

ETUDE DE L'INFLUENCE DE FACTEURS INTERNES ET EXTERNES SUR LA REPRODUCTION DE POISSONS MARINS EN CAPTIVITE

N. DEVAUCHELLE
Centre Océanologique de Bretagne
B.P. 337 - 29273 BREST CEDEX

Mots-clés : facteurs internes et externes, reproduction, Poissons marins

Key words : internal and external factors, reproduction, marine fish

RÉSUMÉ :

Ce document comporte des observations et résultats d'expériences qui concernent l'influence de facteurs climatiques, alimentaires et biotiques sur la ponte saisonnière de poissons marins captifs. Les espèces concernées sont le Bar (*Dicentrarchus labrax*), le Turbot (*Scophthalmus maximus*), la Sole (*Solea solea*), la Dorade dorée (*Sparus aurata*) et, accessoirement, le Rouget barbet (*Mullus surmuletus*).

Chez ces espèces, température et photopériode influencent la maturation et la ponte et déterminent ainsi les périodes de reproduction. La manipulation de ces deux facteurs a permis de récolter, six mois avant la saison normale de ponte, des oeufs viables, de qualité et taille comparables à ceux de poissons élevés en conditions naturelles. Toutefois, la fécondité semble abaissée.

Nous constatons par ailleurs que la quantité d'oeufs recueillie dans les bassins de ponte augmente avec l'âge des femelles, alors que les caractéristiques des oeufs, taille et taux de viabilité, évoluent indépendamment du poisson ; le diamètre de l'oeuf serait inversement proportionnel à la température de ponte. Le taux de viabilité serait lié aux conditions de stabulation, entre autres au régime alimentaire et au volume des bassins de ponte.

SUMMARY : *The influence of internal and external factors on the reproduction of marine fish in captivity*

This work describes the results of some experiments carried out on the effect of the temperature, the photoperiod, the spawners food regime and other biotic factors upon the captive brood stock of Sea Bass (*Dicentrarchus labrax*), Turbot (*Scophthalmus maximus*), Sole (*Solea solea*), Gilthead Sea Bream (*Sparus aurata* and Red Mullet (*Mullus surmuletus*).

The results clearly show that all the above species spawn naturally in captivity conditions. A number of spawns can be obtained in tanks where only one species or a pool of species is maintained under natural or artificial temperature and photoperiod, with fish receiving different types of food diet and in tanks of varying capacity.

The characteristics of each spawn varies according to the following factors :

- The spawning season : it can be either naturally or artificially induced through the photoperiod and temperature pattern input in the tanks.

- The total number of eggs per spawn : it is related to both the female physiological condition and the spawners' environmental parameters such as temperature and photoperiod.

- The egg size and viability : the temperature seems to determine the egg diameter, and the overall egg viability seems to be related to the diet and to the capacity of the tanks.

Nevertheless, no clear relation was found between the egg hatching rate and the environmental and physiological conditions of the spawners.

INTRODUCTION

Plus l'aquaculture des poissons marins se développe, plus il paraît indispensable de contrôler les facteurs qui influencent la base de tout élevage, c'est-à-dire la reproduction. En captivité, cela sous-entend de comparer les caractéristiques quantitatives et qualitatives des pontes, obtenues dans différentes conditions d'élevage ou à partir de reproducteurs d'origines diverses.

La plupart du temps, la maturation sexuelle des poissons marins est induite par injections d'hormones (hormones gonadotropes ou extraits hypophysaires) et la ponte par pressions abdominales (FLUCHTER, 1972 ; BARNABE, 1976 ; NASH, 1977 ; LUMARE, 1978). Dans ces conditions, il est impossible de connaître les réelles potentialités de ponte des poissons. Cela n'est envisageable que lorsque la reproduction est entièrement naturelle.

Ce fut le cas d'expériences réalisées au Centre Océanographique de Bretagne à partir de 1972 (GIRIN, 1978). Ce document utilise essentiellement leurs résultats pour illustrer l'étude de l'influence de facteurs internes et externes sur la reproduction en captivité. Les espèces concernées sont le Bar (*Dicentrarchus labrax*), le Turbot (*Scophthalmus maximus*), la Sole (*Solea solea*), la Dorade dorée (*Sparus aurata*) et accessoirement le Rouget barbet (*Mullus surmuletus*).

I. INFLUENCE DE L'AGE DES POISSONS SUR LES CARACTERISTIQUES DES OEUFS

Les observations qui suivent sont basées sur les résultats d'expériences menées sur des poissons pêchés en mer, installés dans des bassins de 13 à 40 m³, dont les conditions de température et photopériode sont naturelles ou contrôlées (DEVAUCHELLE, sous presse).

Aucun changement de régime alimentaire, taille des bassins, et plus généralement, de l'environnement, n'est intervenu durant les années considérées (Tableaux 1, 2 et 3). De même, il n'y a eu aucune modification dans la composition des lots de base.

Les Turbots pèsent en 1974 entre 4 et 12 kg, les Dorades (lot n° 6) entre 0,8 et 2,5 kg en 1979 (Pm = 1,3 1,1), les Rougets entre 0,3 et 0,8 kg en 1979.

Dans le lot n° 1, le poids moyen des Bars atteint 2,8 1,3 kg. Il est similaire dans le lot n° 2, et supérieur dans le lot n° 3 (3,1 1,1 kg).

I.1. Evolution des quantités d'oeufs pondus, en fonction du temps

Dans certains lots de poissons, des femelles sont mortes. De ce fait, nous ne pouvons pas évaluer la fécondité en fonction du nombre total d'oeufs recueillis dans les bassins de ponte. Ce nombre rapporté au nombre de pontes (NW/NP) permet par contre de l'estimer avec plus de précision.

ESPECE	LOT DE POISSONS	ANNEE	NOMBRE D'OEUFES MOYEN PAR PONTE
EICENTRARCHUS LABRAX	1	1975	35 000
		1976	197 000
		1977	230 000
		1978	257 000
		1979	369 000
	2	1977	39 000
		1978	99 000
		1979	130 000
	3	1973	75 000
		1974	94 000
		1975	119 000
		1976	318 000
1977		177 000	
SCOPHTHALMUS MAXIMUS	4	1975	117 000
		1976	263 000
	5	1975	53 000
		1976	194 000
SPARUS AURATA	6	1977	2 000
		1978	22 000
		1979	75 000

TABLEAU I. Evolution dans le temps du nombre moyen d'oeufs recueillis par ponte, dans plusieurs lots de Bars, Turbot et dorades.

Time variation of the average number of eggs collected per spawn, in different batches of sea bass, turbot and gilthead sea-bream.

ESPECE	LOT DE POISSONS N°	ANNEE	% VIABILITE	% ECLOSION
EICENTRARCHUS LABRAX	1	1975	92	-
		1976	81	49
		1977	100	86
		1978	93	86
		1979	92	74
	2	1976	83	63
		1977	72	46
		1978	90	-
		1979	89,5	82
		SCOPHTHALMUS MAXIMUS	4	1976
1976-1977	47			66
1977-1978	1,2			0
1978-1979	0			0
SPARUS AURATA	6	1977	73	-
		1978	86	88
		1979	82	71
MULLUS SURMULETUS	7	1977	92	67
		1978	89	87
		1979	87	-

TABLEAU 2. Evolution dans le temps des taux de viabilité et d'éclosion d'oeufs de Bars, turbot, dorade, sole et rouget.

Time variation of viability and eggs hatching rates of sea bass, turbot, gilthead sea-bream and red mullet.

En se basant sur la valeur NW/NP, nous remarquons que la fécondité augmente régulièrement avec le temps (Tableau I), à une exception près : en effet, la fécondité du lot de bars n° 3 diminue en 1977. Les poissons soumis aux mêmes soins que les autres lots sont ici plus âgés : les femelles pèsent en moyenne 3,08 kg et auraient donc près de 15 ans (BOULINEAU, 1969).

Ces observations rappellent les résultats d'études effectuées sur des poissons pêchés en mer. Il est en effet très courant que la fécondité des poissons téléostéens augmente avec le poids, la longueur ou l'âge de l'animal durant plusieurs années, puis diminue légèrement (NIKOLSKY, 1963 ; KITAKA, 1977). Le point d'inflexion de la fécondité correspondrait à l'entrée des poissons dans une phase sénile, qui apparaît chez le Bar de Méditerranée au-delà de 5 ans (CAPORICCIO, 1976), soit aux environs de 2 kg selon BARNABE (1976). Ce qui expliquerait que nous ayons observé une baisse de fécondité uniquement chez le lot des poissons les plus âgés.

I.2. La qualité des oeufs

Chez toutes les espèces, exception faite du Turbot, les taux de viabilité et d'éclosion varient peu, et dans tous les cas, indépendamment du temps (Tableau 2).

Chez le Turbot, par contre, la qualité des oeufs paraît diminuer avec l'âge des poissons. Mais le phénomène est brutal puisque nous enregistrons en un an une baisse du taux de viabilité de 50 %, et n'a rien de commun avec les diminutions progressives qu'observe KITAKA (1977) sur des Dorades royales (*Chrysophrys major*) âgées. En fait, en manipulant les poissons, nous avons constaté que ce phénomène était plus probablement lié à un problème de comportement, comme l'ont déjà suggéré JONES (1978) ou GIRIN (1978) dans d'autres contextes. En effet, toutes les femelles observées, quel que soit leur poids, contenaient dans l'ovaire, près de l'orifice génital, d'une part des oeufs surmatures souvent coagulés, qu'elles expulsaient difficilement, et d'autre part des oeufs matures dont la fécondation, le développement embryonnaire et l'éclosion ne posaient aucun problème.

I.3. La taille des oeufs

Du fait de son influence sur la taille et la survie des larves en début d'élevage (SOUTHWAR & DEMIR, 1974 ; REAGAN & CONLEY, 1977 ; THEILACKER, 1979), il était intéressant de rechercher l'origine des variations du diamètre de l'oeuf. Les études menées à ce sujet en mer ou en laboratoire ont été nombreuses, mais leurs résultats sont souvent controversés et parfois même contradictoires. Certains considèrent que la taille de l'oeuf est liée au reproducteur, à son âge (GALL, 1974 ; SCHOENBERR, 1977), au nombre d'oeufs qu'il émet (NIKOLSKY, 1963) ou encore au nombre d'émissions d'oeufs (KUG et al., 1973). D'autres ignorent totalement ces relations (WOOTON, 1973) ou observent que le diamètre de l'oeuf est influencé par des facteurs extérieurs : le moment de la ponte (BAGENAL, 1971) ou plus précisément la température (WARES, 1975).

En captivité, nous n'avons pas remarqué de relations nettes et constantes entre les diamètres moyens annuels et l'âge des poissons (Tableau 3). Nous avons même recueilli, par pressions abdominales, des oeufs de femelles Turbot de 4 à 10 kilos, de diamètre tout à fait comparables. Il semblerait en fait que ces variations annuelles, comme les variations saisonnières, soient définies par la température de ponte. En effet, lorsque les espèces pondent dans des conditions thermiques

constantes, les diamètres moyens des oeufs ne diminuent pas en cours de saison de ponte, comme cela se produit dans les bassins extérieurs en thermopériode ascendante. De plus, les moyennes annuelles de température et les diamètres des oeufs seraient inversement proportionnels (Tableau 4).

ESPECE	LOT DE POISSONS N°	ANNEES	DIAMETRE MOYEN PONDERE DES OEUFS (mm)
DICENTRARCHUS LABRAX	1	1977	1,23
		1978	1,28
		1979	1,27
	2	1977	1,22
		1978	1,22
		1979	1,21
SCOPHTALMUS MAXIMUS	4	1976-1977	1,07
		1977-1978	1,07
		1978-1979	1,13
MULLUS SURMULETUS	5	1976	0,87
		1977	0,88
		1978	0,86
SPARUS AURATA	6	1977	0,99
		1978	1,01
		1979	1,01

TABLEAU 3. Evolution dans le temps des diamètres moyens d'oeufs de Bar, Rouget et Dorade

Time variation of average egg diameter of sea bass, red mullet and gilthead sea-bream.

Espèce	Lots	Diamètre des oeufs (mm)	Température moyenne de l'eau de mer au moment de la ponte (minimum) °C
DICENTRARCHUS LABRAX	Témoin	1,26	11,5 (9,5)
	Expérimental	1,20	13,5 (13)
SCOPHTALMUS MAXIMUS	Témoin	1,06	14 (12)
	Expérimental	1,04	16 (14,5)

TABLEAU 4. Influence de la température de ponte sur les diamètres d'oeufs de Bar et Turbot.

Influence of spawning temperature on the egg diameter of sea bass and turbot.

Malgré ces observations successives, la relation température - diamètre de l'oeuf n'est qu'une hypothèse de travail qui doit être vérifiée par des expérimentations précises.

En conclusion de ce premier chapitre, nous pouvons dire que, comme en mer, la fécondité des poissons marins augmente avec l'âge ou le poids, contrairement aux tailles et qualité des oeufs qui dépendraient apparemment plus des variations de facteurs externes au poisson, peu perceptibles en milieu naturel, mais remarquables parce qu'accentuées au cours d'expériences, comme le décalage de pontes (voir pages suivantes).

II. INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES SUR LA REPRODUCTION

Les principaux facteurs qui agissent sur la reproduction sont les facteurs climatiques, alimentaires, biotiques (densité, effet de groupe...) et abiotiques (salinité, composition chimique de l'eau...) (DAJOZ, 1971).

Bien que les facteurs abiotiques aient une action incontestable sur la reproduction de certaines espèces (NIKOLSKY, 1963), ils n'ont pas encore fait l'objet d'expérimentations au Centre Océanologique de Bretagne. Nous nous limiterons donc, dans ce document, à étudier l'influence des trois autres catégories de facteurs.

II.1. Influence de deux facteurs climatiques : la température et la photopériode

Chez les poissons, comme chez bien d'autres animaux, les mammifères en particulier, température et photopériode régulent les fonctions de reproduction (DAJOZ, 1971). Cependant, les recherches entreprises chez les poissons n'ont pas encore permis de connaître leurs rôles respectifs chez toutes les espèces. Chez les poissons marins, il semblerait que la photopériode agisse surtout sur le développement des premiers stades ovocytaires, la température sur les derniers stades et, plus particulièrement, sur la ponte (KUO et al., 1973 ; HTUN HAN, 1977).

En se basant sur ces connaissances, de nombreux auteurs se sont lancés dans des manipulations de température et photopériode, pour ralentir ou accélérer chez des poissons captifs les processus de maturation : le but était d'obtenir, à partir de poissons à ponte saisonnière, des naissances à différents moments de l'année. Les expériences ont débuté sur les poissons d'eau douce, d'aquarium ou de consommation, puis se sont étendues aux poissons de mer (HTUN HAN, 1977). Par différents procédés, essentiellement température constante et photopériode variable, des pontes viables de Mulet (*Mugil cephalus*) (KUO et al., 1973), Limande (*Limanda limanda*) (HTUN HAN, 1977), Sole (BROMLEY, 1980), ou Turbot (KINGWELL et al.), ont été obtenues plusieurs mois avant la saison normale de ponte.

Aucun de ces travaux n'a cependant évalué de telles manipulations sur la fécondité des femelles ou la qualité des oeufs pondus. Il paraît donc intéressant de présenter ici les résultats d'une expérience de décalage de ponte qui ont déjà été partiellement publiés (GIRIN & DEVAUCHELLE, 1978), qui répondent à présent à ces questions et donnent de surcroît des précisions sur les rôles de la température ou de la photopériode.

Matériel et méthodes

Le schéma expérimental visait à obtenir progressivement des pontes naturelles décalées de 6 mois chez des reproducteurs captifs, en prenant un minimum de risques expérimentaux. Température et photopériode n'ont donc pas été dissociées, mais les cycles annuels naturels de la région ont été comprimés sur 10 mois pendant 3 ans. A ce terme, le décalage voulu étant acquis, les cycles ont été ramenés à leur valeur de 12 mois pour le maintenir à niveau constant.

A partir de novembre 1973, ce schéma a été appliqué simultanément à trois espèces, 40 Bars de 100 à 150 g, 8 Turbots de 4 à 12 kg et 20 à 25 Dorades de 50 à 100 g. Les poissons sont installés dans deux bacs parallélépipédiques en polyester armé, équipés de doubles fonds de sable percolé, avec des exhausteurs aux quatre coins. Pour des volumes utiles de 40 m³, les débits de renouvellement sont fixés entre 3 et 4 m³/heure.

Le bac témoin, placé à l'extérieur, est soumis aux cycles de température et de photopériode naturels de la région. Le cycle imposé au bac expérimental reproduit les mêmes variations (à partir d'une moyenne de 3 années précédentes pour la température) mais comprimées sur 10 mois (Fig. 1 et 2). Cette reproduction est très simplifiée : le cycle évolue par paliers à partir d'un réglage hebdomadaire de température et de photopériode.

En septembre 1976, 8 Soles de moins d'un kilo, venant d'un bassin en conditions naturelles, sont brutalement soumises à un décalage thermique et photopériode de 4 mois. Les poissons sont installés dans un bassin cylindrique de 20 m³, à fond de sable et exhausteur central. En novembre 1978, le volume est réduit à 13 m³, la surface au sol est de 7 m² dans les deux cas.

Les deux bassins expérimentaux ont subi le même type d'éclairage, dont l'intensité est constante, en période diurne comme en période nocturne. En période diurne, 17 tubes fluorescents de 40 watts chacun*, installés au-dessus du bassin de 40 m³, 6 au-dessus du bassin de 20 m³, fournissent un éclairage moyen de surface voisin de 1.500 lux en surface et 30 lux au fond. L'allumage des tubes se fait en deux temps, par moitié de 5 minutes d'intervalle. Leur extinction se fait en un seul temps et provoque dans le bassin de 40 m³ l'allumage d'une veilleuse bleue de 25 watts destinée à faciliter les visites.

Le régime alimentaire des Bars, Turbots et Dorades, est essentiellement composé de morceaux de poissons (*Scomber scombrus*, *Trachurus trachurus*). Toutefois les Bars du bassin expérimental ont été nourris d'aliment composé (n° 48 - Métailler) jusqu'en 1976. Les Soles consomment de la chair de mollusques (*Callista chione* et *Laevicardium crassum*) et des polychètes (*Nephtys hombergii*). Les repas sont distribués, à la demande, entre 2 et 4 fois par semaine. Les oeufs récupérés au trop plein du bassin sont comptés et mesurés. Taux de variabilité et taux d'éclosion sont estimés selon la technique décrite par GIRIN et DEVAU-CHELLE (1978).

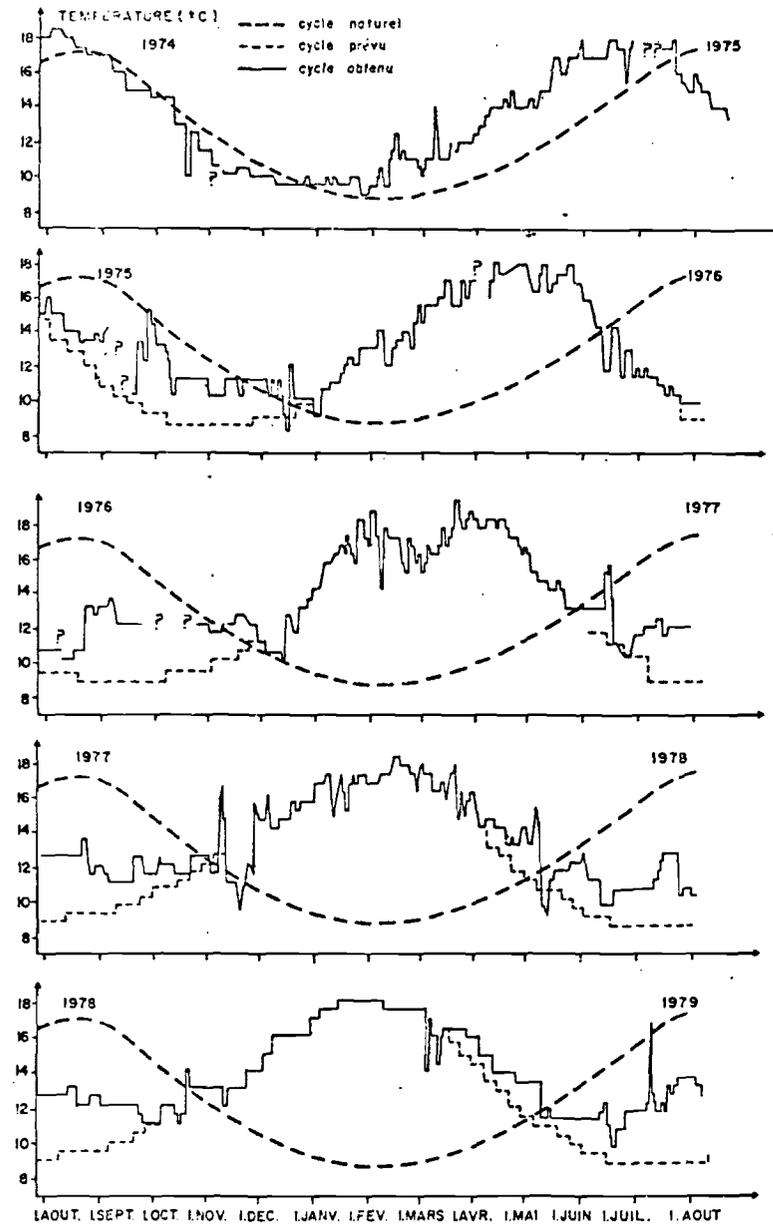
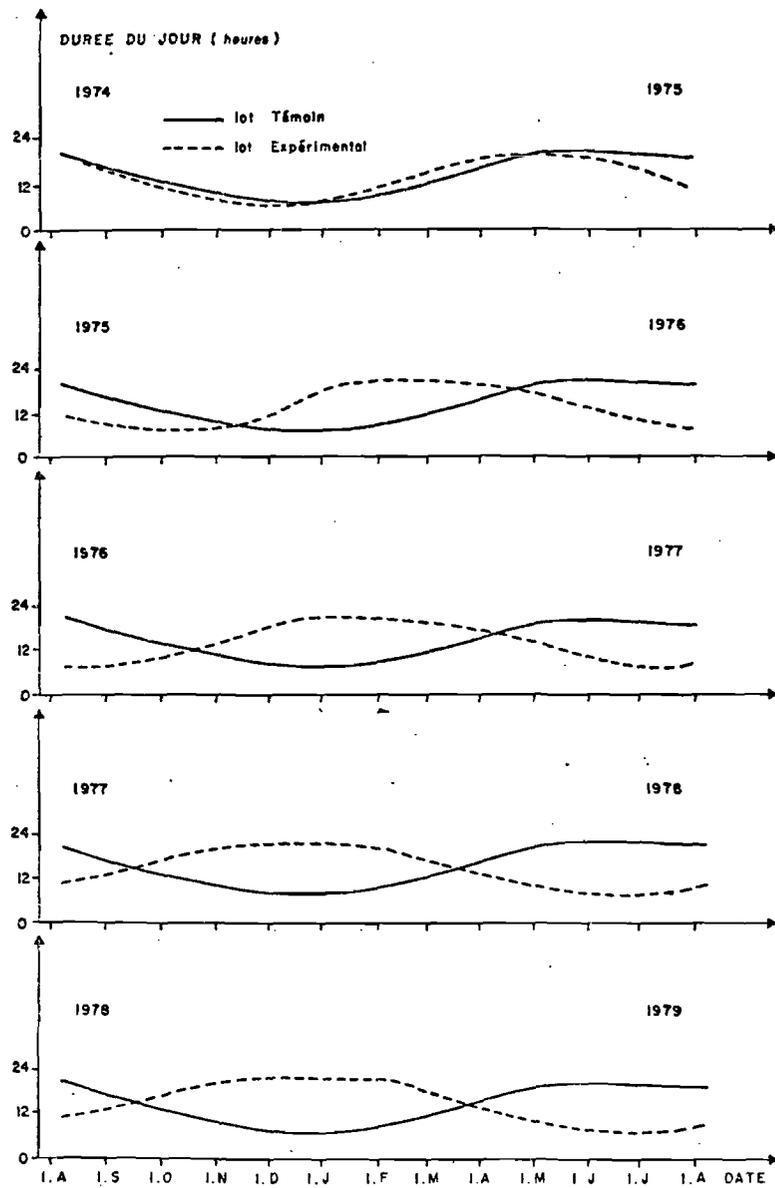
Résultats

Le système d'éclairage a donné satisfaction (fig. 1). Cela n'est pas le cas du système de thermorégulation dont la puissance de refroidissement et la fiabilité ont laissé à désirer, tout spécialement depuis 1977 (fig. 2).

Le décalage imposé est rarement respecté, en particulier les premières années d'expérience correspondant aux contractions de cycles (Tableau 5).

En 6 ans, aucune mortalité n'est enregistrée chez les Dorades. Par contre, 5 Bars du lot témoin meurent à quelques mois d'intervalle en 1975 et 1976, avec des symptômes similaires à ceux que BARAHONA-FERNANDES (1977) a décrits chez le juvénile, et 2 Bars en 1976 et 1977 dans le bassin expérimental.

* Tubes "Grolux", type lumière du jour.



FIGURES 1 & 2. Cycles photopériodiques et thermiques soumis aux bassins expérimentaux. L'expérience "Soles" débute seulement en septembre 1976.
Light and thermal histories in the tanks. Experimentation on soles did not start until September 1976.

ESPECE	ANNEE	DECALAGE PREVU (mois)	DECALAGE EFFECTIF (mois)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	1975	1	1
	1976	3	2
	1976	4,5	4
	1977	6	6
	1978	6,5	7,5
	1979	6	7
<i>Scophthalmus maximus</i>	1975	1	0,2
	1976	3	1,5
	1976-1977	4,5	3,5
	1977-1978	6	4,5
	1978-1979	6,5	5,5

TABLEAU 5. Ecart entre les décalages prévus et obtenus, qui se remarquent particulièrement les trois premières années d'expérience.

Differences between the shifts foreseen and those obtained are particularly important during the first three years of experimentation.

Chez les Turbots, nous enregistrons de fortes mortalités : en juillet 1975, à la suite d'un incident technique, 7 Turbots sont perdus dans le bassin expérimental. Ils sont immédiatement remplacés par des poissons de même origine, que rejoignent 12 animaux de 1 à 4 kg en 1978 et 1979. Dans le bassin témoin, 2 poissons meurent en 1974, 3 en 1975 et 5 en 1976. Ils sont remplacés par 11 Turbots de 4 à 13 kg, 7 en juillet 1977, 4 en 1979.

Dans le bassin expérimental de Soles, une femelle meurt en janvier 1979.

En cours d'expérience, la charge a triplé dans tous les bassins. L'augmentation du poids (Tableau 6) et du nombre de poissons en est responsable:

BASSIN	ESPECE	NOMBRE DE POISSONS	POIDS (kg)
Bassin de 40 m ³ témoin	Bars	34	2,8 ± 1,3
	Turbots	13	6,3 ± 7,2
	Daurades	12	1,3 ± 1,03
Bassin de 20 puis 3 m ³ expérimental	Soles	7	0,95 ± 0,15

TABLEAU 6. Nombre et poids moyens des quatre principales espèces étudiées à la fin de 1979.

Number and weight of sea bass, turbot, gilthead seabream and sole at the end of 1979.

ANNEE	NOMBRE DE PONTES	PERIODE DE PONTE			NOMBRE D'OEUFES RECOLTES	NOMBRE D'OEUFES MOYEN PAR PONTE	DIAMETRE MOYEN PONDRE DES OEUFES (mm)	TAUX DE VIABILITE MOYEN PONDRE DES OEUFES	TAUX D'ECLUSION MOYEN PONDRE DES OEUFES
		1 ^{ere} PONTE	MOYENNE	DERNIERE					
SCOPHTHALMUS MAXIMUS									
	LOT EXPERIMENTAL	LOT TEMOIN							
1975	22	0	25/04	23/05	17/06	1 170 000	53 000	1,04	-
1976	30	10	5/03	28/03	26/04	5 825 000	194 000	1,04	43
1976-1977	43	26	23/12	30/01	28/02	3 040 000	71 000	1,07	47
1977-1978	28	39	30/11	25/12	24/01	2 800 000	100 000	1,07	1
1978-1979	16	49	13/11	4/12	7/01	1 030 000	64 000	1,11	0
1979-1980	21	46	19/11	11/12	7/01	2 270 000	108 000	1,10	16
1974	0	14/04	21/04	29/04	29/04	-	35 000	1,23	-
1975	10	29/02	12/04	19/05	19/05	5 318 000	200 000	1,24	92
1976	26	2/03	25/04	4/06	4/06	8 993 000	230 000	1,23	81
1977	39	8/03	29/04	7/06	7/06	12 580 000	260 000	1,28	100
1978	49	14/03	3/05	10/06	10/06	17 000 000	370 000	1,27	93
1979	46								92
1974	1	-	1/04	17/04	-	1 000	1 000	?	?
1975	20	26/02	19/03	23/02	23/02	210 000	10 000	1,16	-
1976	20	13/01	1/02	30/12	30/12	2 330 000	120 000	1,14	-
1976	18	14/11	4/12	905 000	905 000	50 000	50 000	1,19	68
1977	27	19/09	19/10	25/11	25/11	1 040 000	39 000	1,22	83
1978	45	17/07	28/08	27/10	27/10	4 440 000	99 000	1,22	72
1979	40	16/08	19/09	31/10	31/10	5 310 000	130 000	1,20	90
									89,5
									82
CFARUS AURATA									
	LOT EXPERIMENTAL								
1977	20	22/06	28/07	22/08	22/08	34 000	1 700	0,99	73
1978	40	14/05	13/07	22/08	22/08	800 000	20 000	1,01	86
1979	56	19/07	31/08	21/10	21/10	4 530 000	81 000	1,00	82
SOLEA SOLEA									
	LOT EXPERIMENTAL								
1977	1	?	?	?	?	?	?	?	?
1978	12	11/09	1/10	3/01	3/01	312 000	26 000	1,36	62
1979	14	29/08	24/09	18/11	18/11	271 000	19 000	1,38	76

TABIEAU 7. Caractéristiques des oeufs récoltés dans les bassins témoins et expérimentaux. *Characteristics of the eggs collected in the test and experimental tanks.*

Tous les lots de poissons, à l'exception du témoin de Dorade, ont pondu. Les caractéristiques des pontes sont inscrites au Tableau 7.

Chez les Dorades et les Bars, le nombre de pontes et d'oeufs augmente les premières années d'expérience puis stagne. Cela correspond probablement à la maturation progressive des poissons, puisque nous n'avons pas observé ce phénomène chez les Turbots et soles ayant tous en début d'expérience un poids d'adultes.

Chez les Turbots, faute de femelle survivante dans le lot témoin, nous n'avons récolté aucune ponte. Les résultats du lot expérimental varient énormément entre 1976-1977 et 1978-1979, malgré un nombre constant de femelles.

Interprétation

Malgré de sérieux problèmes de thermorégulation, la ponte reste saisonnière et survient à la date prévue + 1 mois. Nous serions donc tentés de penser que le cycle photopériode suffit à contrôler les processus de maturation. Il semble qu'à deux reprises, la température ait influencé le moment de la ponte : en effet, en 1978 et 1979, dans le lot expérimental, de brusques augmentations de la température provoquent les pontes de Dorades alors qu'elles semblent bloquées au-dessous de $12,5^{\circ}$ - 13°C . D'autre part, nous remarquons en 1978 que le décalage des pontes de Bars et Dorades atteint 7,5 mois (au lieu des 6 prévus). Or l'automne précédent fut particulièrement précoce : au mois de novembre simulé (mai réel), la température descend de 15 à 10°C en 15 jours. Il se pourrait que le refroidissement ait déclenché le début de la maturation, entraînant ainsi une saison précoce de ponte, ce qui concorde avec les observations de MAC LEAN (1972) sur les salmonidés. Cela ne remet pas en cause l'influence de la photopériode sur la reproduction reconnue comme primordiale par de nombreux auteurs (HTUN HAN, 1977). Cette étude suggère simplement que les actions de la température et de la photopériode ne sont pas indépendantes. Pour déterminer plus précisément leurs rôles, il faudrait dans l'avenir associer les études expérimentales descriptives à celles plus fondamentales de la physiologie du système hypothalamo-hypophysaire qui contrôle la reproduction.

Les résultats qui concernent les caractéristiques des oeufs sont, eux aussi, riches d'information :

Les quantités recueillies chez les lots expérimentaux sont plus faibles que chez les témoins. Chez les Bars et les Turbots, l'abaissement de production est particulièrement net : le rapport NW/NP (défini page 678) stagne tant que durent les contractions de cycles. Malgré une légère augmentation, correspondant à la réhabilitation des cycles de 12 mois, la fécondité reste, à nombre de pontes égales, très inférieure à celle du lot témoin. Pour cette dernière affirmation, nous nous basons uniquement sur les lots de Bars, les seuls restés pratiquement intacts depuis le début de l'expérience (Fig. 3).

La production du lot de Soles, avec moins de 30.000 oeufs par ponte, est elle aussi plus faible que celle d'un groupe de poissons de même taille installé en conditions extérieures (> 50.000 oeufs par ponte).

N'ayant jamais recueilli de pontes de Dorades en conditions naturelles, il est difficile de juger de la production d'oeufs du lot expérimental. Nous dirons simplement qu'elle semble au moins aussi bonne que celle de Dorades dont la maturation et la ponte sont provoquées en saison normale de reproduction et qui produisent en moyenne 60.000 oeufs par kg de femelle, après injections d'hormones. (LUMARE, 1978).

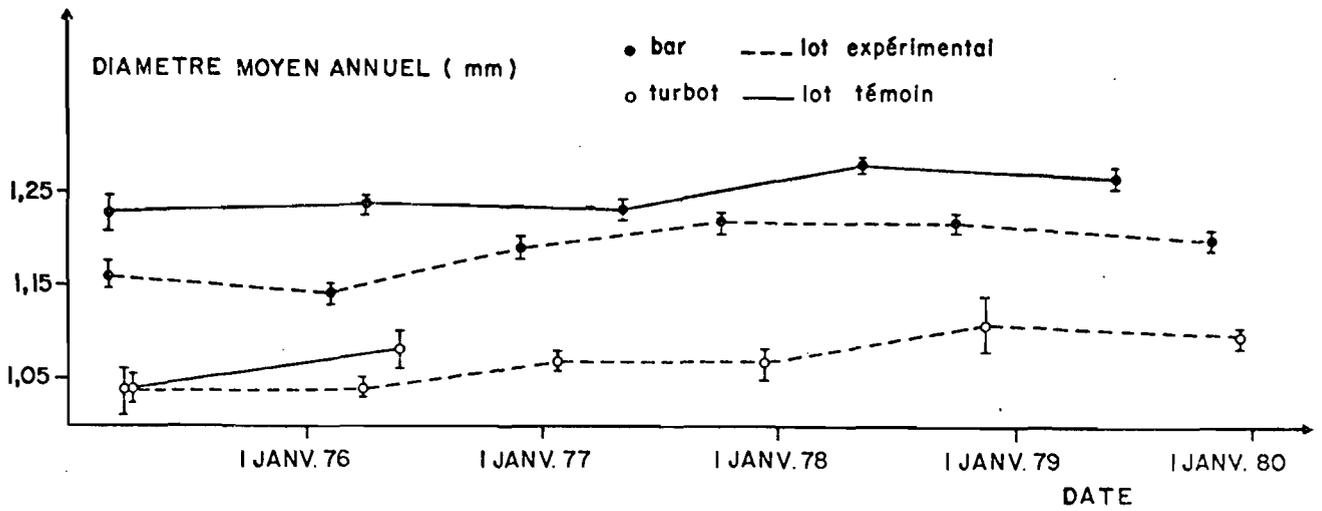


Figure 3. Comparaison des diamètres d'œufs de Bar (.) et Turbot (o) des lots témoins (—) et expérimentaux (-----)

Comparison of average diameter of sea bass (.) and turbot (o) eggs in control (—) and experimental tanks (-----)

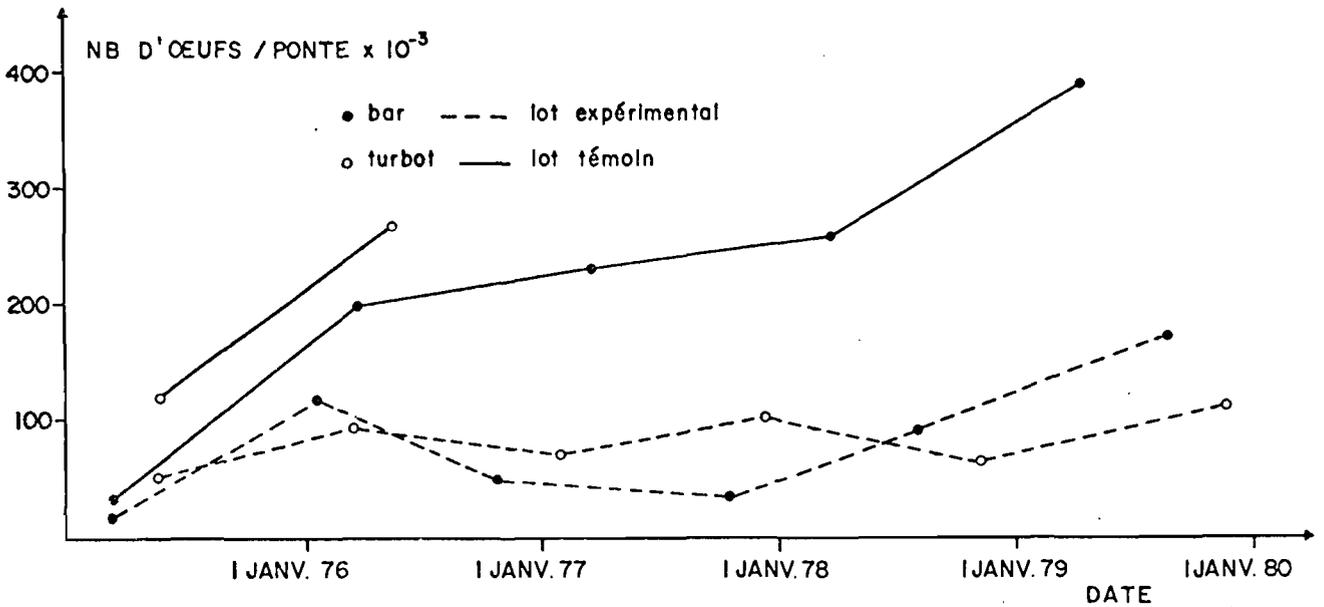


Figure 4. Comparaison des nombres d'œufs récoltés par ponte de Bar (.) et turbot (o) des lots témoins (—) et expérimentaux (-----).

Comparison of number of eggs collected per sea bass (.) and turbot (o) spawn in control (—) and experimental tanks (-----).

Dans tous les cas, les manipulations de température et photopériode se traduisent chez les Bars, Soles et Turbot par un abaissement d'au moins 50 % de la fécondité. Nous n'avons pas observé ici de réactions spécifiques en tout ou rien comme le remarque MAC QUARRIE (1978, 1979) chez les Saumons (*Oncorhynchus gorbuscha* et *Kisutch*).

Les variations des diamètres moyens des oeufs sont moins nettes que celles du nombre d'oeufs. La taille des oeufs de Bar et Turbot augmente légèrement avec le temps et semble plus faible chez les lots expérimentaux (Fig. 4). Il arrive toutefois que les diamètres soient comparables dans les bassins témoins et expérimentaux (Bars : 1977-1978). Du fait de cette variabilité, il est peu probable que le déphasage soit le seul responsable des différences de diamètres, influencées semble-t-il par d'autres facteurs (voir p. 680).

De même, les taux de viabilité et d'éclosion sont indépendants des manipulations de température et photopériodes. Il est toutefois délicat d'affirmer que la qualité des larves des lots témoins ou expérimentaux est égale, sans avoir comparé leur comportement en élevage.

Il y a en fait, dans cette expérience, plusieurs sources de variation des caractéristiques des pontes. Les principales sont le déphasage et les niveaux thermiques et photopériodiques, qui n'ont pas toujours été ceux que nous avons prévus.

Le déphasage affecte surtout la fécondité, qui est au moins la moitié plus faible chez les poissons des lots expérimentaux. On peut penser que les poissons y sont réticents, ce qui se traduirait par une diminution de la production des ovocytes, ou une augmentation de résorption dans l'ovaire. Cela doit être vérifié dans les futures expériences, en sacrifiant les poissons et observant leurs gonades.

Par contre, le même déphasage ne semble pas avoir de répercussions sur les tailles, taux de viabilité et taux d'éclosion des oeufs.

Pour juger de la qualité des oeufs et des larves sur des bases solides, il reste cependant à démontrer que les chances de survie ou de croissance des larves issues des lots témoins ou expérimentaux sont égales.

Enfin, nous ne saurions terminer sans évoquer les rôles respectifs de la température et de la photopériode. L'expérience montre que, d'une part, leur action est complémentaire et que, d'autre part, les conditions thermiques hivernales ne sont pas indispensables à la réalisation de la reproduction puisque leur absence ne modifie apparemment pas les quantités et qualités des oeufs, et que des poissons, comme la Dorade, pondent naturellement en zone équatoriale, sans variations cycliques de la température (ZDHAR et al., 1980).

Des expérimentations plus précises devraient nous permettre, dans les années à venir, de définir plus précisément le rôle de chacun de ces facteurs.

II.2. Influence du régime alimentaire sur la qualité des oeufs

Les reproducteurs de poissons marins que nous étudions ont un régime alimentaire essentiellement carnivore. En élevage, ils sont le plus souvent nourris à la demande, de produits qu'ils consomment en mer (KUO et al., 1973 ; GIRIN, 1978).

Cela ne pose aucun problème pour des petits nombres d'animaux. Lorsque les stocks de reproducteurs augmentent, l'approvisionnement en poissons, crustacés et mollusques n'est pas toujours possible à peu de frais, en particulier si le laboratoire est situé loin d'un port de pêche. Il devient alors indispensable d'envisager l'utilisation d'aliments composés. On sait depuis longtemps (FONTAINE, 1962) que régime alimentaire et reproduction sont liés.

Avant de généraliser les régimes artificiels, il était donc indispensable de connaître leur incidence sur la reproduction. L'expérience que nous présentons est préliminaire. Elle a permis de tester l'influence d'aliments dits de croissance sur la ponte naturelle de Bars.

Matériel et méthodes

L'expérience débute en janvier 1976. Trois lots de 30 poissons pêchés en 1974 en Méditerranée et Manche et soumis jusqu'alors à des expériences de nutrition, sont installés en bassins de 20 m³ en contre-plaqué et poche P.V.C. (GIRIN, 1978).

Un des lots (a) est nourri de morceaux de poissons (*Scomber scombrus*), le second (b) d'aliment composé sec⁺, le troisième (c) d'un aliment humide composé à moitié d'aliment sec⁺ et de poisson haché. Les différentes nourritures sont distribuées à la demande, en moyenne 3 fois par semaine.

Les oeufs sont récupérés selon la technique décrite par GIRIN (1978), comptés, mesurés. Le pourcentage d'oeufs viables est estimé. Le sex ratio n'étant pas connu, nous ne tiendrons pas compte dans l'interprétation des résultats du nombre d'oeufs.

LOT	ANNEE	NOMBRE DE POISSONS	NOMERE DE PONTES	NOMBRE D'OEUFS	TAILLE MOYENNE (mm)	TAUX DE VIABILITE
a	1976	0	-	-	-	-
	1977	10 ♀ + 19 ♂	5	81 000	1,232	89
b	1976	30	2	135 000	1,203	56
	1977	30	4	8 500	1,126	75
	1978	7 ♀ + 20 ♂	11	150 000	1,176	91
c	1976	30	1	4 500	1,158	95
	1977	30	2	47 000	1,189	85
	1978	27	9	111 000	1,226	95

TABLEAU 8. Caractéristiques d'oeufs de bars récoltés dans le lot (a) nourri de morceaux de poisson, du lot (b) sur aliment sec et du lot (c) sur aliment humide.

Characteristics of sea bass eggs collected from batch (a) fed on fish trash, from batch (b) on dry pellet and (c) on moist pellet.

Résultats

Le lot (a) meurt accidentellement en novembre 1977. Il était composé de 19 ♂ et 10 ♀. L'expérience est donc écourtée et, en janvier 1978, les régimes artificiels des lots (b) et (c) sont abandonnés en faveur de l'alimentation naturelle. Les deux lots de poissons sont suivis jusqu'à la fin 1978.

Les résultats sont consignés au Tableau 8.

⁺ Aliment contenant 40% de protéines et 10% de lipides, fabriqué par R. METAILLER, C.O.B., Brest.

Le nombre de pontes, très faible, montre que les femelles des différents lots n'ont pas toutes pondu. Nous remarquons d'autre part qu'il n'y a pas de différence nette entre les diamètres moyens des oeufs. Par contre, les régimes différents semblent influencer la qualité des oeufs. Les lots (a), (b) (1978), et (c), nourris exclusivement ou partiellement de poissons, pondent des oeufs de qualité comparable. Au contraire, les taux de viabilité des oeufs pondus en 1976-1977 par les femelles du lot (c) sont médiocres.

Cet essai n'a pas la prétention de définir les besoins alimentaires du reproducteur de bar mais montre toutefois que la composition d'un aliment influence la ponte. Il soulève un certain nombre de questions en ce qui concerne la composition des aliments. Seule l'étude des teneurs en éléments indispensables à la reproduction des poissons, oligo-éléments, vitamines (KOENIG, 1977) et lipides, permettra d'avancer en ce domaine.

Toutefois, pour connaître les besoins alimentaires et augmenter la fécondité des reproducteurs, il paraît indispensable de contrôler à la fois quantité et qualité de l'alimentation puisque à qualité égale, la quantité de nourriture distribuée influence la ponte : ainsi, la saison de ponte de salmonidés est avancée lorsque les rations alimentaires sont élevées (BAGENAL, 1969). Par contre, la fécondité des cyprinidés (PIVAZIAN, 1975) est diminuée par le jeûne.

II.3. Influence sur la ponte naturelle du volume d'eau offert aux reproducteurs

Ce sujet, tout-à-fait particulier à l'élevage, n'a jamais fait l'objet d'une expérimentation précise. Dans les travaux qui traitent de reproduction naturelle en captivité, les auteurs remarquent simplement que la taille du bassin est certainement un facteur limitant de la ponte, sans savoir dans quelles limites.

Les Turbots semblaient être une espèce particulièrement exigeante. Les pionniers de son élevage ont donc choisi de les installer dans de grands bassins de 100 à 300 m³ (MALLARD, 1899 ; ANTHONY, 1901). Ceci représentait un investissement très lourd et de surcroît rendait l'observation des animaux difficile. On comprend donc aisément que la taille des installations récentes ait été réduite. En récoltant des oeufs viables de Turbot, en grande quantité, dans un bassin de 40 m³, GIRIN (1978) montre que les volumes supérieurs à 100 m³ ne se justifiaient pas, mais il semble encore impossible d'obtenir des oeufs fécondés en bassins plus petits, de 20 m³, en contreplaqué et polyane (GIRIN, 1978), ou de 30 m³ en ciment (JONES, 1972).

Or, en juillet 1979, nous avons récolté, dans un bassin contenant 13 Turbots (PM = 6,7 kg), une ponte de 260 000 oeufs fécondés à 69 %. Construit sur le même principe que les bassins utilisés par GIRIN (1978), il comportait en plus sur le fond une couche de 15 cm de sable drainé.

Cette observation est certes ponctuelle. Elle montre cependant que le Turbot est particulièrement sensible aux conditions de stabulation. Dans les expériences de JONES & GIRIN, le point de blocage étant apparemment la fécondation, il semble donc qu'un substrat meuble facilite l'émission de sperme. Dans ce cas, le terme "volume" est mal approprié. Mieux vaudrait parler d'environnement.

C'est sous cet angle plus général qu'il faudrait essayer de résoudre les problèmes de stabulation, qui ne se limitent pas au Turbot mais concernent d'autres espèces, en particulier le Bar (BARNABE, 1976).

CONCLUSION

La reproduction des poissons marins est incontestablement influencée par de nombreux facteurs. Ceux que nous avons évoqués représentent une infime partie de l'ensemble des facteurs internes ou externes susceptibles de contrôler différentes étapes de la reproduction ; citons, pour les premiers, les caractères individuels des reproducteurs ; pour les seconds, l'intensité lumineuse, la quantité de nourriture, les effets de groupe, de densité, la composition chimique de l'eau, la salinité ou, plus simplement, les soins apportés aux animaux.

Parmi ces nombreux sujets de travail, il en est un prioritaire pour nous : la définition des volumes minimaux nécessaires à la reproduction naturelle. En effet, en diminuant la taille des Bars, nous pourrions multiplier les expériences et les affiner en isolant des couples de reproducteurs.

Cela permettrait de relier les caractéristiques des pontes à celles des reproducteurs, et de définir ainsi, pour chaque espèce, les âges optimaux pour la production d'oeufs et l'origine des variations de taille et qualité d'oeufs.

Il faut noter enfin que le contrôle de la reproduction ne peut être résolu sans tenir compte des interactions entre facteurs internes et externes, comme il en existe à chaque classe d'âge, ou encore des relations entre les caractéristiques des oeufs : nous avons remarqué, à ce propos, que les oeufs de tailles extrêmes ont souvent des mauvais taux de viabilité.

Afin de mieux cerner l'action de chaque type de facteur, il faudrait, dans un premier temps, expérimenter en réduisant au maximum les sources d'action sur les reproducteurs.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANTHONY R., 1910.- The cultivation of the turbot.- Proceedings of the fourth International Fishery Congress, Washington, 1908.- U.S. Bureau of Fisheries Bull., 28 (2) : 859-870.
- BAGENAL T.B., 1969.- The relationship between food supply and fecundity in brown trout *Salmo trutta* L.- J. Fish. Biol., 1 : 167-182.
- BAGENAL T.B., 1970.- The interrelation of the size of fish eggs, the date of spawning and the production cycle.- J. Fish. Biol., 3 : 207-219.
- BARAHONA-FERNANDES M.H., 1977.- Bacterial disease of sea-bass (*Dicentrarchus labrax* L.) reared in the laboratory : an approach to treatment.- Aquaculture, 10 : 317-322.
- BARNABE G., 1976.- Contribution à la connaissance de la biologie du Loup (*Dicentrarchus labrax*) (Poisson, Serranidae).- Thèse de Doctorat d'Etat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- BLAXTER J.H.S. & G. HEMPEL, 1963.- The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.).- J. Cons., 28 (2) : 211-240.

- BOULINEAU, 1969.- Contribution à l'étude biologique du Bar, *Dicentrarchus labrax* (LINNE).- Thèse de IIIème cycle présentée à l'Université de Paris, le 4/12/1969.
- BROMLEY P., 1980.- Dover sole is ready for fish farm.- Fish Farmer, 3 (2) : 32-33.
- CAPORICCIO B., 1976.- Etude ultrastructurale et cytochimique de l'ovogenèse du loup (*Dicentrarchus labrax* L.).- Thèse de IIIème cycle présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, le 16/11/1976.
- DAJOZ R., 1971.- Précis d'écologie.- Ed. Dunod, Paris.
- DEVAUCHELLE N., Sous presse.- Influence de facteurs internes et externes sur la ponte et l'incubation des oeufs de 3 espèces de poissons marins : le Bar (*Dicentrarchus labrax* L.), la dorade dorée (*Sparus aurata* L.), et le rouget barbet (*Mullus surmuletus*).- Thèse de IIIème cycle.
- FLUCHTER J., 1972.- Induction of spawning in the turbot (*Rhombus maximus* L.) by injection of hypophyseal suspensions.- Aquaculture, 1 (3) : 285-287.
- FONTAINE M. & OLIVEREAU M., 1962.- Nutrition et sexualité chez les poissons.- Annales de la nutrition et de l'alimentation, t. 16 : A 125-A 152.
- GALL G.A.E., 1974.- Influence of size of eggs and age of female on hatchability and growth on rainbow trout.- Cal. Fish and Game, 00 (1) : 26-35.
- GIRIN M., 1978.- Méthodes de production de juvéniles chez trois poissons marins, le bar, la sole et le turbot.- Rap. Scient. Tech., 49, 202 p.
- GIRIN M. & DEVAUCHELLE N., 1978.- Décalage de la période de reproduction par raccourcissement des cycles photopériodique et thermique chez des poissons marins.- Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 18 (4) : 1059-1065.
- HOHAR Y. & GORDIN H., 1979.- Spawning Kinetus in the gilthead sea-bream, *Sparus aurata* L., after low doses of human chorionic gonadotropin.- J. Fishing Biol., 15 : 665-670.
- HTUN-HAN M., 1977.- The effects of photoperiod on reproduction in fishes - An annotated bibliography.- Ministry of Agriculture Fisheries and Food, Directorate of Fisheries Research, Library Information Leaflet, n° 6, 30 pp.
- JONES A., 1972.- Studies on egg development and larval rearing of turbot, *Scophthalmus maximus* L., and brill, *Scophthalmus rhombus* L., in the laboratory.- J. Mar. Biol. U.K., 52 : 965-986.
- KITAKA J., 1977.- Red sea bream culture in Japan. 3rd Meeting of the ICES Working Group on Mariculture, Brest, May 10-13, 1977.- Actes de Colloques du CNEOX, 4 : 111-117.
- KOENIG J., 1977.- Les vitamines et les oligo-éléments dans la nutrition des poissons.- Ann. Inst. Michel Pacha, 10 : 109-127.
- KUO C.M., NASH C.E. & SHEHADED Z.H., 1973.- The grey mullet (*Mugil cephalus* L.) induced breeding and larval rearing research 1972-1973. Volume II.

- LUMARE F., 1978.- Etat actuel des connaissances sur les espèces cultivables en Méditerranée. PNUE/FAO (CGPM). Consultation d'experts sur le développement de l'aquaculture en Méditerranée, Athènes 13-18 mars 1978.
- Mc QUARRIE D.W., MARKERT J.R. & VANSTONE W.E., 1978.- Photoperiod induced off-season spawning of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*).- Ann. Biol. Anim. Biochem. Biophys., 18 (4) : 1051-1058.
- Mc QUARRIE D.W., VANSTONE W.E. & MARKERT J.R., 1979.- Photoperiod induced off-season spawning of pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*).- Aquaculture, 18 : 289-302.
- Mc LEAN J.A. et al., 1979.- Temperature and year class strength of small mouth bass, *Micropterus dolomieu*.- ICES/ELM SYMP./M : 9.
- MALARD A.E., 1899.- Sur le développement de la pisciculture du turbot.- C.R. Acad. Sc. Paris, 129 : 181 - 183.
- NASH C.E., 1977.- The breeding and cultivation of marine fish species for mariculture. 3rd Meeting of the ICES Working Group on Mariculture, Brest, May 10-13, 1977.- Actes de Colloques du CNEOX, 4 : 1-10.
- NIKOLSKY G.V., 1963.- The ecology of fishes.- London and New York : Academic Press.
- PIVAZYAN S.A., 1975.- Etude de la fertilité des truites du lac Sevan (en russe).- Biol. Zh. Armenii SSRR, 28 (8) : 68-73.
- REAGAN R.E. & CONLEY C.M., 1977.- Effect of egg diameter on growth of channel catfish.- Prog. Fish. Cult., 39 (3) : 133-134.
- SCHOENHERR A.A., 1977.- Density dependent and density independent regulation of reproduction in the Gila topminnow, *Poeciliopsis occidentalis* (Baird and Girard).- Ecology, 58 (2) : 438-444.
- THEILACKER G.H., 1979.- Effect of feeding history and egg size on the morphology of jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, larvae. Symposium on the Early Life History of Fish, Woods Hole, Massachusetts, April 2-5, 1979.
- WARES D.M., 1975.- Relation between egg size, growth and natural mortality of larval fish.- J. Fish. Res. Board Can., 32 (12) : 2503-2512.
- WOOTON J., 1973.- The effect of size of food rations on egg production in the female three spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L.- J. Fish. Biol., 5 (1) : 89-96.