

LA REPRODUCTION DES POISSONS PLATS (TELÉOSTÉENS - PLEURONECTIFORMES) EN BAIE DE DOUARNENEZ

I. - CYCLES SEXUELS ET FÉCONDITÉ DES ARNOGLOSSES *ARNOGLOSSUS THORI, A. LATERNA, A. IMPERIALIS* (BOTHIDAE)

par

Christian Déniel

Faculté des Sciences et Techniques de Brest,
Laboratoire de Biologie Animale, Poissons marins,
6, avenue Le Gorgeu, 29283 Brest Cedex.

Résumé

Trois espèces d'Arnoglosse vivent en baie de Douarnenez : *Arnoglossus thori*, *A. laterna*, *A. imperialis*. Le suivi de trois indices (RGS, RHS, K) et une étude histologique ont permis de déterminer leurs périodes de ponte : *A. thori*, *A. laterna* et, probablement aussi, *A. imperialis* se reproduisent une seule fois dans l'année. *A. thori* pond au printemps (d'avril à juin), *A. laterna* au printemps et en été (de mai à septembre); *A. imperialis* se reproduirait au printemps.

Chez les trois espèces, la vitellogenèse n'affecte qu'un seul lot d'ovocytes et la fin de leur maturation est caractérisée par la formation d'un vitellus hyalin. *A. laterna* pond la quasi-totalité de ses ovocytes entrés en maturation ; ce n'est pas le cas d'*A. thori* qui, après la ponte, conserve dans ses ovaires de nombreux ovocytes qui dégénèrent et sont résorbés. *A. thori* produit, en moyenne, 3.900 œufs par gramme de poisson ; la production d'*A. laterna* avoisine 2.600 œufs/gramme.

INTRODUCTION

Le genre *Arnoglossus* comprend environ vingt-quatre espèces distribuées le long des côtes atlantiques de l'Europe et de l'Afrique, en Méditerranée et dans la région indo-pacifique (Norman, 1934). Huit espèces vivent en Atlantique et en Méditerranée, trois en baie de Douarnenez ; ce sont : *Arnoglossus thori*, Kyle 1913, *Arnoglossus laterna* (Walbaum, 1792), *Arnoglossus imperialis* (Rafinesque, 1810). Sur leur aire de distribution géographique, elles fréquentent habituellement les eaux côtières et deviennent rares vers le large, au-delà de l'isobathe des 200 mètres. Leurs maximums d'abondance se situent, le plus souvent, entre 10 et 70 mètres (Poll, 1947; Wheeler, 1969). En baie de Douarnenez, *Arnoglossus thori* et *A. laterna* vivent à des profondeurs variant entre 10 et 30 mètres sur des fonds de sables fins propres ou envasés; *A. imperialis* se maintient sur des

fonds de sable grossier à débris coquilliers, à une profondeur de 30-40 mètres et ne fréquente pas les sédiments très fins du fond de la baie (Déniel, 1975).

Le développement larvaire et les régimes alimentaires sont probablement les deux aspects les mieux connus de la biologie de ces trois espèces d'*Arnoglossus* ; il subsiste encore de grandes incertitudes quant à leur reproduction.

La période de ponte d'*Arnoglossus thori* s'étalerait sur presque toute l'année, avec toutefois des émissions maximales d'œufs de mars à août en Atlantique (Bertin, 1929). Wheeler (1969) la situe au printemps : en avril dans le golfe de Gascogne et en Méditerranée, avec une prolongation possible en juin ou juillet. Bini (1968), en Méditerranée, attribue deux saisons de ponte à l'espèce : l'une de mars à juillet, l'autre en décembre et janvier.

La reproduction d'*Arnoglossus laterna* est actuellement la mieux connue. L'espèce pond au printemps et en été : de fin juin à fin août le long de la côte Ouest d'Ecosse (Gibson *et al.*, 1980), d'avril à juin dans le Sud de l'Irlande, de juin à août en Mer du Nord (Wheeler, 1969 ; Poll, 1947), de mars à août et peut-être en décembre-janvier, en Méditerranée (Lozano-Rey, 1960). En Manche, la période de ponte serait longue avec un maximum en juillet, août et septembre (Russell, 1976). Sur le plateau continental du golfe de Gascogne, les œufs et les larves apparaissent dans le plancton de mai à septembre, avec un maximum en août. Comparant leurs prélèvements de trois années, Arbault et Boutin (1969) concluent à une « ponte maximale au printemps avec un prolongement plus ou moins important en été ».

La reproduction d'*Arnoglossus imperialis* est quasiment inconnue : la période de ponte pourrait s'étendre à toute l'année en Méditerranée, avec probablement un maximum au printemps (Padoa, 1956 ; Bini, 1968). Sur les côtes Nord-Ouest de l'Europe, l'émission des œufs serait limitée au printemps (Wheeler, 1969).

I. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Pêches et prélèvements

Les pêches ont été réalisées au chalut à perche à bord de navires océanographiques (Gwalar, CNRS ; Thalia, CNEXO) et de bateaux de professionnels. De 1975 à 1980, nous avons échantillonné, sur 530 *Arnoglossus thori*, 450 *A. laterna* et 120 *A. imperialis* des deux sexes.

Les pesées et l'échantillonnage de foie ou de glandes génitales ont toujours été effectués sur des organes frais, bien souvent immédiatement après la mort de l'animal.

L'étude histologique des testicules ne permet pas, contrairement à celle des ovaires, de déterminer avec précision l'époque de la reproduction : la production des spermatozoïdes est en effet plus

établie dans le temps que celle des ovocytes. Nous nous sommes limités, pour cette raison, au suivi de l'évolution sexuelle des femelles.

Les échantillons ont été prélevés dans la région moyenne de l'ovaire puis fixés au Bouin alcoolique Duboscq.

Le nombre d'œufs susceptibles d'être pondus au cours d'une ponte, ou d'une série de pontes (fécondité individuelle absolue) doit être défini avant les premières émissions. Nous avons donc échantillonné avant le début de la période de reproduction, prélevé et conservé les ovaires entiers dans du liquide de Gilson (1951), fréquemment employé dans de telles études.

2. Les méthodes d'étude

La périodicité de production des œufs et des spermatozoïdes peut être suivie à l'aide d'indices qui traduisent aussi l'état physiologique du poisson. Ce sont :

- le rapport gonado-somatique R.G.S.
- le rapport hépato-somatique R.H.S.
- l'indice pondéral K

Pour le calcul de ces indices, nous avons utilisé le poids du poisson éviscétré (Ppe), la longueur totale du poisson et l'exposant spécifique b (ou coefficient d'allométrie), déduit de la relation longueur-poids, en séparant les mâles et les femelles.

Pour l'étude histologique, nous avons choisi la coloration trichromique de Masson (modifiée) qui permet une bonne étude des structures internes de l'ovocyte et des étapes de l'ovogenèse :

- *phase d'accroissement* : les ovocytes, jusqu'alors immatures, augmentent de volume. Le rapport nucléo-plasmique décroît ;
- *hétérogénéité cytoplasmique* : le cytoplasme devient granuleux et hétérogène ; il apparaît vacuolisé. L'ovocyte est, à ce stade, entouré de deux couches cellulaires : la thèque externe et la *granulosa* qui s'épaissira pendant la maturation ;
- *vitellogenèse* : les substances qui constitueront le vitellus se mettent en place ; quelques inclusions se groupent en couronne dans la zone périphérique du cytoplasme, puis d'autres apparaissent autour du noyau. En se multipliant et grossissant, elles rempliront progressivement la zone cytoplasmique centrale et repousseront le cytoplasme à la périphérie contre la paroi du follicule. La *zona radiata* apparaît alors entre la membrane plasmique et la *granulosa*. A la fin de la vitellogenèse, l'ovocyte augmente de diamètre, tandis que le noyau émigre à sa périphérie. Les inclusions vitellines perdent leur individualité : le vitellus apparaît comme une masse plus ou moins homogène ;
- *post-ponte* : les ovocytes mûrs hyalins ont été pondus ; les follicules vides prennent un aspect lobé et dégénèrent rapidement. Certains ovocytes mûrs, en proportion variable selon les espèces, ne seront pas émis : ils dégénèrent. L'ovaire retrouve, après la ponte, son aspect immature qui persistera pendant le repos sexuel.

Pour le comptage des ovocytes et leur mesure, nous avons échantillonné par volume, 200 à 300 cm³ d'eau suffisent à diluer le nombre d'ovocytes contenus dans les ovaires d'*Arnoglossus*. La fécondité absolue, en milliers d'œufs, se déduit de la formule :

$$F = \bar{n} \times \frac{A}{a} \times \frac{P}{G}$$

\bar{n} = nombre moyen d'ovocytes des sous-échantillons ; A = volume de dilution ; a = volume des sous-échantillons ; P = poids des deux ovaires ; G = poids de l'échantillon.

Pour *Arnoglossus laterna* nous avons calculé la corrélation entre la fécondité absolue et la longueur totale (L_T), le poids du poisson plein (P_p), le poids des ovaires (P_o). Les valeurs observées de la fécondité ont été ajustées à un modèle de la forme $F = ax^b$ où F = fécondité absolue ; x = L_T, P_p ou P_o ; a = paramètre spécifique ; b = coefficient de régression. Mis sous forme logarithmique, ce modèle devient linéaire et la précision de l'ajustement est indiquée par un coefficient de corrélation.

II. LES CYCLES SEXUELS

1. Évolution du rapport gonado-somatique

Le suivi de l'évolution du rapport gonado-somatique d'*Arnoglossus thori* et d'*A. laterna* met en évidence un seul pic de valeurs maximales (Fig. 1) : les deux espèces ne se reproduisent, en baie de Douarnenez, qu'une seule fois dans l'année. Il en est probablement de même pour *A. imperialis*, bien que le nombre de valeurs recueillies soit trop faible pour qu'il soit possible de l'affirmer.

Les R.G.S. moyens présentent un maximum (Fig. 2 ; tableau 1 et 2) :

— au printemps chez *A. thori* dont les femelles sont, en moyenne, prêtes à pondre au milieu du mois de juin ; la décroissance du rapport moyen vers la fin de juin et le début de juillet traduit une émission maximale des œufs à cette époque ;

TABLEAU 1

Arnoglossus thori : variations mensuelles du rapport gonado-somatique moyen des femelles (C.V. : coefficient de variation).

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
n	10	22	—	8	8	14	13	4	36	6	11	12
R.G.S.	1,4	1,6	—	3,3	9,2	12,8	7,4	2,3 1,7	1,4	1,3	1,1	1,2
σ	0,2	0,2	—	1,6	3,8	2,1	2,5	0,4 2,1	0,2	0,4	0,2	0,2
C.V. p. 100	14,3	12,5	—	48,5	41,3	16,4	33,8		14,3	30,8	18,2	16,7

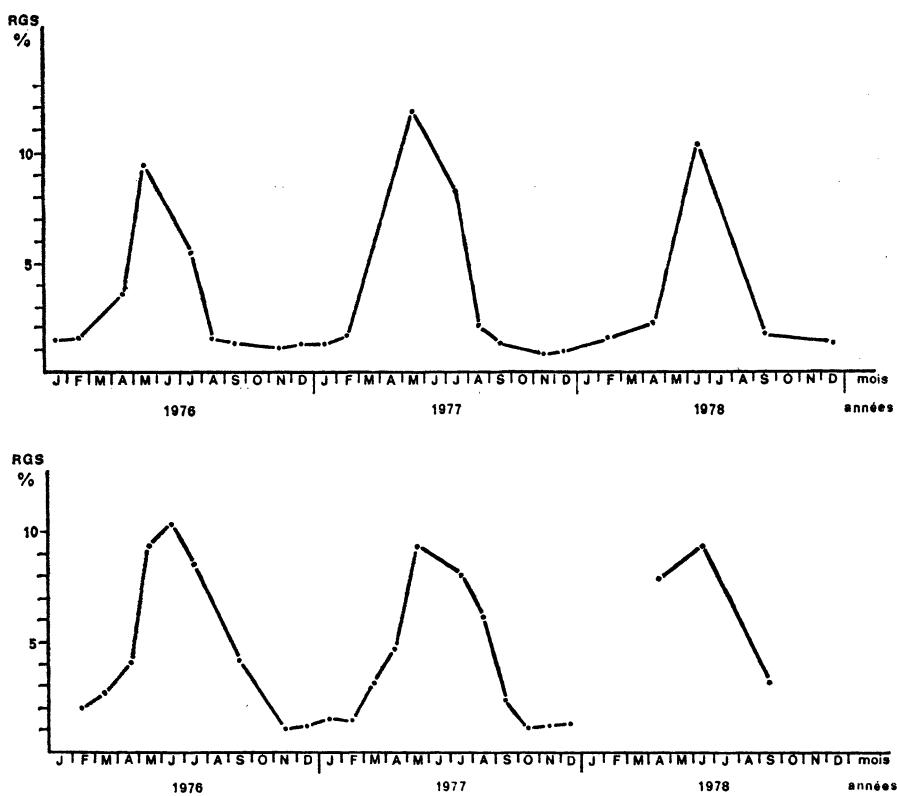


FIG. 1

Evolution du rapport gonado-somatique moyen des femelles d'*Arnoglossus thori* et d'*Arnoglossus laterna* en 1976, 1977 et 1978.

— au printemps et en été chez *A. laterna* dont les femelles sont aussi, en moyenne, prêtes à pondre en juin ; certaines ont encore leurs ovaires bien remplis en juillet, mois pendant lequel s'amorce vraiment la décroissance du R.G.S. moyen.

Dans les deux cas, les valeurs moyennes du R.G.S. présentent un minimum en automne et en hiver, période de repos sexuel pour ces deux Arnoglosses. *A. thori* accède au repos plus tôt qu'*A. laterna* : son

TABLEAU 2

Arnoglossus laterna : variations mensuelles du rapport gonado-somatique moyen des femelles.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
n	17	13	7	17	30	18	9	1	32	8	13	13
R.G.S.	1,6	1,6	2,9	7,5	9,1	9,9	8,2	6,2	3,6	1,8	1,0	1,3
σ	0,3	0,4	0,7	2,0	2,1	2,2	1,5		1,5	0,6	0,2	0,2
C.V. p. 100	18,7	25,0	24,1	26,7	23,0	22,2	18,3		41,7	33,3	20,0	15,4

rapport gonado-somatique moyen se stabilise en effet entre 1 et 2 p. 100 dès la fin du mois d'août ; il ne subira d'augmentation sensible qu'entre les mois de février et mars de l'année suivante.

L'étude d'un cycle de R.G.S. ne permet pas, seule, de déterminer la période de ponte d'une espèce : si le début et le maximum des pontes peuvent être établis avec une bonne précision, il n'en est pas

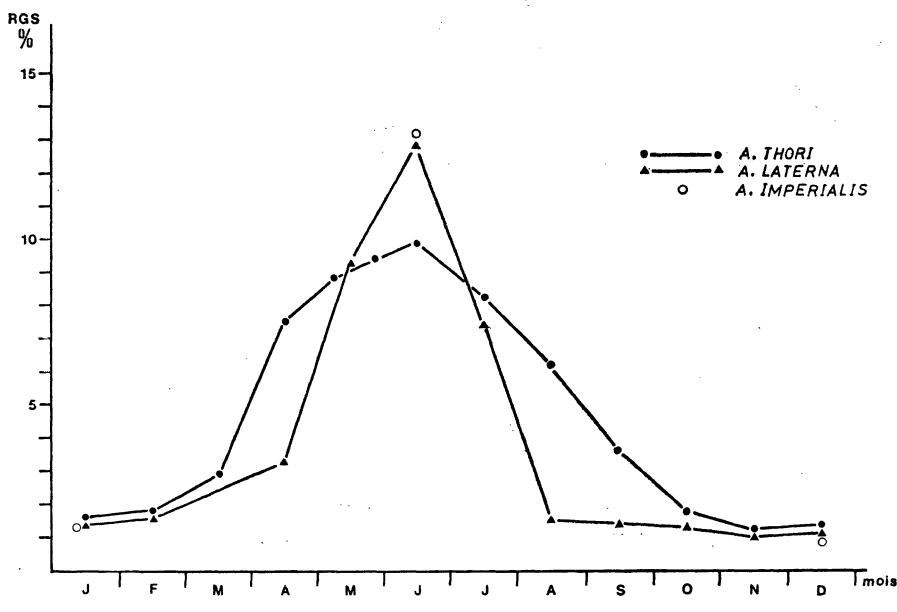


FIG. 2

Evolution du rapport gonado-somatique moyen des femelles d'*Arnoglossus thori*, d'*A. laterna* et d'*A. imperialis*.

de même pour la fin. Les phénomènes d'atrésie folliculaire, très variables en importance, viennent en effet masquer, chez certaines espèces, la fin réelle de l'émission des œufs ; celle-ci ne coïncide pas, alors, avec la valeur minimale observée du R.G.S. L'étude histologique des ovaires s'avère, dans tous les cas, nécessaire.

Le nombre, très faible, d'*Arnoglossus imperialis* capturés en dehors des mois d'hiver, ne nous permet pas d'illustrer le cycle du

TABLEAU 3

Arnoglossus thori : variations mensuelles du rapport hépato-somatique moyen des femelles.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
n	9	20	—	7	2	4	8	1	14	—	9	8
R.H.S.	2,7	2,4	—	3,2	6,7 5,5	2,4 2,7	2,3	2,5	2,4	—	2,1	3,0
σ	1,0	1,0	—	1,2	3,3 5,1	0,9		0,5	—	0,5	0,8	
C.V. p. 100	37,0	41,7	—	37,5		39,1		20,8		23,8	26,7	

R.G.S. de l'espèce. Les valeurs très basses observées en décembre et janvier laissent présumer un repos sexuel hivernal ; celles de juin peuvent indiquer une période de ponte printanière et estivale, comme celles des deux autres espèces (Fig. 2). Les femelles capturées à cette époque présentaient des ovaires en fin de maturation, pourvus d'œufs translucides, témoins d'une ponte en cours ou tout au moins immminente.

2. Évolution du rapport hépato-somatique

Chez les femelles d'*Arnoglossus thori* en repos sexuel, le poids du foie demeure assez stable : la valeur du R.H.S. avoisine 2 p. 100. Le stockage de réserves au niveau du foie entraîne une élévation sensible du rapport au cours des premiers mois de la maturation : il fluctue le plus souvent entre 5 et 6 p. 100 en avril-mai chez les femelles aux stades les plus avancés de la vitellogenèse.

Le nombre trop faible de femelles examinées en mai et juin nous amène à formuler quelques réserves quant aux valeurs moyennes, données à titre indicatif. L'utilisation des réserves hépatiques par le poisson semble toutefois effective à ce moment : le R.H.S. revient en juillet à une valeur proche de 2 p. 100 ; sa décroissance s'amorce avant celle du R.G.S. (Fig. 3 ; tableau 3).

Les femelles d'*Arnoglossus laterna* ont, comme les précédentes, un R.H.S. relativement stable en dehors de la période de ponte : la valeur moyenne se maintient à 2,4 p. 100 de novembre à février.

L'accroissement en poids du foie, sensible chez certains individus en mars, devient particulièrement net en avril. Par la suite, les variations imputables à une ponte étalée et à l'échantillonnage ne permettent pas de déceler de période bien définie pour l'utilisation des lipides hépatiques (Fig. 3). Certains poissons (probablement minoritaires) ont encore en septembre des R.H.S. compris entre 3,5 et 8 p. 100.

3. Évolution de l'indice pondéral

Les dépenses énergétiques et l'inanition temporaire occasionnent, au moment de la ponte, une perte du poids somatique des reproducteurs de Téléostéens. Les variations de l'indice pondéral peuvent,

TABLEAU 4

Arnoglossus laterna : variations mensuelles du rapport hépato-somatique moyen des femelles.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
n	17	12	7	16	19	5	4	—	7	1	11	11
R.H.S.	2,4	2,4	2,7	4,1	3,4	3,9	3,2	—	3,4	2,1	2,4	2,4
σ	0,8	0,4	1,1	1,1	1,1	3,9	2,5	—	2,1	—	0,4	0,5
C.V. p. 100	33,3	16,7	40,7	26,8	32,3	7,0	2,2	—	61,7	—	16,7	20,8

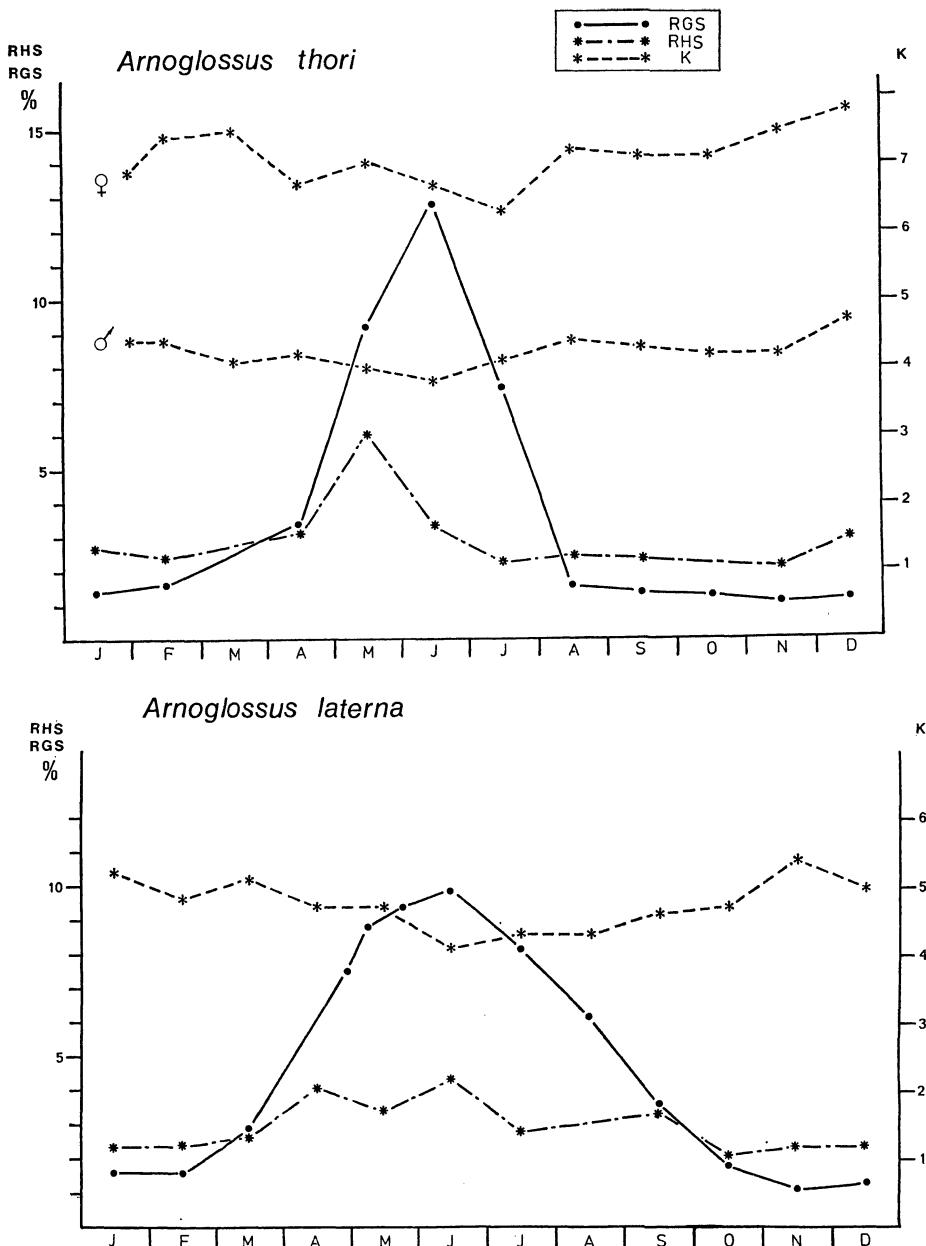


FIG. 3

Evolution des rapports gonado-somatique et hépato-somatique moyens des femelles d'*Arnoglossus thori* et d'*A. laterna*. Evolution des indices pondéraux moyens des mâles et des femelles.

lorsqu'elles sont suffisamment prononcées, aider à localiser dans le temps l'émission des œufs, tout en traduisant l'état physiologique des femelles en particulier.

Le tracé des variations de l'indice pondéral des femelles d'*Arnoglossus thori* s'infléchit en mai et juin ; la valeur minimale de l'indice en juillet coïncide avec celles décroissantes du R.G.S. (Fig. 3, tableau 5 et 6).

TABLEAU 5

Arnoglossus thori : variations mensuelles de l'indice pondéral moyen des femelles.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
n	13	26	1	9	13	15	14	4	35	4	23	12
\bar{K}	6,9	7,4	7,5	6,7	7,0	6,7	6,3	7,1 6,0	7,1 7,6	8,1 7,6	7,5	7,8
σ	0,8	0,6		0,7	0,4	0,7	0,9	9,1 6,4	0,7	6,2 6,7	0,5	0,5
C.V. p. 100	11,8	8,1		10,4	5,7	10,4	14,3		9,8		6,7	6,4

TABLEAU 6

Arnoglossus thori : variations mensuelles de l'indice pondéral moyen des mâles.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
n	8	23	9	10	9	2	12	5	27	3	17	5
\bar{K}	4,4	4,4	4,1	4,2	4,0	4,0 3,7	4,1	4,4 4,2	4,3 3,9	4,7 3,9	4,2 4,8	4,3 4,8
σ	0,3	0,4	0,5	0,3	0,3		0,4	4,5 4,7	0,6 4,0	4,0 0,2	0,2 4,6	4,6 5,2
C.V. p. 100	6,8	9,0	12,2	7,1	7,5		9,7	4,4	13,9		4,8	4,7

Le coefficient de variations est alors maximal : certaines femelles amaigries pourraient avoir émis tous leurs œufs ; d'autres ne seraient qu'en début ou en cours de ponte.

La condition des femelles s'améliore en août et l'indice pondéral moyen revient en septembre à une valeur proche des moyennes hivernales.

Les variations de l'indice pondéral des femelles confirment ainsi celles de leur rapport gonado-somatique ; elles précisent surtout la fin probable des pontes au mois d'août.

L'activité sexuelle semble moins affecter la condition physique des mâles : la diminution de leur indice pondéral moyen en juin n'apporte pas d'éléments vraiment nouveaux, mais confirme nos acquis antérieurs.

Les valeurs minimales de l'indice pondéral moyen des femelles d'*Arnoglossus laterna* apparaissent en juin, juillet et, probablement aussi, en août. Bien qu'étant de faible amplitude, les variations de l'indice semblent suivre celles du R.G.S. : le tracé, infléchi sur une longue période, pourrait confirmer la période de ponte pressentie, établie surtout au printemps et en été. Il n'apporte, en revanche, aucune indication supplémentaire quant à la fin possible d'émissions des œufs en automne (Fig. 3, tableau 7).

TABLEAU 7

Arnoglossus laterna : variations mensuelles de l'indice pondéral moyen des femelles.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
n	19	16	15	40	38	20	17	1	39	11	14	14
\bar{K}	5,2	4,8	5,1	4,7	4,7	4,1	4,3	4,3	4,6	4,7	5,4	5,0
σ	0,4	0,7	0,5	0,6	0,6	0,3	0,6		0,5	0,7	0,5	0,6
C.V. p. 100	7,7	14,6	9,8	12,8	12,8	7,3	13,9		10,9	14,9	9,2	12,0

4. Étude histologique des cycles sexuels

a) Le cycle sexuel d'*Arnoglossus thori* (tableau 8, Planche 1)

Les premiers signes de vitellogenèse apparaissent en janvier et février chez *Arnoglossus thori* : des globules, première manifestation du vitellus, s'agencent en couronne à la périphérie du cytoplasme des plus gros ovocytes qui mesurent alors, environ, 100 μ de diamètre.

TABLEAU 8

Les étapes du cycle sexuel et de la maturation des ovaires chez *Arnoglossus thori*.

Mois	Etapes de la maturation	Diam. max. Ovocytes
Octobre	Repos	45 μ
Novembre	Repos Accroissement lent	45-60 μ
Décembre	Repos Accroissement lent	45-70 μ
Janvier	Accroissement lent Début de vitellogenèse	70-100 μ
Février	Début de vitellogenèse	115 μ
Avril	Vitellogenèse assez avancée Rares débuts de pontes	135-295 μ
Mai	Ovocytes de taille très variable Début de vitellogenèse Vitellogenèse avancée Début de pontes Follicules vides	157-290 μ
Juin	Ovocytes de taille très variable Vitellogenèse avancée Pontes en cours	300 μ
Juillet	Ovocytes de taille très variable Pontes en cours	260-300 μ
Août	Nombreux ovocytes atrésiques Pontes terminées	—
Septembre	Ovocytes atrésiques (restes) Stades de post-ponte	—

Peu de femelles sont mûres à la fin du mois d'avril : le diamètre de leurs ovocytes les plus gros, en cours de vitellogenèse, varie entre 145 μ m et 210 μ m. Certaines, plus avancées, ont déjà émis quelques œufs : des ovocytes mûrs hyalins, encore peu nombreux, s'intercalent entre des ovocytes à tous les stades de maturation, ceux qui sont en fin de vitellogenèse, à inclusions vitellines individualisées, atteignant 295 μ m de diamètre.

La distribution des diamètres d'ovocytes est très hétérogène de mai à juillet. La fréquence des ovocytes mûrs hyalins (diamètre 500 μ m) augmente ; les gros ovocytes de 270-300 μ m de diamètre, bourrés de réserves vitellines, occupent la majeure partie de l'ovaire et côtoient des ovocytes plus petits en début ou en cours de vitellogenèse (diamètre : 160-230 μ m). Les pontes, commencées en mai, deviennent de plus en plus nombreuses en juin et juillet.

L'atrésie des follicules non pondus commence en août ; elle affecte d'abord les plus gros ovocytes qui sont, proportionnellement, très nombreux. Les femelles d'*A. thori* ne pondent donc pas la totalité de leurs ovocytes arrivés à maturité ; d'autres moins avancés n'atteindront pas non plus le terme de leur vitellogenèse. La ponte est alors terminée.

TABLEAU 9

Les étapes du cycle sexuel et de la maturation des ovaires chez *Arnoglossus laterna*.

Mois	Etapes de la maturation	Diam. max. Ovocytes
Octobre	Repos Restes de pontes	45 μ
Novembre	Repos Début d'accroissement lent	30-60 μ
Décembre	Repos Accroissement lent	50-75 μ
Janvier	Accroissement lent Ovocytes de taille très variable Restes d'atrésies	45-100 μ
Février	Accroissement lent Début de vitellogenèse	70-200 μ
Mars	Vitellogenèse assez avancée	190-280 μ
Avril	Vitellogenèse avancée	300-350 μ
Mai	Début de pontes Ovocytes de taille très variable	300-315 μ
Juin	Pontes en cours Stades de post-ponte	—
Juillet	Vitellogenèse très avancée Pontes en cours Restes de pontes	295-325 μ
Septembre	Stades de post-ponte Début d'atrésies Nouvelle poussée d'ovocytes	—

Les femelles entrent en repos sexuel au mois de septembre : l'atrésie gagne les plus petits ovocytes ; les restes de follicules et de vitellus sont phagocytés. La distribution de taille des ovocytes tend vers l'homogénéité caractéristique rencontrée chez les individus en repos sexuel ou chez les immatures. Un début d'hétérogénéité apparaît en octobre-novembre : certains petits ovocytes s'accroissent déjà jusqu'à atteindre 75 μm de diamètre.

b) Le cycle sexuel d'*Arnoglossus laterna* (tableau 9, Planche 2)

La vitellogenèse des ovocytes d'*Arnoglossus laterna* commence en janvier, mais ne devient active qu'en février. La maturation progresse en mars ; en avril, les plus gros ovocytes, d'un diamètre voisin de 480 μm , sont mûrs et prêts à être pondus. Les pontes débutent au mois de mai : des ovocytes de diamètres variables garnissent alors la paroi ovarienne ; d'autres ovocytes encore immatures les remplaceront.

Les ovocytes hyalins ne sont pas rares en juin : beaucoup de femelles pondent alors, mais les ovaires de certaines présentent déjà les aspects caractéristiques de la post-ponte (nombreux follicules vides — peu d'ovocytes mûrs — début d'atrésie).

La composition du stock d'ovocytes en maturation reste hétérogène en juillet : la vitellogenèse est très avancée chez la plupart des femelles dont la majorité est en cours de ponte.

Les stades de post-ponte et les débuts d'atrésie abondent au mois de septembre. Certaines femelles ont toutefois encore de petites phases tardives de croissance d'ovocytes, qui n'arriveront pas à maturité.

Le repos s'installe pendant les trois derniers mois de l'année : les phagocytes éliminent les follicules résiduels vidés ou non ; les lots d'ovocytes retrouvent leur homogénéité.

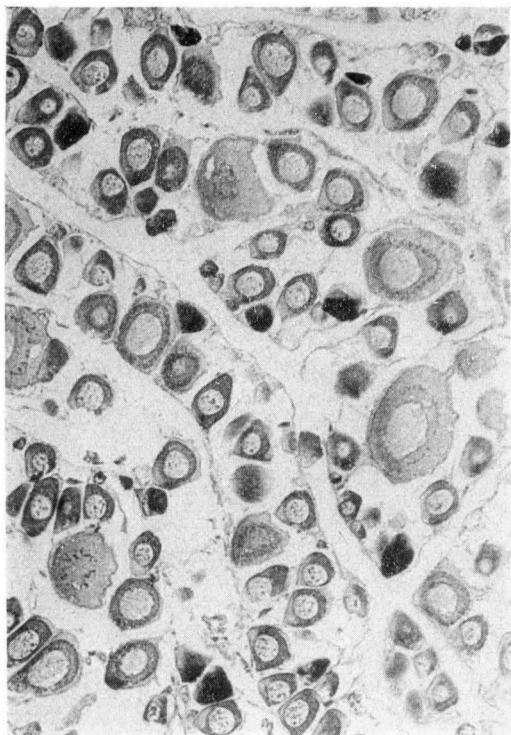
Toutefois, dès le mois de novembre, le stock de réserve entre dans sa phase d'accroissement lent et prélude à la maturation de l'année suivante.

c) Quelques étapes du cycle sexuel d'*Arnoglossus imperialis*
(tableau 10 ; Planche 3)

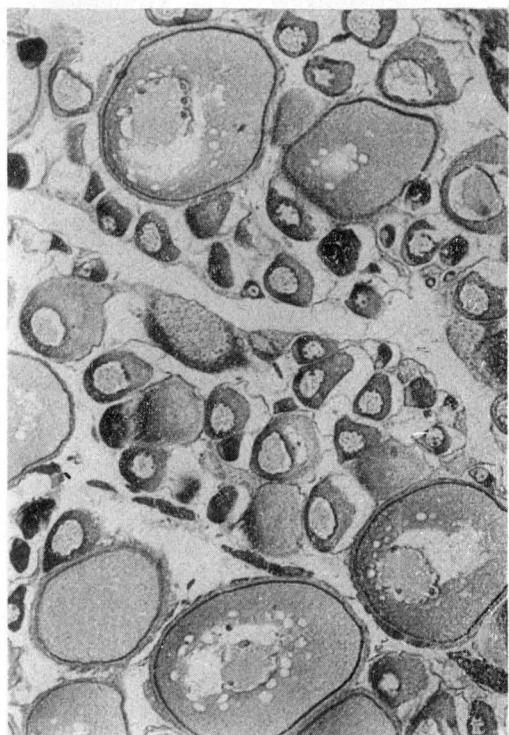
Les ovocytes d'*Arnoglossus imperialis*, au premier stade de la vitellogenèse (granules en couronne), sont encore très petits en dé-

TABLEAU 10
Quelques étapes du cycle sexuel et de la maturation des ovaires chez *Arnoglossus imperialis*.

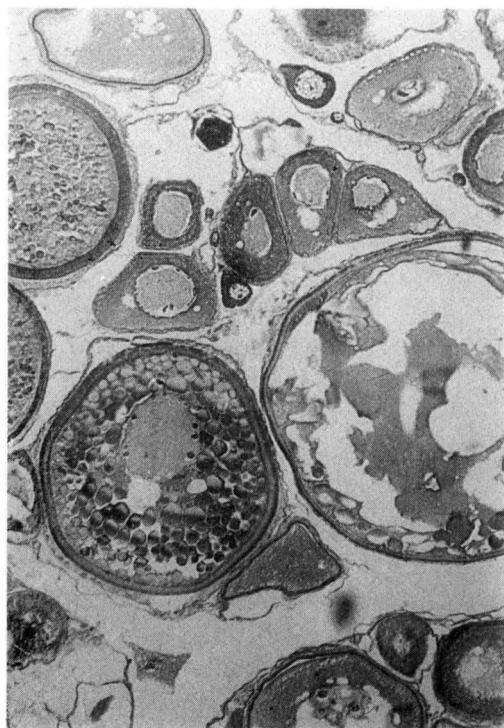
Mois	Etapes de la maturation	Diam. max. Ovocytes
Décembre	Ovocytes de taille très variable Début de vitellogenèse	90-150 μm
Janvier	Ovocytes de taille très variable Début de vitellogenèse	60-120 μm
Février	Début de vitellogenèse	115 μm
Juin	Vitellogenèse très avancée Pontes en cours Post-ponte	235-330 μm



- a -



- b -



- c -

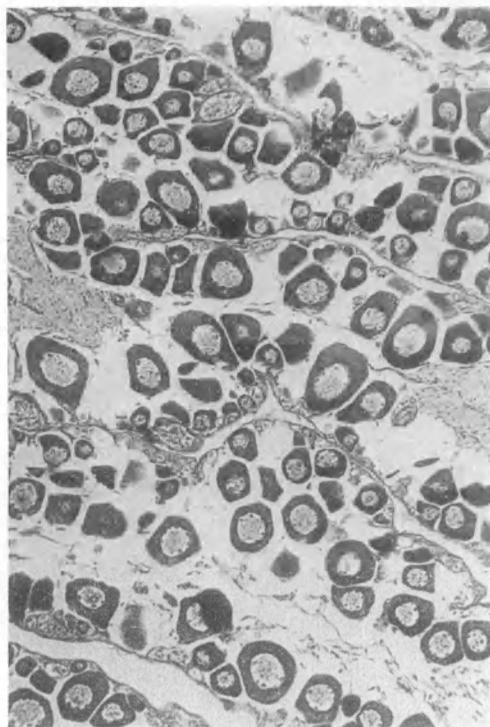


- d -

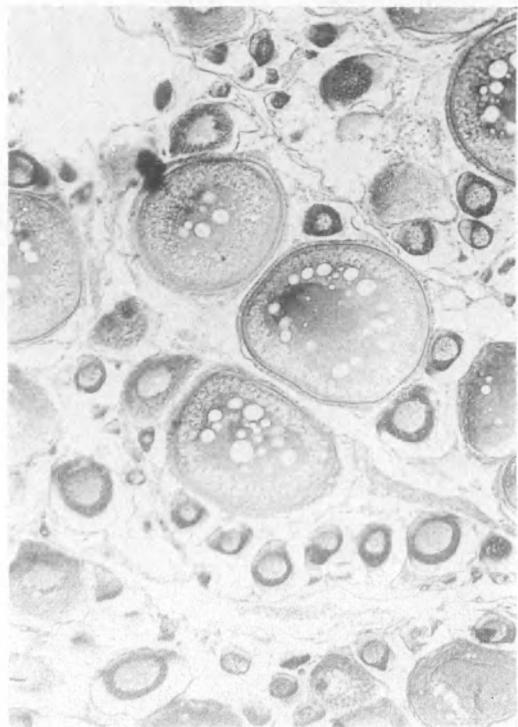
CHRISTIAN DÉNIEL

PLANCHE 1
L'ovogénèse chez *Arnoglossus thori*

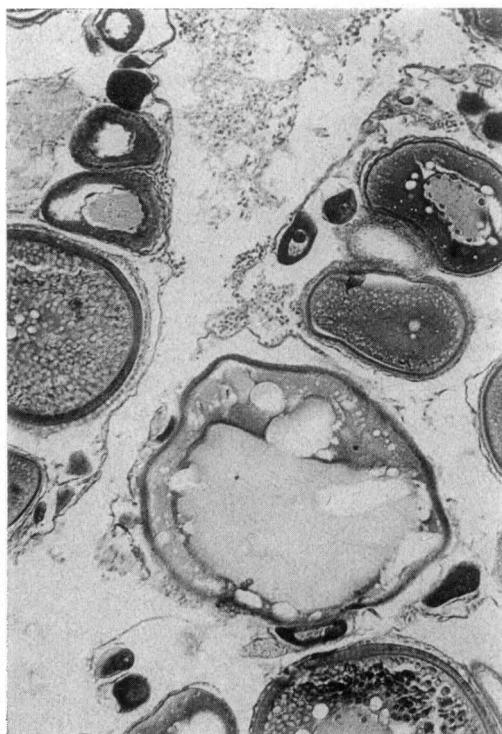
a : ovocytes immatures et en début de vitellogenèse (février) ; b : ovocytes immatures et en vitellogenèse peu avancée (avril) ; c : ovocytes en vitellogenèse avancée et ovocyte mûr hyalin (avril) ; d : follicules atrésiques (août).



- a -



- b -



- c -



- d -

CHRISTIAN DÉNIEL

PLANCHE 2
L'ovogenèse chez *Arnoglossus laterna*

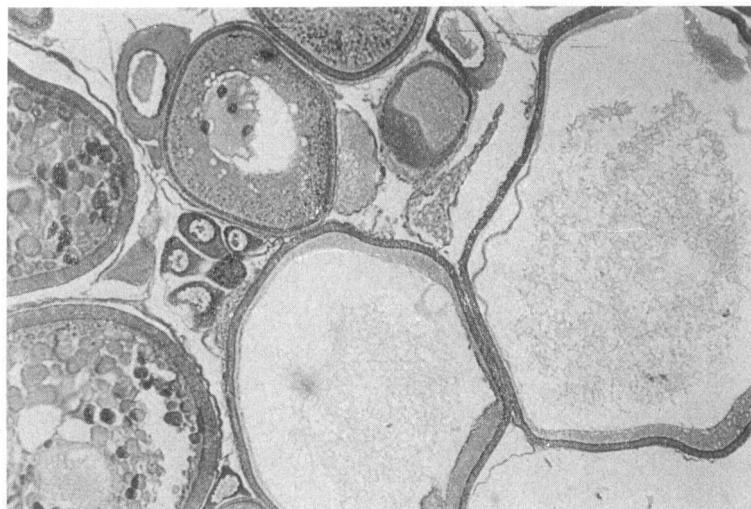
a : ovocytes immatures (octobre) ; b : ovocytes en vitellogenèse peu avancée (février) ; c : ovocyte hyalin (mai) ; d : ovocytes en vitellogenèse avancée, ovocytes hyalins en dégénérescence et follicule atrésique (septembre).



- a -



- b -



- c -

CHRISTIAN DÉNIEL

PLANCHE 3

L'ovogénèse chez *Arnoglossus imperialis*

a : ovocytes immatures (décembre) ; b : ovocytes en vitellogenèse peu avancée et avancée (juin) ; c : ovocytes hyalins (juin).

cembre : ils mesurent, au maximum, 150 μm de diamètre. Les plus grands arrivent à 200 μm en janvier-février mais l'aspect histologique de l'ovaire n'a pas changé.

En juin, la vitellogenèse est très avancée. Les femelles sont en cours de ponte ou en post-ponte. Leurs plus gros ovocytes mesurent de 235 μm à 330 μm de diamètre.

Dans les ovaires de femelles *d'Arnoglossus imperialis* au stade de post-ponte, il ne subsiste que très peu d'ovocytes à vitellogenèse avancée : le contenu de l'ovaire est donc, en majeure partie, pondu.

III. LA FÉCONDITÉ DES ESPÈCES

1. La fécondité *d'Arnoglossus thori*

Treize femelles *d'Arnoglossus thori* d'une longueur totale comprise entre 15,5 cm et 20,2 cm font l'objet de cette étude. Capturées à des dates proches de leurs premières émissions d'œufs (6 juin 1978, 8-16 juin 1979), nous les avons sélectionnées pour leur état de maturation pas trop avancée, éliminant au mieux l'éventualité d'une ponte partielle déjà effectuée.

L'étude de la distribution de fréquence des diamètres d'ovocytes met en évidence deux lots dans l'ovaire :

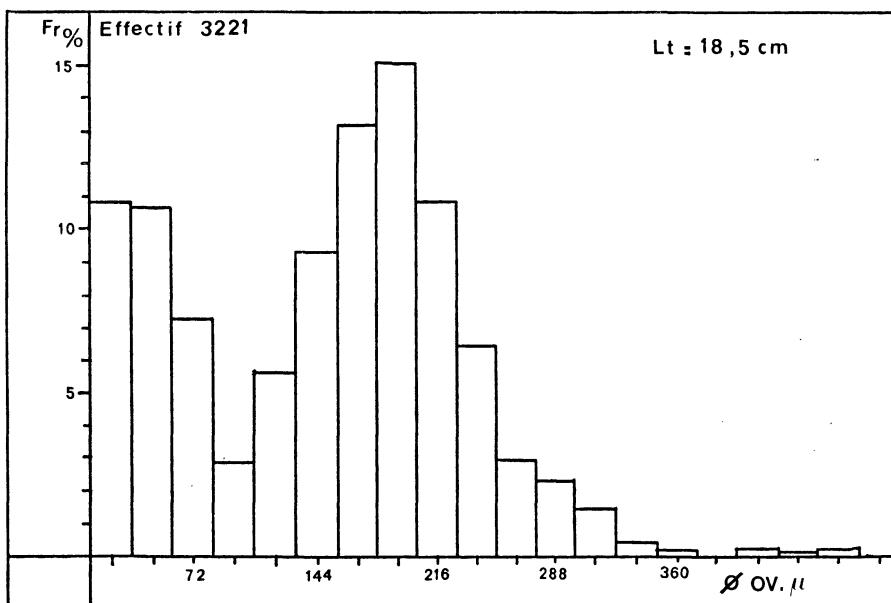


FIG. 4

Distribution de fréquence des diamètres d'ovocytes chez *Arnoglossus thori* (femelle de 18,5 cm de longueur totale, capturée au début du mois de juin).

- Un lot formé par de petits ovocytes d'un diamètre inférieur à 92 μm ; ils ne présentent aucun signe de maturation (contrôle histologique) et ne seront susceptibles d'être pondus que les années suivantes ;
- Un lot d'ovocytes à différents stades de maturation ayant un diamètre supérieur ou égal à 96 μm (Fig. 4).

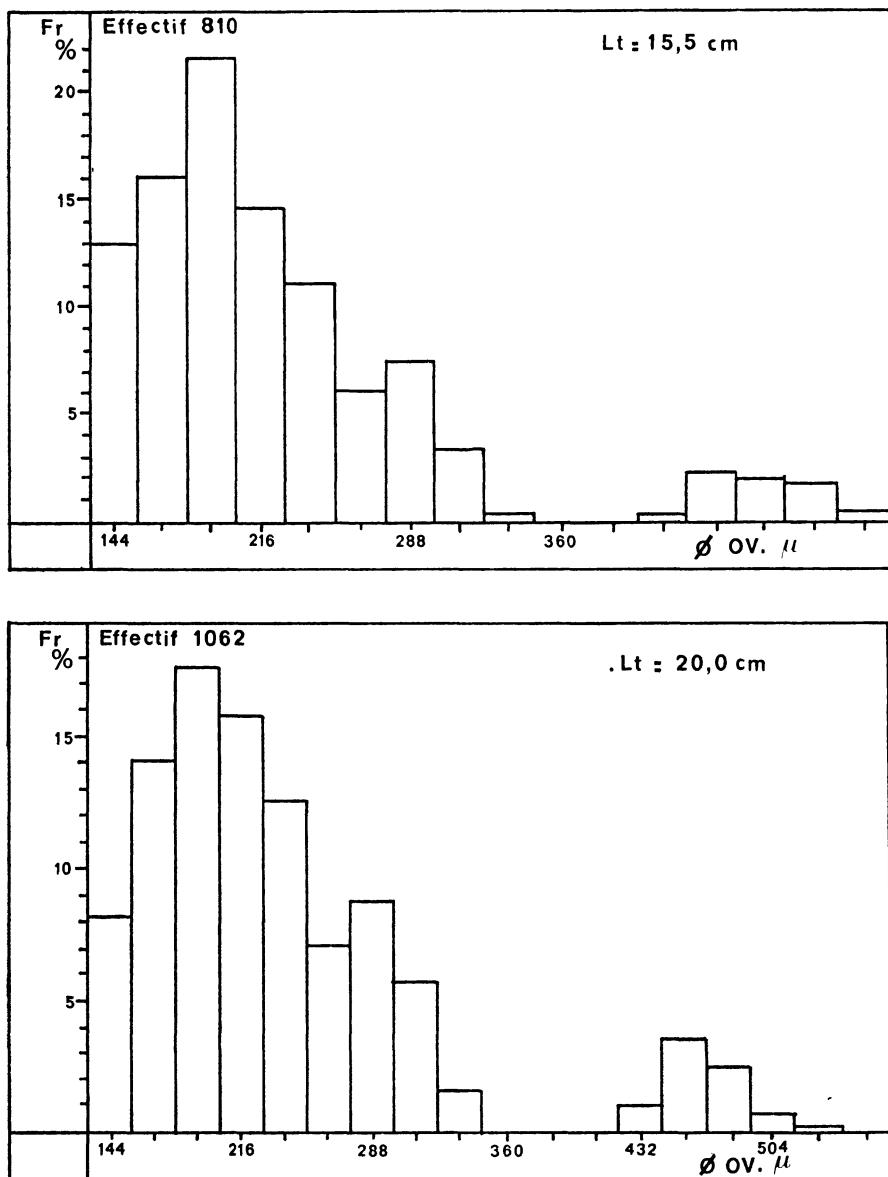


FIG. 5
Distribution de fréquence des diamètres d'ovocytes chez deux femelles d'*Arnoglossus thori* au milieu du mois de juin.

TABLEAU 11
Arnoglossus thori : fécondités absolue et relative des femelles.

L _T (cm)	P _p (g)	P _o (g)	GROUPE (âge)	R.G.S.	FECONDITE ABSOLUE	FECONDITE RELATIVE
15,5	44	5,0	4+	14,3	216 000	4 909
16,0	51	6,5	5+	16,2	245 200	4 807
17,0	54	5,2	5+	11,8	225 000	4 167
17,5	67	7,8	5+	15,0	345 000	5 149
17,8	71	8,0	5+	13,8	259 000	3 648
18,5	70	6,1	5+	10,9	187 000	2 678
18,5	70	6,0	5+	10,7	234 800	3 354
18,5	75	4,9	5+	7,9	190 900	2 545
18,5	65	5,9	6+	11,6	195 100	5 110
18,5	91	9,5	7+	12,7	465 000	3 001
19,6	78	9,5	7+	15,1	285 000	3 654
20,0	95	10,0	7+	13,7	362 000	3 810
20,2	95	9,7	7+	12,4	407 000	4 284

L'étude histologique du second lot a révélé qu'en fait, seuls les ovocytes d'un diamètre supérieur ou égal à 144 μm mûriront dans l'année mais ne seront pas, pour autant, tous émis au cours de la ponte. Le comptage de ces œufs ne donnera ainsi, pour *A. thori*, qu'une fécondité potentielle, surestimation de la fécondité absolue réelle.

Au début du mois de juin, la plupart des ovocytes sont en maturation avancée, chez les femelles étudiées, mais peu d'entre eux ont atteint le stade ultime qui précède leur émission (Fig. 5).

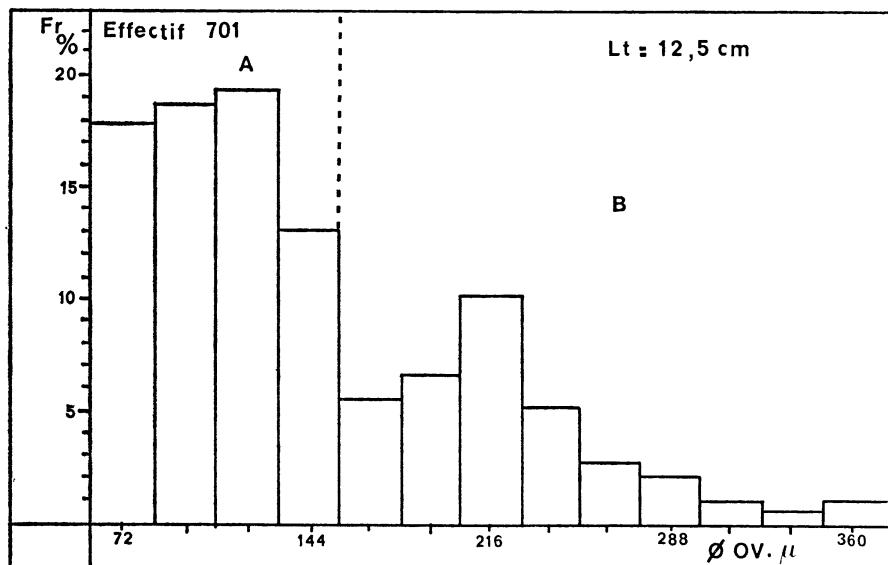


FIG. 6

Distribution de fréquence des diamètres d'ovocytes chez *Arnoglossus laterna* (femelle de 12,5 cm de longueur totale, capturée à la fin du mois d'avril).

En une dizaine de jours, le diamètre des ovocytes les plus avancés augmente rapidement : les plus gros passent de 480 μm à 576 μm de diamètre ; les premiers œufs prêts à la ponte se distinguent nettement des autres, vers la mi-juin. Les femelles les plus petites ont alors, comme les plus grandes, de gros œufs dans leurs ovaires.

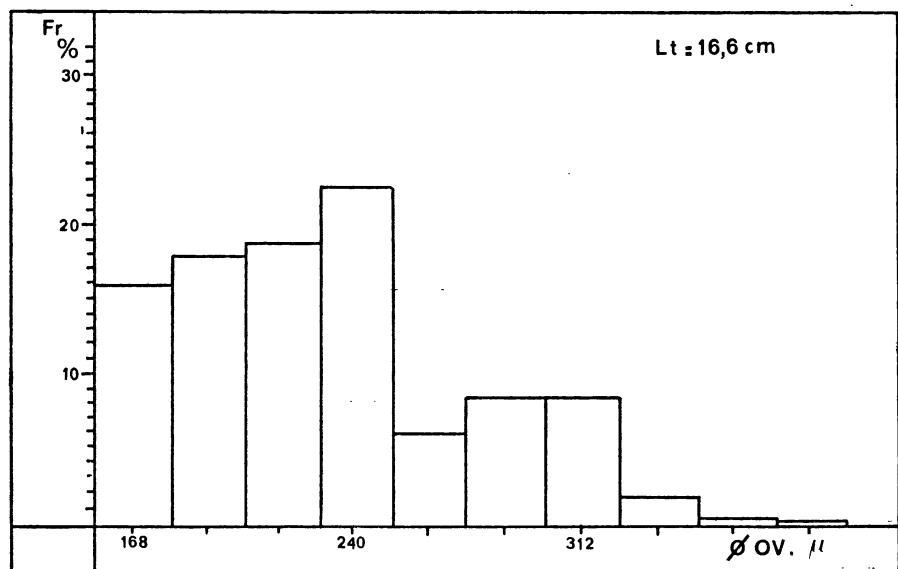
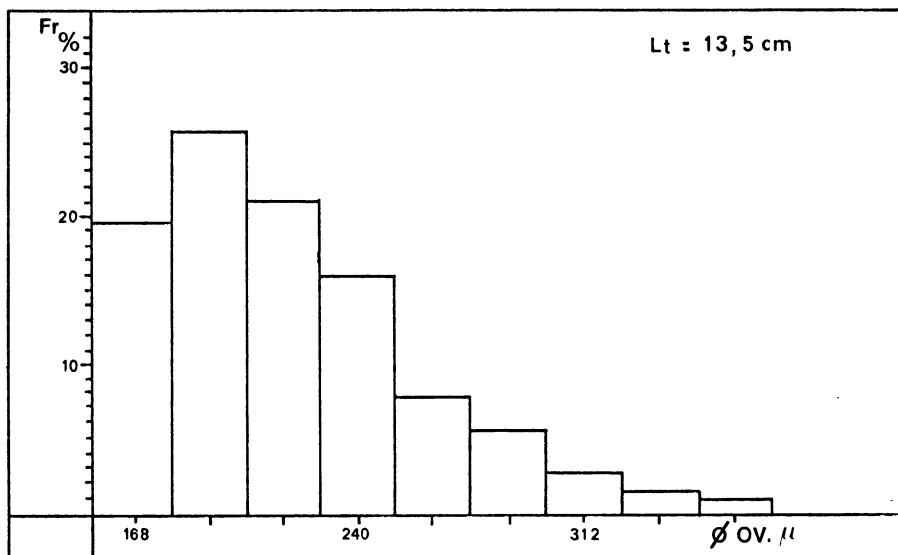


FIG. 7

Distribution de fréquence des diamètres d'ovocytes chez deux femelles d'*Arnoglossus laterna* au début du mois de juin.

L'état de maturation avancée de certaines femelles étudiées nous constraint à ne donner pour l'espèce qu'un tableau de valeurs indicatives (tableau 11). Certaines anormalement basses, probablement biaisées par des émissions partielles d'œufs, ne peuvent être retenues ; d'autres, qui conservent leur signification, permettent de chiffrer la fécondité relative d'*Arnoglossus thori* à 4 000 - 5 000 œufs/gramme.

2. La fécondité d'*Arnoglossus laterna*

Vingt-et-une femelles d'*Arnoglossus laterna*, d'une longueur totale comprise entre 12,2 cm et 16,6 cm ont fourni le matériel nécessaire à cette étude. Capturées avant la ponte (28-30 avril, 6-12 juin 1978), elles présentaient toutes des ovaires en maturation, à différents stades d'avancement.

Comme chez *Arnoglossus thori*, les ovocytes d'un diamètre inférieur ou égal à 140-150 μm constituent un stock de réserve pour les pontes de l'année suivante (Fig. 6).

A la fin du mois d'avril, les ovocytes d'un diamètre voisin de 192 μm dominent la distribution de fréquence. Les plus grandes femelles ont dans leurs ovaires quelques ovocytes en vitellogenèse mais les autres sont, pour la plupart, en début de maturation.

En juin, chez les plus grandes femelles, la distribution de fréquence apparaît plus homogène et décalée vers de plus forts diamètres. Chez les plus petites, elle présente un mode à 192 μm , comme chez certaines en avril (Fig. 7). Les plus grandes femelles

$$F = 2 \times 10^{-3} L_T^{3,468}$$

$$\log F = 3,468 \log L_T - 2,69897$$

$$r = 0,657$$

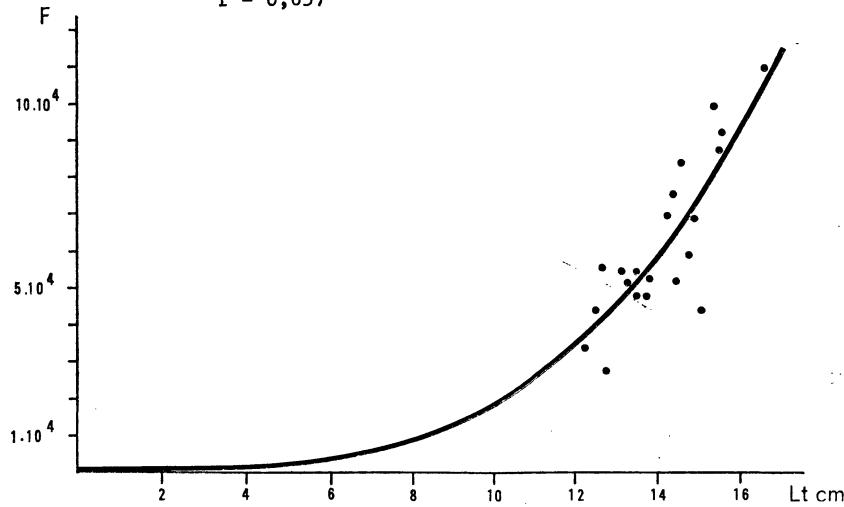


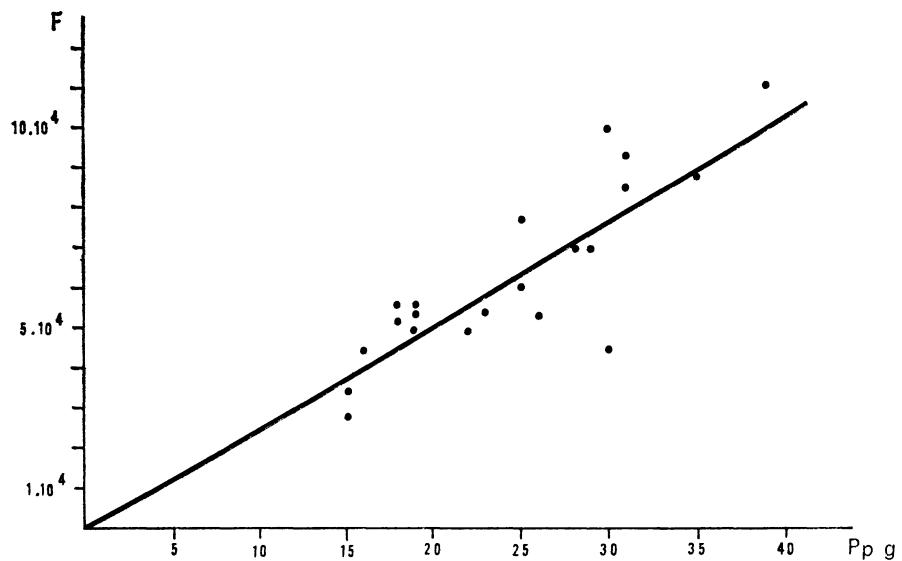
FIG. 8

Relation fécondité absolue — longueur totale ($F = L_T$) chez *Arnoglossus laterna*.

$$F = 2\ 297,267 P_p^{1,029}$$

$$\log F = 1,029 \log P_p + 3,3612$$

$$r = 0,703$$



$$F = 42\ 342,981 P_o^{0,765}$$

$$\log F = 0,765 \log P_o + 4,6267$$

$$r = 0,716$$

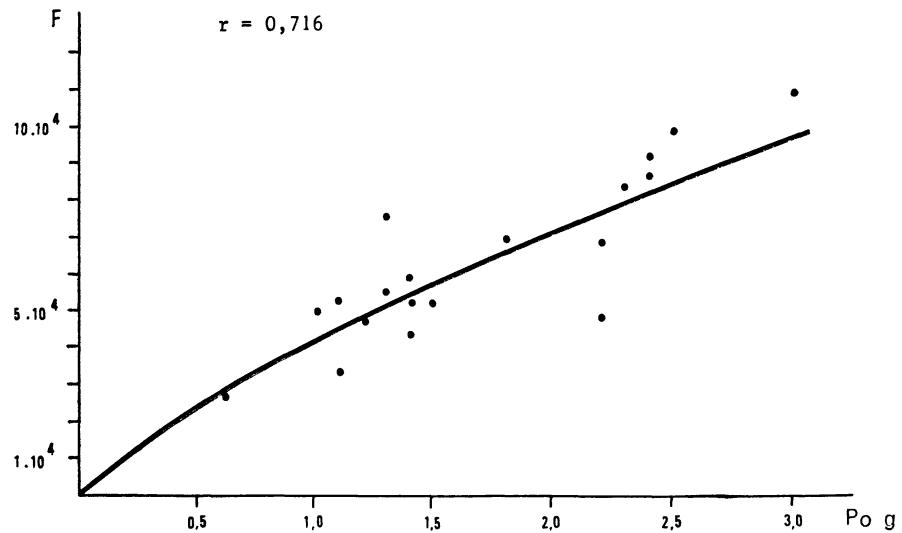


FIG. 9
Arnoglossus laterna

Relations fécondité absolue — poids du poisson ($F — P_p$) et fécondité absolue — poids des ovaires ($F — P_o$).

apparaissent ainsi proches de leurs premières émissions d'œufs en juin ; elles devancent les plus petites, d'au moins un mois et demi.

La fécondité absolue individuelle fluctue, chez les femelles d'*A. laterna* étudiées, entre $2,7 \times 10^4$ et 11×10^4 ; elle augmente avec la taille du poisson et, surtout, avec son poids.

La fécondité relative moyenne est de 2 562 œufs par gramme de poisson (tableau 12).

TABLEAU 12
Arnoglossus laterna : fécondités absolue et relative des femelles.

L _T (cm)	P _p (g)	P _o (g)	GROUPE (âge)	R.G.S.	FECONDITE ABSOLUE	FECONDITE RELATIVE
12,2	15	1,1	3+	8,5	34 320	2 288
12,5	16	1,4	3+	10,2	44 200	2 762
12,6	18	1,3	3+	10,0	55 714	3 095
12,7	15	0,6	4+	5,0	27 600	1 840
13,1	19	1,4	3+	10,0	54 800	2 884
13,4	18	1,0	3+	6,7	51 500	2 861
13,5	22	2,2	4+	12,9	48 800	2 218
13,5	19	1,1	3+	6,9	53 533	2 817
13,6	19	1,2	3+	8,0	48 445	2 550
13,7	23	1,4	4+	7,3	53 550	2 328
14,2	28	1,8	4+	8,2	70 000	2 500
14,3	25	1,3	4+	5,9	76 143	3 046
14,4	26	1,5	6+	6,8	52 500	2 019
14,5	31	2,3	4+	9,6	84 333	2 720
14,7	25	1,4	4+	7,8	59 700	2 388
14,8	29	2,2	4+	9,2	69 200	2 386
15,0	30	1,4	5+	5,8	44 400	1 480
15,3	30	2,5	4+	10,0	99 535	3 318
15,5	35	2,4	4+	9,2	87 200	2 491
15,5	31	2,4	6+	9,6	92 571	2 986
16,6	39	3,0	6+	10,0	110 113	2 823

La fécondité absolue des femelles d'*A. laterna* ne peut être significativement corrélée avec leur âge ($r = 0,197$). Les logarithmes de la longueur totale, du poids du poisson et du poids de ses ovaires, se révèlent par contre utilisables pour une prédiction de la fécondité absolue de l'espèce (Fig. 8 et 9).

IV. DISCUSSION

Arnoglossus thori et *A. laterna* n'ont qu'une seule période de ponte annuelle en baie de Douarnenez. Révélée par l'évolution des rapports gonado-somatiques, précisée par l'histologie, elle s'établit :

- au printemps chez *Arnoglossus thori* (et probablement aussi chez *A. imperialis*) ;
- au printemps et en été chez *Arnoglossus laterna*.

Nos observations sur la reproduction d'*A. thori* correspondent avec celles rapportées par Wheeler (1969) qui attribue une reproduction printanière à l'espèce, avec un prolongement possible en été : les pontes d'*A. thori*, commencées en mai, se terminent en juillet. L'éventualité de deux saisons de ponte citées par Bini (1968) pour les Arnoglosses de Méditerranée mériterait d'être vérifiée.

Arnoglossus imperialis pourrait se reproduire à la même époque qu'*A. thori* en baie de Douarnenez.

La période de ponte d'*Arnoglossus laterna* n'est pas toujours connue avec précision sur les différentes zones de son aire géographique de distribution ; elle est toutefois le plus souvent située entre mars-avril et septembre. En Atlantique, Manche et Mer du Nord, elle dure, en moyenne, trois mois (tableau 13).

TABLEAU 13

Périodes de ponte des Arnoglosses *A. thori*, *A. laterna* et *A. imperialis* sur les différentes zones de leur aire de distribution géographique.

Auteurs	Mois												Région géographique
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
<i>Arnoglossus laterna</i>													
Gibson 1980													Ouest Ecosse
Wheeler 1969													Sud Irlande
Poll 1947													Mer du Nord
Russell 1976													Manche
Arbault 1969													Golfe de Gascogne
Déniel 1982													Baie de Douarnenez
Lozano-Rey 1960	?												Méditerranée
<i>Arnoglossus thori</i>													
Bertin 1929													Atlantique
Wheeler 1969													Golfe de Gascogne, Méditerranée
Déniel 1982													Baie de Douarnenez
Bini 1962													Méditerranée
<i>Arnoglossus imperialis</i>													
Wheeler 1969							?						Europe Nord-Ouest
Déniel 1982													Baie de Douarnenez
Bini 1968							?						Méditerranée

En baie de Douarnenez, *A. laterna* pond surtout entre mai et juillet ; les pontes se prolongent en août et se terminent en septembre. Les Arnoglosses *A. laterna* de la baie se reproduisent ainsi :

— plus tôt que ceux des côtes Ouest d'Ecosse (Gibson *et al.*, 1980), de Mer du Nord (Poll, 1947) et de Manche (Russell, 1976) ;

- à la même époque que ceux du golfe de Gascogne (Arbault *et al.*, 1969) ;
- plus tard que ceux de la Méditerranée dont le maximum de ponte serait situé entre mars et août (Lozano-Rey, 1960).

Le déclenchement des pontes semble donc pouvoir être relié à la latitude chez *Arnoglossus laterna*. Il en serait de même quant à la durée des émissions : au terme d'une étude similaire à la nôtre, mais sans examens histologiques, Gibson et Ezzi (1980) concluent à une période de ponte courte durant seulement de fin juin à fin août. Elle serait, environ, d'une durée double en baie de Douarnenez.

Des similitudes, mais aussi des différences, apparaissent entre les deux espèces d'Arnoglosse que nous avons le mieux étudiées : *Arnoglossus thori* et *A. laterna*.

La vitellogenèse n'affecte, dans les deux cas, qu'un seul lot d'ovocytes ; ses modalités varient peu d'une espèce à l'autre. La fin de leur maturation est caractérisée, comme celle d'*A. imperialis*, par la formation d'un vitellus hyalin, résultat de la fusion des inclusions vitellines. Cette coalescence des inclusions, qui n'est pas un fait général chez les Téléostéens, a été observée chez *Limanda limanda* (Tunghan, 1978), *Liopsetta obscura* (Yamamoto, 1957), *Trachurus trachurus* (Macer, 1974), entre autres. Elle n'avait, à notre connaissance, pas encore été mentionnée pour les trois espèces de cette étude.

Une différence majeure sépare *Arnoglossus thori* d'*A. laterna* : après la ponte, le nombre de follicules en dégénérescence est élevé chez l'un (*A. thori*), alors qu'il est faible chez l'autre (*A. laterna*).

Arnoglossus thori ne pond donc pas la totalité de ses ovocytes entrés en vitellogenèse et l'atrésie touche aussi bien des ovocytes mûrs hyalins que des ovocytes non mûrs, bloqués en cours de maturation. La perte d'énergie est considérable pour l'espèce qui, comme *Arnoglossus laterna*, peut être classée parmi les espèces dites « maigres » qui tirent les réserves nécessaires à la vitellogenèse de leur foie et, à un degré moindre, de leurs muscles.

La fécondité absolue, calculable, des femelles d'*Arnoglossus thori* n'est qu'une fécondité potentielle, surestimation de la fécondité réelle ; l'estimation de cette dernière est d'une meilleure précision chez *A. laterna*. *A. thori* est, en terme de fécondité relative, plus féconde qu'*A. laterna* : à taille égale (15,5 cm), la production d'œufs par gramme de poisson avoisine 5 000 chez *A. thori* alors qu'elle ne dépasse pas 3 000 chez *A. laterna* (respectivement 3 900 œufs/g et 2 600 œufs/g en moyenne). L'atrésie observée chez *A. thori* minimise, toutefois, l'écart entre les nombres d'œufs réellement pondus par les femelles des deux espèces.

Summary

Three species of Scaldfish live in Douarnenez Bay : *Arnoglossus thori*, *A. laterna*, *A. imperialis*. Three ratios were followed (RGS, RHS, K) and an histological study of ovaries done to establish their spawning seasons: *A. thori*, *A. laterna* and probably also *A. imperialis* breed once a year. *A. thori* spawns in spring (April-June), *A. laterna* in spring and summer (May-September). *A. imperialis* may spawn in spring.

In the three species, vitellogenesis takes place in only one batch of oocytes and the end of maturation is characterized by the formation of a continuous and hyaline mass of yolk. *A. laterna* sprawns nearly the whole of the ripe eggs; it is not the case for *A. thori* which, after spawning, keeps in the ovaries hyaline and vitellogenic oocytes that degenerate and are resorbed. The mean relative fecundity of *A. thori* reach 3 900, that of *A. laterna* 2 600.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARBAULT, S. et LACROIX-BOUTIN, N., 1969. — Epoques et aires de ponte des poissons du golfe de Gascogne en 1965-1966 (œufs et larves). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 33 (2), pp. 181-202.
- BERTIN, L., 1929. — Faune ichthyologique de l'Atlantique Nord. Classif. 1938. *Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*
- BINI, G., 1968. — Atlante dei pesci della coste italiane. Mondo Sommerso ed., vol. VIII, 45 pp.
- DÉNIEL, C., 1975. — Régimes alimentaires d'*Arnoglossus thori* Kyle et d'*Arnoglossus imperialis* Rafinesque (Téléostéens - Bothidae) en baie de Douarnenez. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 39, pp. 105-116.
- GIBSON, R.N. et EZZI, I.A., 1980. — The biology of the scaldfish *Arnoglossus laterna* (Walbaum) on the west coast of Scotland. *J. Fish. Biol.*, 17, pp. 565-575.
- HTUN-HAN, M., 1978. — The reproductive biology of the dab *Limanda limanda* (L.) in the North Sea : seasonal changes in the ovary. *J. Fish. Biol.*, 13, pp. 351-359.
- MACER, C.T., 1974. — The reproductive biology of the horse mackerel *Trachurus trachurus* (L.) in the North Sea and English Channel. *J. Fish. Biol.*, 6, pp. 415-438.
- NORMAN, J.R., 1934. — A systematic monograph of the flatfishes (Heterosomata). Vol. I : Psettodidae, Bothidae, Pleuronectidae. British Museum Lond., 459 pp.
- LOZANO-REY, D.L., 1960. — Peces Fisoclistos. Mem. Real Acad. Ciencias, Madrid, tome XIV, 3^e partie, 613 pp.
- PADOA, I., 1956. — Uova, larve e stadi giovanili di Teleostei. Ordre : Heterosomata, pp. 783-877. Fauna e Flora del Golfo di Napoli, St. Zool. di Napoli ed., 1063 pp.
- POLL, M., 1947. — Poissons marins. Faune de Belgique, Musée Royal Hist. nat. Belgique ed., 452 pp.
- RUSSELL, F.S., 1976. — The eggs and planktonic stages of British marine fishes. Acad. Press, London, 400 pp.
- WHEELER, A., 1969. — The fishes of the British Isles and north-west Europe. Mac Millan ed., London, 529 pp.
- YAMAMOTO, K., 1957. — Studies on the formation of fish eggs. XI — the formation of a continuous mass of yolk and the chemical nature of lipids contained in it in the oocyte of the flounder *Liopsetta obscura*. *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, Ser. VI, Zool., 13, pp. 344-351.