

CROISSANCE, PRODUCTION ET DEMANDE D'ENERGIE D'UNE POPULATION DE SOLES
(*Solea vulgaris*) INTRODUE DANS UNE LAGUNE AMENAGEE (BASSIN D'ARCACHON)

par

G. LASSERRE⁺ & P. LASSERRE⁺⁺

+ Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, U.S.T.L., Montpellier

++ Institut de Biologie Marine, Université de Bordeaux I, Arcachon

R E S U M E

Une population de 4000 soles issues de pontes induites (C.O.B., Brest) et d'un poids moyen de 54 mg a été introduite en mai 1977, dans une lagune aménagée de Certes de 1000 m² (4 soles/m²). L'expérience poursuivie jusqu'à la fin décembre, a permis de suivre l'évolution démographique de la population : structure, effectif, biomasse, croissance, production. Parallèlement une estimation de l'apport trophique nécessaire, relié aux demandes oxydatives de la population est calculée à partir des taux de consommation d'oxygène, déterminés au laboratoire sur des échantillons représentatifs de soles, prélevés dans le milieu aux mêmes périodes que les sondages croissance-production (19 VII, 14 IX, 24 XI, 20 XII 1977).

1°) L'évolution démographique de la population met en évidence une croissance rapide et une forte dispersion de l'éventail des tailles. Pour la courte durée expérimentale, 5 mois, le poids moyen individuel passe de 54 mg à 9,9 g avec un maximum de 29,7 g, le gain est donc appréciable. Il aurait été supérieur si l'expérience avait démarré trois mois plus tôt. Malgré les conditions naturelles peu favorables, dans lesquelles on s'est volontairement placé, et qui ont entraîné notamment une mortalité importante, le gain pondéral supplée largement aux pertes numériques puisque le bilan₂ de production est toujours positif (max en juillet et septembre de 4,43 g. m⁻². mois⁻¹).

2°) L'énergie potentielle totale de la nourriture (Ci) consommée est calculée en KCal. m⁻². mois⁻¹ pour chacune des périodes, à partir de l'estimation de la variation de biomasse (ou production in situ P) et de l'énergie totale du métabolisme (égale à deux fois le taux de respiration standard M) pour une population de poissons d'âge moyen i et par unité de surface. On assume avec Winberg (1956) et Mann (1965) que : Ci = 1,25 (P + 2 M). D'après les calculs de Ci, l'augmentation de température estivale est associée à une augmentation de P et R (Ci = 20 KCal. m⁻². mois⁻¹ du 19 VII au 14 IX) suivie d'une diminution de R et stagnation de P (Ci = 14 KCal. m⁻². mois⁻¹). La P s'annule pratiquement en automne hiver (Ci = 1 KCal. m⁻². mois⁻¹ du 24 XI au 20 XII).

Une détermination précise de la charge optimale/surface d'élevage est donnée par le calcul de l'énergie potentielle totale de la nourriture consommable (Ci) compte tenu du régime alimentaire et des aptitudes écophysiologiques de la population de soles.

ABSTRACT

Population of 4000 soles received from an induced spawning (COB-BREST), with a mean weight of 54 mg were introduced into a man modified lagoon (1000 m²) at Certes (4 soles/m²). The experiment was continued until December 1977 and permitted an analysis of the demographic evolution of the population : structure number, biomass, growth, production. Simultaneously an estimate of the trophic support necessary for the population derived by correlating oxydative demands with rate of oxygen consumption, was determined experimentally with specimens obtained during the samplings for growth and production (19 VII, 14 IX, 24 XI, 20 XII 1977).

1°) The demographic evolution of the population shows a rapid growth and a strong spread in size. For the short duration of experiments, 5 months, the average weight rose from 54 mg to 9,9 g, with a maximum of 29,7 g, the gain is therefore appreciable. It would be better if the experiment had been started three months earlier. In spite of the unfavourable natural conditions which were voluntarily chosen, and which have resulted in high mortality ; the total gain in weight surpassed the numerical losses since the production-budget is always positive (max in July and September 4,43 g. m⁻² month⁻¹).

2°) The total energy potential of consumed-food Ci, is calculated in KCal m⁻² month⁻¹ for each period, by the means of the estimation of the biomass variation (or in situ the production P) and with the total energy of the metabolism (equal to twice the rate of standard respiration M) for a fish population of mean age i and by surface unit - one assume with Winberg (1956) and Mann (1965) that Ci = 1,25 (P + 2 M) - From the calculation of Ci the augmentation of the summer temperature is associated to an augmentation of P and R (Ci = 20 KCal m⁻² month⁻¹ from 19 VII to 14 IX) followed by a diminution of R and a stagnation of P (Ci = 14 KCal m⁻² month⁻¹) the production P is practically nil in autumn and winter (Ci = 1 KCal m⁻² month⁻¹ from 24 XI to 20 XII).

A precise determination of the optimal charge per rearing area is given by the calculation of the total energy potential of the consumed food (Ci) accounting for the diet and the ecophysiological capabilities of the population of soles.

MOTS CLES : Lagunes côtières exploitées - Bassin d'Arcachon - Sole *Solea vulgaris* - Aquaculture intensive - Production - Budget énergétique - Energie potentielle trophique.

KEY WORDS : Exploited coastal lagoons - Arcachon Basin - Sole - *Solea vulgaris* - Intensive aquaculture - Production - Energy budget - Trophic energy potential.

INTRODUCTION

La sole, *Solea vulgaris*, Quensel, 1806 fréquente les eaux néritiques et pénètre saisonnièrement dans les estuaires et les lagunes côtières. C'est l'un des poissons les plus estimés sur tous les marchés européens, mais les ressources de la pêche s'avèrent très insuffisantes. L'aquaculture de cette espèce offre une alternative pleine de promesses.

Depuis les observations de BUTLER (1895), on sait obtenir des alevins de sole par ponte induite et les élever massivement, jusqu'à un stade suffisamment avancé pour envisager des alevinages importants dans les écosystèmes eutrophes littoraux. A cet égard, des essais d'acclimatation réalisés dans des lagunes côtières ont donné des résultats encourageants : bonne croissance, mortalité raisonnable. Ces essais ont toutefois un caractère empirique. Assez paradoxalement on ne possède que peu d'information sur la biologie de la sole, particulièrement sur son comportement dynamique, ses besoins énergétiques in situ et ses capacités adaptatives. L'acquisition de ces données est indispensable pour envisager des productions contrôlées de sole dans des lagunes et autres systèmes semi-fermés du littoral marin. A cette fin, une population de 4000 soles, obtenues par ponte induite au Centre Océanologique de Bretagne, et d'un poids moyen de 54 mg a été introduite en mai 1977 dans une enclosure lagunaire de 1000 m², aménagée dans les "réservoirs à poissons" de Certes situés dans la partie nord-est du Bassin d'Archon. Ces systèmes lagunaires ont fait l'objet d'un ensemble de travaux d'écologie fondamentale et appliquée, d'écophysiologie et d'énergétique (voir notamment Amanieu 1967 ; Labourg 1976 ; Lasserre et Gallis 1975 ; Lasserre, Renaud-Mornant et Castel 1976, Lasserre 1977).

Les mécanismes de production dans de tels écosystèmes exploitables sont étudiés dans le Cadre du Programme concerté Ecotron et plus particulièrement dans le système lagunaire "P" où sont réalisées les expériences d'acclimatation de soles (voir Actes du Colloque Ecotron, Cnexo, 1978).

Une charge de 4 soles/m² en début d'expérience a été choisie arbitrairement. L'expérience avait pour objet de déterminer pour la période de mai à décembre 1977 :

1°) L'évolution démographique de la population de soles, structure, effectifs, biomasse, croissance, production ;

2°) Les besoins énergétiques de la population au cours du temps et leurs liaisons avec la production (croissance).

1. SITE, METHODES ET CONSIDERATIONS THEORIQUES

1.1. Site

Le réservoir "P" choisi pour l'acclimatation est caractérisé par une salinité variable du type "polymesohalin" (30 - 100 o/oo) Un enclos de 1000 m² a été délimité dans cette lagune aménagée au moyen d'une toile grillagée tendue transversalement aux 2 extrémités et délimitant une zone de 131 m de long et de 8 m de large. La profondeur moyenne de l'enclosure est uniforme et comprise entre 0,4 et 0,6 m. Le sédiment vaseux est recouvert d'une épaisse couche de débris végétaux dont le rôle sur le plan énergétique a été précisé par ailleurs (Lasserre et al 1976, Lasserre 1977).

1.2. Techniques d'échantillonnage

Quatre sondages ont été effectués :

- Les deux premiers du 2/06/77 et du 19/07/77 ont été réalisés au moyen d'une senne de plage de 3 mm de maille étirée, de 20 m de long sur 1,50 m de large. Les engins passifs de type piège se sont révélés inefficaces.
- Les deux derniers, du 14/09/77 et du 20/12/77 furent réalisés au moyen d'un engin de pêche électrique mis au point par NOUGUIER selon une technologie adoptée par GOSSET (In LAMARQUE 1977).

Pour une température de l'eau de 17°C et une salinité de 20 pour mille nous avons utilisé les caractéristiques de pêche suivant : cathode de 0,5 m², anode de 0,5 m de diamètre, tension de 250 volts, fréquence de 250 hertz et rapport cyclique de 5 pour cent.

Comme nous le démontrerons ci-dessous, la pêche électrique présente beaucoup d'avantages et notamment celui d'une bonne efficacité.

- Enfin à la suite de chaque sondage, une partie représentative de la population entre 60 et 100 individus, a été prélevé au hasard pour recueillir les mensurations biométriques : longueur totale et poids.

1.3. Méthodes d'estimation de stock

a) La méthode théorique de PETERSEN (In RICKER, 1975) a été utilisée pour évaluer l'effectif du stock de soles. Son principe est le suivant :

- soit m l'effectif capturé puis marqué et relâché à l'issue de la première pêche. La marque utilisée consiste en une ablation de la moitié de 2 à 4 rayons de la nageoire dorsale au niveau de la nageoire pectorale ;
- soit c l'effectif capturé au cours d'une deuxième pêche, 24 h après la première parmi lequel on trouve r recaptures d'individus qui avaient été marqués à l'issue de la première opération.

D'après PETERSEN, la proportion des recaptures sur les captures totales (r/c) de la deuxième pêche est identique (aux fluctuations d'échantillonnage près) à celle des marqués sur stock total, (m/N) réalisé à la suite de la première pêche D'où la relation :

$r/c = m/N$ de laquelle on déduit N. L'effectif le plus probable et son intervalle de confiance, lié aux fluctuations d'échantillonnage, peut être calculé sachant que :

$$1/N = 1/N \pm \epsilon \sqrt{r(c-r)/c^3} m^2$$
 ϵ est la valeur lue sur la table de l'écart réduit qui correspond à la probabilité choisie (ou risque) de trouver une estimation qui s'écarte de l'intervalle calculé. Nous avons choisi un risque de 5 % soit $\epsilon = 1,96$. L'utilisation de la table de l'écart réduit, donc de $\epsilon = 1,96$, implique un échantillon c de deuxième pêche suffisamment grand tel que cm/N et $c(1 - m/N)$ supérieur à 5.

La structure de la population étudiée, constituée d'une seule cohorte, d'une part et les précautions d'échantillonnage et de marquage d'autre part, font que les conditions d'application de la méthode de PETERSEN ont été réalisées à savoir :

- une absence de sélectivité des engins d'échantillonnage c'est à dire une efficacité de capture indépendante de la structure de taille de la population,
- des chances de capture identiques pour les marqués et les non marqués,
- enfin une répartition au hasard des marqués parmi les non marqués.

Ces conditions étant réalisées, la précision des résultats obtenus dépend de l'efficacité la plus probable de la méthode d'échantillonnage utilisée. Il existe plusieurs définitions de l'efficacité :

l'efficacité de la première pêche (CUINAT, 1970)

$$e_1 = m/N \text{ estimé par } r/c \text{ de variance } S_{e_1}^2 = r(c-r)/c^3$$

l'efficacité de la deuxième pêche :

$$e_2 = c/N \text{ estimée par } r/m \text{ de variance } S_{e_2}^2 = r(m-r)/m^2c$$

enfin, l'efficacité globale des deux pêches :

$$E = (m + c - r)/N \text{ estimé par } (m + c - r)r/cm \text{ de variance } S_E^2 = ((m + c - r)^2/m^2)(r(c-r)/c^3)$$

$(m + c - r)$ est l'ensemble des individus capturés une seule fois au cours des deux pêches.

b) Les effectifs les plus probables ont été évalués en outre avec la méthode de DE LURY (1947) de manière à vérifier la concordance des résultats avec la méthode de PETERSEN. Moins lourde à mettre en oeuvre que cette dernière car elle ne nécessite pas de marquage, elle peut se révéler plus pratique et plus rapide si les résultats obtenus sont corrects et suffisamment précis.

Le principe de la méthode de DE LURY est le suivant :

l'effectif capturé au cours de la première pêche est :

$c_1 = K N$ (K étant l'efficacité de la première pêche et N l'effectif le plus probable) les c_1 n'étant pas remis à l'eau)

l'effectif capturé au cours de la deuxième pêche avec une efficacité identique à celle de la première pêche est :

$$c_2 = K(N - c_1) \text{ de laquelle on tire avec la précédente relation :}$$

$N = c_1^2 / (c_1 - c_2)$ avec les données de la méthode de PETERSEN, on a l'équivalence suivante :

$$N = m^2 / (m - c + r) \text{ de variance : } (m^2(c-r)^2(m^2 + c-r)) / (m_1 + c - r)^4$$

d'après CUINAT, 1970

1.4. Méthode d'estimation de la croissance

La croissance individuelle a été évaluée à partir d'un échantillon représentatif prélevé à la suite de chaque seconde pêche. Les mesures de taille (longueur totale) étaient plus rapides donc moins perturbatrices pour les animaux que des pesées. Des pesées précises ont été effectuées cependant sur des échantillons significatifs. La relation taille-poids a été évaluée pour calculer les

poids moyens à partir des longueurs moyennes et pour calculer la croissance en poids à partir de la croissance en longueur.

Le modèle de croissance en longueur utilisé est celui de Von BERTALANFFY (1938) $l_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)})$ en raison d'une part, de la période tardive, en mai, du début de l'expérience qui résume toutes les conditions d'une croissance immédiatement rapide et d'autre part de son prolongement, jusqu'en décembre qui correspond à des conditions de ralentissement de la croissance.

La relation qui unit la taille (L) et le poids (W) est de la forme $W = a L^b$ dans laquelle (b) est voisin de 3 et (a) est une expression du coefficient net de condition.

Les constantes de l'équation de croissance ont été calculées selon la méthode des moindres carrés et celles de la relation taille-poids selon la méthode des moindres rectangles en utilisant les programmes d'ABRAMSON (1971) modifiés.

1.5. Méthode d'estimation de la biomasse et de la production

Les modèles de production sont nombreux et variés. Nous avons calculé ici la production nette (ALLEN, 1950) qui intègre les mortalités et la croissance pour des intervalles de temps $t_2 - t_1$ de courte durée (quelques mois).

Entre ces deux instants, il est suffisamment précis d'utiliser une équation exponentielle de croissance en poids :

$$W_2 = W_1 e^{g(t_2 - t_1)} \quad \text{avec } g > 0 \text{ lorsqu'il y a gain de poids } W_2 > W_1 \\ \text{et } g < 0 \text{ lorsqu'il y a perte de poids } W_2 < W_1$$

Il en est de même pour les variations des effectifs : N

$$N_2 = N_1 e^{k(t_2 - t_1)} \quad \text{avec } k = Z < 0 \text{ lorsqu'il y a mortalité} \\ \text{et } k = R > 0 \text{ lorsqu'il y a recrutement}$$

Dans ces conditions, l'expression de la biomasse moyenne est donnée par :

$$\bar{B} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} W_t N_t dt$$

$$\bar{B} = \frac{W_1 N_1 (e^{(g+k)(t_2 - t_1)} - 1)}{(g+k)(t_2 - t_1)}$$

De même la production totale entre les deux instants t_2 et t_1 est égale à :

$$P = \int_{t_1}^{t_2} \frac{dW}{dt} N_t dt \\ = \frac{g W_1 \cdot N_1 (e^{(g+k)(t_2 - t_1)} - 1)}{(g+k)}$$

$$N. B. : P = g. \bar{B}(t_2 - t_1)$$

1.6. Besoins énergétiques chez la sole

La production P et l'activité respiratoire totale R d'une population sont exprimées par unité de surface et sont liées par la relation :

$$P = a R^b \quad (1)$$

où a et b sont des constantes pour l'espèce donnée, déterminées expérimentalement. Mc Neill et Lawton (1970) ont proposé pour les animaux poikilothermes des valeurs généralisées de 0,64 pour a et 0,85 pour b.

D'autre part, la respiration R de la population est liée à son effectif et à sa biomasse par une relation de la forme :

$$R = f(T) N \bar{B}^b \quad (2)$$

où N est le nombre d'individus de la population (l'effectif),

\bar{B} la biomasse moyenne,

b un coefficient qui lie la biomasse à la respiration, b est généralement compris entre 0,6 et 0,8

f(T) exprime une dépendance avec la température et tient compte des effets adaptatifs éventuels (compensation respiratoire).

Si nous appelons Ci l'énergie potentielle totale de la nourriture consommée pour un poisson d'âge moyen i

$$Ci = Fi + Ui + Pi + Ri \quad (3)$$

où Ci est l'énergie potentielle totale contenue dans la nourriture consommée par la population,

Fi l'énergie restituée par les fécès,

Ui l'énergie restituée sous la forme d'excréments azotés

Pi l'énergie dépensée pour la croissance par la population (c'est à dire la production),

Ri est l'énergie totale oxydée par la population prise égale à 2 fois le métabolisme de repos (M).

L'énergie potentielle totale contenue dans une nourriture consommable Ci est calculée en KCal. m⁻². mois⁻¹ pour chacune des périodes d'échantillonnage et à partir de l'estimation de la variation de biomasse (ou production in situ P) et de l'énergie totale prise par le métabolisme oxydatif considérée ici comme égale à deux fois la consommation d'oxygène "standard" (M)

L'estimation de Ci est donc effectuée pour une population de poissons d'âge moyen i et par unité de surface d'élevage (ou d'acclimatation).

D'après les équations (1) et (3), on peut observer que si le taux de nourriture disponible par unité de surface est constant, R doit rester inchangé. Inversement si R est inchangé, le taux de nourriture prise est constant. Si la température du milieu s'accroît et qu'aucune compensation respiratoire n'ait lieu en réponse à f(T), d'après (2) et (3) on déduit que :

1°) La population peut diminuer en effectif,

2°) La population peut diminuer en biomasse.

Pour une espèce ou un individu donné avec un taux de respiration plus élevé qu'une autre espèce ou un autre individu, la concentration en nourriture doit être nécessairement plus importante pour maintenir une production P proportionnelle à la respiration (R). Dans le cas où la nourriture disponible est limitée, une baisse de respiration apparaît comme la solution la plus avantageuse pour maintenir un équilibre au sein de l'écosystème, mais elle aura pour effet de diminuer la production. En revanche, si la quantité de nourriture disponible n'est pas affectée par la densité de la population en été, une augmentation de la respiration pourra être associée, dans ce cas, à un accroissement avantageux de la production. C'est effectivement ce que l'on observe dans l'expérimentation réalisée dans les lagunes aménagées de Certes.

1.7. Estimation de la consommation d'oxygène chez *Solea vulgaris*

La consommation d'oxygène standard M (mg O₂/h) est liée au poids W par la relation :

$$M = a W^b \quad (4)$$

ou a et b sont des constantes déterminées expérimentalement par des mesures de consommation horaire d'oxygène. Nous utilisons un système clos de chambres respiratoires munies de capteurs à pO₂ du type Clark (matériel Orbisphère, Genève). Les signaux amplifiés des capteurs sont enregistrés en continu (Voir Bical et Lasserre Ecotron 1978, pour plus de précision sur le système utilisé). Les consommations d'O₂ estimées pour une gamme de poids de 4 à 20 g, représentative de la population (15 à 20 individus), sont exprimées en mlO₂/h, puis corrigées pour une température standard de 20°C et transformées en mg O₂/h.

La sensibilité et la précision des mesures est suffisante pour permettre des mesures reproductibles sur des individus isolés. Le volume des enceintes de respiration utilisées était de 0,2 et 0,5 l.

Le coefficient b est compris entre 0,76 et 0,92, sans que les valeurs trouvées diffèrent significativement entre elles. Nous considérons avec Winberg (1956) et Mann (1965) qu'une valeur moyenne de 0,8 est une bonne approximation du coefficient. Toutes les mesures de consommation d'O₂ ont été effectuées à 20°C, sur des individus acclimatés préalablement à la même température durant des périodes de 3 à 4 jours. Nous avons assumé avec Mann (1965) que l'ordonnée à l'origine a est liée linéairement à la température. Les valeurs de a mesurées sont extrapolées à 20°C (voir tableau n° 5).

Remarque : D'après nos résultats récents de consommation d'oxygène déterminés pour des températures différentes, la sole présente des paliers respiratoires (a constant) entre 10 et 25°C. Ces plateaux de consommation d'O₂ correspondent à des compensations respiratoires à caractère probablement adaptatif. Nous pouvons déduire de ce fait que pour des températures relativement basses (10 - 15°C), les valeurs de l'énergie potentielle consommée par une sole pour son métabolisme de maintenance seront surestimées de 25 % environ. En revanche, ces valeurs seront sous-estimées de 5 % environ pour une température de 25°C. En deçà de 10°C et au delà de 25°C, les valeurs de a sont liées linéairement à la température.

1.8. Estimation de l'énergie potentielle totale de la nourriture consommée (Ci)

D'après l'équation du bilan d'énergie (3), nous assumons avec Winberg (1956) et Mann (1965) que la somme des fèces (F₁) et des excréments restitués au milieu représentent 20 % de Ci. On en déduit que :

$$Ci = 1,25 (P + 2 M) \quad \text{avec } R = 2 M$$

L'énergie M dépensée pour le métabolisme standard d'une sole, dans un intervalle de température t_1 à t_2 est telle que pour un poisson de poids W (poids frais en g) :

$$M = A[W(t)]^{0,8} \text{ en Kcal/unité de temps}$$

A est égal au coefficient $a = 0,336 \text{ mg O}_2/\text{h}$ (20°C) converti en équivalent oxycalorifique et extrapolé à la température du milieu pour la période considérée.

L'énergie dépensée pour le métabolisme de repos M pendant la période d'acclimatation des soles à Certes est telle que :

$$M = \int_{t_1}^{t_2} Nt AW_t^{0,8} dt \text{ en Kcal}$$

W_t est le poids moyen de la population. Les équivalents calorifiques choisis sont tels que :

$$\begin{aligned} 1 \text{ g poids frais} &= 1 \text{ Kcal} \\ 1 \text{ mg O}_2 \text{ consommé} &= 3,4 \text{ cal} \end{aligned}$$

2. RESULTATS ET DISCUSSION

2.1. Etat du stock aux différentes dates

Les résultats obtenus à chaque sondage ont été représentés (tableau n° 1).

a) En partant de l'effectif initial du peuplement de 4000 individus au 2/06/77, il existe une forte diminution du stock de l'ordre de 45 % entre le 2/06 et le 19/07 et de l'ordre de 55 % entre le 19/07 et le 14/09.

En raison du refroidissement rapide des eaux (température inférieure à 4°C) il y a eu une forte mortalité au mois de novembre. Un sondage effectué le 20/12/77 a permis la capture de 46 individus à la suite d'un passage de pêche électrique soit avec une efficacité identique à celle du 14/09 un stock de 127 individus.

b) Le premier sondage ayant été effectué avec un filet (senne de plage) et le second avec l'électricité on retiendra du point de vue méthodologique, la supériorité de l'efficacité de la pêche électrique sur celle de la pêche au filet. Cette différence d'efficacité a pour conséquence une différence de précision des résultats obtenus.

En raison d'une faible efficacité qui varie beaucoup d'une pêche à l'autre, la méthode de DE LURY est inapplicable avec une senne de plage. En revanche toutes les conditions sont réalisées pour une bonne estimation du stock par la méthode de DE LURY à condition d'utiliser la pêche à l'électricité. Cette méthode qui ne nécessite pas de marquage est plus rapide que celle de PETERSEN. Contrairement à la senne, la pêche électrique présente l'avantage de ne pas perturber le milieu par raclage du fond.

2.2. Relations taille-poids et conditions

A la suite de chaque sondage, les relations taille-poids ont été établies et conduisent aux résultats du tableau n° 2 représentés graphiquement figure 1.

De juin à septembre, les relations taille-poids montrent une grande homogénéité, mêmes coefficients a et b, traduisant ainsi aucune variation de l'embonpoint. Etant donné qu'il y a croissance entre chaque période d'échantillonnage, les calculs ne portent pas sur les mêmes intervalles de taille. Il est possible qu'il y ait une interaction entre les variations d'embonpoint liées à la taille et celles liées aux saisons d'où peut être une résultante nulle.

Les relations taille-poids enregistrée au mois de décembre, montrent une différence significative avec celle du mois précédent. On assiste donc à une chute de l'embonpoint probablement liée au changement des conditions climatiques saisonnières : basse température, faible salinité. Il n'y a pas d'interférence avec les tailles car la croissance se ralentissant, les intervalles de tailles n'ont pas sensiblement variés de septembre à décembre (fig. 1).

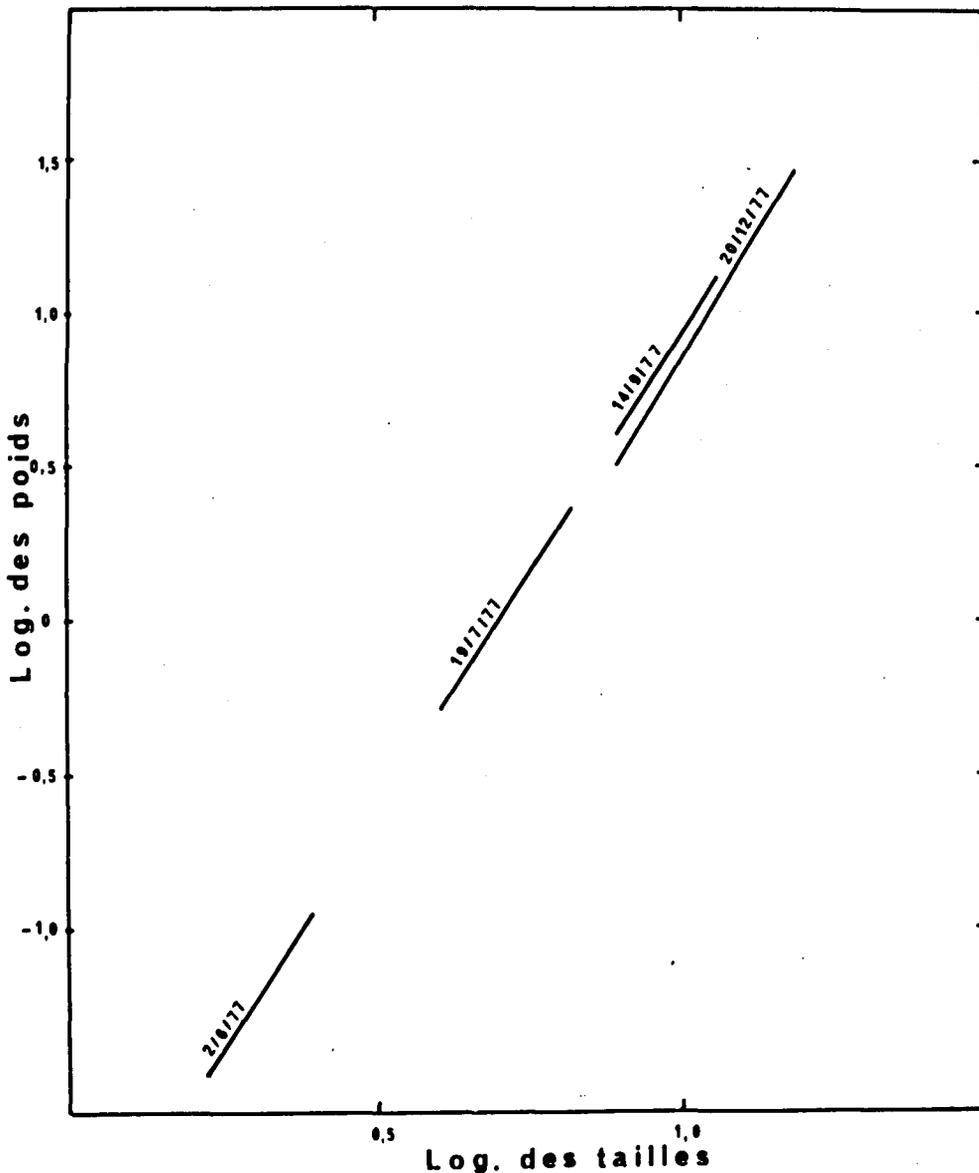


Fig. 1 : Relations taille poids.



2.3. Structure démographique par classe de taille

Les données recueillies à la suite de chaque sondage ont permis d'évaluer les caractéristiques biométriques de la population : longueur moyenne, intervalle de confiance, dispersion et amplitude : tableau n° 3. On observe tout d'abord une augmentation importante de la dispersion dès le premier mois qui est supérieure à celle de la moyenne : le rapport S/L passe de 0,09 à 0,12. Au delà du 19/07, l'augmentation de la dispersion s'effectue dans les mêmes proportions que celle de la moyenne.

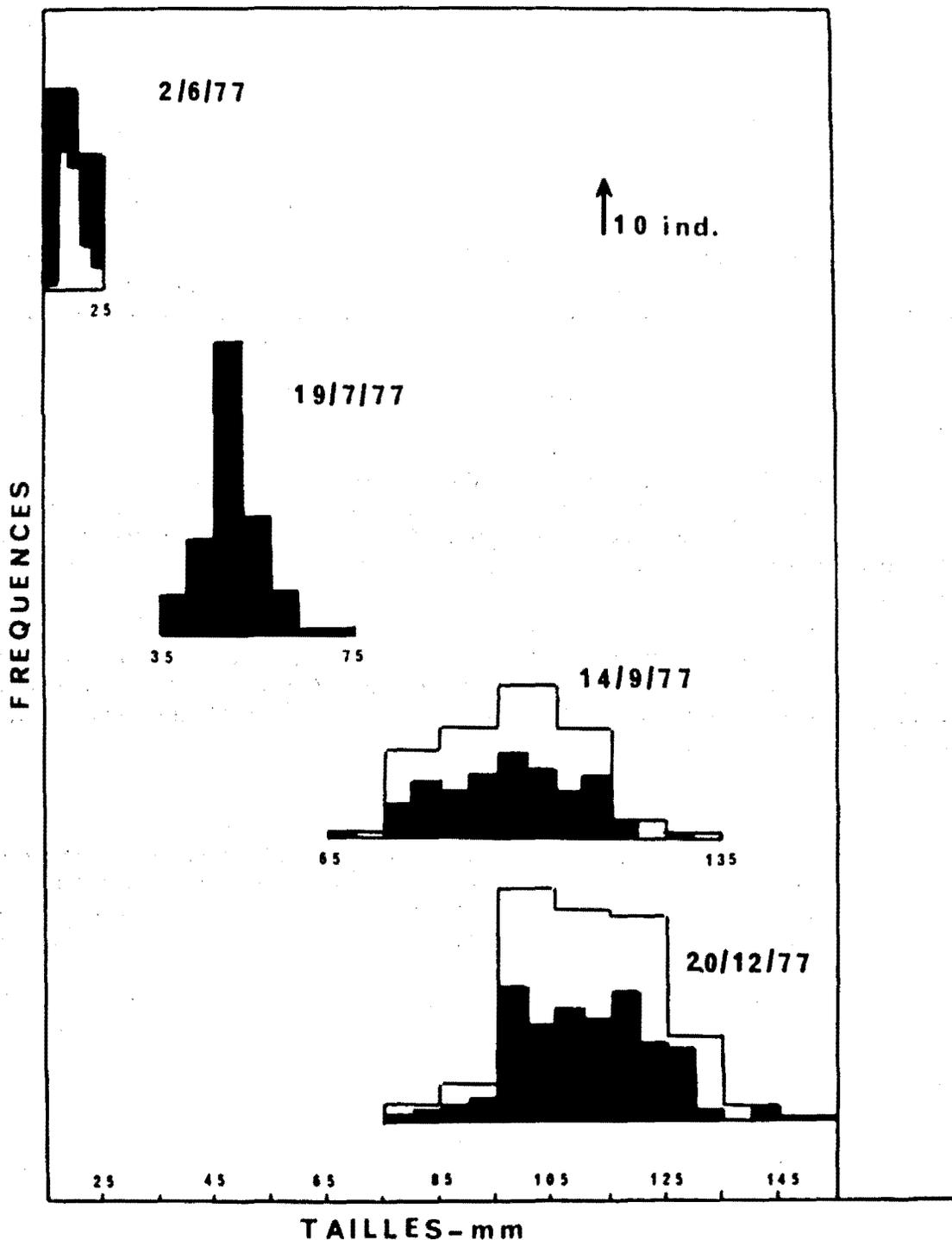


Fig. 2 : Structure des tailles : histogrammes de fréquences absolues

La structure de la population représentée figure 2 sous forme d'histogrammes de fréquence absolue montre un changement à partir du 19/07: passage d'une structure unimodale à polymodale sans que l'on puisse en expliquer l'origine car dans le système expérimental étudié tout phénomène de migration est impossible. Or si on modifie l'intervalle de classe en tenant compte de la dispersion, on aboutit à une évolution plus logique de la population sans modification de structure fondamentale. En revanche, malgré cette correction, il y a modification de l'importance relative des classes inférieures à 95 mm entre le 14/09 et le 20/12. Il semble donc que la mortalité importante, consécutive au refroidissement des eaux en novembre ait eu un impact plus important sur les petits individus, de taille inférieure à 95 mm que sur les grands.

2.4. Croissance

Nous avons ajusté le modèle de Von BERTALANFFY aux données biologiques observées afin de décrire mathématiquement l'ensemble des résultats obtenus.

En utilisant la relation taille-poids calculée pour chaque échantillon, les poids moyens observés ont été calculés à partir des longueurs moyennes observées et les poids calculés à partir des longueurs calculées avec l'équation de Von BERTALANFFY.

Les résultats obtenus ont été résumés tableau n° 4 et représentés graphiquement figure 3.

Outre l'accroissement des intervalles de confiance en fonction du temps, on assiste à une croissance rapide jusqu'au 14/09 qui se ralentit ensuite et s'annule à partir du mois de novembre. Cet arrêt de croissance correspond à la chute du coefficient de condition.

Dès l'introduction des soles dans le milieu naturel, la croissance est rapide, il ne semble donc pas y avoir de période d'adaptation. Dans ces conditions, la taille finale aurait été certainement plus élevée si l'introduction avait été plus précoc.

2.5. Biomasses et productions :

Les biomasses et les productions ont été calculées en tenant compte de la croissance individuelle et des variations numériques des effectifs estimées lors de chaque sondage (tableau n° 5). La relation qui unie le temps (t) aux effectifs (N) sous la forme $N_t = N_0 e^{-2t}$ montre une forte corrélation avec $r = 0,99$.

Il est possible de calculer pour le 20/12/77 une valeur extrapolée des effectifs qui ne tient pas compte de la mortalité accidentelle due au froid.

Les résultats résumés tableau n° 5 appellent deux remarques :

- malgré une forte mortalité, normale pour des juvéniles de 50 mg lâchés en milieu naturel, on observe un bilan de production positif. Ce bilan est essentiellement lié à la forte production individuelle qui compense très largement les pertes par mortalité ;
- les maximums de biomasse et de production ont été observés entre le 19 juillet et le 14 septembre c'est à dire durant la période estivale.

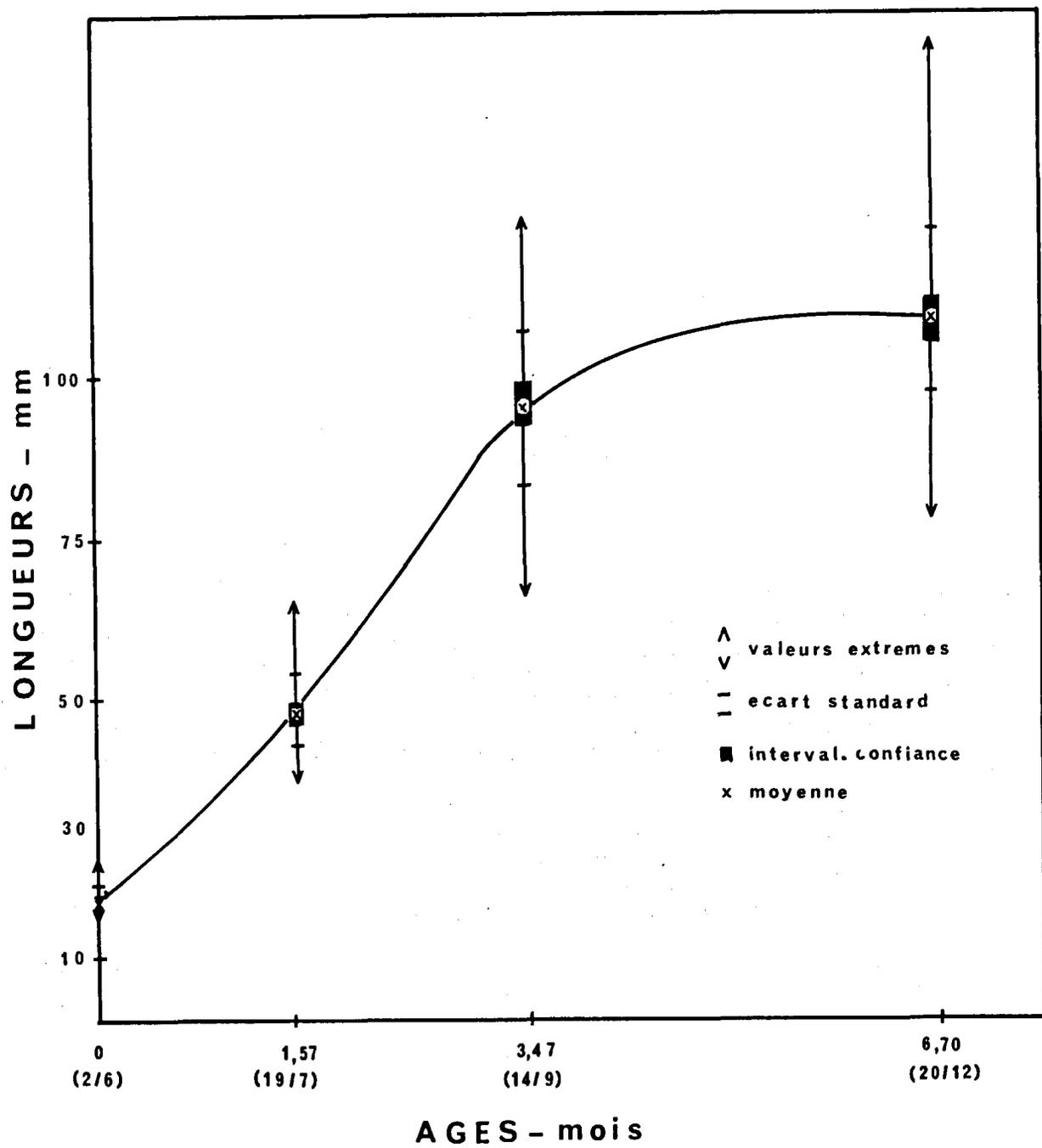


Fig. 3 : Croissance en longueur.

2.6. Energie potentielle totale de la nourriture consommée et production

Dans le tableau 5, l'énergie consommée pour le métabolisme standard (M) l'énergie potentielle totale de la nourriture consommée (C) et la production (P) ont été exprimées en $\text{Kcal. m}^{-2} \cdot \text{mois}^{-1}$. Ces paramètres sont déterminés pour les périodes d'échantillonnages de la population.

1°) Période du 2 juin au 19 juillet 1977 : pendant la période du 2 juin au 19 juillet 1977, le régime des soles était composé presque exclusivement de copépodes harpacticoides (méiofaune benthique et d'interface, voir Lasserre et Castel, colloque Ecotron). On estime à $4 \times 10^6 \text{ ind/m}^2$ la densité des copépodes à cette époque soit 4.8 Kcal. m^{-2} . La consommation d'oxygène des soles n'a pu être mesurée pour cette période, néanmoins, connaissant le type de regression liant la respiration au poids, nous avons estimé que, pour la période considérée, l'énergie trophique nécessaire pour donner une production $P = 1,32 \text{ Kcal. m}^{-2} \cdot \text{mois}^{-1}$ (tableau n° 5) était dans l'ordre de grandeur de l'énergie utilisée au cours de la période du 19 juillet au 14 septembre soit $10 \text{ à } 20 \text{ Kcal. m}^{-2} \cdot \text{mois}^{-1}$. On en déduit que l'énergie potentielle consommée par les soles sous la forme de copépodes méiofauniques n'était pas suffisante ($4,8 \text{ Kcal. m}^{-2} \cdot \text{mois}^{-1}$) pour compenser la demande énergétique de la population. Les soles se trouvent donc dans un milieu où l'énergie trophique utilisable est limitée. La population réagit en diminuant ses effectifs afin de maintenir une production suffisante : l'effectif initial du peuplement (4000 individus) a diminué de 45 % entre le 2 juin et le 19 juillet.

2°) Période du 19 juillet au 14 septembre 1977 : phase active de croissance. Le régime alimentaire des soles était composé presque exclusivement de larves de chironomides et de petite macrofaune diverse (polychètes, oligochètes surtout). La densité en larves de chironomides durant cette période a été estimée à $40000 - 75000 \text{ individus/m}^2$. Pour avoir une production de $4,43 \text{ Kcal. m}^{-2} \cdot \text{mois}^{-1}$, l'énergie trophique nécessaire (C) était de $20 \text{ Kcal. m}^{-2} \cdot \text{mois}^{-1}$. On aurait donc pu doubler au minimum et au maximum tripler l'effectif de soles pendant cette période estivale, compte tenu de l'énergie potentielle disponible dans l'enclos.

Remarque : si nous admettons avec Winberg (1956) que le métabolisme total d'activité chez un poisson est égal à 2 fois son métabolisme standard, pendant sa phase active de croissance, la sole devra consommer deux fois et demi plus d'énergie pour son métabolisme total d'activité que pour sa croissance (ici la production).

3°) Période du 14 septembre au 24 novembre (plateau de croissance) : le régime alimentaire des soles reste inchangé mais la température du milieu a diminué de $19,6^\circ\text{C}$ à 10°C . L'énergie trophique consommée est de 14 Kcal puis de 11 Kcal , pour des productions de $0,33$ puis de $0,27 \text{ Kcal m}^{-2} \cdot \text{mois}^{-1}$.

L'activité prédatrice des soles est loin d'excéder l'énergie potentielle de la nourriture consommable : $40 \text{ à } 50 \text{ Kcal/m}^2$ pour les seuls chironomides.

4°) Période du 24 novembre au 20 décembre : la température moyenne du milieu n'est que de 8°C . La respiration et la production sont très réduites et par suite la consommation de nourriture qui n'est plus que d' $1 \text{ Kcal. m}^{-2} \cdot \text{mois}^{-1}$.

Tableau n° 1 : Evaluation du stock de soles et de l'efficacité à la suite des opérations de chaque sondage (m = effectif marqué, c = captures totales, e = efficacité de chaque opération, E = efficacité globale).

Dates	Opération	m	c	r	e %	E %	Stock Petersen	Stock De Lury
1/7/77	1	62			$2,83 \pm 1,73$	$18,50 \pm 11,31$	1359 < 189 < 5626	impossible $e_2 < e_1$
19/7/77	2		353	10	$16,13 \pm 3,84$			
13/7/77	1	358			$36,36 \pm 5,03$	$59,12 \pm 8,17$	865 < 985 < 1142	790 < 956 < 1122
14/9/77	2		352	28	$35,75 \pm 5,01$			

Tableau n° 2 : Relations taille-poids. Le test d'isométrie est un test de comparaison de l'exposant b par rapport à 3, t_{pe} est la valeur du test de comparaison de deux pentes (b) consécutives, t_{po} est la valeur du test de comparaison de position (a), + différence significative, - différence non significative.

Dates	Relations taille-poids en $g \times cm$	Effectif	Tailles extrêmes cm	Test isométrie	t_{pe}	t_{po}
2/6/77	$W = 0,00678 L^{3,111}$	60	1,65 - 2,45	0,69 -	0,02	0,007
19/7/77	$W = 0,00679 L^{3,116}$	45	4,00 - 6,50	1,41 -	-	-
14/9/77	$W = 0,00712 L^{3,075}$	34	7,70 - 11,60	0,80 -	0,33	0,010
20/12/77	$W = 0,00340 L^{3,327}$	36	7,80 - 15,30	3,95 +	-	-
GLOBAL	$W = 0,00718 L^{3,050}$	175	1,65 - 15,30		0,02	+

Tableau n° 3 : Caractéristiques biométriques de la population de soles à chaque date d'échantillonnage. Le chiffre entre parenthèses ()^{*} est l'amplitude.

Dates	Longueurs moyennes L et intervalles de confiance (mm)	Ecart standard S	Longueurs extrêmes (mm)	S/ \bar{L}	Effectifs
2/6/77	19,47 \pm 0,46	1,81	16,5 - 24,5 (8) [*]	0,09	60
19/7/77	47,62 \pm 0,99	5,22	37,0 - 65,0 (28)	0,11	107
14/9/77	96,55 \pm 2,54	19,02	66,0 - 125,0 (59)	0,12	86
20/12/77	109,89 \pm 2,07	12,73	78,0 - 153,0 (75)	0,12	145

Tableau n° 4 : Croissance des soles. (1) rappel du tableau 3, (2) calculé avec l'équation de Von BERTALANFFY ajustée aux données observées (avec $L_{\infty} = 129,38$ mm, $K = 0,28$, $t_0 = 0,56$ mois et une origine des âges telle que $t = 1$ le 2/6/77, (3) calculé avec les équations correspondantes du tableau n° 2 et (1) enfin (4) calculé avec les équations correspondantes du tableau n° 2 et (2)

Dates	2/6/77	19/7/77	14/9/77	20/12/77
Longueurs moyennes observées en mm (1)	19,47 ± 0,46	47,62 ± 0,99	96,55 ± 2,54	109,89 ± 2,071
Valeurs extrêmes (mm)	16,5 à 24,5	37 à 65	66 à 125	78 à 153
Longueurs moyennes calculées en mm (2)	15,02	55,74	86,15	111,90
Poids moyen observé calculé en gr (3)	0,054	0,879	7,585	9,885
Valeurs extrêmes en gr	0,032 à 0,110	0,400 à 2,317	2,358 à 16,807	3,158 à 29,713
Poids moyen calculé en gr (4)	0,024	1,435	5,343	10,500

Tableau n° 5 : Synthèse des résultats obtenus. N est l'effectif estimé par marquage, W le poids individuel moyen en poids frais, t°C la température du milieu, a coefficient métabolique, A coefficient métabolique transformé (A = a ml O₂/h à t°C convertie en équivalent calorifique), g coefficient instantané de croissance, Z coefficient instantané de mortalité, B = biomasse moyenne, P production totale M énergie consommée pour le métabolisme de repos, C énergie potentielle totale de la nourriture.

Dates	Agés	N	W(gr)	t(°C)	a(20°)	a (t°)	A	g	Z	\bar{B} (gr)	P (gr)	\bar{B}/m^2 (gr)	P/m ² /mois (gr ou Kcal)	M(Kcal) m ² (Kcal)	C(Kcal) m ² (Kcal)	C/mois/ m ² (Kcal)	
2/06/77	0	4000	0,054	17,5													
								1,78	0,38	781	2179	0,75(0,16)	1,32(0,27)				
19/07/77	1,57	2189	0,879	21	0,502	0,546	1,856										
								1,13	0,42	4089	8812	3,90(0,81)	4,43(0,92)	11167	5,66	38932	20
14/09/77	3,47	985	7,585	19,6	0,398	0,398	1,353										
								0,08*	0,63*	4166*	810*	4,01(0,83)*	0,33(0,07)*	13155*	5,34*	33900*	14*
24/11/77	5,84	219*	9,212	10	0,110	0,041	0,139										
								0,08	0,63	3485	923	3,35(0,69)	0,27(0,06)	14945	4,45	38516	11
								0,08*	0,63*	1606*	113	1,54(0,32)*	0,13(0,03)*	191*	0,21*	619*	1*
20/12/77	6,70	127	9,885	8	0,105	0,030	0,102										

3. CONCLUSIONS

L'évolution démographique de la population met en évidence une croissance immédiatement rapide et une forte dispersion de l'éventail des tailles. Pour la courte durée expérimentale (5 mois), le poids moyen individuel passe de 54 mg à 99 g avec un maximum de 29,7 gr en considérant la valeur finale extrême supérieure, le gain est donc appréciable. Il est évident dès à présent que le gain aurait été certainement supérieur si l'expérience avait débuté 3 mois plus tôt. Il en est de même pour la mortalité car l'importance relative des classes de taille inférieures à 95 mm vulnérables aux faibles températures aurait été moins accusée en novembre.

Malgré les conditions naturelles dans lesquelles nous nous sommes volontairement placées entraînant une mortalité importante, le gain pondéral supplée largement aux pertes numériques puisque le bilan de production est en moyenne positif avec un maximum en juillet septembre de 4,43 g/m²/mois.

Il faut enfin souligner la bonne efficacité des engins de pêche électrique (59 %) qui rend facile l'utilisation de la méthode de sondage de DE LURY (sans marquage).

Les modulations de la production de la population de soles dépendent de deux facteurs limitants :

1°) l'énergie potentielle totale de la nourriture consommée et l'utilisation optimale de cette énergie pour des dépenses de croissance (production),

2°) les modifications de température dans l'enclos d'élevage et tous autres facteurs physico-chimiques excédant les capacités adaptatives des soles. Un changement rapide et modéré du régime thermique (fluctuation diurne) pourra être compensé par la population. En revanche, une modification saisonnières importante (été - hiver) ou rapide mais excédant les fluctuations "admissibles" par la population entraînent des changements visibles : dans la structure de la population. Une énergie potentielle trophique utilisable (C) limitée pendant la période de juin à la mi-juillet (copépodes barpacticoides) entraîne une mortalité de la population de soles qui maintient ainsi une production proportionnelle à la respiration (voir paragraphe 1.5.). Vers le 15 juillet, un changement important du régime trophique intervient chez les soles ayant atteint 70 mg environ, les larves de chironomides constituent l'essentiel de la nourriture. Nos calculs montrent que l'énergie potentielle en nourriture consommable est alors largement excédentaire par rapport aux effectifs présents dans l'enclos (2 soles /m² environ). On a noté au 14 septembre une forte diminution du stock (2189 ind à 985 ind), due très probablement à des perturbations physico-chimiques aiguës (excès d'eutrophisation du milieu accompagné de déficit nocturne en oxygène dissous).

Enfin, des températures basses (inférieures à 8°C) sont préjudiciables à la population.

L'expérimentation faisant l'objet du présent travail amène aux conclusions pratiques suivantes :

1°) On a intérêt à utiliser des enclos d'acclimatation de grande surface pour introduire des alevins de 40 à 60 mg. Une charge de 1 à 2 individus par m² correspond à l'énergie potentielle totale de la nourriture consommée (régime composé essentiellement de copépodes meiofauniques).

2°) L'énergie trophique consommable n'est plus limitée après le changement de régime (larves de chironomides, petite macrofaune). Une élévation de la température du milieu entraîne, en outre, une augmentation de la respiration et de la production (forte croissance).

3°) Le milieu sélectionne les individus les plus résistants. On aurait intérêt à favoriser par des manipulations génétiques appropriées, le pourcentage d'alevins capables de se développer dans les milieux lagunaires.

4°) Les exploitations traditionnelles de lagunes, réservoirs ou étangs à salinité variable tendent à favoriser l'hétérogénéité temporelle, génératrice de déséquilibre énergétique (P. Lasserre, Thèse 1977). Des interventions précises tendant à améliorer la complexité trophique de tels écosystèmes, devraient favoriser les espèces exploitables (travaux en cours).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été effectué dans le cadre du Programme national Ecotron, du Centre National pour l'Exploitation des Océans, contrats n° 77/ (Univ. de Montpellier) et 76/5311, 77/1675 (Univ. de Bordeaux I). Nous remercions le département aquaculture du Centre Océanologique de Bretagne pour l'envoi d'alevins de soles. Les essais d'acclimation ont pu être menés à bien grâce à l'aimable concours de la Société Civile d'Exploitation du Domaine de Certes.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRANSON N. J. -1971- Computer programmes for fish stock assessment. F.A.O., Fish Tech. pap. 101, 1-154.
- ALLEN K. R. -1950- The computation of production in fish populations. New. Zel. Sci. Rev., 8, 89.
- AMANIEU M. -1967- Introduction à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. Vie et Milieu, 18 (2 B), 79-94.
- BUTLER J. W. -1895- Report of the spawning of the common sole (*Solea vulgaris*) in the aquarium of the marine biological association laboratory at Plymouth. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 4, 3-9.
- CUINAT R. -1970- Diagnose écologique en cours d'eau à Salmonidès, recherche d'une standardisation. Communication C E C P I, 6ème session (Pologne), polycopie, 64.
- DE LURY D. B. -1947- On the estimation of biological populations. Biometrics 3, 145-167.
- LABOURG -1976- Les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon et l'élevage extensif des poissons euryalins. La pisciculture française, 45, 35-5.
- LAMARQUE P. -1977- Un appareil de pêche à l'électricité pour les eaux de forte conductivité (eaux saumâtres et marines). Cybium, 3 (1), 75-83.
- LASSERRE P. -1977- Aspects de l'adaptation et des interactions compétitives en milieu lagunaire. Recherches écophysiologicals sur la méiofaune et les poissons mugilidés. Thèse Doctorat d'Etat. Université de Bordeaux I, Bordeaux, France.
- LASSERRE P. et GALLIS J. L. -1975- Osmoregulation and differential penetration of two grey mullets *chelo labrosus* (Risso) and *lisa samada* (Risso) in estuarine fish ponds. Aquaculture, 5, 323-344.
- LASSERRE P., RENAUD-MORNANT J., & CASTEL J. -1976- Metabolic activities of meiofaunal communities in a semi-enclosed lagoon. Possibilities of trophic competition between meiofauna and mugilid fish. Proc. 10 th. Europ. Symp. Mar. Biol. Vol. 2. (Ed. G. Persoone & E. Jaspers) pp 393-414. Universa Press, Wetteren, Belgium.
- MC NEILL S. et LAWTON J. H. -1970- Annual production and respiration animal populations. Nature, Lond. 225, 472-474.
- MANN K. H. -1965- Energy transformation by a population of fish in the river Thaures. J. Anim. Ecol. 34, 253-275.
- RICKER W. E. -1975- Computation and interpretation of biological statistic of fish population. Bull. Fish. Res. Board. Canada, 191, 382 p.
- WINBERG G. G. -1956- Rate of metabolism and food requirements of fish. Fish. Res. Bd. Canada, Translation Series n° 194.

Communication : G. LASSERRE et P. LASSERRE. Croissance, production et demande d'énergie d'une population de soles introduite dans une lagune aménagée de Certes.

Q: HUSSENOT : Dans les expériences de respiration au laboratoire, comment faites-vous pour éliminer l'oxydation bactérienne par les excréments et les fèces ?

R: P.LASSERRE: Les mesures de consommation d'oxygène se font sur des poissons à jeun. Dans l'intervalle de temps pendant lesquels sont effectuées les expériences (3-4 h) les excréments sont négligeables vis-à-vis du volume du respiromètre. Des mesures effectuées d'autre part sur des individus capturés 3 à 4 heures auparavant dans le milieu ne montrent pas de différence significative avec les mesures précitées.

Q: HUSSENOT: Y avait-il des prédateurs dans les bassins expérimentaux ?

R: G.LASSERRE: Oui car les enclos d'acclimatation sont situés dans des écosystèmes naturels non protégés de la prédation. Cette dernière a eu lieu surtout en début d'expérience, pour des poissons ayant une taille inférieure à 5 cm, elle est négligeable ensuite.

Q: BARNABE : Avez-vous une idée de l'évolution de la mortalité au cours de la saison ?

R: G.LASSERRE: Nous avons utilisé un modèle exponentiel avec un coefficient instantané.

P.LASSERRE: Notre approche a un caractère expérimental mais elle démontre deux faits à partir d'une détermination comparée de l'évolution démographique in situ de la population de soles et de ses besoins énergétiques au cours du temps : (1) que les enclos délimités dans les lagunes aménagées de Certes peuvent supporter des charges de 1 à 2 individus par m² constituées d'alevins de 40 à 60 mg et qui s'alimentent de meiofaune, (2) que l'énergie trophique consommable n'est plus limitée après le changement de régime (chironomes et autre petite macrofaune). On peut envisager des charges de 3 à 4 soles adultes par m² dans de tels systèmes lagunaires, dans la mesure où leur eutrophie est suffisamment équilibrée (absence ou limitation de la dystrophie estivale notamment).