Les follicules thyroïdiens sont situés autour et dans le prolongement antérieur de l'aorte ventrale, entre les muscles génio-hyoïdiens et le plancher buccal. La glande thyroïde est entièrement comprise entre le quatrième arc branchial vers l'arrière et le deuxième arc branchial vers l'avant; elle est située ventralement aux arcs branchiaux (fig. 78). Chez l'individu étudié du point de vue anatomique, la glande thyroïde mesure 3 mm de long sur 2,5 mm de large.

Les follicules sont massés d'une façon très dense et chez *Trematomus bernacchii*, on peut parler de « glande thyroïde ». Cette glande est formée d'une masse centrale allongée, située dans le prolongement de l'aorte ventrale (fig. 77).

Trois paires de diverticules se détachent de cette masse centrale : une première paire, postérieure, se dirige vers l'arrière encadrant l'aorte ventrale et passant sous les branches aortiques II; les deux autres paires sont antérieures : chaque diverticule de la deuxième paire est rattaché à la masse centrale par un isthme étroit et se dirige vers l'arrière au-dessus des branches aortiques I; les derniers diverticules (troisième paire) forment chacun une lame très mince (un ou deux follicules en épaisseur), s'étendant de chaque côté de la masse centrale et passant sous les branches aortiques I.

Sur la vue latérale, on peut constater que la masse centrale et les diverticules postérieurs sont dans un même plan, tandis que les diverticules antérieurs sont dans des plans différents de celui de la masse centrale.

Les premiers follicules thyroïdiens apparaissent, du côté caudal, au niveau de la bifurcation de la troisième branche aortique (niveau 1, fig. 79); ils sont peu nombreux (7 ou 8) mais leur taille est déjà importante (100 à 300 microns) et ce niveau correspond à l'extrémité caudale des diverticules postérieurs.

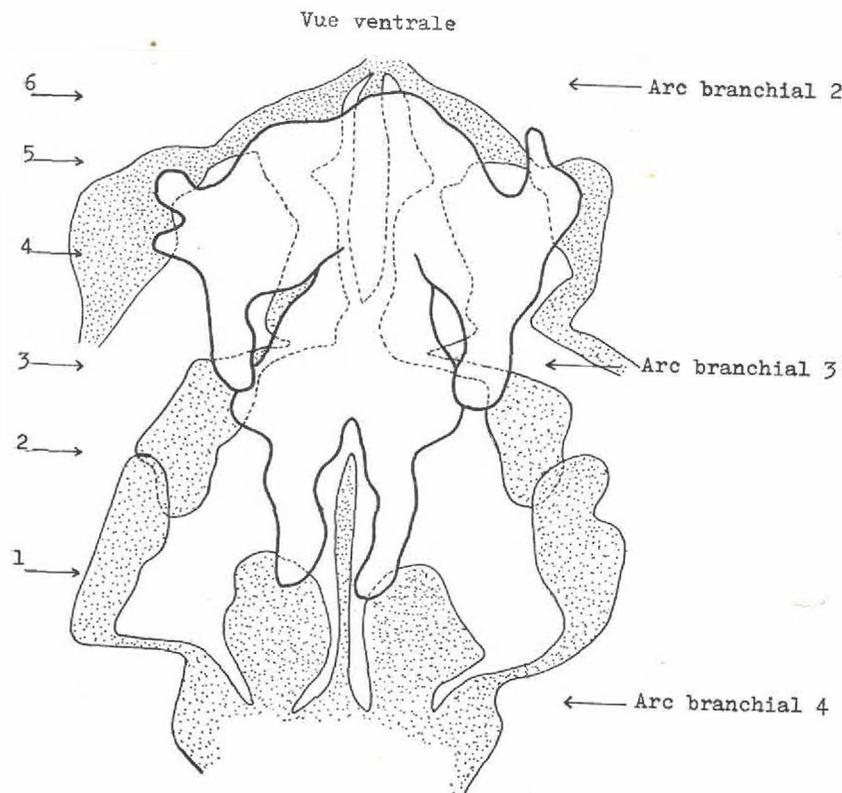


FIG. 78. — *Trematomus bernacchii* : position de la glande thyroïde par rapport aux arcs branchiaux 2, 3 et 4 (les chiffres 1 à 6 indiquent les niveaux des coupes schématiques).

Sur le niveau 2 (fig. 80), on distingue très bien la bifurcation des branches aortiques II; du côté droit, on remarque le chevauchement du prolongement postérieur du troisième arc et du prolongement antérieur du quatrième arc branchial. Du côté gauche, seul le prolongement du quatrième arc apparaît. Les follicules thyroïdiens sont déjà plus nombreux (10 à 12).

Dès l'apparition de la première bifurcation aortique (branches aortiques I), les follicules thyroïdiens sont nombreux (environ 50). A ce niveau 3 (fig. 81), les arcs branchiaux ne sont représentés que par une mince section des hypobranchiaux du troisième arc.

La glande thyroïde atteint son développement maximal entre les niveaux 4 et 5 (fig. 82 et 83), c'est-à-dire après la disparition totale des branches aortiques I, les follicules sont alors très nombreux (près de 60 sur le niveau 5), leur taille est élevée (200 à 400 microns) et ils sont

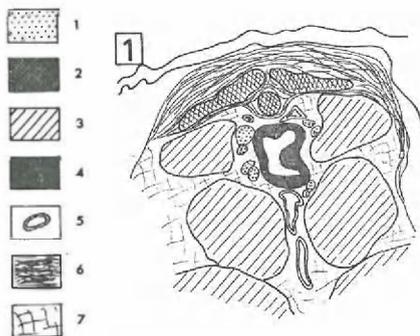


FIGURE 79



FIGURE 80

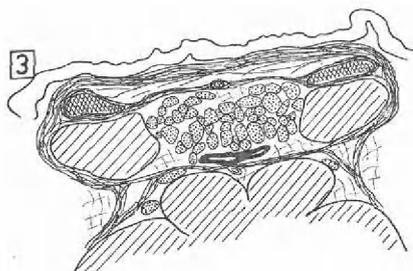


FIGURE 81

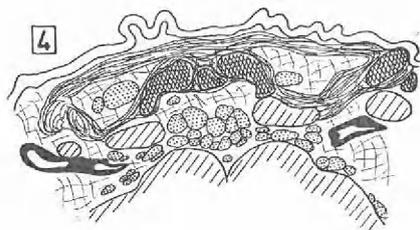


FIGURE 82

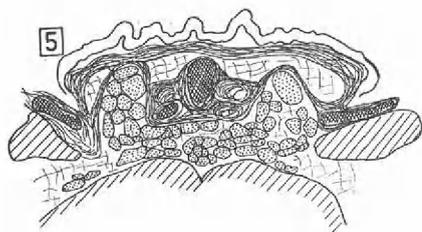


FIGURE 83

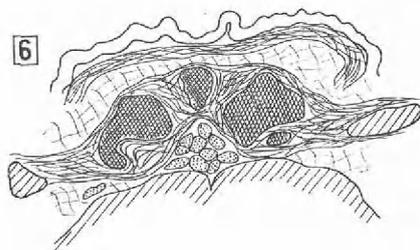


FIGURE 84

FIG. 79 à 84. — Coupes schématiques des différents niveaux 1 à 6

Légende du figuré;

- 1 : tissu thyroïdien;
- 2 : tissu osseux;
- 3 : tissu musculaire;
- 4 : artère aortique et branches aortiques;
- 5 : veines;
- 6 : tissu conjonctif dense;
- 7 : tissu conjonctif lâche.

très serrés les uns contre les autres. On remarque, sur ces niveaux, la coupe des diverticules antérieurs : les uns (supérieurs) sont très épais et remontent vers le plancher buccal de chaque côté des apophyses antérieures des hypobranchiaux du troisième arc, les autres (inférieurs)

forment des lames très minces (un ou deux follicules en épaisseur) moulées à la surface des muscles ventraux.

Au niveau 6 (fig. 84) correspond l'extrémité antérieure de la glande thyroïde, alors limitée à la pointe de la masse centrale enserrée entre les muscles ventraux et le deuxième arc branchial.

A tous les niveaux, on est en présence de tissu conjonctif très dense nettement localisé : d'une part une lame assez épaisse double l'épithélium du plancher buccal sous toute sa surface, d'autre part des bandes de conjonctif serré relie les différentes pièces osseuses des arcs branchiaux. Ce tissu conjonctif dense enserre la glande thyroïde, dont l'expansion est déjà limitée par la présence des différents muscles ventraux (génio-hyoïdiens et hyo-hyoïdiens). Cet emprisonnement des follicules thyroïdiens est particulièrement net sur les niveaux 2, 3, 5 et 6. D'autre part, la glande est très peu pénétrée de tissu conjonctif même lâche et les follicules sont jointifs. Cette glande n'est pas suffisamment individualisée pour être disséquée et prélevée totalement, mais elle montre un aspect concentré, certainement en rapport avec une activité très grande.

2. *Trematomus hansonii*

La position de la glande thyroïde de *T. hansonii* est dans son ensemble très voisine de celle de *T. bernacchii* mais la forme générale en est beaucoup plus ramassée, plus globuleuse tout en étant plus volumineuse : chez l'individu étudié, les follicules se répartissent dans une zone mesurant 5 mm de longueur, 6 à 8 mm de largeur et 2 à 3 mm d'épaisseur (*T. bernacchii* : 3 mm de longueur sur 2,5 mm de largeur).

Une masse centrale compacte est située au-dessus et de chaque côté de l'aorte en avant de la bifurcation des branches aortiques II et s'étend très en avant des branches aortiques I. A partir de cette masse centrale, des lobes plus ou moins épais suivent le parcours des branches aortiques : vers l'arrière, deux lobes sont placés latéralement par rapport aux branches aortiques III et IV; dorsalement aux branches aortiques II et I, des lobes s'étendent de part et d'autre de la masse centrale. Ventralement et vers l'arrière, deux nodules de tissu thyroïdien isolés du reste de la glande, sont visibles sur la vue latérale (fig. 85).

Tous les follicules sont serrés les uns contre les autres et sont groupés en une glande encore mieux individualisée que chez *T. bernacchii*.

Quatre niveaux successifs numérotés de A à D (fig. 86 à 89) ont été représentés, chaque niveau est ici séparé du précédent par une distance d'un millimètre. Le niveau A est légèrement postérieur à la bifurcation des branches aortiques II; les follicules y sont peu nombreux (11) et de taille moyenne (250 à 500 microns); le tissu conjonctif entourant les follicules est peu dense, à mailles larges. Dès le niveau B situé entre les bifurcations des branches aortiques II et I, les follicules deviennent très nombreux (environ 70) mais le maximum d'extension se rencontre au niveau D (fig. 89) où l'on trouve plus de cent follicules

thyroïdiens. A tous les niveaux et surtout vers le niveau B, l'ensemble des follicules est fréquemment limité par une véritable capsule conjonctive fibreuse qui isole la glande; cette capsule est surtout développée du côté ventral.

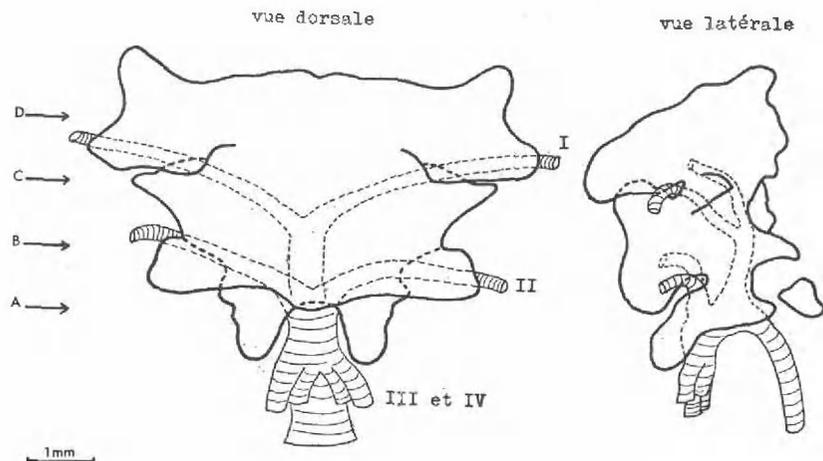


FIG. 85. — *Trematomus hansonii* : position de la glande thyroïde par rapport aux branches aortiques I à IV (les lettres A à D indiquent les niveaux des coupes schématiques).

La reconstitution totale de la glande n'a pas été faite chez les autres espèces étudiées mais les coupes observées chez ces dernières présentent chez *N. coriiceps neglecta* une grande similitude avec la thyroïde de *T. bernacchii*; chez les espèces subantarctiques, la concentration des follicules est moindre; cependant il est possible de dire que chez tous les Nototheniidae étudiés, la thyroïde mérite le nom de « glande », bien individualisée, parfois partiellement entourée d'une capsule conjonctive. Une telle répartition en glande compacte semble indiquer une très forte activité thyroïdienne chez ces Poissons, et particulièrement chez les espèces de Terre Adélie.

C - HISTOLOGIE GÉNÉRALE, CYCLE THYROIDIEN

I. Espèces antarctiques (Terre Adélie)

Nous commencerons par étudier en détail l'histologie de la thyroïde chez *Trematomus bernacchii*, puis nous ferons part des observations réalisées chez les autres espèces, en insistant sur les particularités qui les distinguent de *T. bernacchii*.

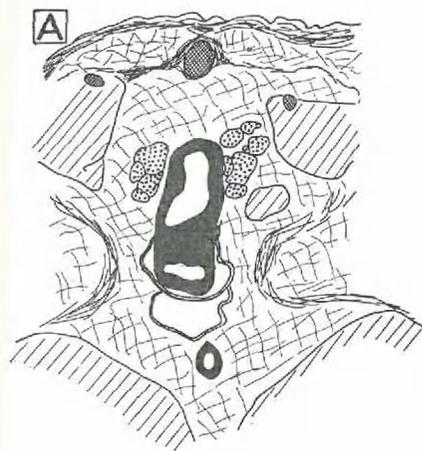


FIGURE 86

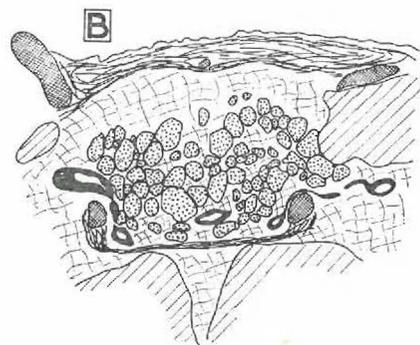


FIGURE 87

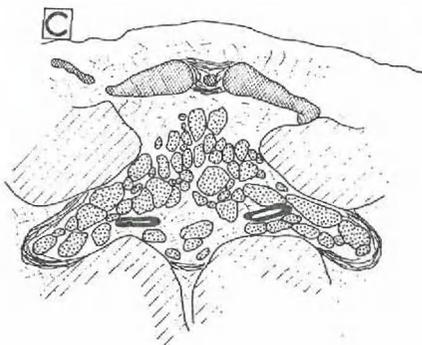


FIGURE 88

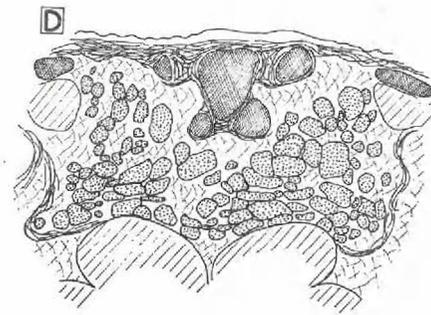


FIGURE 89

FIG. 86 à 89. — Coupes schématiques des niveaux A à D. (même légende que pour les figures 79 à 84).

1. *Trematomus bernacchii*

Avant de décrire l'aspect histologique de la glande thyroïde de *T. bernacchii* aux différents mois de l'année, nous indiquerons quelques observations générales.

La hauteur épithéliale est presque toujours très grande tout au long de l'année mais les follicules ne sont jamais en collapsus. Le phénomène de desquamation épithéliale (débris de cellules dans la colloïde), assez fréquent chez les Téléostéens, n'a été observé qu'une fois chez un mâle pêché en juillet. Ce phénomène n'existe pas chez les Vertébrés supérieurs.

Aucun tissu glandulaire interfolliculaire n'a pu être mis en évidence avec certitude. Parfois des plages de cellules ont été observées mais semblent correspondre à des follicules coupés tangentiellement.

Des vacuoles de résorption ont été observées dans la colloïde de toutes les thyroïdes prélevées aux autres mois que juillet et août, mais surtout de décembre à avril.

Les proportions mesurées entre les différents tissus de la glande thyroïde montrent que la colloïde ne remplit complètement les follicules qu'en août, septembre et octobre (75 à 80 p. 100 du tissu total), les vides intrafolliculaires sont alors nuls. De décembre à juillet, la colloïde représente 45 à 70 p. 100 du tissu total et les vides intrafolliculaires 15 à 20 p. 100 (Tableau 67).

TABLEAU 67

Trematomus bernacchii femelle :
proportion entre les différents tissus présents dans la thyroïde
et évaluation du « colloid-level »

Dates	Epithélium	Conjonctif interfolliculaire	Vide intrafolliculaire	Colloïde	Colloid-level
20 janvier 1961	16 p. 100	20 p. 100	21 p. 100	43 p. 100	0,72
5 avril 1961	16 p. 100	12 p. 100	4 p. 100	69 p. 100	0,81
27 avril 1961	17 p. 100	6 p. 100	15 p. 100	62 p. 100	0,78
20 mai 1961	18 p. 100	7 p. 100	15 p. 100	60 p. 100	0,76
17 juin 1961	16 p. 100	24 p. 100	12 p. 100	48 p. 100	0,75
14 juillet 1961	16 p. 100	8 p. 100	19 p. 100	57 p. 100	0,78
10 août 1961	9 p. 100	7 p. 100	2 p. 100	82 p. 100	0,90
15 septembre 1961	19 p. 100	7 p. 100	0 p. 100	74 p. 100	0,79
17 octobre 1961	22 p. 100	4 p. 100	0 p. 100	74 p. 100	0,77
22 novembre 1961	20 p. 100	16 p. 100	1 p. 100	63 p. 100	0,75
22 décembre 1961	16 p. 100	10 p. 100	20 p. 100	54 p. 100	0,77

La proportion de l'épithélium varie également au cours de l'année : 15 à 18 p. 100 de décembre à juillet, 20 à 25 p. 100 de septembre à novembre. Par contre, le « colloid-level » ne présente pas de variations très nettes : il reste toute l'année aux environs de 0,75 à 0,80 avec peut-être

un minimum en janvier (0,72) et un maximum en août (0,90), mais cela n'est guère significatif.

Quant à la vascularisation interfolliculaire, elle est très importante de décembre à août; on constate alors la présence, entre les follicules thyroïdiens, de nombreux capillaires et d'un tissu conjonctif très lâche, bourré d'hématies facilement reconnaissables, ovales et nucléées. Par contre, en septembre, octobre et novembre, la vascularisation est très faible et les follicules sont très serrés les uns contre les autres.

Il n'a jamais été observé d'hématies à l'intérieur des follicules comme cela a souvent été décrit d'une façon normale chez les Téléostéens : P. RASQUIN [1949] chez *Anoptichthys jordani* Hubbs & Innes et *Astyanax mexicanus* (Philippi), G.E. PICKFORD et E.F. THOMPSON [1948] chez *Fundulus heteroclitus* (L.), M. OLIVEREAU [1954] chez *Salmo salar* L.

a - GLANDE THYROÏDE DE *Trematomus bernacchii* FEMELLE DE DÉCEMBRE À MAI

La hauteur de l'épithélium est, dans la plupart des follicules, régulière, assez constante, et atteint une valeur élevée : elle varie de 6 à 20 microns avec une moyenne de 13 microns en décembre, avril et mai et de 15 microns en janvier.

L'épithélium est souvent très contourné et les cellules sont d'un type prismatique très élevé. Le noyau atteint une taille maximale en janvier (rapport noyau/hauteur = $N/E = 0,6$) et diminue régulièrement jusqu'en mai ($N/E = 0,4$).

La colloïde est colorée en bleu par l'azan et le Mallory, en vert par le trichromique de Prenant; la coloration bleue a tendance à virer au violet en avril et mai. L'hémalum-éosine laisse la colloïde incolore. La colloïde ne remplit pas entièrement les follicules et la zone périphérique, nettement détachée de l'épithélium, présente de nombreuses petites vacuoles de résorption.

On constate dans quelques follicules la présence de globules de colloïde intraépithéliaux. Ces globules sont peu nombreux (2 à 6) dans chaque coupe; ils sont volumineux et remplissent complètement les cellules épithéliales qui les contiennent; ils sont colorés en bleu par l'azan ou le Mallory, en rose par l'éosine.

Cet ensemble de caractères semble montrer qu'entre décembre et mai, les thyroïdes sont hyperactives, avec un maximum atteint en janvier.

Mais pendant cette même période, nous avons trouvé deux thyroïdes dont l'aspect est assez différent de celui décrit ci-dessus : chez le Poisson n° 1962-818 pêché le 27 janvier, la colloïde, colorée en rouge par l'azan, remplit complètement les follicules et il semble qu'il y ait de la colloïde intraépithéliale sous forme de « plages » semblables à ce qui sera décrit pour les thyroïdes de juin à septembre. Mais chez cet individu, la hauteur épithéliale reste élevée (15 microns). Par contre, chez le Poisson n° 1962-830 pêché le 5 avril, l'épithélium présente une hauteur très variable : 4,5 à 30 microns; dans les cellules très allongées, les noyaux sont très petits

et les globules de colloïde y sont à peine visibles. Mais chez cet individu, la colloïde est violette avec quelques zones rouges et elle remplit complètement les follicules.

b - GLANDE THYROÏDE DE *Trematomus bernacchii* FEMELLE EN JUIN, JUILLET ET AOÛT

La hauteur de l'épithélium est faible : en juin 9 microns (variations de 3 à 15 microns), en juillet 8 microns (4 à 12 microns), en août 11 microns (variations assez grandes de 7 à 30 microns).

L'épithélium est souvent très aplati et parfois sa hauteur est si faible qu'il semble plus ou moins disparu. Les cellules sont plus larges que hautes et les noyaux occupent plus de la moitié du volume cellulaire.

La colloïde très dense est colorée en rouge vermillon par l'azan et remplit entièrement les follicules. De petites vacuoles de résorption sont encore visibles en juin mais ont complètement disparu les deux mois suivants. Des globules de colloïde intraépithéliaux sont nettement visibles et colorés également en rouge.

Il semble résulter de ces observations que les thyroïdes sont en hypoactivité de juin à août avec un minimum en juillet.

c - GLANDE THYROÏDE DE *Trematomus bernacchii* FEMELLE DE SEPTEMBRE À NOVEMBRE

Il est impossible pour cette période de donner une moyenne de la hauteur épithéliale car les variations sont beaucoup trop grandes : 5 à 30 microns en septembre, 3 à 35 microns en octobre, 6 à 30 microns en novembre; des hauteurs plus élevées, de l'ordre de 45 microns, ont été observées mais il y avait alors plusieurs assises de cellules superposées.

Dans la coupe d'un même follicule, on peut observer une ou deux régions où l'épithélium est très élevé, le reste du follicule étant bordé par un épithélium extrêmement aplati. En octobre où les variations sont les plus grandes, il est parfois impossible, dans certaines zones, de voir l'épithélium, étant donné d'une part sa faible épaisseur, d'autre part l'aspect de la colloïde : celle-ci, en effet, colorée en rouge par l'azan, est très dense, compacte et semble déborder entièrement dans les cellules épithéliales, elles aussi colorées en rouge.

La colloïde emplit entièrement les follicules qui sont tassés les uns contre les autres, ne laissant aucun espace entre eux. Pendant toute cette période, la vascularisation de la glande est extrêmement faible.

Les follicules présentent un aspect assez particulier : en certaines zones, l'épithélium est entièrement coloré en rouge (d'une façon plus intense après le Mallory qu'après l'azan), comme si les cellules étaient bourrées de colloïde, non plus sous forme de globules bien sphériques, mais sous forme de zones ou de « plages » aux contours mal définis.

Après coloration à l'hémalum-éosine, l'épithélium, à cette époque, a tendance à prendre une coloration rose. Cet aspect particulier présenté par l'épithélium et la colloïde est assez difficile à interpréter mais il semble qu'il s'agisse d'énormes globules de colloïde intraépithéliaux remplissant complètement les cellules épithéliales. La signification de

ces globules a été longtemps controversée mais la théorie actuellement admise le plus fréquemment est qu'ils rendent compte d'une activité centripète des follicules thyroïdiens. Ces globules de colloïde seraient des précurseurs de la colloïde intrafolliculaire [H. BUCHMANN, 1940; M. OLIVEREAU, 1955].

Ainsi la période s'étendant de septembre à novembre marquerait la reprise de l'activité thyroïdienne chez *Trematomus bernacchii* avec importante sécrétion de colloïde.

d - GLANDE THYROÏDE DE *Trematomus bernacchii* MÂLE

Les observations concernant les mâles de *T. bernacchii* sont moins nombreuses que celles concernant les femelles, puisque six glandes seulement ont été prélevées, réparties d'avril à septembre.

En général, la hauteur épithéliale semble beaucoup plus grande que chez les femelles, mais les variations sont parallèles à celles décrites plus haut.

En avril, la hauteur épithéliale varie de 15 à 35 microns (moyenne de l'ordre de 20 microns). En mai et juin, la hauteur est plus régulière : 10 à 25 microns avec une moyenne de 15 microns. En juillet, l'épithélium passe par un minimum : 4 à 15 microns avec une moyenne de 9 microns. En septembre, la hauteur épithéliale croît à nouveau : 10 à 20 microns.

La colloïde est bleue en avril et mai, bleue avec quelques plaques rouges en juin et juillet, rouge en septembre. Elle ne remplit complètement les follicules qu'en septembre. La thyroïde, prélevée ce même mois a l'aspect décrit chez les femelles : follicules très serrés les uns contre les autres, vascularisation très faible, épithélium bourré de colloïde et coloré en rouge.

e - CYCLE THYROÏDIEN DE *Trematomus bernacchii*

D'après les observations exposées, et malgré l'existence de nombreuses variations entre les individus, il semble que la glande thyroïde chez *Trematomus bernacchii* présente un cycle annuel avec deux phases.

Un maximum d'activité est très net en janvier : épithélium élevé, noyaux volumineux, colloïde cyanophile, fluide, très gros globules de colloïde intraépithéliaux. Cette phase d'hyperactivité se ralentit progressivement jusqu'en mai et est suivie par une phase d'hypoactivité en juin, juillet, août : épithélium très bas, noyaux petits, colloïde éosinophile, très dense.

L'aspect particulier présenté par la thyroïde de septembre à novembre ne correspond pas à une troisième phase, mais indique plutôt le début de la phase active : l'épithélium de hauteur très variable, souvent contourné, reprend son activité sécrétrice de thyroglobuline mais la résorption de la colloïde n'aurait pas encore lieu et ne reprendrait qu'en décembre, date à laquelle réapparaissent les vacuoles de résorption et la vascularisation interfolliculaire.

En fait, la phase d'activité peut être divisée en deux : période de seule sécrétion de thyroglobuline de septembre à novembre, puis période

de sécrétion et de résorption de la colloïde avec déversement de thyroxine dans la circulation générale, de décembre à mai.

Un fait est à signaler ici, c'est que la taille des follicules n'est pas absolument constante au cours de l'année. De janvier à juillet nous constatons la présence de très grands follicules atteignant parfois 600 à 700 microns de diamètre et dont l'épithélium est formé de nombreuses cellules. Ces grands follicules sont ceux qui en juillet ont l'épithélium le plus mince. Dans les mois suivants au contraire, la taille des follicules ne dépasse guère 400 microns avec un nombre de cellules plus restreint. Il est difficile d'imaginer que les follicules puissent diminuer de taille et surtout que le nombre de cellules épithéliales baisse. Aussi que deviennent-ils? Il semble que les plus gros follicules se désagrègent et disparaissent complètement en juillet, août, comme certaines images histologiques le laissent supposer. Les petits follicules, présents toute l'année, prendraient alors la place des follicules disparus.

La résorption de la colloïde, c'est-à-dire son passage dans la circulation générale sous forme de thyroxine, semble s'effectuer surtout de janvier à mai : c'est à cette époque que les vacuoles de résorption sont les plus nombreuses et les follicules parfois presque vides; seule une petite masse de colloïde subsiste au centre. C'est également à cette époque que la colloïde est la plus fluide. Mais la présence toute l'année de petites vacuoles de résorption semble indiquer que l'utilisation des hormones est permanente avec un minimum de juillet à novembre.

Pour être certain du fonctionnement physiologique de la thyroïde de *Trematomus bernacchii*, l'étude histologique devrait être complétée par une étude biochimique (analyse des hormones circulantes du sang) et par une étude historadiographique qui permettrait de préciser, par emploi de l'iode radio-actif, l'époque de fixation de l'iode sur la thyroglobuline. Malheureusement ces méthodes nécessitent un matériel que nous ne possédions pas sur le terrain.

2. *Trematomus hansonii*

L'échantillonnage concernant cette espèce est très réduit : quatre thyroïdes femelles (juin à septembre) et sept thyroïdes mâles (avril à octobre), aussi il sera difficile d'en tirer des résultats aussi nets que dans le cas de l'espèce précédente. Cependant la comparaison entre les deux espèces est intéressante à plusieurs points de vue.

Les proportions entre les différents tissus présents dans la glande sont données au tableau 68. Celui-ci montre que les variations d'ensemble sont symétriques de celles décrites chez *Trematomus bernacchii*; seules les valeurs absolues sont modifiées; la proportion de colloïde est beaucoup plus faible; 55 à 62 p. 100 en septembre-octobre (contre 75 à 80 p.100 chez *T. bernacchii*) et 40 à 50 p.100 d'avril à juillet (contre 45 à 60 p. 100). En ce qui concerne l'épithélium, les variations sont ici très fortes : 14 à 23 p. 100 d'avril à juillet et 35 à 38 p. 100 en septembre-octobre.

TABLEAU 68

Trematomus hansonii :
proportion entre les différents tissus
présents dans la thyroïde

Dates	Epithélium	Conjonctif interfolliculaire	Vide intra-folliculaire	Colloïde	Colloid-level
28 avril 1961	♂ 14 p. 100	15 p. 100	21 p. 100	50 p. 100	0,78
20 mai 1961	♂ 22 p. 100	14 p. 100	21 p. 100	43 p. 100	0,66
17 juin 1961	♀ 16 p. 100	23 p. 100	19 p. 100	42 p. 100	0,72
12 juillet 1961	♀ 23 p. 100	15 p. 100	14 p. 100	48 p. 100	0,67
12 juillet 1961	♂ 20 p. 100	11 p. 100	23 p. 100	46 p. 100	0,69
16 juillet 1961	♀ 16 p. 100	17 p. 100	20 p. 100	47 p. 100	0,74
14 septembre 1961	♀ 38 p. 100	2 p. 100	5 p. 100	55 p. 100	0,59
17 octobre 1961	♂ 35 p. 100	3 p. 100	0 p. 100	62 p. 100	0,63

L'épithélium est généralement irrégulier; il atteint sa hauteur minimale en juillet : 3 à 12 microns (moyenne = 7 microns) et sa hauteur maximale en avril-mai : 15 à 20 microns. Comme aucune thyroïde de janvier n'a pu être observée, il est impossible de savoir quand se situe le maximum d'activité thyroïdienne chez *Trematomus hansonii*; cependant il est probable que ce maximum est atteint au cours de l'été austral, c'est-à-dire en janvier ou février.

L'étude de la thyroïde chez *T. hansonii* apporte surtout un argument en faveur de la théorie émise plus haut concernant le renouvellement des grands follicules en juillet par les petits follicules. En effet nous avons trouvé dans une thyroïde femelle récoltée le 12 juillet, un amas de très petits follicules manifestement inactifs et embryonnaires voisinant avec de grands follicules à parois extrêmement minces.

Un cycle thyroïdien existe donc chez *T. hansonii*, il doit être comparable à celui décrit chez *T. bernacchii* : maximum d'activité en janvier et février, minimum en juin, juillet, août et reprise de l'activité en septembre et octobre.

3. *Notothenia coriiceps neglecta*

L'échantillonnage est ici assez important : 24 thyroïdes ont été étudiées réparties sur 12 mois. Il a été ainsi possible d'établir avec précision le cycle de l'activité thyroïdienne chez *Notothenia coriiceps neglecta*.

En décembre-janvier, l'épithélium est très élevé : 20 à 30 microns avec une moyenne de 25 microns. En janvier, il a été observé un follicule contenant une grosse quantité de globules rouges sanguins; la

présence d'hématies intrafolliculaires, généralement très fréquente chez les Téléostéens, doit être considérée comme exceptionnelle chez les *Nototheniidae* puisqu'elle n'a été observée qu'une fois dans un seul follicule. L'épithélium présente en janvier un aspect très contourné jamais observé chez les deux autres espèces : la colloïde est parfois presque absente, la lumière des follicules est réduite et ces derniers sont presque en collapsus. La colloïde est cyanophile jusqu'au mois de mars. Toute la période, de décembre à mars, est donc caractérisée par une forte activité thyroïdienne chez *N. coriiceps neglecta*.

D'avril à novembre, par contre, l'activité est très faible : épithélium très bas (6 à 15 microns), colloïde éosinophile très dense, peu de conjonctif interfolliculaire.

La proportion entre les différents tissus est donnée par le tableau 69. Les variations sont tout à fait comparables à ce qui a été observé chez les deux autres espèces. Seul le « colloid-level » se maintient à un niveau plus bas que chez les *Trematomus*, et ses variations annuelles sont très nettes, ce qui n'était pas le cas précédemment : de décembre à avril, 0,29 à 0,56 et de mai à novembre, 0,70 à 0,77.

TABLEAU 69

Notothenia coriiceps neglecta :
proportion entre les différents tissus présents dans la thyroïde

Dates	Epithélium	Conjonctif interfolliculaire	Vide intra-folliculaire	Colloïde	Colloid-level
12-13 janvier 1961	39 p. 100	20 p. 100	15 p. 100	26 p. 100	0,40
27 janvier 1961	51 p. 100	12 p. 100	16 p. 100	21 p. 100	0,29
1 ^{er} mars 1961	25 p. 100	20 p. 100	24 p. 100	31 p. 100	0,55
6 avril 1961	20 p. 100	45 p. 100	11 p. 100	24 p. 100	0,54
26 avril 1961	35 p. 100	22 p. 100	3 p. 100	40 p. 100	0,53
20 mai 1961	26 p. 100	11 p. 100	1 p. 100	62 p. 100	0,70
12 août 1961	25 p. 100	16 p. 100	0 p. 100	59 p. 100	0,70
14 septembre 1961	28 p. 100	6 p. 100	0 p. 100	66 p. 100	0,70
22 novembre 1961	21 p. 100	6 p. 100	0 p. 100	73 p. 100	0,77
22 décembre 1961	43 p. 100	2 p. 100	0 p. 100	55 p. 100	0,56

Toute l'année, l'épithélium est très régulier au sein d'une même coupe mais ses variations de hauteur montrent un cycle très net.

La reprise de l'activité semble ici plus tardive que chez les deux espèces précédentes : ce n'est qu'en novembre que l'on peut observer les images histologiques signalées dès le mois de septembre chez *Trematomus bernacchii*. Cette différence est peut-être liée au retard de la ponte chez *N. coriiceps neglecta* par rapport à *Trematomus bernacchii*. Cette question sera reprise dans le paragraphe suivant.



II - Espèces antiboréales (archipel de Kerguelén)

1. *Notothenia cyanobrancha*

Quelques régions thyroïdiennes ont pu être prélevées au cours du mois de janvier 1964 et leur étude histologique montre les caractères suivants : le nombre des follicules est assez faible, 35 au maximum au niveau le plus riche; leur taille maximale ne dépasse jamais 260 microns, ce qui est bien peu comparativement aux espèces précédentes et leur forme est généralement subsphérique.

L'épithélium, régulier, prismatique, est peu élevé : 5 à 15 microns (en moyenne 9 microns); il représente 14 p. 100 du tissu total de la glande. Quelques volumineux globules de colloïde intraépithéliaux remplissent certaines cellules.

La colloïde, éosinophile avec quelques zones cyanophiles, ne remplit pas complètement les follicules et représente 36 p. 100 du tissu total alors que les vides intrafolliculaires forment 39 p. 100 du tissu total. Son pourtour est marqué par de nombreuses vacuoles de résorption. Le conjonctif interfolliculaire est assez réduit : 11 p. 100 du tissu total.

L'ensemble de ces caractères montre que la thyroïde de *Notothenia cyanobrancha* présente en janvier un aspect voisin de celui décrit pour les thyroïdes de *Trematomus bernacchii* avec cependant une hauteur épithéliale plus faible. La présence de globules de colloïde intraépithéliaux indique une activité sécrétrice encore importante et les nombreuses vacuoles de résorption prouvent l'utilisation de la colloïde. Donc ces thyroïdes ont une activité assez grande mais le mois de janvier marque probablement la fin de la phase d'hyperactivité thyroïdienne chez *Notothenia cyanobrancha*.

2. *Notothenia rossii* et *Notothenia macrocephala*

Ces deux espèces sont étudiées ensemble du point de vue de l'histologie thyroïdienne : en effet, il a été dit plus haut que leur biologie sexuelle, leur alimentation et leur comportement général sont assez voisins; de plus les coupes des régions thyroïdiennes de ces Poissons sont très semblables.

Les prélèvements pour ces deux espèces ont été faits en janvier et février 1966 et les coupes histologiques montrent les caractères suivants.

Les follicules, dont la taille est faible (280 microns), sont très nombreux : au niveau le plus riche, il est possible d'en compter une centaine environ.

L'épithélium est irrégulier, son épaisseur variant de 3 à 20 microns (moyenne : 10 microns); il représente 20 p. 100 du tissu total de la glande. Aucun globule de colloïde intraépithélial n'a pu être décelé.

La colloïde, éosinophile, très dense, remplit complètement les follicules et représente 57 p. 100 du tissu total, les vides intrafolliculaires ne formant que 10 p. 100 de l'ensemble. Aucune vacuole de résorption

n'a pu être mise en évidence. Le conjonctif interfolliculaire est assez réduit : 13 p. 100 seulement et la vascularisation de la région thyroïdienne est faible.

Les caractères sont les mêmes pour les thyroïdes de janvier ou de février. Il semble donc qu'à cette époque les thyroïdes de *N. rossii* et de *N. macrocephala* présentent une phase d'hypoactivité : les images histologiques sont comparables à ce qui a été décrit pour les thyroïdes de *T. bernacchii* prélevées en juillet. Dans les deux cas, la phase d'hypoactivité précède donc la période de reproduction de trois mois.

D - DISCUSSION SUR LA GLANDE THYROÏDE, RAPPORTS AVEC LE CYCLE SEXUEL ET LA CROISSANCE

L'étude de la thyroïde chez les Nototheniidae ne peut être complète que si l'on envisage le point de vue physiologique de son fonctionnement. Nous avons déjà vu que les follicules sont massés les uns contre les autres en une glande bien individualisée, mais l'absence d'enveloppe conjonctive complète interdit toute thyroïdectomie. Cependant le simple examen histologique réalisé précédemment est suffisant pour montrer que la thyroïde des Nototheniidae est manifestement très active : en effet une hauteur épithéliale de 20 à 30 microns, très fréquente chez ces espèces, n'existe que rarement chez les Poissons et n'a jamais été signalée chez les Téléostéens; M. OLIVEREAU [1949] ne cite une telle hauteur épithéliale que chez un Sélacien : *Scyllium canicula* L.

Dans ce paragraphe, nous envisagerons successivement l'influence des divers facteurs externes sur la thyroïde puis celle des facteurs internes endocriniens (principalement rapports entre glandes sexuelles et thyroïde). Enfin nous aborderons le problème des corrélations entre croissance, cycle sexuel et cycle thyroïdien. Les résultats portent surtout sur les espèces antarctiques dont nous avons mieux suivi le cycle biologique pendant plus d'une année.

1. Influence des facteurs externes sur la thyroïde

Les facteurs externes, agissant sur le métabolisme des Poissons, sont nombreux, mais les principaux sont généralement l'état de nutrition, la température, la salinité et l'éclairement. Certes, bien d'autres facteurs doivent entrer en jeu, mais ces derniers sont ceux dont l'action est la plus manifeste.

a - État de nutrition

On sait depuis longtemps que l'état de nutrition peut faire varier l'activité de la thyroïde : le jeûne diminue cette activité. C'est ainsi que, chez *Salmo salar* L., les mâles rencontrés sur les frayères sont de deux types : des jeunes matures dont la thyroïde est très active et des adultes matures dont la thyroïde est inactive; or les conditions d'éclairement, température, état physiologique sont les mêmes dans les deux

cas; seul l'état de nutrition est différent : les jeunes mâles s'alimentent normalement alors que les vieux mâles n'ont pris aucune nourriture depuis le début de leur remontée en eau douce [M. FONTAINE *et coll.*, 1948].

Chez les Nototheniidae, nous avons vu (Chap. IV) que pour les trois espèces antarctiques, l'indice de réplétion accuse une très nette diminution de juin à septembre :

T. bernacchii : 0,7 p. 100 contre 1 p. 100 d'octobre à mars
T. hansonii : 0,9 p. 100 contre 2,1 p. 100 d'octobre à mars
N. coriiceps neglecta : 0,5 p. 100 contre 1,5 p. 100 d'octobre à mars.

Or c'est à cette même période que la glande thyroïde est en hypoactivité. Le facteur nutrition n'est certainement pas la seule cause de cette hypoactivité et il est difficile sinon impossible de le séparer des facteurs suivants sans l'aide de l'expérimentation sur des élevages.

b - Facteur température

De nombreux travaux ont précisé l'influence de la température sur l'activité thyroïdienne chez les Vertébrés, mais les résultats sont extrêmement variables d'un groupe animal à l'autre.

Chez les homéothermes (Mammifères et Oiseaux), de nombreuses observations aboutissent à la même conclusion, à savoir qu'un animal, maintenu à basse température, réagit par une augmentation de l'activité fonctionnelle et histologique de la glande thyroïde. Dans ce cas, le rôle primordial des hormones thyroïdiennes est d'accroître la consommation d'oxygène et le métabolisme basal.

Par contre chez les poikilothermes, les résultats sont loin d'être aussi concordants : chez les Batraciens, tous les auteurs concluent comme pour les homéothermes à une activation thyroïdienne par abaissement de la température du milieu ambiant [A.H. MORGAN & C.H. FALES, 1942]. Pour les Reptiles au contraire, E. EGGERT [1936], chez différentes espèces de Lézards, observe qu'un abaissement de la température réduit l'activité thyroïdienne.

En ce qui concerne les Poissons, M. BLANC et J. BUSER [1949] ont montré que chez le Poisson-chat, *Ictalurus melas* (Raf.), une élévation de la température active la thyroïde et que réciproquement sa diminution entraîne une hypoactivité thyroïdienne. M. OLIVEREAU [1955] n'a pas retrouvé ce résultat chez le Poisson-chat, et n'a pas pu mettre en évidence une hyperactivité thyroïdienne chez la Tanche, *Tinca tinca* L., l'Anguille *Anguilla anguilla* L. et la Truite *Salmo irideus* Gibbons, pour des températures variant de 20 à 23° C.

Par contre, chez la Tanche, une forte activation thyroïdienne apparaît lorsque la température est abaissée à + 5° C. De même, E.J.W. BARRINGTON et A.J. MATTY [1954] ont montré que chez le Vairon, *Phoxinus phoxinus* (L.), l'épithélium folliculaire est élevé en hiver et très bas en été.

Les résultats chez les Poissons semblent donc assez contradictoires et variables suivant les espèces. Remarquons ici que l'absence de réaction dans l'aspect histologique de la thyroïde n'est pas forcément un signe d'absence d'hyperactivité : en effet, J. LELOUP [1959] observe une action *biochimique* très nette de l'élévation de température chez l'Anguille femelle, alors que M. OLIVEREAU n'observe aucune action *histologique* chez les mâles placés dans les mêmes conditions.

En réalité, chez la plupart des espèces, le fonctionnement thyroïdien doit être maximal lorsque la température de l'eau est voisine de la température préférentielle du Poisson. C'est ce qui expliquerait la forte activité thyroïdienne observée chez les Poissons polaires malgré le froid extrême du milieu dans lequel ils vivent. Les Poissons arctiques [travaux de P.F. SCHOLANDER *et coll.*, 1953] montrent une assez grande résistance aux variations de température puisque la chute de leur taux de métabolisme ne se produit qu'à 10 ou 15 degrés au-dessus de la température du milieu naturel. Par contre, les Nototheniidae, principaux représentants des Poissons antarctiques, et *Trematomus bernacchii* en particulier, sont strictement sténothermes. *T. bernacchii* vit dans un milieu dont la température reste toute l'année comprise entre $-1,9^{\circ}$ et $-0,5^{\circ}$ C; si artificiellement on élève la température d'un aquarium où est élevé *T. bernacchii*, on constate [D.E. WOHLSCHLAG, 1960] que la température léthale est $+1,5^{\circ}$ C; donc l'intervalle de température supporté par cette espèce est très restreint : environ $3,5^{\circ}$ C. D.E. WOHLSCHLAG a montré que le taux de métabolisme croît depuis $-1,9^{\circ}$ jusqu'à 0° et que, dès $+0,4^{\circ}$ C, il accuse une baisse rapide. Le taux de métabolisme à 0° est plus élevé pour *T. bernacchii* que pour les espèces arctiques, mais, par contre, il est plus bas que ce qui est rapporté par S.A. OLSEN [1955] sur les Poissons de Géorgie du Sud. Les espèces subantarctiques provenant des îles Kerguelen montrent une résistance plus grande que *T. bernacchii* aux variations de température : vivant normalement à des températures comprises entre $+2$ et $+8^{\circ}$ C, il a été possible de les acclimater en aquarium à une température atteignant $+13^{\circ}$ C. Par contre, ces trois espèces subantarctiques ne supportent pas des températures inférieures à 0° C.

Quelques mesures du métabolisme respiratoire ont pu être faites en février 1966 sur les trois espèces subantarctiques. Les chiffres moyens obtenus sont les suivants pour une température ambiante de $+10^{\circ}$ C (consommation d'oxygène en milligrammes par heure et par kilogramme) :

<i>Notothenia cyanobrancha</i>	110 mg/heure/kg
<i>Notothenia rossii</i>	100 mg/heure/kg
<i>Notothenia macrocephala</i>	93,2 mg/heure/kg

Ces chiffres montrent que ces trois espèces ont un taux de métabolisme nettement plus élevé que les espèces antarctiques telles que *T. bernacchii* : 53 à 85 mg O₂/heure/kg [d'après D.E. WOHLSCHLAG, 1964a].

La théorie généralement admise est que les basses températures freinent le métabolisme et diminuent l'activité thyroïdienne mais nous pensons qu'il convient de faire une distinction entre Poissons *adaptés* au froid, tels que les Poissons polaires, et Poissons *acclimatés* au froid, tels que ceux utilisés dans les expérimentations citées plus haut : M. BLANC et J. BUSER, M. OLIVEREAU, J. LELOUP, E.J.W. BARRINGTON et A.J. MATTY.

Les Poissons polaires sont adaptés au froid, ce qui implique que leur métabolisme et leur fonctionnement thyroïdien sont plus élevés aux basses températures que le métabolisme et le fonctionnement thyroïdien des Poissons adaptés aux plus hautes températures mais acclimatés aux basses températures. Les explications physiologiques de l'adaptation au froid sont encore mal définies; de nombreux travaux sont en cours [P.F. SCHOLANDER, D.E. WOHLSCHLAG] et il est nécessaire de faire des expérimentations en aquarium.

Cependant, si l'on comprend aisément que, même aux très basses températures, l'activité thyroïdienne puisse être importante, il est difficile d'imaginer que la température agisse sur le cycle thyroïdien des Poissons antarctiques : en effet, la stabilité thermique est telle que l'amplitude annuelle ne dépasse jamais $1,5^{\circ}$ C en Terre Adélie et 5° C aux îles Kerguelen.

c - Facteur salinité

Les travaux concernant l'influence de la salinité sur l'activité de la glande thyroïde des Téléostéens sont peu nombreux mais cependant on sait le rôle important joué par les changements de milieu sur le fonctionnement thyroïdien, en particulier chez les Poissons migrateurs amphibiotiques : M. FONTAINE et ses collaborateurs ont précisé que le Saumon ou l'Anguille présentent un hyperthyroïdisme juste avant ou au moment du changement de milieu, eau douce à eau de mer ou inversement.

M. OLIVEREAU [1948] a montré sur *Muranea helena* L. et *Labrus bergylta* Asc. que l'abaissement de la salinité provoque dans la thyroïde l'apparition de très nombreuses vacuoles de résorption ainsi qu'une forte prolifération de l'épithélium thyroïdien; cependant, au bout de quelques jours, l'animal s'adapte et la thyroïde reprend son aspect normal si la salinité reste constante et ne continue pas à varier.

Ainsi, une activation de la thyroïde est provoquée par les *variations* de salinité du milieu. Ce ne sont pas les faibles salinités ou les fortes salinités qui entrent en jeu mais les changements brusques de la teneur en sels.

Au cours du premier chapitre de ce travail, il a été indiqué que la salinité des eaux en Terre Adélie subit d'une part une chute rapide en janvier, au moment de la fonte des icebergs, passant de $34,7\text{‰}$ à $34,1\text{‰}$, d'autre part des variations importantes au cours des mois d'août, septembre et octobre, dues aux gels et dégels successifs de la glace de mer : la salinité oscille alors entre 34‰ et $34,6\text{‰}$ (fig. 10 et 11).

La chute de janvier concorde avec le maximum d'activité de la glande thyroïde chez les trois espèces étudiées et les variations d'août à octobre correspondent à la reprise de l'activité glandulaire après le repos hivernal des mois de mai à juillet. Il semble donc qu'il y ait une étroite corrélation entre l'activité thyroïdienne et les variations de la salinité de l'eau de mer. Dans un milieu stable, les moindres variations de l'un des facteurs doivent avoir des répercussions physiologiques importantes sur les Poissons.

d - Facteur lumière

Les travaux concernant l'influence de la lumière sur la physiologie ou le comportement des Poissons ne permettent pas de donner une loi générale et les modalités de cette action restent encore peu précises : J. BUSER et M. BLANC [1949] ont observé que, chez le Poisson-chat, la lumière, par l'intermédiaire des glandes endocrines, peut déclencher la régénération des nageoires mais qu'apparemment la glande thyroïde ne subit pas de modifications profondes. Au contraire, les glandes sexuelles seraient fortement activées par une illumination intense de l'animal. A.B. MEDLEN [1951] constate que la lumière a un rôle mineur dans la régulation de la reproduction de *Gambusia affinis* (Baird & Girard); il reconnaît par contre que la température est un important facteur écologique. Chez *Fundulus heteroclitus* (L.), MATTHEWS [1939] observe que la lumière n'est pas indispensable à l'activation des testicules puisque ceux-ci se développent normalement, même chez les Poissons maintenus à l'obscurité totale.

P. RASQUIN [1949] étudiant l'action de la lumière et de l'obscurité sur des formes voisines mais d'habitats différents, constate que le Poisson de rivière *Asiyanax mexicanus* (Philippi), placé à l'obscurité, montre une hyperactivité thyroïdienne mais une réduction des glandes sexuelles. Par contre l'espèce voisine, cavernicole, *Anoptichthys jordani* H. & I. montre une légère activation thyroïdienne après exposition à la lumière.

Chez la Tanche, M. OLIVEREAU [citée par J. LELOUP et M. OLIVEREAU, 1951], observe qu'un éclairage artificiel permanent provoque une activation thyroïdienne importante en quelques jours.

Toutes ces observations sont parfois contradictoires, mais il en résulte cependant que l'éclairement est un facteur très important dans certains cas et pour certaines espèces. Il semble que le rôle de la lumière soit comparable à celui de la salinité, c'est-à-dire que ce sont les changements d'éclairement qui exercent une influence sur la thyroïde et la physiologie générale et non l'éclairement ou l'obscurité par eux-mêmes. Ceci est surtout caractérisé par les expérimentations de P. RASQUIN.

En ce qui concerne les Nototheniidae, la thyroïde est en hyperactivité pendant la période d'éclairement maximale, c'est-à-dire en décembre, janvier, février, et son minimum d'activité se situe au moment où l'éclairement des eaux est nul en raison de la présence de la glace de

mer ou de la faible hauteur du soleil au-dessus de l'horizon. Cependant en octobre, au moment de la reprise de l'activité thyroïdienne, l'éclairement du milieu est toujours faible ou nul, aussi l'action de ce facteur est liée étroitement à l'action des autres facteurs et en particulier des hormones endocriniennes. M. OLIVEREAU [1960] a montré l'importance des relations hypophyso-thyroïdiennes chez les Poissons et il semble que la lumière agisse d'abord sur l'hypophyse dont la décharge rapide de thyrostimuline entraîne l'activation de la thyroïde.

L'ensemble des conditions physico-chimiques du milieu marin antarctique montre que ces eaux ont une forte ressemblance avec les eaux océaniques profondes : grande stabilité des températures, basses températures, salinité faible, lumière faible ou nulle; seule la pression en est différente. Il est donc intéressant de comparer cette étude des Nototheniidae avec ce que l'on connaît des Poissons bathybenthiques : malheureusement, à notre connaissance, ce sujet n'a été abordé que par P. BOUGIS et M. RUIVO sur *Benthocometes robustus* Goode & Bean [1954] et sur *Bathypterois dubius* Vaillant [1957], et par R. MOTAIS [1960] sur *Trachyrhynchus trachyrincus* Risso. Il faut cependant remarquer que ces trois Poissons sont méditerranéens, or les conditions physico-chimiques des grands fonds méditerranéens sont légèrement différentes de celles des profondeurs océaniques : en particulier température constante à 13° (et non à 2°) et salinité plus élevée. Les deux premiers auteurs constatent que les thyroïdes de *Benthocometes robustus* et de *Bathypterois dubius* ont une activité très faible, mais leur étude ne porte que sur un seul exemplaire de chaque espèce. Au contraire, le travail de R. MOTAIS montre que la thyroïde de *Trachyrhynchus trachyrincus* offre un volume glandulaire normal et une activité cyclique souvent très grande, résultats tout à fait comparables à ceux que nous avons obtenus chez les Nototheniidae.

En résumé, il semble que les facteurs physico-chimiques externes, agissant sur le cycle thyroïdien, sont essentiellement l'état de nutrition, les variations de salinité et d'éclairement; la température, dont le rôle est incontestable dans les régions tempérées, n'agit pas sur le cycle thyroïdien des Nototheniidae mais n'est pas non plus un facteur limitatif de leur activité thyroïdienne, car ces Poissons sont adaptés aux basses températures. Chez ces espèces, le froid serait plutôt un facteur entraînant une très forte activité glandulaire.

2. Thyroïde et cycle sexuel

De nombreuses données existent sur les rapports entre le cycle thyroïdien et le cycle sexuel chez les Vertébrés.

Alors que chez les homéothermes, les Reptiles et les Batraciens, la reproduction s'accompagne toujours d'un hyperfonctionnement thyroïdien, chez les Poissons, les rapports entre gonades et thyroïde sont plus complexes et les principaux résultats ont été très bien résumés par M. OLIVEREAU [1954] : « Chez les Poissons, les Sélaciens manifestent un hyperfonctionnement thyroïdien pendant la reproduction,

alors que le phénomène inverse se produit chez presque tous les Téléostéens ovipares étudiés jusqu'ici; par contre, les Téléostéens vivipares, tels *Lebistes reticulatus*, se comportent sensiblement comme des Sélaciens».

Chez les Nototheniidae, le phénomène semble assez complexe : *Trematomus bernacchii* offre une période de fraie assez hâtive puisqu'elle se situe au cours de la deuxième quinzaine d'octobre, c'est-à-dire au « printemps » austral. Pour cette espèce, il semble possible de parler d'antagonisme entre l'activité thyroïdienne et l'activité sexuelle, ce qui correspond à l'ensemble des données bibliographiques concernant les Téléostéens : en effet, la thyroïde est en hypoactivité au moment (juillet) où les glandes sexuelles s'accroissent beaucoup; la ponte (octobre) coïncide avec la reprise de l'activité thyroïdienne et le maximum de cette activité (janvier) correspond à la reprise de la maturation des ovules; nous avons en effet observé (chapitre V) que le repos sexuel est très bref et que la maturation ovulaire est très longue (janvier à octobre). Si une relation existe entre cycle thyroïdien et cycle sexuel chez *T. bernacchii*, il semble que ce soit une influence mutuelle : la thyroïde agirait sur les gonades en janvier pour le début de l'ovogenèse et les gonades en retour pourraient déclencher la reprise de l'activité thyroïdienne en octobre.

Mais si l'on considère les deux autres espèces antarctiques, le problème se complique : en effet, *Trematomus hansonii* se reproduit en janvier et février alors que l'activité thyroïdienne a repris en octobre comme pour *T. bernacchii*; quant à *Notothenia coriiceps neglecta*, la ponte a lieu également en janvier mais la reprise de l'activité thyroïdienne ne s'effectue qu'en novembre. Alors que chez *T. bernacchii* la ponte et la reprise de l'activité glandulaire sont simultanées, chez *T. hansonii* la ponte précède de quatre mois cette reprise d'activité et de deux mois chez *N. coriiceps neglecta*. Ainsi, chez ces deux dernières espèces, il est difficile de parler d'antagonisme ou de parallèle entre les cycles thyroïdien et sexuel : les gonades et la thyroïde atteignent simultanément leur maximum d'activité mais le repos sexuel s'étend à la fois sur les phases d'hyperactivité et d'hypoactivité thyroïdienne.

Il est ainsi difficile de mettre en évidence les rapports existants entre ces deux manifestations physiologiques et il est fort possible que cycle sexuel et cycle thyroïdien dépendent tous deux d'un troisième paramètre, par exemple l'activité hypophysaire, et que ces deux cycles n'aient aucune influence l'un sur l'autre.

3. Croissance des Nototheniidae et ses rapports avec le cycle sexuel et le cycle thyroïdien

Bien que le milieu écologique dans lequel vivent les Nototheniidae soit très stable, surtout du point de vue thermique, nous avons vu que la croissance de ces Poissons est saisonnière : les otolithes et les écailles sont marqués par des arrêts de croissance très nets et le taux de crois-

sance est maximal de novembre à février ou mars, c'est-à-dire au moment où la glande thyroïde est hyperactive, quelle que soit l'espèce. C'est aussi la période où l'intensité d'éclairement des eaux est maximale.

Cette concordance entre le cycle de croissance et le cycle thyroïdien est général à tous les Téléostéens et en accord avec les données bibliographiques.

Au chapitre III, nous avons déjà signalé certains rapports existant entre croissance et cycle sexuel. Il convient de détailler davantage cette question. Il est intéressant de se référer à la littérature pour savoir si les phénomènes constatés chez les Nototheniidae ont déjà été décrits chez d'autres espèces.

J. LELOUP et M. OLIVEREAU [1951] ont montré qu'il existe une différence de taille entre les petites Roussettes, *Scyllium canicula* L. de la Méditerranée et celles de la Manche. La taille limite atteinte par les exemplaires méditerranéens est inférieure à celle atteinte par les exemplaires de la Manche et la différence est en relation étroite avec une taille à la maturité sexuelle plus faible chez les premiers. De même, P. BOUGIS [1952] observe qu'à une taille plus grande chez *Mullus surmuletus* L. correspond une maturité sexuelle tardive, alors qu'à une taille plus faible chez *M. barbatus* L. correspond une puberté précoce. C.F. HICKLING [1933] démontre le rôle de l'âge de la maturité sexuelle chez *Merluccius merluccius* (L.) : mâles et femelles ont des croissances identiques pendant les trois premières années puis les femelles prennent l'avantage sur les mâles, or ces derniers atteignent la maturité sexuelle à l'âge de trois ans, alors que les femelles ne sont matures qu'à neuf ans. De même, chez *Clupea harengus* L., la longueur maximale varie suivant la zone de pêche [J. LE GALL, 1935] : les Harengs dans la Baltique atteignent 20 centimètres (maturité sexuelle à 2 ans), en mer du Nord 25 centimètres (maturité à 3 ou 4 ans), sur les côtes de Norvège 30 centimètres (maturité à 7 ans).

Les exemples pourraient être encore nombreux mais ces quatre cas suffisent à montrer que le développement sexuel exerce généralement une action retardatrice sur la croissance. La puberté apparaissant plus ou moins tôt, exerce son action retardatrice plus ou moins tôt, ce qui entraîne une taille limite maximale plus ou moins basse.

Chez les Nototheniidae on retrouve ce résultat général, et le tableau 70 permet de comparer l'âge d'apparition de la maturité sexuelle ($M.S.$) et la longueur théorique maximale atteinte (L_{∞}) par chaque sexe pour les six espèces étudiées.

Les expériences de G. SVAERDSON [1943] et de M. HAMON [1946] ont expliqué cette action retardatrice du développement sexuel. G. SVAERDSON sur *Lebistes reticulatus* (Peters) a obtenu un retard de croissance sur les individus immatures, par action des hormones sexuelles, œstrogène ou testostérone; sur les individus matures, la testostérone accélère la croissance des femelles et l'œstrogène accélère celle des mâles. M. HAMON

TABLEAU 70

	M.S. (années)		L_{∞} (mm)	
	mâles	femelles	mâles	femelles
<i>T. bernacchii</i>	4	5	275	350
<i>T. hansonii</i>	5	6	305	450
<i>N. coriiceps</i>				
<i>neglecta</i>	6	7	∞	∞
<i>N. cyanobrancha</i>	3	3	335	335
<i>N. rossii</i>	5	6	800	900
<i>N. macrocephala</i>	4 ou 5	4 ou 5	400	400

sur *Gambusia hobrooki* Günther obtient également un retard de croissance chez les immatures et une accélération chez les mâles adultes par action de la folliculine.

Ainsi, c'est bien la production des hormones sexuelles, à partir de la puberté, qui retarde la croissance chez les Poissons.

Pour conclure cette discussion sur la thyroïde des Nototheniidae, et ses rapports avec la croissance et le cycle sexuel, nous pouvons dire que les corrélations entre facteurs externes, facteurs internes et croissance sont très complexes. Cependant nous avons pu dégager de tout ceci que les basses températures ont un rôle non pas limitatif mais favorable à une forte activité thyroïdienne. La croissance est nettement sous contrôle des hormones thyroïdiennes et sexuelles, thyroïde et gonades ont probablement peu de rapports entre elles et la sécrétion de leurs hormones est sans doute réglée par l'hypophyse, elle-même influencée par les facteurs externes dont les principaux sont la salinité, l'état de nutrition et la lumière. Le facteur éclaircissement est celui dont les variations sont les plus grandes dans les mers australes et en particulier en Terre Adélie.

CONCLUSIONS ET RÉSUMÉ

Les observations que nous avons pu faire au cours d'un hivernage en Terre Adélie (1960-62) et de deux campagnes d'été aux îles Kerguelen (1963-64 et 1965-66) nous ont permis d'apporter de nouveaux éléments à la connaissance des Poissons antarctiques de la famille des Nototheniidae.

1. L'étude du climat si particulier de ces deux régions de l'hémisphère austral a montré l'influence des variations de la température atmosphérique sur le biotope marin considéré. Le climat spécialement rude en Terre Adélie agit sur le milieu marin surtout par l'intermédiaire de la glace de mer dont la présence ou l'absence est déterminante pour la luminosité et la teneur en oxygène des eaux. Les conditions de vie des Poissons en Terre Adélie sont voisines (pression exceptée) des conditions rencontrées dans les grandes profondeurs océaniques : température constante, salinité et teneur en oxygène faibles, luminosité nulle ou presque, pH peu alcalin.

Aux Kerguelen, dans la zone étudiée, les facteurs physico-chimiques des eaux permettent de comparer celles-ci aux eaux océaniques subantarctiques : homothermie, salinité très faible, forte teneur en oxygène, pH faiblement alcalin.

2. Six espèces ont été choisies comme base de cette étude : deux appartiennent au genre *Trematomus* et quatre au genre *Notothenia*. Trois espèces proviennent de Terre Adélie et trois des Kerguelen. La distinction entre les deux genres est difficile et, bien que fondée sur un caractère ostéologique, elle semble actuellement assez arbitraire. Les espèces, très voisines, sont cependant facilement reconnaissables. Mais leur étude au moyen de la taxinomie numérique (méthode des « unités taxinomiques opérationnelles ») devrait apporter des précisions sur les relations entre les diverses espèces et sur la valeur des genres. L'une des espèces du genre *Notothenia*, *N. cyanobrancha* semble plus proche des deux *Trematomus* que des trois autres *Notothenia*.

L'étude biométrique de ces Poissons a abouti en particulier à l'établissement des relations entre le poids et la longueur standard. Ces relations montrent que les Nototheniidae ont une croissance très lente, tout particulièrement en ce qui concerne les espèces antarctiques.

Un rapide aperçu de la biogéographie des Nototheniidae nous a permis de définir une zone antarctique divisée en deux régions (« haute » et « basse ») et une zone antarctique avec deux districts (« Magellani-

que » et « Kerguelen-Macquarie »). Les six espèces ne représentent qu'une faible partie de la diversité des espèces antarctiques mais sont typiques de la principale famille (Nototheniidae) dont la plupart des représentants sont des Poissons benthiques, côtiers. Cependant, parmi les Nototheniidae, on rencontre également des espèces pélagiques, des espèces bathybenthiques et même des espèces abyssales. Cette famille endémique de l'Antarctique a donc évolué en occupant toutes les niches écologiques vacantes.

3. Après avoir décrit les techniques employées pour l'étude de la croissance (lecture simultanée des écailles et des otolithes), la description des courbes de croissance montre que ses manifestations ne sont pas identiques chez toutes les espèces de la famille. Les six espèces ont une croissance très lente mais quatre espèces (*T. bernacchii*, *T. hansonii*, *N. coriiceps neglecta* et *N. cyanobranca*) ont une croissance extrêmement lente puisque leur longueur standard n'augmente que de 30 à 40 millimètres par an chez les individus jeunes et 15 à 20 millimètres par an chez les sujets âgés. Les deux autres espèces (*N. rossii* et *N. macrocephala*) ont une croissance relativement plus rapide : la longueur standard peut augmenter de 60 à 65 millimètres par an chez les jeunes.

La croissance de ces Poissons, continue toute la vie, a cependant tendance à se ralentir avec l'âge, sauf chez *N. coriiceps neglecta* chez lequel le taux de croissance reste constant toute la vie, à partir de la maturité sexuelle. Exception faite pour *N. cyanobranca* et *N. macrocephala*, la nature du sexe agit sur la croissance : les femelles atteignent des tailles plus importantes que les mâles pour un même âge et les femelles ont une longévité plus grande que les mâles. Ces deux caractères sont liés au fait que les mâles atteignent leur maturité sexuelle un ou deux ans avant les femelles, sauf chez *N. cyanobranca* et *N. macrocephala*.

4. L'observation du régime alimentaire des Nototheniidae, étudié au moyen d'une méthode mixte et caractérisé pour chaque espèce par un « coefficient alimentaire » tenant compte simultanément du poids et du nombre des proies, montre que les espèces envisagées, malgré un habitat commun, ont un régime spécifique. Cependant certains caractères sont communs aux trois espèces de Terre Adélie : nécrophagie et suralimentation hivernale qui semble être une adaptation au froid. Les trois espèces antarctiques ne présentent pas ces deux caractères, sauf *Notothenia cyanobranca* qui peut être accessoirement nécrophage.

Toutes les espèces montrent une phase de jeûne au moment de la reproduction mais aucune variation saisonnière dans le choix des proies n'a été mise en évidence. Ces Poissons sont essentiellement carnivores avec un régime varié (surtout des Crustacés Isopodes et Amphipodes) mais certains sont en même temps gros consommateurs d'Algues.

5. L'étude des cycles sexuels a mis en évidence que les modes de reproduction varient d'une espèce à l'autre. Certaines espèces (Terre Adélie) pondent au début du printemps ou de l'été austral, les autres (Kerguelen) pondent à la fin de l'été austral. Les modalités de la reproduction sont diverses : les deux espèces de *Trematomus* et *Notothenia cyanobranca* sont sédentaires toute leur vie, alors que les trois autres *Notothenia* sont migrateurs au moment de la reproduction ; leurs alevins sont pélagiques et seuls les individus immatures sont littoraux. Nous avons pu mettre en évidence le mode de reproduction très particulier de *N. cyanobranca* dont la date de ponte est fonction de l'âge des femelles : les femelles matures pour la première fois pondent en février, les autres en mai.

La comparaison des variations de poids du foie avec les cycles sexuels nous a amené à préciser les notions définies par P. BOUGIS en 1952 : un véritable type « *Mullus* » a pu être établi pour le cycle hépatique des mâles. Les différentes espèces se répartissent entre les deux types extrêmes « *Mullus* » et « *Gadus* ». Le type « *Mullus* » caractérise les deux *Trematomus* et les femelles de *Notothenia coriiceps neglecta*.

6. Enfin dans un dernier chapitre, nous avons étudié en détail l'anatomie et le cycle annuel de la glande thyroïde de *Trematomus bernacchii*. Les cinq autres espèces ont également été étudiées, mais en se référant sans cesse à *T. bernacchii*. Nous avons été amené ainsi à envisager les relations entre cycle thyroïdien, cycle sexuel et croissance en fonction des facteurs externes physico-chimiques ou internes endocriniens. Il en résulte que les basses températures jouent un rôle certain sur l'activité thyroïdienne mais leur action, loin d'être limitative, est plutôt favorable à une forte activité thyroïdienne. Les variations de salinité et de luminosité, surtout importantes en Terre Adélie ont une influence primordiale sur le cycle thyroïdien des espèces antarctiques. Il convient de constater que les trois Poissons antarctiques possèdent un métabolisme plus bas que les trois Poissons subantarctiques mais ont une activité thyroïdienne plus grande. Nous pensons qu'il s'agit là d'une adaptation physiologique aux basses températures.

Ces Poissons, adaptés à des conditions écologiques bien particulières, ont des réactions biologiques (croissance, cycle sexuel, cycle thyroïdien) beaucoup plus vives que des Poissons (d'eaux tempérées par exemple) qui seraient acclimatés aux mêmes conditions écologiques.

Ce travail nous a donc permis de préciser les principales caractéristiques biologiques de six espèces de Nototheniidae et nous avons pu constater qu'elles sont très variées au sein d'une même famille pourtant très homogène. Bien que dans une même aire géographique les espèces aient des caractères communs, tout au long de ce travail nous avons pu montrer que *Notothenia cyanobranca* (Kerguelen) peut être rapproché des deux *Trematomus* (Terre Adélie) et que, réciproquement, *Notothenia coriiceps neglecta* (Terre Adélie) possède des caractères biologiques voisins de *N. rossii* et de *N. macrocephala* (Kerguelen).

SUMMARY

Observations made while wintering in Adélie Land (1.1.60 to 15.2.62) and during two summers spent in the Kerguelen Islands (1963-64 and 1965-66) have enabled the author to shed some new light on our knowledge of antarctic fishes. The Nototheniidae are the dominant family here where they represent about 60 per cent of the species and almost all the individuals in the two studied regions.

The author deals successively with the following points :

1. A study of the very specific climate of these two regions of the southern hemisphere demonstrated the influence that atmospheric temperature variations had on the marine biotope under examination. The particularly harsh climate of Adélie Land reacts upon the marine environment especially through the medium of sea ice, the presence or absence of which is the determining factor for the luminosity, salinity and oxygen content of the water. The conditions under which fish live in Adélie Land waters are, with the exception of pressure, very similar to those found at great ocean depths : constant temperature, low salinity, low oxygen content, luminosity zero or almost and a slightly alkaline pH. In the area studied off Kerguelen Islands, the physicochemical properties of the water were : uniform temperature, very low salinity, high oxygen content and a slightly alkaline pH.

2. Six species were chosen as a base for this study, two belonging to the genera *Trematomus* (Adélie Land) and four to *Notothenia* (Adélie Land and Kerguelen). The distinction between these two genera is difficult and, although osteologically based, fairly arbitrary. For instance, *Notothenia cyanobrancha* seems to be closer to the two *Trematomus* than to the three other *Notothenia*.

A biometric examination of these fishes showed in particular that there was a relationship between weight and standard length and that the Nototheniidae grew very slowly, especially the antarctic species.

From a rapid survey of the biogeography of the coastal benthic Nototheniidae it was possible to define an *antarctic zone* consisting of two regions ("high" and "low") and an *antiboreal zone* with two districts ("Magellanic" and "Kerguelen-Macquarie").

3. Growth curves with the aid of scales and otoliths observations showed that growth was not the same for all the species of the family. The six species are very slow growing, but four of them (*T. bernacchii*,

T. hansonii, *N. coriiceps neglecta* and *N. cyanobrancha*) are extremely slow growers (30 to 40 mm per year in the young and 15 to 20 mm in the adults), while the two other species (*N. rossii* and *N. macrocephala*) are relatively fast growers (60 to 65 mm yearly in the young).

Growth in these fishes, although continuing throughout their lives, has a tendency to slow down with age, except with *N. coriiceps neglecta* whose growth after reaching sexual maturity remains constant for the rest of its life. With the exclusion of *N. cyanobrancha* and *N. macrocephala*, sex influences growth : the females are larger than the males of the same age and they live longer, these two characteristics being closely linked with the fact that the males become sexually mature one or two years in advance of the females.

4. A study of the feeding habits of the Nototheniidae made by a mixed method, and defined for each species by a "nutritional coefficient" which takes into consideration both the weight and the number of preys, showed that the species under examination, although sharing a common habitat, adopted specific feeding behaviour. Certain characteristics were, however, common to the three Adélie Land species : necrophagia and winter overfeeding which appears to be an adaptation to cold conditions. The three antiboreal species did not share these two characteristics except for *N. cyanobrancha* which was able to practise necrophagia.

5. A study of the sexual cycles showed that reproductive methods varied from one species to another. Some species (Adélie Land) spawn at the beginning of spring or of austral summer, others (Kerguelen) at the end of austral summer. The details of reproduction varied : the two species of *Trematomus* and *Notothenia cyanobrancha* are sedentary throughout their lives, while the other three *Notothenia* migrate to reproduce : their fry are pelagic and only the immature individuals are littoral. The reproductive behaviour of *N. cyanobrancha* is very specific, the spawning time being a function of the age of the female : mature females spawn for the first year in February and the years after in May.

6. In the last chapter, the author discusses in detail the anatomy and the annual cycle of the thyroid gland of the Nototheniidae and considers the relationships between the thyroid cycle, the sexual cycle and growth as functions of external physicochemical and internal endocrine factors. These fishes which are adapted to the specific ecological conditions have much more active biological reactions, such as, growth, sexual cycle, thyroid cycle, than fish from temperate waters, for example, which may have been acclimatized to the same ecological conditions.

Сравнительная биология некоторых антарктических рыб (Nototheniidae)

Краткое содержание

Наблюдения, произведенные в течение зимнего пребывания на земле Адели (1-1-60 до 15-2-62) и двухлетних кампаний на островах Кергелен (1963-64 и 1965-66), позволили автору доставить новые элементы относительно познания антарктических рыб. Семейство Nototheniidae преобладает в Антарктике: оно представляет в двух изучаемых областях примерно 60% видов и почти все индивидуумы.

Автор касается последовательно следующих статей:

1. Изучение особенного климата этих двух областей южного полушария показало влияние изменений атмосферной температуры на изучаемом морском биотопе. Особенно суровый климат на земле Адели действует на морскую среду главным образом через посредство морского льда, присутствие или отсутствие которого определяет сияние, содержание солей и кислорода воды. Условия жизни рыб при земле Адели близки (за исключением давления) к условиям, встречаемым в больших океанских глубинах: постоянная температура, небольшое содержание солей и кислорода, почти никакого сияния, слабо-щелочной рН. У островов Кергелен, в изучаемой зоне, физико-химическая характеристика вод следующая: гомотермия, малое содержание солей, высокое содержание кислорода, слабо-щелочной рН.

2. Выбраны были шесть видов как основа настоящего исследования: два принадлежат виду *Trematomus* (Земля Адели) и *Notothenia* (Земля Адели и острова Кергелен). Различие между этими двумя видами затруднительно, причем, хотя оно основано на остеологическом характере, довольно произвольно. Таким образом *Notothenia cyanobrancha* кажется более близким к двум *Trematomus*, чем три другие *Notothenia*.

Биометрическое исследование этих рыб привело, в частности, к установлению связей между стандартным весом и длиной. Эти отношения показывают, что Nototheniidae растут очень медленно, в особенности что касается антарктических видов.

Быстрый обзор биогеографии прибрежных бентических Nototheniidae позволил определить антарктическую зону, разделенную на две области ("высокую" и "низкую") и антисеверную зону с двумя областями ("магеллановой" и "Кергелен-Макуарис").

3. Благодаря одновременному изучению чешуи и отолитов, описание кривых роста показывает, что он не одинаков для всех видов семейства. Шесть видов растут очень медленно, а четыре вида (*T. bernacchii*, *T. hansonii*, *N. coriiceps* и *N. cyanobrancha*) растут чрезвычайно медленно/30-40 мм ежегодно у молодых и 15-20 мм у взрослых/. Два других вида (*N. rossii* и *N. macrocephala*) растут сравнительно быстро/60-65 мм ежегодно у молодых/.

Рост этих рыб продолжается всю жизнь, но имеет тенденцию замедляться с возрастом, за исключением у *N. coriiceps neglecta*, у которого степень роста остается постоянной всю жизнь, начиная с половой зрелости. За исключением *N. cyanobrancha* и *N. macrocephala*, природа пола действует на рост: самки достигают больших размеров, чем самцы того же возраста и самки живут дольше чем самцы; эти две характеристики тесно связаны с фактом, что самцы достигают половой зрелости на год или два раньше самок.

4. Наблюдение режима питания Nototheniidae, изученного с помощью смешанного метода и характеризованного для каждого вида "коэффициентом питания" учитывая одновременно вес и число добычи, показывает, что изучаемые виды, несмотря на общие жилищные условия, имеют специфический режим. Однако, некоторые характеристики, общие у трех видов Земли Адели; некрофагия и усиленное питание зимой, которое служит вероятно защитой против холода. Три антисеверных вида не представляют этих двух характеристик, за исключением *N. cyanobrancha*, который может также быть некрофагом.

5. Исследование половых циклов выявило, что образы размножения меняются от одного до другого вида. Некоторые виды (Земля Адели) кладут яйца в начале весны или северного лета, другие (Остр. Кергелен) в конце северного лета. Образы размножения различны: оба вида *Trematomus* и *Notothenia cyanobrancha* оседлые всю жизнь, тогда как три остальные *Notothenia* мигрируют во время размножения; их мальки пелагические и только не зрелые индивидуумы прибрежные. *N. cyanobrancha* представляет особенный вид размножения: срок кладки яиц - функция возраста самок: зрелые самки кладут яйца первый раз в феврале, остальные в мае.

6. Наконец, в заключение, автор детально изучает анатомию и ежегодный цикл щитовидной железы Nototheniidae, затем он рассматривает соотношения между щитовидным циклом, половым циклом и циклом роста в зависимости от внешних физико-химических факторов или внутренних эндокринных. У этих рыб, приспособленных к очень особенным экологическим условиям, биологические реакции (рост, половой цикл, щитовидный цикл) гораздо более выражены сравнительно с рыбами (например, в умеренных водах), которые были бы айллиматизированы в тех же экологических условиях.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADDISON (W.H.F.) & RICHTER (M.N.), 1932. — A note on the thyroid gland of the swordfish (*Xiphias gladius*, L.). *Biol. Bull., Woods Hole*, **63**, 3, pp. 472-476, 2 fig.
- ANDRIASHEV (A.P.), 1958. — Ichthyological investigations of the Soviet Antarctic expeditions (1955-58) and some problems of Antarctic zoogeography. *Inform. Biull. sov. antarkt. Exped. 1955-58*, **3**, pp. 63-66.
- ANDRIASHEV (A.P.), 1959. — Sur le nombre de vertèbres et quelques caractères ostéologiques des Poissons de l'Antarctique (d'après les radiographies). *Vop. Ikhtiol.*, **12**, pp. 3-7, 1 fig.
- ANDRIASHEV (A.P.), 1962. — Sur la position systématique des Poissons géants Nototheniidae du détroit de Mc Murdo (Antarctique). *Zool. Zh.*, **41**, 7, pp. 1048-1050.
- ANDRIASHEV (A.P.), 1963. — Large fish in the Antarctic. *Inform. Biull. sov. antarkt. Exped.*, **42**, p. 62.
- ANDRIASHEV (A.P.), 1964. — A general review of the Antarctic fish fauna. *Biol. Res. Sov. antarct. Exped. (1955-1958)*, **2**, pp. 335-386, 18 fig.
- ANDRIASHEV (A.P.), 1965. — A general review of the Antarctic fish fauna, in : *Biogeography and ecology in Antarctica*, pp. 491-550, 18 fig. — The Hague, W. Junk.
- ANDRIASHEV (A.P.) & TOKAREV (A.), 1958. — Degré de connaissance de l'ichthyofaune et but des recherches. *Travaux de l'expédition antarctique complexe de l'Académie des Sc. de l'U.R.S.S. Description de l'expédition n° 1 à bord du D.E. «OB» 1955-1956*, pp. 195-207. — Moscou.
- ARNAUD (P.), 1964. — Échinodermes littoraux de Terre Adélie (Holothuries exceptées) et Pélécytopodes commensaux d'Échinides antarctiques. *Publ. Expéd. pol. franç.*, **258**, 72 p.
- ARNAUD (P.), ARNAUD (F.) & HUREAU (J.-C.), 1967. — Bibliographie générale de biologie antarctique et subantarctique (Cétacés exceptés). *C.N.F.R.A.*, **18**, xvi-180 p. [6176 références]
- ARNAUD (P.) & HUREAU (J.-C.), 1966. — Régime alimentaire de trois Téléostéens Nototheniidae antarctiques (Terre Adélie). *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **66**, n° 1368, 24 p., 5 fig.
- BARRINGTON (E.J.W.) & MATTY (A.J.), 1954. — Seasonal variation in the thyroid gland of the minnow, *Phoxinus phoxinus* L., with some observations on the effect of temperature. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **124**, 1, pp. 89-95, 1 fig.
- BARSUKOV (V.V.) & PERMITIN (Y.E.), 1959. — Liste des récoltes ichthyologiques de la 2^e Expédition antarctique soviétique (Ichthyological collection list). *Soviet. ant. Exped.*, **6**, pp. 379-387.
- BELLISIO (N.B.), 1964. — Peces antárticos del sector argentino (Parte I). Taxinomia y biología de *Chaenocephalus aceratus* y *Notothenia neglecta* de Orcadas del Sur. — *Secretaria de marina, Servicio de hidrografía naval*. H. **900**, 90 p., 26 fig.
- BERTALANFFY (L. VON), 1933. — *Modern theories of development*. — London, Humphrey Milford.
- BERTALANFFY (L. VON), 1938. — A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.*, **10**, 2, pp. 181-213.
- BERTALANFFY (L. VON), 1950. — The theory of open systems in physics and biology. *Science*, **111**, n° 2872, pp. 23-29.
- BERTIN (L.), 1925. — Recherches bionomiques, biométriques et systématiques sur les Épinoches (Gastérostéidés). *Ann. Inst. océanogr., Paris*, (N.S.) **2**, pp. 1-204, 71 fig.
- BERTIN (L.) & ARAMBOURG (C.), 1958. — Systématique des Poissons in : *Traité de zoologie*, dir. par P.-P. Grassé, **13**, 3, pp. 1967-1983. — Paris, Masson.
- BLANC (M.), 1961 a — Poissons récoltés par le Dr. J. Isel au cours de la 8^e expédition antarctique française en Terre-Adélie (1957-1959), (Expéditions polaires françaises. Missions Paul-Émile Victor). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, (2) **33**, 4, pp. 380-383.
- BLANC (M.), 1961 b. — Les Poissons des Terres australes et antarctiques françaises. *Mém. Inst. sci. Madagascar (F)*, **4**, pp. 109-159, 51 fig.
- BLANC (M.) & BUSER (J.), 1949. — Action de la température sur l'ostéogénèse réparatrice chez les Poissons Téléostéens. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **74**, pp. 167-170.
- BLEGVAD (H.), 1917. — On the food of fish in the Danish waters within the Skaw. *Rep. Danish biol. Sta.*, **24**, pp. 17-72.
- BLEGVAD (H.), 1928. — Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Limfjord 1910-1927 with special reference to the plaice-food. *Rep. Danish biol. Sta.*, **34**, pp. 33-52, 2 fig., 1 carte.

- BLEGVAD (H.), 1930. — Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Kattegat with special reference to the plaice food. *Rep. Danish biol. Sta.*, **36**, pp. 3-55, 1 carte.
- BOUGIS (P.), 1949. — Rapport hépatosomatique et rapport gonasomatique chez *Mullus barbatus* L. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **74**, 6, pp. 326-330, 2 fig.
- BOUGIS (P.), 1952. — Recherches biométriques sur les Rougets (*Mullus barbatus* L., *Mullus surmuletus* L.). *Arch. Zool. exp. gén.*, **89**, 2, pp. 57-174, 59 fig.
- BOUGIS (P.) & RUIVO (M.), 1954. — Recherches sur le Poisson de profondeur *Benthocometes robustus* (Goode et Bean) (= *Pteridium armatum*, Doederlein) (Brotulidae). *Vie et Milieu*, suppl. 3 [Résultats des campagnes du « Pr Lacaze-Duthiers », I. Algérie 1952], 155-209, 33 fig.
- BOUGIS (P.) & RUIVO (M.), 1957. — Contribution à la connaissance de la morphologie et de la thyroïde de *Bathypterois dubius* Vaillant. *Vie et Milieu*, suppl. 6 [Résultats des campagnes du « Pr Lacaze-Duthiers », II. Algérie 1952 et Baléares 1953, 1954], pp. 185-204, 11 fig.
- BOULENGER (G.A.), 1902. — Pisces, in : *Report on the collections of natural history made in Antarctic regions during the voyage of the « Southern Cross »*, pp. 174-189, pl. 11-18. — London, British Museum.
- BOULENGER (G.A.), 1907. — Fishes. *National antarctic Expedition, 1901-1904, Natural History*, **2**, Vertebrata, 4, 5 p., 2 pl.
- BUCHMANN (H.), 1940. — Hypophyse und Thyroidea in Individualzyklus des Herings. *Zool. Jb.*, **66**, pp. 193-262.
- BUNT (J.S.), 1960. — Oceanography, hydrology. Introductory studies : Hydrology and plankton, Mawson, June 1956 - February 1957. *ANARE Rep.*, (B) **3**, 135 p.
- BUSER (J.) & BLANC (M.), 1949. — Action de la lumière sur l'ostéogénèse réparatrice chez le Poisson-chat. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **74**, pp. 170-172.
- BUSER (J.) & BOUGIS (P.), 1952. — Répercussions physiologiques de la vie en profondeur chez les Poissons. *Vie et Milieu*, suppl. 2 [Océanographie méditerranéenne], pp. 147-156.
- DAGET (J.), 1956. — Mémoires sur la biologie des Poissons du Niger moyen. II Recherches sur *Tilapia zilli* (Gerv.). *Bull. Inst. franç. Afr. noire* (A), **18**, 1, pp. 165-223, 8 fig.
- DAGET (J.) & AUBENTON (F. d'), 1957. — Développement et morphologie du crâne d'*Heterotis niloticus* Ehr. *Bull. Inst. franç. Afr. noire* (A), **19**, 3, pp. 881-936, 31 fig.

- DANNEVIG (A.), 1925. — On the growth of the cod and the formation of annual zones in the scales. *Rep. Norweg. Fish. Invest.*, **3**, 6, 24 p.
- DANNEVIG (A.), 1956. — The influence of temperature on the formation of zones in scales and otoliths of young cod. *Fiskeridir. Skr. Havundersøk*, **11**, 7, 16 p., 9 fig.
- DEARBORN (J.H.), 1965. — Reproduction in the Nototheniid fish *Trematomus bernacchii* Boulenger at Mc-Murdo Sound, Antarctica. *Copeia*, 1965, 3, pp. 302-308.
- DELÉPINE (R.), 1963 a. — Un aspect des études de biologie marine dans les îles Australes françaises. *C.N.F.R.A.*, **3**, pp. 1-22.
- DELÉPINE (R.), 1963 b. — Les discontinuités océanographiques dans l'ouest de l'océan Indien, d'après la température de l'eau de mer superficielle. *C.N.F.R.A.*, **3**, pp. 25-61.
- DELÉPINE (R.) & HUREAU (J.C.), 1963. — La végétation marine dans l'archipel de Pointe Géologie (Terre Adélie) (aperçu préliminaire). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, (2) **35**, 1 pp. 108-115, 2 fig.
- DEWITT (H.H.) & TYLER (J.C.), 1960. — Fishes of the Stanford antarctic biological research program, 1958-1959. *Stanford ichthyol. Bull.*, **7**, 4, pp. 162-199, 6 fig.
- DOLLO (L.), 1904. — Poissons. *Résult. Voy. Belgica*, Zoologie, 240 p., 6 fig., 12 pl.
- EGGERT (E.), 1936. — Zur Morphologie und Physiologie der Eidechsen-Schilddrüse. II. Ueber die Wirkung von hohen und niedrigen Temperaturen, von Thyroxin und von thyreotropem Hormon auf die Schilddrüse. *Z. wiss. Zool.*, **147**, pp. 537-594.
- EKMANN (S.), 1953. — *Zoogeography of the sea*. — London, Sidgwick and Jackson. xiv-417 p.
- EZIUZO (E.N.C.), 1963. — The identification of otoliths from West African demersal fish. *Bull. Inst. franç. Afr. noire* (A), **25**, 2, pp. 488-512, 21 fig.
- FLORENTIN (P.), 1931. — Étude expérimentale et interprétation des variations de la réaction colorante de la colloïde thyroïdienne. *C.R. Soc. Biol., Paris*, **108**, pp. 70-72.
- FLOWER (S.S.), 1925. — Contributions to our knowledge of the duration of life in vertebrate animals. — I. Fishes. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1925, 1, pp. 247-268.
- FLOWER (S.S.), 1935. — Further notes on the duration of life in animals. I. Fishes : as determined by otolith and scale-readings and direct observations on living individuals. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1935, 2, pp. 265-304.

- FONTAINE (M.), LACHIVER (F.), LELOUP (J.), & OLIVEREAU (M.), 1948. — La fonction thyroïdienne du Saumon (*Salmo salar* L.) au cours de sa migration reproductrice. *J. Physiol.*, **40**, pp. 182-184.
- FOWLER (E.), 1942. — Embryology of the sea catfish *Galeichthys felis*. *Proc. La Acad. Sci.*, **6**, p. 81.
- FOX (H.M.) & WINGFIELD (C.A.), 1938. — A portable apparatus for the determination of oxygen dissolved in a small volume of water. *J. exp. Biol.*, **15**, 3, pp. 437-445.
- GANDOLFI-HORNYOLD (A.), 1922. — Recherches sur l'âge et la croissance de quelques Anguilles argentées de l'Albufera de Valencia (Espagne). *Ann. Biol. lacust.*, **11**, 2, pp. 103-129.
- GANDOLFI-HORNYOLD (A.), 1928. — Observations sur le sexe et la croissance de la petite Anguille des marais de la grande Brière. *Bull. Soc. Aquic. Pêche*, **35**, pp. 65-82.
- GOSSE (J.-P.), 1961. — Poissons antarctiques récoltés par l'expédition belge Iris 1961. *Bull. Inst. Sci. nat. Belg.*, **37**, 29, 10 p.
- GRUA (P.), 1964. — Premières données sur les biomasses de l'herbier à *Macrocystis pyrifera* de la baie du Morbihan (Archipel Kerguelen). *Terre et la Vie*, 1964, 2, pp. 215-220.
- GUNTHER (A.), 1880. — Report on the shore fishes procured during the voyage of H.M.S. Challenger in the years 1873-1876. *Rep. Voy. Challenger 1873-76, Zoology*, **1**, 6, 82 p., 32 pl.
- HAMON (M.), 1946. — Action des hormones sexuelles de synthèse sur la morphologie externe de *Gambusia Holbrooki* Grd. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **37**, pp. 122-141.
- HART (T.J.), 1946. — Report on trawling surveys on the Patagonian continental shelf. *Discovery Rep.*, **23**, pp. 223-408, 53 fig., 1 pl.
- HATAWAY (E.S.), 1927. — Relation of temperature to quantity of food consumed by fish. *Ecology*, **8**, 428 p.
- HICKLING (C.F.), 1930. — The natural history of the hake. Part III. Seasonal changes in the condition of the hake. *Fish. Invest.*, (2) **12**, 1, 78 p., 22 fig.
- HICKLING (C.F.), 1933. — The natural history of the hake. Part IV. Age-determination and the growth-rate. *Fish. Invest.*, (2) **13**, 2, 120 p., 41 fig.
- HICKLING (C.F.), 1935. — Seasonal changes in the ovary of the immature hake *Merluccius merluccius* L. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **20**, 2, pp. 443-461, 5 fig.
- HUREAU (J.C.), 1962a. — Poissons antarctiques récoltés au cours de la onzième expédition française en terre Adélie (1960-1962) (Expé-

- ditions polaires françaises. Missions Paul-Emile Victor). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, (2) **34**, 3, pp. 228-238, 6 fig.
- HUREAU (J.C.), 1962 b. — Observations hydrologiques en Terre Adélie de janvier 1961 à janvier 1962 (Expéditions polaires françaises, Missions P.E. Victor). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, (2) **34**, 5, pp. 412-426, 4 fig.
- HUREAU (J.C.), 1962 c. — Étude descriptive de l'otolithe (sagitta) de quelques Téléostéens antarctiques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **87**, 5-6, pp. 533-546, 6 fig., 2 pl.
- HUREAU (J.C.), 1963. — *Gymnodraco victori* n. sp., espèce nouvelle de la famille des Bathydraconidae (Téléostéens Perciformes Trachinoidei). Considérations biologiques et biogéographiques sur le genre *Gymnodraco*. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, (2) **35**, 4, pp. 334-342, 4 fig., 1 pl.
- HUREAU (J.-C.), 1964 a. — Contribution à la connaissance de *Trematomus bernacchii* Boul., in : *Biologie antarctique, comptes rendus du 1^{er} Symposium de biologie antarctique, Paris, septembre 1962*, pp. 481-487, 2 fig. — Paris, Hermann.
- HUREAU (J.C.), 1964 b. — Étude préliminaire morphologique et anatomique de la glande thyroïde de *Trematomus bernacchii*, Blgr. Téléostéen benthique des côtes du continent antarctique. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **88**, 5-6, pp. 547-556, 5 fig.
- HUREAU (J.C.), 1966 a. — Une nouvelle espèce de Nototheniidae, *Notothenia brevipectoralis* n. sp. provenant des îles Kerguelen (Antarctique). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, (2) **38**, 4, pp. 387-391, 1 fig.
- HUREAU (J.C.), 1966 b. — Étude du régime alimentaire de trois Nototheniidae subantarctiques. *Communication au Symposium d'océanographie antarctique, Santiago du Chili, sept. 1966*, 15 p., 3 fig. [non publié].
- HUREAU (J.C.), 1966 c. — Étude du cycle particulier de reproduction chez *Notothenia cyanobrancha*. *Communication au Symposium d'océanographie antarctique, Santiago du Chili, sept. 1966*, 5 p. [non publié].
- HUREAU (J.-C.) & ARNAUD (P.), 1964. — Complément à la faune de Poissons de Terre Adélie (Antarctique). *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **62**, n° 1295, 14 p., 8 fig.
- IMBERT (B.), MARRET (M.) & TABUTEAU (F.), 1956. — Marées. Terre Adélie 1950-1952. *Expéd. pol. franç.*, 86 p.
- JORDAN (D.S.), 1891. — Relation of temperature to vertebrae among fishes. *Proc. U.S. nat. Mus.*, **14**, pp. 107-120.

- LAMOTTE (M.), 1948. — *Introduction à la biologie quantitative, présentation et interprétation statistiques des données numériques.* — Paris, Masson et Cie. II-370 p., 83 fig.
- LAMOTTE (M.), 1957. — *Initiation aux méthodes statistiques en biologie.* — Paris, Masson et Cie. 144 p.
- LE GALL (J.), 1935. — Le Hareng *Clupea harengus* Linné. I. — Les populations de l'Atlantique nord-est. *Ann. Inst. océanogr., Paris*, 15, 1, pp. 1-215, 98 fig.
- LELOUP (J.), 1959. — Influence de la température sur le fonctionnement thyroïdien de l'Anguille hypophysectomisée. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 248, 3, pp. 463-466, 1 fig.
- LELOUP (J.) & OLIVEREAU (M.), 1951. — Données biométriques comparatives sur la Roussette (*Scyllium canicula* L.) de la Manche et de la Méditerranée. *Vie et Milieu*, 2, 2 pp. 182-209, 5 fig.
- LÖNNBERG (E.), 1905. — The fishes of the Swedish South Polar Expedition. *Wiss. Ergebn. schwed. Sudpolarexped.*, 5, 6, 69 p., 5 pl.
- MCKENSIE (R.A.), 1938. — Cod takes smaller bites in ice-cold water. *Progr. Rep. Atl. biol. Sta.*, 22, pp. 12-14.
- MAGNIN (E.), 1962. — Recherches sur la systématique et la biologie des Acipenséridés. *Acipenser sturio* L., *Acipenser oxyrinchus* Mitchill et *Acipenser fulvescens* Raf. *Ann. Sta. cent. Hydrobiol. appl.*, 9, pp. 7-242, 54 fig.
- MARSHALL (N.B.), 1964. — Fish, in: *Antarctic research*, ed. by Sir R. Priestley, R.J. Adie and G. de Q. Robin, 12, pp. 206-218, 3 fig., 1 carte. — London, Butterworths.
- MATTHEWS (S.A.), 1939. — The effects of light and temperature on the male sexual cycle in *Fundulus*. *Biol. Bull., Woods Hole*, 77, pp. 92-95.
- MATTHEWS (S.A.), 1948. — The thyroid gland of the Bermuda parrot fish, *Pseudoscarus guacamaia*. *Anat. Rec.*, 101, pp. 251-263.
- MEDLEN (A.B.), 1951. — Preliminary observations on the effects of temperature and light upon reproduction in *Gambusia affinis*. *Copeia*, 1951, 2, pp. 148-152.
- MENON (M.D.), 1950. — The use of bones, other than otoliths, in determining the age and growth-rate of fishes. *J. Cons.*, 16, 3, pp. 311-340, 7 fig.
- MILLER (R.G.), 1959. — Food sources and local distribution of some Nototheniid fishes from Cap Hallett, Antarctica. *Simposio antartico de Buenos Aires*, 1959, 7, Biología y Fisiología [non publié].

- MILLER (R.G.); 1961. — Nototheniid fishes from Cape Hallett and Ross Sea, Antarctica. *N. Z. J. Sci.*, 4, 3, pp. 664-668, cartes.
- MILLOT (J.), 1928 a. — Données nouvelles sur la physiologie du foie des Poissons. Le rapport du poids du foie au poids du corps. *C.R. Soc. Biol., Paris*, 98, pp. 125-127.
- MILLOT (J.), 1928 b. — Sur le rôle adipopexique du foie des Vertébrés. *C.R. Ass. Anat.*, 3, pp. 300-307.
- MORGAN (A.H.) & FALES (C.H.), 1942. — Seasonal conditions and effects of low temperature in the thyroid glands of amphibians. I. Adult *Triturus viridescens*. *J. Morph.*, 71, pp. 357-390.
- 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. océanogr., Monaco*, 57, n° 1165, 79 p., 37 fig.
- NIKOLSKY (G.V.), 1963. — *The ecology of fishes.* — London, New York, Academic press. xvi - 352 p.
- NORMAN (J.R.), 1937 a. — Fishes. *Rep. B.A.N.Z. antarct. Exped.*, (B) 1, 2, pp. 49-88, 11 fig.
- NORMAN (J.R.), 1937 b. — Coast fishes. Part II. The Patagonian region. *Discovery Rep.*, 16, pp. 1-150, 76 fig., 5 pl.
- NORMAN (J.R.), 1938. — Coast fishes. Part III. The antarctic zone. *Discovery Rep.*, 18, pp. 1-105, 62 fig., 1 pl.
- NYBELIN (O.), 1947. — Antarctic fishes. *Sci. Res. Norweg. antarct. Exped.*, 2, 26, 76 p., 2 fig., 6 pl., 12 cartes.
- NYBELIN (O.), 1951. — Subantarctic and antarctic fishes. *Sci. Res. Bratigg Exped.*, 2, 32 p., 3 fig.
- NYBELIN (O.), 1952. — Fishes collected during the Norwegian British Swedish antarctic expedition 1949-1952. *Göteborgs Vetensk-Samh. Handl.*, (6B) 6, 7, pp. 1-13, 4 fig.
- OLIVEREAU (M.), 1948. — Influence d'une diminution de salinité sur l'activité de la glande thyroïde de deux Téléostéens marins: *Muraena helena* L., *Labrus bergylta* Asc. *C.R. Soc. Biol., Paris*, 142, pp. 176-177.
- OLIVEREAU (M.), 1949. — L'activité thyroïdienne de *Scyllium canicula* L. au cours du cycle sexuel. *C.R. Soc. Biol., Paris*, 143, pp. 247-250.
- OLIVEREAU (M.), 1954. — Hypophyse et glande thyroïde chez les Poissons. Étude histophysiologique de quelques corrélations endocriniennes en particulier chez *Salmo salar* L. *Ann. Inst. océanogr., Paris*, 29, 2, pp. 95-296, 8 pl.

- OLIVIEREAU (M.), 1955. — Influence de la température sur l'histologie thyroïdienne de divers Téléostéens. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **80**, 1, pp. 43-52, 1 fig.
- OLIVIEREAU (M.), 1957. — Étude anatomique et histologique de la glande thyroïde du Thon (*Thunnus thynnus* L. et *Germo alalunga*). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **82**, 5-6, pp. 401-417, 21 fig.
- OLIVIEREAU (M.), 1960. — Quelques aspects anatomiques et physiologiques de la glande thyroïde des Poissons. *Ann. Soc. zool. Belg.*, **90**, 2, pp. 83-98.
- OLIVIEREAU (M.) & FRANCOIS-HENRY (M.), 1955. — Étude histologique et biométrique de la glande thyroïde de *Caecobarbus geertsii* Blgr. *Ann. Soc. zool. Belg.*, **86**, 1, pp. 129-150, 4 fig.
- OLIVIEREAU (M.) & LELOUP (J.), 1950. — Variations du rapport hépatosomatique chez la Roussette (*Scyllium canicula* L.) au cours du développement et de la reproduction. *Vie et Milieu*, **1**, 4, pp. 377-420, 6 fig.
- OLSEN (S.A.), 1954. — South Georgian Cod (*Notothenia rossii marmorata* Fischer). *Norsk Hvalfangst-tid*, **7**, pp. 373-382, 5 fig.
- OLSEN (S.A.), 1955. — A contribution to the systematics and biology of Chaenichthyid fishes from South Georgia. *Nytt Mag. Zool.*, **3**, pp. 79-93, 3 fig.
- PAPPENHEIM (P.), 1911. — Neue antarktische Fische. Nach dem Material der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *S.B. Ges. naturf. Fr. Berl.*, 1911, 8, pp. 382-383.
- PAPPENHEIM (P.), 1912. — Die Fische der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. I. Die Fische der Antarktis und Subantarktis. *Dtsch. Südpol Exped.*, **13**, 5, pp. 161-182, 10 fig., 2 pl.
- PAULIAN (P.), 1953. — Pinnipèdes, Cétacés, Oiseaux des îles Kerguelen et Amsterdam. Mission Kerguelen 1951. *Mém. Inst. sci. Madagascar (A)*, **8**, pp. 111-234, 3 fig., 30 pl.
- PÉRÈS (J.-M.), 1961. — *Océanographie biologique et biologie marine. I. La vie benthique.* — Paris, Presses universitaires de France. VIII-541 p., 35 fig.
- PÉRÈS (J.M.) & DEVÈZE (L.), 1963. — *Océanographie biologique et biologie marine. II. La vie pélagique.* — Paris, Presses universitaires de France. 514 p., 51 fig.
- PICKFORD (G.E.) & THOMPSON (E.F.), 1948. — The effects of purified mammalian growth hormone on the killifish (*Fundulus heteroclitus* L.). *J. exp. Zool.*, **109**, pp. 367-383.

- PRÉVOST (J.), 1961. — Écologie du Manchot empereur. *Publ. Expéd. pol. franç.*, **222**, 204 p., 31 fig., 24 pl.
- PRÉVOT (A.R.) & MOUREAU (M.), 1952. — Recherches sur les Bactéries anaérobies de la Terre Adélie. *Ann. Inst. Pasteur, Paris*, **82**, n° 1480, pp. 13-19.
- RANZI (S.), 1937. — Fegato, metabolismo dei lipidi e funzioni sessuali nei vertebrati. *Arch. zool. ital.*, **24**, pp. 169-192.
- RASQUIN (P.), 1949. — The influence of light and darkness on thyroid and pituitary activity of the characin *Astyanax mexicanus* and its caves derivatives. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **93**, pp. 497-532.
- REGAN (C.T.), 1913. — The antarctic fishes of the Scottish national antarctic expedition. *Trans. roy. Soc. Edinb.*, **49**, 2, pp. 229-292, 6 fig., 11 pl.
- REGAN (C.T.), 1914. — Fishes. *Nat. Hist. Rep. Terra Nova Exped.*, **1**, 1, pp. 1-54, 8 fig., 13 pl.
- REGAN (C.T.), 1916. — Larval and post-larval fishes. *Nat. Hist. Rep. Terra Nova Exped.*, **1**, 4, pp. 125-156, 5 fig., 10 pl.
- REMOTTI (E.), 1935. — Il fegato durante il periodo riproduttivo nelle femmine di *Gambusia holbrooki* Grd. *Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Genova*, **15**, n° 85, 29 p., 14 fig.
- RESECK (J.) Jr., 1961. — A note on fishes from the Ross Sea, Antarctica. *N.Z. J. Sci.*, **4**, 1, pp. 107-115, 1 carte.
- REYS (J.P.), 1960. — Étude de la nourriture de quelques Poissons démersaux du golfe du Lion. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, **33** (Bull. 20), pp. 65-97, 1 pl., 1 carte.
- RICHARDSON (sir J.), 1844-1848. — *Ichthyology of the voyage of H.M.S. Erebus & Terror, under the command of Captain Sir James Clark Ross, R.N., F.R.S.*, **2**. — London, E.W. Janson. 139 p., 60 pl.
- RIVOLIER (J.) & DUHAMEL (J.), 1956. — Terre Adélie 1952. Éléments d'étude de la glace de la mer dans l'archipel de Pointe Géologie. *Résult. sci. Expéd. pol. franç.*, S. II. 4, 59 p.
- ROFEN (R.) & DEWITT (H.), 1961. — Antarctic fishes, in : *Science in Antarctica. Part I. The life sciences in Antarctica*, pp. 94-112. — Washington, National research Council. [Publ. 839].
- ROULE (L.), ANGEL (F.) & DESPAX (R.), 1913. — Poissons, in : *Deuxième expédition antarctique française (1908-1910), commandée par le Dr Jean Charcot* — Paris, Masson. 25 p., 4 pl.
- SAETERSDAL (G.S.), 1953. — The haddock in Norwegian waters. II. Methods in age and growth investigations. *Fiskeridir. Skr.*

- Havundersök*, 10, 9, 46 p., 25 fig.
- SAPIN-JALOUSTRE (J.), 1959. — Écologie du Manchot Adélie. *Publ. Expéd. pol. franç.*, 208, 208 p., 35 fig., 32 pl.
- SCHMIDT (J.), 1917. — Racial investigations. I. *Zoarces viviparus* and local races of the same. *C.R. Lab. Carlsberg Copenhagen*, 13, pp. 279-396.
- SCHOLANDER (P.F.), FLAGG (W.), WALTERS (V.) & IRVING (L.), 1953. — Climatic adaptation in arctic and tropical poikilotherms. *Physiol. Zool.*, 26, pp. 67-92.
- SCHOLANDER (P.F.), VAN DAM (L.), KANWISHER (J.W.), HAMMEL (H.T.) & GORDON (M.S.), 1957. — Supercooling and osmoregulation in arctic fish. *J. cell. comp. Physiol.*, 49, 1, pp. 5-24, 5 fig.
- SCHULTZ (L.P.), 1945. — Fishes of United States antarctic service expedition 1939-1941. *Proc. Amer. phil. Soc.*, 89, 1, p. 298.
- SCOTT (T.), 1902. — Observations on the food of fishes. *Rep. Fish. Bd. Scot.*, 20, 3, pp. 486-538.
- SCOTT (T.), 1903. — Some further observations on the food of fishes. *Rep. Fish. Bd. Scot.*, 21, 3, pp. 218-227.
- SLACK-SMITH (R.J.), 1962. — A small collection of fish from Macquarie Island. *Mem. nat. Mus. Vict.*, 25, pp. 13-16.
- SMITH (W.R.), 1888. — On the food of fishes. *Rep. Fish. Bd. Scot.*, 7, pp. 222-258.
- SMITH (W.R.), 1891. — On the food of fishes. *Rep. Fish. Bd. Scot.*, 9, pp. 222-242.
- SMITH (W.R.), 1892. — On the food of fishes. *Rep. Fish. Bd. Scot.*, 10, pp. 211-231.
- SMIT (F.A.), 1907 a. — Poissons de l'expédition scientifique à la Terre de Feu, I. Nototheniae. *Wiss. Ergebn. schwed. Exped. Magell.*, 2, 2, pp. 9-43, 3 pl.
- SMIT (F.A.), 1907 b. — Poissons de l'expédition scientifique à la Terre de Feu, II. *Wiss. Ergebn. schwed. Exped. Magell.*, 2, 5, pp. 65-142, 6 pl.
- STEINDACHNER (F.), 1898-1903. — Die Fische der Sammlung Plate. *Zool. Jb.*, suppl. [Fauna Chilensis] 4, 2, pp. 281-338, 7 pl.; 6, 1, pp. 201-214.
- STOLK (A.), 1950. — Histoendocrinologische analyse van de graviditeitsverschijnselen bij de cyprinodonte *Lebistes reticulatus*. *Thèse Sci., Utrecht*. 176 p.
- STRICKLAND (J.D.H.), 1958. — Solar radiation penetrating the ocean. A review of requirements, data and methods of measurement,

- with particular reference to photosynthetic productivity. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 15, 3, pp. 453-493.
- SUYEHIRO (Y.), 1942. — A study on the digestive system and feeding habits of fish. *Jap. J. Zool.*, 10, 1, pp. 1-303, 190 fig., 15 pl.
- SVAERDSON (G.), 1943. — Studien über den Zusammenhang zwischen Geschlechtsreife und Wachstum bei *Lebistes*. *K. Landtbrutesstyrelsen Medd.*, 21.
- SVERDRUP (H.U.), JOHNSON (M.W.) & FLEMING (R.H.), 1942. — *The oceans, their physics, chemistry, and general biology*. — New York, Prentice-Hall. XII-1087 p.
- SWITHINBANK (C.W.M.), DARBY (D.G.) & WOHLSCHLAG (D.E.), 1961. — Faunal remains on an antarctic ice shelf. *Science*, 133, n° 3455, pp. 764-766, 1 fig.
- TÄNING (A.V.), 1938. — A method for cutting sections of otoliths of cod and other fish. *J. Cons.*, 13, 2, pp. 213-216, 3 fig.
- TÄNING (A.V.), 1950. — Influence of the environment on number of vertebrae in Teleostean fishes. *Nature*, 165, n° 4184, p. 28, 1 fig.
- TEISSIER (G.), 1935. — Les procédés d'étude de la croissance relative. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 60, pp. 292-307.
- THOMOPOULOS (T.), 1950. — Sur la thyroïde de *Gymnarchus niloticus* Cuv. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 75, pp. 293-306, 7 fig.
- TODD (R.A.), 1907. — Second report on the food of fishes. I. 1904-1905. *Rep. mar. biol. Ass. U.K.*, 2, 1, p. 49.
- UHLENHUTH (E.), SCHENTHAL (J.E.), THOMPSON (J.U.) & ZWILLING (R.L.), 1945. — Colloid content and cell height as related to the secretory activity of the thyroid gland. *J. Morph.*, 76, pp. 1-29, pp. 45-85.
- VAILLANT (L.), 1888. — Poissons, in : *Mission scientifique du cap Horn*, 6, Zoologie, 35 p., 4 pl.
- VAILLANT (L.), 1906. — Poissons, in : *Expédition antarctique française (1903-1905) commandée par le Dr Jean Charcot*. — Paris, Masson. 52 p., 4 fig.
- WAITE (E.R.), 1909. — Vertebrata of subantarctic islands of New Zealand, in : *The subantarctic Islands of New Zealand*, ed. by C. Chilton, 2, 25, pp. 542-600, 24 fig.
- WAITE (E.R.), 1911. — Antarctic fishes, in : *Report on the scientific investigations, British antarctic expedition 1907-9*, 2, Biology, pp. 11-16, pl. II. — London, W. Heinemann.
- WAITE (E.R.), 1916. — Fishes, in : *Australasian antarctic expedition (C)*, 3, 1, 92 p., 16 fig., 5 pl., 3 cartes.
- WALFORD (L.A.), 1946. — A new graphic method of describing the

- growth of animals. *Biol. Bull., Woods Hole*, **90**, 2, pp. 141-147, 4 fig.
- WOHLSCHLAG (D.E.), 1960. — Metabolism of an antarctic fish and the phenomenon of cold adaptation. *Ecology*, **41**, 2, pp. 287-292, 2 fig.
- WOHLSCHLAG (D.E.), 1961 *a.* — Growth on an antarctic fish at freezing temperatures. *Copeia*, 1961, **1**, pp. 11-18, 5 fig.
- WOHLSCHLAG (D.E.), 1961 *b.* — General ecology and physiology of antarctic fishes, in : *Science in antarctica. Part. I. Life sciences in Antarctica*, pp. 113-114. — Washington, National Research Council [Publ. 839].
- WOHLSCHLAG (D.E.), 1962. — Antarctic fish growth and metabolic differences related to sex. *Ecology*, **43**, 4, pp. 589-597, 3 fig.
- WOHLSCHLAG (D.E.), 1964 *a.* — Respiratory metabolism and ecological characteristics of some fishes in McMurdo Sound, Antarctica, in : *Biology of the Antarctic seas, Antarctic research series*, **1**, pp. 33-62, 8 fig.
- WOHLSCHLAG (D.E.), 1964 *b.* — Respiratory metabolism and growth of some antarctic fishes, in : *Biologie antarctique, comptes rendus du I^{er} Symposium de biologie antarctique, Paris, septembre 1962*, pp. 489-502, 3 fig. — Paris, Hermann.
- ZATSEPIN (W.J.), 1939. — The feeding of the haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.) of the Murman coast in connection with the bottom fauna [en russe avec résumé anglais]. *Trans. Knipovich polyar. sci. Inst.*, **3**, pp. 39-98, 5 fig.