

CYCLE OVARIEN DU MERLU, *MERLUCCIOUS MERLUCCIOUS*, POISSON À PONTE FRACTIONNÉE

François SARANO

IFREMER, L'Houmeau, B.P. 7, 17137 Nieul-sur-Mer.

Adresse actuelle : Fondation Cousteau, 25 avenue de Wagram, 75017 Paris.

Abstract

OVARIAN CYCLE OF THE HAKE *MERLUCCIOUS MERLUCCIOUS* AS A PARTIAL SPAWNER FISH.

The present work analyses and describes *Merluccius merluccius* ovarian cycle in the Bay of Biscay (France), as an example of partial spawner. Three methods were employed : — a macroscopic examination of about 10 000 ovaries, on board professional fishing boats (1980-1982) — a cytologic and histologic study — an investigation of the size structure of the oocytes population of 63 ovaries. We carry out an original mathematical method for serial spawning demonstration. We demonstrate that hake is a partial spawner : a female usually rapidly spawns 4 or 5 times without ovaries rest. On this base, we give a new reference scale of the maturity stages of the ovarian cycle : after, developing (II), ripe (III), running (IV), the partly spent ovary is named (II+) ; the repetitive sequence III-IV-II+ characterize serial spawning. Then, the spent ovaries (V) go to recovering stage (VI), and resting stage (VII).

Résumé

Le présent travail analyse et décrit le cycle ovarien du merlu, *Merluccius merluccius*, dans le golfe de Gascogne (France). Trois approches ont été suivies : l'observation macroscopique de près de 10 000 ovaires à bord de bateaux de pêche professionnels (1980-1982) ; une étude cytologique et histologique ; une analyse de la structure en taille de la population ovocytaire. Au cours de cette dernière analyse, nous développons une approche mathématique originale pour mettre en évidence la succession des pontes. Nous montrons ainsi que la ponte du merlu est fractionnée en 4 à 5 émissions qui se succèdent rapidement sans retour de l'ovaire au repos. Nous avons établi, parallèlement, une nouvelle échelle de référence macroscopique capable de rendre compte de la ponte fractionnée et dont l'originalité réside dans le stade de post-ponte partielle (II+).

Introduction.

Pendant longtemps le merlu a occupé une place majeure dans la pêche fraîche des pays riverains de l'Atlantique européen. Aujourd'hui encore, malgré le déclin régulier de sa pêche, il se classe en tête de la production française par la valeur de ses apports. Bien que sa biologie ait été depuis longtemps étudiée (HICKLING, 1927-1934 ; LETACONNOUX, 1948-1951 ; MÉRIEL-BUSSY, 1966 a, b, c et 1968), les dernières conclusions quant aux concentrations génésiques et à l'époque de la reproduction (MÉRIEL-BUSSY, 1966 c ; GUICHET *et al.*, 1971) ont été récemment remises en question par des pêches expérimentales sur le recrutement. Aussi, était-il nécessaire de préciser l'époque et la durée de la reproduction du merlu. Pour cela, nous avons décidé, d'une part, de suivre, tout au long de l'année, l'évolution de l'état sexuel des merlus à bord de bateaux de pêche professionnels, d'autre part, d'analyser les statistiques de pêche (captures, efforts, rendements) de l'ensemble des flottilles qui se consacrent à la pêche du merlu (SARANO, 1983).

Afin de préciser les modalités de la reproduction, nous avons cerné le cycle ovarien à partir de trois approches convergentes : examen macroscopique des ovaires, étude cytologique et histologique, et analyse de la structure en taille de la population ovocytaire. C'est le résultat du recoupement et de la synthèse de ces trois approches, menées dans un premier temps indépendamment, sur les mêmes ovaires, que nous

développerons ici. Ils nous amèneront, tout d'abord, à établir une échelle de référence macroscopique en bon accord avec la réalité physiologique. Dans un deuxième temps, nous discuterons l'hypothèse de la ponte fractionnée et tenterons de préciser le nombre des émissions successives par une méthode originale.

Depuis longtemps les auteurs ont distingué des stades de développement d'après la morphologie des gonades, et se sont interrogés sur les modalités de la reproduction des Merlucciidae. Le tableau 1 rassemble les échelles de référence auxquelles ils sont parvenus.

Pour *Merluccius merluccius*, les échelles de référence se sont révélées incomplètes et impropres : elles ne permettent pas de classer des ovaires qui présentent simultanément des caractères de « post-ponte » et de « vitellogenèse », c'est-à-dire les ovaires ayant pondu partiellement. En effet, si certaines étapes de l'évolution ovarienne ne posent pas de problème d'identification (ovaires immatures, en vitellogenèse ou au repos) et, malgré des différences de détail, rassemblent les auteurs, il n'en est pas de même pour les ovaires qui n'ont pondu que partiellement. HICKLING (1930), HICKLING et RUTENBERG (1936), MÉRIEL-BUSSY (1966), MONTEIRO et DIAS (1966), ALCAZAR *et al.* (1983), enfin TSIMENDIS et PAPACONSTANTINO (1985)

<i>M. merluccius</i>		<i>M. hubbsi</i>	<i>M. productus</i>	<i>M. gayi gayi</i>
HICKLING (1930)	MÉRIEL-BUSSY (1966)	CHRISTIANSEN et COUSSEAU (1971)	FOUCHER et BEAMISH (1980)	BALBONTIN et FISHER (1981)
immature adolescent : — commencing — intermediate — advanced	I	inmadurez virginal ($\emptyset < 30$) premadurez virginal ($25 < \emptyset < 200$) principio de maduration ($150 < \emptyset < 280$)	immature 1 (pas d'ovocyte) immature 2 sans vitellus ($\emptyset < 150$) ripping I	virginal I (oogonies) inmaduro II ($\emptyset \text{ max} = 220-320$)
ripe ($\emptyset \text{ max} = 500$)	II	maduration avanzada ($240 < \emptyset < 600$)	ripping II 2 modes : 300-450 et 600	en maduration III ($\emptyset \text{ max} = 620-720$)
running	III	maduration total ($800 < \emptyset < 950$)	ripe I (moins de la moitié des ovocytes en maturation) ripe II (plus de la moitié des ovocytes en maturation) resorbing (ovocytes n'étant pas pondus, dégénèrent) running ripe (ovules)	maduro IV ($\emptyset > 820$ et ovules)
spent recovering	IV	reversion ovarica (ovocytes de $\emptyset > 250$ dégénérescence)	spent ($400 < \emptyset < 600$ semblable au ripping II, tous les ovocytes de $\emptyset > 225$ dégénèrent) recovering resting ($\emptyset < 225$)	en maduration (ponte partielle IIIa, similaire à III mais avec des ovules de la ponte précédente) en régression V puis retour à inmaduro II (pas d'ovocyte visible à l'œil nu)

TABL. 1. — Différentes échelles de référence données pour le cycle ovarien des Merlucciidae ($\emptyset$ = diamètre ovocytaire, en μm).
Various reference scales for ovarian cycle of Merlucciidae ($\emptyset$ = oocyte diameter μm).

ont remarqué les variations importantes du volume des glandes en post-ponte, certains ont même envisagé l'éventualité d'une ponte fractionnée, mais faute d'une méthodologie appropriée, n'ont jamais apporté d'élément convaincant quant à la multiplicité des pontes.

Les interprétations du cycle ovarien des autres Merlucciidae sont, elles aussi, peu concluantes : alors que MC GREGOR (1966 et 1971), puis FOUCHER et BEAMISH (1977 et 1980) affirment que *M. productus* ne pond qu'une seule fois au cours d'une période de reproduction de quatre mois, ANGELESCU *et al.* (1958), puis CIECHOMSKI (1967), enfin CHRISTIANSEN et COUSSEAU (1971) envisagent plusieurs pontes pour *M. hubbsi* mais ne peuvent conclure.

Au contraire, BALBONTIN et FISHER (1981) se basant, d'une part, sur l'observation macroscopique des ovaires, l'examen simultané d'ovules résiduels et de plusieurs lots d'ovocytes vitellins dans des ovaires qu'ils considèrent en vitellogenèse et, d'autre part, sur le rapport entre le nombre des ovocytes en maturation et en vitellogenèse, considèrent que *M. gayi gayi* pond 3 ou 4 fois au cours d'une période de reproduction de quatre mois.

Matériel et méthodes.

Observations et prélèvements.

Les observations et les prélèvements ont été réalisés au cours de 13 marées, soit 70 jours de pêche effective à bord d'un bateau travaillant au filet maillant dans le golfe Gascogne de 1980 à 1982. 12 629 merlus, dont 9 174 femelles adultes, ont été examinés : le poisson démaillé était aussitôt mesuré, posé à plat sur le côté droit, de l'extrémité du museau à l'extrémité de la nageoire caudale, la mensuration est rapportée au centimètre inférieur. Puis un simple examen à l'œil nu permettait de déterminer l'état sexuel des femelles.

Les échantillons ont toujours été prélevés sur des individus vivants pour éviter les altérations post-mortem (précaution très importante soulignée par ROBERTS, 1979) : l'un des ovaires, fendu sur toute sa longueur, est plongé dans du liquide de Gilson modifié par Simpson ; de l'autre ovaire nous avons prélevé plusieurs échantillons, d'au plus 1 cm³, dans la partie médiane et les extrémités, que nous avons fixés dans du liquide de Bouin modifié par Allen (GABE, 1968). De plus, nous avons pu recueillir et conserver dans de l'eau de mer formolée à 5 % la quasi-totalité de la ponte de deux femelles, ponte provoquée par simple pression du doigt.

Techniques histologiques.

Les échantillons fixés au Bouin-Allen, après rinçage et déshydratation alcoolique, ont été inclus dans la paraffine et débités en coupes sériées de 5 à 10 µm. Nous utilisons les colorations classiques rassemblées dans MARTOJA et MARTOJA (1967) : trichrome de Masson, azan de Heidenhain, trichrome azorubine S — jaune de mars — vert solide (méthode de Gabe-Martoja-Pierson), et surtout le rouge-bleu, combinaison du rouge solide et du bleu de Heidenhain ; enfin, le réactif de Schiff, méthode de Lillie. Nous avons appliqué ces techniques à 55 ovaires. Les mesures des diamètres ovocytaires et nucléaires ont été effectuées à l'aide d'un micromètre sur coupes sériées.

Dissociation des ovocytes et analyse de la structure en taille de la population ovocytaire.

Les ovaires de merlu souvent très gros (jusqu'à 1,5 kg) posent des problèmes pratiques. L'expérience montre que l'agitation périodique des ovaires plongés dans le liquide de Gilson favorise la dissociation des ovocytes par libération hors de leur follicule, mais n'est pas toujours suffisante. Il est alors nécessaire de nettoyer précautionneusement les restes de parois pour extraire les plus petits ovocytes. D'autre part, le nombre considérable d'ovocytes impose un sous-échantillonnage. Nous avons utilisé une pipette Stempell de 5 ml prélevant dans un ballon de 1 l, dans lequel l'ensemble des ovocytes de l'ovaire était maintenu en suspension homogène.

Les ovocytes prélevés ont été dénombrés et mesurés à la loupe binoculaire à l'aide d'un micromètre dont une graduation correspond à 40 µm ; le diamètre de l'ovocyte est systématiquement ramené à la borne inférieure de la classe. Les tirages avec remise ont été répétés autant de fois qu'il était nécessaire pour obtenir une précision de 5 % sur la moyenne. Ce nombre de répétitions, x , dépend à la fois du coefficient de variation et du degré de confiance (DAGNÉLIE, 1981).

Le nombre absolu d'ovocytes d'un ovaire, N , est donné par la relation :
$$N = m \times \frac{V}{v}$$

où : m = moyenne du nombre des ovocytes et ovules des x échantillons (donnés avec une précision de 5 %), v = volume de l'échantillon (5 ml) et V = volume du ballon (1 l).

Le dénombrement des ovocytes et l'établissement des histogrammes de fréquence des diamètres ovocytaires ont été précédés d'une solide et nécessaire étude de l'ovogenèse ; nous avons, par recoupement entre l'étude de l'évolution cytologique et de l'aspect de l'ovocyte, déterminé les diamètres ovocytaires aux grandes étapes de l'ovogenèse (tabl. 2). Le diamètre moyen des ovocytes entrant en vitellogenèse étant de 160 μm , seuls les ovocytes dont le diamètre était supérieur ou égal à 160 μm ont été dénombrés et mesurés. Les histogrammes de fréquence ont été établis en regroupant les diamètres ovocytaires en classes de 40 μm , définies par leur borne inférieure.

L'analyse des histogrammes, notamment l'identification et l'évaluation des différents lots d'ovocytes, a été facilitée par l'utilisation de la méthode d'HASSELBLAD (1966) programmée sous le nom de NORMSEP. Nous avons utilisé la méthode de BATTACHARYA (1967) programmée sous le nom de GRAPH pour individualiser les différents lots d'ovocytes et fournir les points de coupure au programme NORMSEP. Ces techniques ont porté sur 63 ovaires.

Résultats.

Il nous semble nécessaire, avant de traiter du cycle ovarien, de résumer succinctement les étapes de l'ovogenèse (tabl. 2 et pl. I) dont la connaissance est indispensable pour caractériser les étapes de l'évolution ovarienne (tabl. 3 et pl. II).

En mer, l'examen macroscopique de près de 10 000 ovaires nous a permis de distinguer, d'après leur aspect, 8 stades dans leur évolution (tabl. 3). Le fait essentiel reste la mise en évidence, au cœur de la période de reproduction hivernale (février), d'une majorité d'ovaires partiellement vidés. Ils présentent simultanément des caractères de post-ponte et de vitellogenèse. Ils se distinguent des ovaires en vitellogenèse par leur flaccidité, des plages hémorragiques, une vascularisation plus développée, et par la présence d'ovules-témoins de la ponte antérieure, plus ou moins dégénérés, visibles dans la cavité ovarienne après dissection. Contrairement aux ovaires retournant au repos, ils contiennent une masse d'ovocytes vitellins résiduels. Cependant, cette masse résiduelle est quantitativement très variable : on trouve tous les intermédiaires entre des ovaires presque totalement vidés et d'autres que seule une légère dépression au niveau de l'abouchement de l'oviducte distingue des ovaires n'ayant jamais pondu.

De même, on observe des variations très importantes du volume des glandes en pré-ponte : elles peuvent occuper la presque totalité de la cavité viscérale, ou à peine la moitié ; dans ce dernier cas elles sont souvent tuméfiées et moins turgescentes. Ces remarques concernant l'extrême variabilité de l'importance de la masse ovocytaire, dans des ovaires paraissant au même stade de développement, sont parfaitement confirmées par le classement de ces ovaires en fonction du nombre absolu d'ovocytes qu'ils contiennent et de la taille du poisson (tabl. 4).

On remarque, chez des poissons de taille égale, que les ovaires en fin de vitellogenèse et certains ovaires en pré-ponte ⁽¹⁾ sont ceux qui contiennent le plus d'ovocytes ; la structure en taille de la population ovocytaire est nettement polymodale (fig. 1A, tabl. 4). Les ovaires retournant au repos sont ceux qui en contiennent le moins ; leur histogramme de fréquence ne présente pas de mode marqué (fig. 1B) ; plus de 80 % des ovocytes ont un diamètre inférieur à 320 μm ; les plus développés présentent des signes de dégénérescence (pl. II : 5 et 6).

Diamètre (μm)	Description macroscopique des ovocytes	Etapes de l'ovogenèse
≤ 20	Non observé	Ovogenie et ovocyte primaire
20-160	Translucide à gros noyau blanc	Pré-vitellogenèse
160-320	Blanchâtre, opaque, plus ou moins sphérique	Première partie de la vitellogenèse
320-680	Orangé de plus en plus foncé, sphérique lisse, opalescent	Deuxième partie de la vitellogenèse
(1) 720-960	Transparent, parfaitement sphérique et lisse	Maturation, ovocyte dans son follicule
1 065	Ovule parfaitement sphérique et transparent ; avec gouttelette lipidique jaune-orangée	Ovule pondu et follicule vide

TABL. 2. Les grandes étapes de l'ovogenèse. Les diamètres sont donnés pour des ovocytes conservés dans le liquide de Gilson, et pour des ovules conservés dans l'eau de mer formolée à 5 %. (1) Notons qu'en fin de reproduction, la maturation peut se déclencher chez des ovocytes de diamètre égal à 560 μm .

The main stages of oocyte development. Diameter are given for oocytes preserved in gilson and ovules in 5 % formalin seawater ; note, at the end of the reproduction, the maturation can begin when the oocyte diameter reaches 560 μm .

(1) En fait, l'entrée des ovocytes en vitellogenèse (diamètre = 160 μm) se poursuit au moins jusqu'à la première ponte ; par conséquent, le nombre d'ovocytes ne cesse d'augmenter, et les ovaires en pré-ponte (de la première ponte) contiennent-ils plus d'ovocytes que les ovaires en fin de vitellogenèse, eux-mêmes en contenant plus que ceux en cours de vitellogenèse.

ASPECTS MACROSCOPIQUES DE L'OVAIRE	STADE	OBSERVATIONS AU MICROSCOPE ET À LA LOUPE
Ovaires immatures. Petits, rosés, légèrement translucides, peu ou pas veinés, turgescents. Aucun ovocyte n'est visible à l'œil nu.	I	Aucun ovocyte ne dépasse 80 μm de diamètre. La vitellogénèse n'a pas commencé.
Ovaires en vitellogénèse. Il subissent une très forte augmentation de volume. A la fin de ce stade, ils occupent 1/2 de la cavité viscérale. Ils sont le plus souvent crème ou orangés. La paroi plus épaisse est largement veinée. Les ovocytes les plus gros, jaune-orangé, sont nettement visibles à l'œil nu ; aucun n'est transparent.	II	Les ovocytes sont en vitellogénèse. A la fin de ce stade, on les retrouve à toutes les étapes de leur évolution, maturation exclue. Leur histogramme de fréquence, bien que continu jusqu'à 680 μm , présente plusieurs groupes successifs ; les deux plus développés ont leur mode à 360-400 μm et 560 μm . Le pourcentage d'ovocytes en dégénérescence est inférieur à 1 %.
Ovaires en pré-ponte. Caractérisés par la présence d'ovocytes transparents qui, après déchirure de la paroi ovarienne, restent agglutinés en paquets mais ne « s'écoulent » pas. Ils peuvent se présenter sous trois aspects : — Glandes semblables à celles du stade II, un peu plus veinées et volumineuses ; elles s'en distinguent par la présence d'une zone translucide au niveau de l'abouchement de l'oviducte, et dans laquelle les ovocytes transparents sont visibles. — Glandes très fragiles, turgescents à l'extrême, vieux rose-orangé. La paroi, très veinée, distendue, translucide, est entièrement « mouchetée » par les ovocytes transparents. Les ovaires occupent les 3/4 de la cavité viscérale. — En fin de reproduction, ils ont le même aspect mais sont moins turgescents et n'occupent que les 2/3 à 1/2 de la cavité viscérale.	III	Caractérisés par la présence d'ovocytes en maturation. Suivant l'abondance relative de ces ovocytes et de ceux en vitellogénèse, on reconnaît trois types : — les ovocytes en maturation (diamètre supérieur à 680 μm), peu nombreux, apparaissent répartis de façon hétérogène dans l'ovaire. Ils sont entourés par des ovocytes à toutes les étapes de leur genèse. L'histogramme de ces ovocytes en vitellogénèse est très semblable à celui du stade II (modes légèrement décalés). Pourcentage d'ovocytes en dégénérescence inférieur à 1 % ; — les ovocytes en maturation représentent en moyenne 20 % de l'ensemble des ovocytes. Ceux en vitellogénèse sont regroupés en 2 ou 3 lots dont le plus développé a son mode à 480-520 μm . Le pourcentage d'ovocytes en dégénérescence est en moyenne de 5 % ; — les gros ovocytes vitellins (pourcentage négligeable) ne sont pas regroupés autour d'un mode. La très grande majorité d'entre eux a un diamètre inférieur à 320 μm . Dans ce cas, les ovocytes peuvent entamer leur maturation dès 560 μm . Dans ces deux derniers types, on trouve parfois, en plus du lot d'ovocytes en maturation, des ovules-témoins d'une ponte antérieure.
Ovaires en ponte. Stade extrêmement fugace. Les ovules forment une masse libre dans la cavité ovarienne. Ils s'écoulent spontanément ou sur simple pression du doigt.	IV	Diamètre des ovules : 1 065 μm .
Ovaires en post-ponte partielle. Aspect variable : — parfois semblable au stade II dont ils se distinguent cependant par leur flaccidité, quelques plages hémorragiques, une vascularisation plus développée et surtout la présence d'ovules de la ponte précédente, visibles à travers la paroi ou après dissection ; — parfois beaucoup plus marqué par la ponte, ils se distinguent alors du stade V par une importante masse d'ovocytes résiduels. Les traces de la ponte s'effacent progressivement et ne sont plus appréciables lorsque l'ovaire est à nouveau en pré-ponte (stade III).	II+	Caractérisés par la présence de follicules vides et d'un très petit nombre d'ovules et d'ovocytes en maturation qui n'ont pas été émis. Immédiatement après la ponte, les follicules vides sont largement ouverts. Les ovocytes résiduels en vitellogénèse sont sains. Les plus développés sont groupés autour d'un mode à 480-520 μm . Puis, rapidement, les follicules vides se rétractent, dégèrent et disparaissent, alors que les ovules, témoins de la ponte précédente, sont à peine en dégénérescence. On observe la poursuite de la vitellogénèse des ovocytes résiduels : le mode progresse jusqu'à 560-600 μm . Enfin, ils entament leur maturation, alors même qu'il reste des ovules-témoins.
Ovaires en post-ponte totale. Les glandes vides sont très altérées : la paroi abîmée, fripée, de couleur lie de vin, est couverte de larges plages hémorragiques et parcourue de veines très apparentes.	V	Caractérisés, comme au stade II+, par les follicules vides ou ovules-témoins de la ponte précédente. Cependant, les ovocytes résiduels en fin de vitellogénèse, peu nombreux, ne sont pas groupés autour d'un mode distinct et présentent des signes de dégénérescence. Plus de 80 % des ovocytes ont un diamètre inférieur à 320 μm .
Ovaires retournant au repos. Les phénomènes de récupération rendent leur turgescence aux glandes et effacent les ecchymoses. Après dissection, les ovocytes apparaissent marron.	VI	Tous les ovocytes dont le diamètre est supérieur à 200 μm sont en dégénérescence.
Ovaires au repos. Ils ressemblent à de gros ovaires immatures et occupent 1/4 de la cavité viscérale. La dissection montre quelques gros ovocytes marrons dans une pâte rosée.	VII	La grande majorité des ovocytes ne dépasse pas le stade de prévitellogénèse. Quelques-uns sont en début de vitellogénèse et font au plus 200 μm . On observe parfois les restes des gros ovocytes en fin de dégénérescence.

TABL. 3. — Echelle de référence de *Merluccius merluccius* : les grandes étapes de l'évolution ovarienne.
 Reference scale for the main stages of *Merluccius merluccius* ovary development.

On constate aussi, ce qui peut paraître surprenant, que la quantité d'ovocytes contenus dans les ovaires en pré-ponte (III), chez des poissons de taille égale, peut varier du simple au double, voire au triple (ainsi, deux poissons de taille semblable, 70 cm, contiennent l'un 140 000, l'autre 404 000 ovocytes (tabl. 4). Notons que l'on trouve tous les intermédiaires entre les extrêmes : (i) ceux qui contiennent un nombre d'ovocytes, et un histogramme de fréquence rappelant fortement, en un peu plus développé, les ovaires en vitellogenèse (fig. 1C), et (ii) ceux dont la structure en taille de la population ovocytaire et le nombre d'ovocytes vitellins sont (abstraction faite des ovocytes en maturation qui sont sur le point d'être pondus) tout à fait semblables à la structure et au nombre d'ovocytes des ovaires retournant au repos (fig. 1D).

De même, les ovaires ayant partiellement pondu contiennent un nombre d'ovocytes vitellins résiduels très variable (ainsi, 312 000 et 146 000, chez des poissons de 70 cm ; tabl. 4). On trouve, là encore, tous les intermédiaires entre les ovaires en fin de vitellogenèse, et les ovaires presque totalement vidés qui retournent au repos ; ils se distinguent de ces derniers par une distribution plurimodale (fig. 1E) et par l'important lot de gros ovocytes vitellins histologiquement parfaitement sains (pl. II : 4). Notons enfin que le pourcentage moyen d'ovocytes en maturation (pré-ponte) et d'ovules (pontes que nous avons recueillies) représente 21 % de l'ensemble des ovocytes contenus dans l'ovaire.

On constate, cependant, malgré l'importante dispersion du nuage de points, qu'il existe une corrélation positive entre le nombre total d'ovocytes et la taille du poisson (fig. 2) : le meilleur ajustement, de type puissance, est : $y = 0,25 x^{3,03}$.

Discussion.

Les résultats précédents, si l'on se réfère aux conclusions des travaux antérieurs, ont de quoi surprendre ; comment expliquer que l'on puisse observer, chez des poissons de même taille et à des stades de développement identiques par rapport à la ponte, de telles différences entre les nombres d'ovocytes qu'ils contiennent ? De même, il est surprenant de constater que des poissons ayant pondu contiennent plus d'ovocytes que d'autres qui vont pondre.

Il n'y a que deux explications possibles :

- le merlu ne pond qu'une fois et la variabilité individuelle, exceptionnellement forte, explique que certains ovaires après une ponte unique contiennent autant, voire plus, d'ovocytes que d'autres en pré-ponte n'ayant jamais pondu ;
- ou bien les ovaires en pré-ponte contiennent autant d'ovocytes que les ovaires en post-ponte parce qu'ils vont re-pondre après avoir déjà pondu.

Par ailleurs, on ne peut simultanément constater que le nombre d'ovocytes résiduels des ovaires retournant au repos représente environ 25 % de celui contenu dans les ovaires en fin de vitellogenèse et que le pourcentage moyen d'ovocytes en maturation soit de 21 %, sans admettre qu'il faille au moins quatre pontes pour vider l'ovaire.

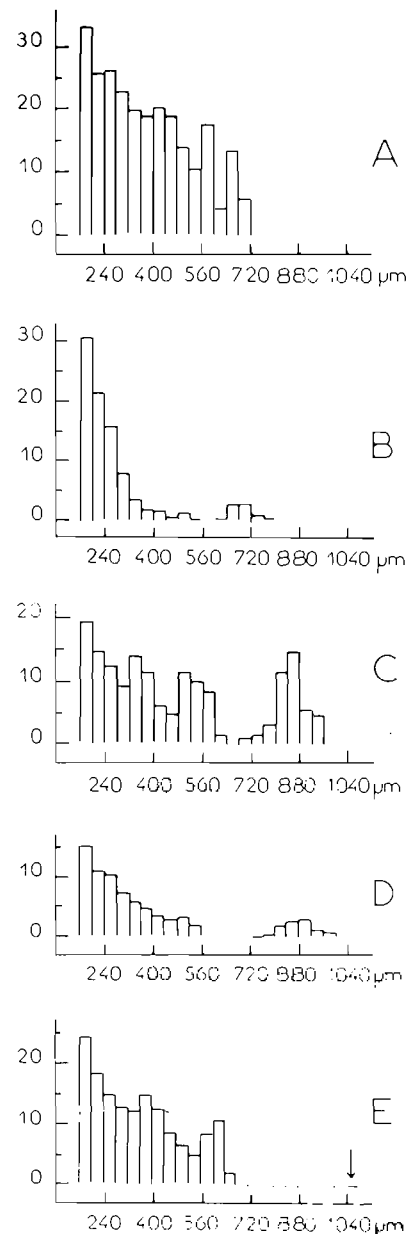


FIG. 1. — Histogrammes de fréquence des diamètres ovocytaires ; nombre total d'ovocytes pour 1 ovaire ; l'alignement vertical à 720 µm sépare les ovocytes en vitellogenèse des ovocytes en maturation et ovules. A : ovaire en fin de vitellogenèse ; B : ovaire retournant au repos ; C : ovaire en pré-ponte ; D : ovaire en pré-ponte ; E : ovaire en post-ponte partielle ; la flèche indique les ovules non expulsés, témoins de la ponte antérieure.

Histogram of oocyte diameters (one ovary) ; a straight line at 720 µm separates vitellogenesis oocytes from maturation oocytes and ovules. A : Ovary at the end of vitellogenesis. B : Recovering ovary. C and D : Ovaries just before spawning. E : Partial spent ovary, the arrow shows spawned oocytes out of their follicles but not evacuated out of the ovary. This gives evidence of the previous spawning.

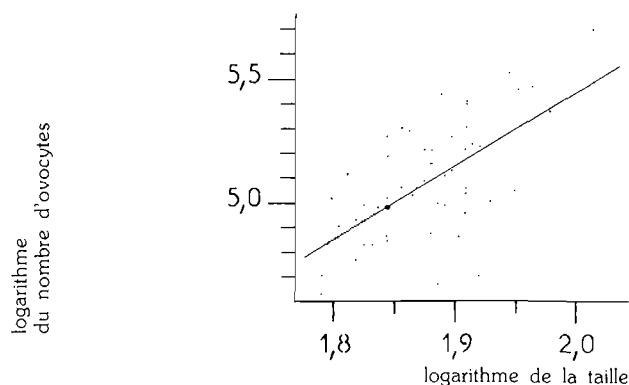


FIG. 2. — Relation entre les logarithmes du nombre total d'ovocytes et de la taille du poisson.

Relation between the logarithms of oocyte numbers and the logarithms of fish size.

Taille (cm)	Stade	Nombre ovocytes	Taille (cm)	Stade	Nombre ovocytes
72	III	404 000	81	III	519 000
70	III	372 000	81	III	500 000
71	II	360 000	83	II	476 000
72	II	323 000	81	III	400 000
70	II+	312 000	82	IV--II+	346 000
72	III	230 000	83	II+	338 000
70 (A)	III--IV	212 000	81	III	333 000
70	III	191 000	81	II+	228 000
70	III	191 000	81	III	217 000
69	III	189 000	81	VI	180 000
70 (A')	IV--II+	146 000	80	V	146 000
70	III	140 000	83	V	100 000

TABL. 4. — Classement des ovaires en fonction du nombre total d'ovocytes pour les poissons des classes de taille 69-72 cm et 80-83 cm.

Classification of the ovaries according to the number of oocytes and the size classes of fishes 69-72 cm and 80-83 cm.

Niveau	Nombre d'ovaires	Equation de la régression (Log y =)	Corrélation
1	9	2,74 Log x + 0,196	0,98
2	9	2,70 Log x + 0,160	0,97
3	17	2,83 Log x - 0,223	0,98
4	10	2,95 Log x - 0,574	0,99
5	5	2,68 Log x - 0,169	0,99
6	3	trop peu d'ovaires pour une régression	

TABL. 5. — Régressions sur les niveaux o.r.o. (ovaires réellement observés) individualisés après analyse de la distribution des résidus et des stades de développement des ovaires.

Regressions on (o.r.o.) level of observed ovaries (O.R.O.).

De fait, l'analyse de la structure en taille de la population ovocytaire et le classement des ovaires en fonction du degré de développement du lot d'ovocytes le plus évolué permettent de retracer l'évolution des ovaires (fig. 3). Dans l'ovaire en ponte (IV), outre la masse des ovules (diamètre = 1 065 μ m), les ovocytes vitellins se distribuent en plusieurs lots dont le plus avancé présente un mode à 540 μ m. Après la ponte (II+), on note la présence d'ovules non expulsés en dégénérescence et de follicules vides largement ouverts ; les ovocytes vitellins sont parfaitement sains. On peut suivre simultanément la dégénérescence des ovules et follicules vides, témoins de la ponte, et le développement des plus gros ovocytes vitellins dont le diamètre moyen atteint 560, 580 μ m, puis 720 μ m ; les ovocytes sont alors en maturation et vont être pondus (alors même que l'on trouve encore des ovules-témoins de la ponte précédente ; fig. 3, flèche).

L'étude simultanée de la répartition des résidus de la régression (fig. 2 et 4) et des stades de développement des ovaires correspondants à ces résidus montre que ces ovaires ne sont pas répartis au hasard, mais autour de 6 modes bien individualisés (fig. 4) : le premier regroupe les ovaires en fin de vitellogenèse et certains ovaires en pré-ponte, le dernier les ovaires retournant au repos, les groupes intermédiaires ne sont constitués que d'ovaires en post-ponte partielle et pré-ponte. Nous avons calculé pour chacun de ces niveaux l'équation de la régression (tabl. 5).

Si nous gardons à l'esprit que le pourcentage moyen d'ovocytes en maturation et d'ovules représente 21 % de l'ensemble des ovocytes, la succession de ces 6 niveaux pourrait traduire celle des pontes : chaque niveau intermédiaire représente la masse d'ovocytes résiduels contenus dans l'ovaire ayant partiellement pondu, une ponte séparant chaque niveau successif. L'observation des deux ovaires en ponte soutient cette hypothèse : considérés avant leur ponte comme pré-ponte, ils s'intègrent à un niveau X, par contre, si l'on ne considère que la masse d'ovocytes résiduels du post-ponte, ces ovaires s'intègrent parfaitement au niveau X + 1. Ainsi, tableau 4, l'ovaire A : considéré avant sa ponte, comme pré-ponte, il contient 212 000 ovocytes et ovules, et s'intègre parfaitement au niveau 3 ; au contraire, si l'on ne considère que le nombre d'ovocytes résiduels du post-ponte A', 146 000, il s'intègre parfaitement au niveau 4.

Dans les ovaires en pré-ponte, le lot d'ovocytes qui va être pondu est le plus souvent isolé de la masse des autres ovocytes (fig. 1C, D). Il est par conséquent possible d'évaluer sans risque important, par simple soustraction, le nombre d'ovocytes vitellins qui restera dans l'ovaire après la ponte à venir. La méthode de Battacharya et

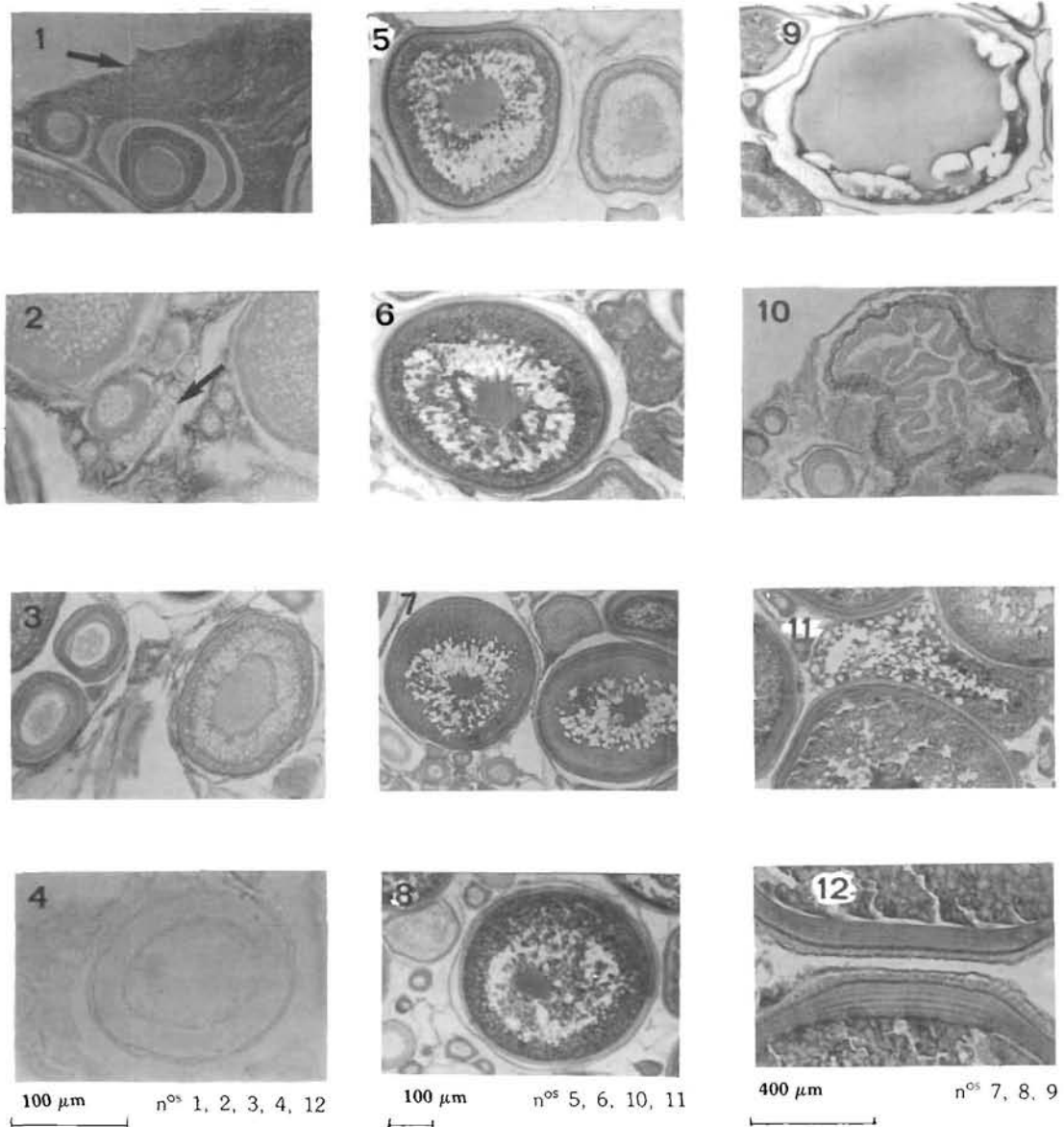


PLANCHE I. — L'Ovogenèse.

1 et 2 ; Ovogonies et ovocytes primaires ($\rightarrow$) ; ovocytes en prévitellogénèse (noter la répartition en deux couches du cytoplasme de l'ovocyte le plus développé, photo 1). **3 :** L'ovocyte supérieur gauche présente un cytoplasme réparti en trois couches ; l'ovocyte inférieur gauche est en début de vitellogénèse, alors que celui de droite est plus avancé dans la première phase de la vitellogénèse. **4 :** Couronne périnucléaire de granules P.A.S. positif. **5 :** Fin de la première phase de la vitellogénèse (ovocyte de droite) ; début de la deuxième phase (ovocyte de gauche). **6 :** Deuxième phase de la vitellogénèse. **7 :** Fin de la deuxième phase de la vitellogénèse. **8 :** Début de migration du noyau. **9 :** Maturation ; l'ovocyte est encore dans son follicule que l'on distingue nettement. **10 :** Follicule vide après la ponte ; thèque externe et épithélium folliculaire. **11 :** Ovocyte dégénéré entouré par quatre ovocytes en fin de vitellogénèse. **12 :** Les « enveloppes » de deux ovocytes ; de l'extérieur vers l'intérieur de l'ovocyte : thèque externe, épithélium folliculaire, zona radiata (la couche externe de celle-ci est beaucoup plus fine et chromophile ; la couche interne présente des striations transversales et semble formée de plusieurs couches).

Oocyte development.

1 and 2 ; Oogonies and primary oocytes ($\rightarrow$) ; previous vitellogenesis stage oocytes ; note, the two layers of the cytoplasm of the most advanced oocyte (1). **3 :** In the upper left corner the oocyte show a three layers cytoplasm the low left oocyte is beginning its vitellogenesis, while the right one is more advanced in the first vitellogenesis stage. **4 :** Perinuclear crown of positive P.A.S. granules. **5 :** End of the vitellogenesis first stage (right oocyte), beginning of the second stage (left oocyte). **6 :** Second stage of the vitellogenesis. **7 :** End of the second stage of the vitellogenesis. **8 :** Beginning of the nuclear migration. **9 :** Maturation ; the oocyte is still in its follicle. **10 :** Empty follicle just after spawning ; it is still widely open. **11 :** Four oocytes at the end of their vitellogenesis around a degenerated one. **12 :** The envelopes of two oocytes ; from outside the oocyte to inside : external theca ; epithelium of the follicle ; zona radiata.

le programme NORMSEP nous ont permis de séparer et d'évaluer les groupes d'ovocytes les moins bien isolés. Nous avons ainsi calculé par simple soustraction le nombre d'ovocytes qui resterait dans l'ovaire après la ponte : post-ponte virtuelle (P.P.V.) pour chaque ovaire réellement observé (O.R.O.), sauf pour les ovaires retournant au repos qui ne peuvent re-pondre, et ceux en vitellogenèse trop peu avancée.

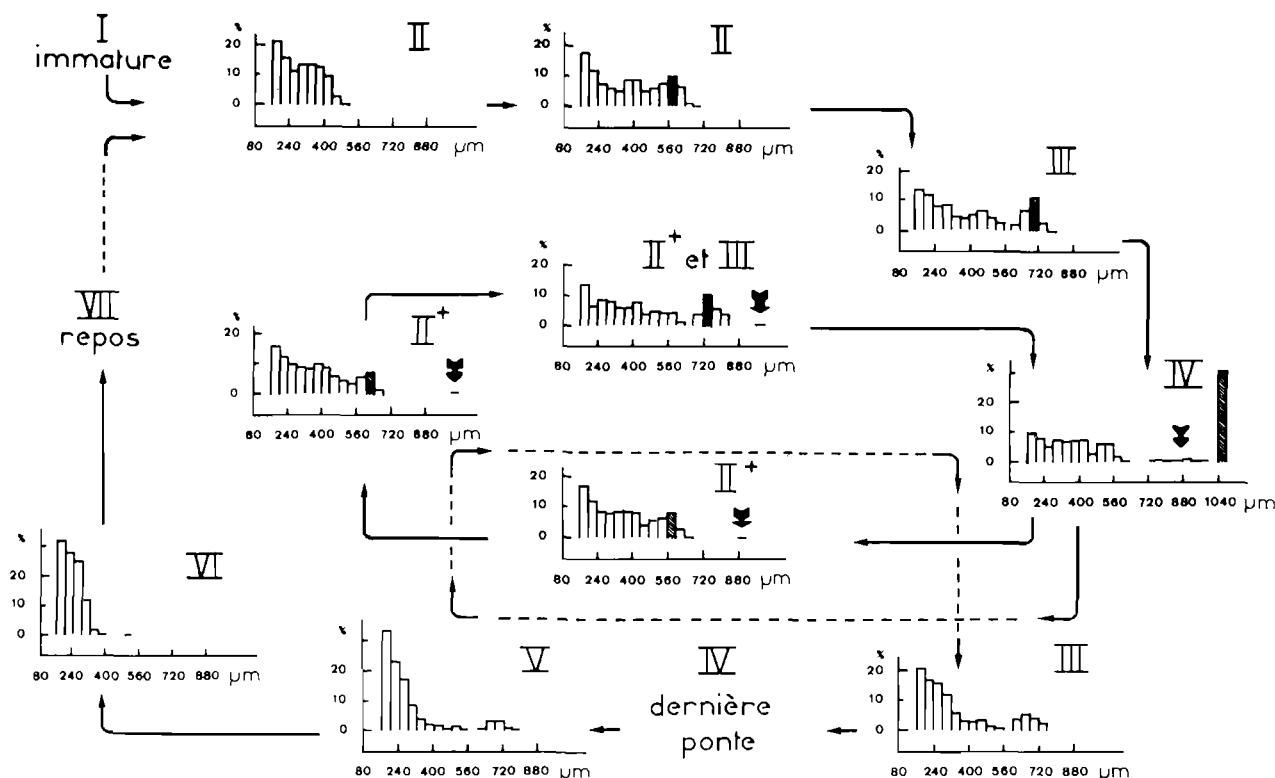


FIG. 3. — Evolution de la structure en taille de la population ovocytaire au cours du cycle ovarien ; les chiffres romains correspondent aux stades décrits dans le tableau 3. Les flèches indiquent les ovules non expulsés témoins de la ponte antérieure. Le deuxième cycle en pointillé symbolise les autres pontes partielles qui précèdent la dernière ponte.

Evolution of oocyte diameters during the ovarian cycle ; roman numbers correspond to the stages described in table 3 ; arrows show spawned oocytes which are not evacuated out of the ovary giving evidence of the previous spawning.

Les ovaires en post-ponte virtuelle obtenus à partir des ovaires observés de chacun des niveaux précédents (o.r.o.), niveaux pris un à un (fig. 5), se répartissent à leur tour en 5 niveaux successifs (p.p.v.), auxquels nous avons ajusté comme précédemment un modèle (tabl. 6). La comparaison de chacune des régressions o.r.o. avec la régression p.p.v. qui devrait lui correspondre montre qu'il n'existe pas de différence significative entre les régressions o.r.o. et p.p.v. de chacun des niveaux, ni du point de vue des pentes (F calculé = 0,50 < F théorique = 2,50), ni du point de vue des ordonnées à l'origine (F calculé = 0,57 < F théorique = 2,50 ; tabl. 7). Par conséquent, chacune des régressions o.r.o. peut être assimilée à la régression p.p.v. issue de la régression o.r.o. qui lui est immédiatement supérieure. Le regroupement des ovaires O.R.O. et P.P.V. à l'intérieur de chacun des niveaux nous permet de tracer 5 nouvelles régressions mixtes (o.r.o. + p.p.v. ; tabl. 8) appelés super-niveaux.

La comparaison de ces régressions mixtes indique qu'il n'existe pas de différence significative du point de vue de leurs pentes (F calculé = 0,02 < F théorique = 2,74), alors que la différence entre leurs ordonnées à l'origine est hautement significative (F calculé = 113 > F théorique = 2,74 ; tabl. 7). La remarquable cohérence de ces résultats montre donc que les 6 niveaux que nous avons mis en évidence correspondent bien aux étapes successives de l'ovaire après chacune des pontes.

Niveau Origine (o.r.o.)	Post-ponte virtuel (p.p.v.)	Nb	Corrélation	Equation de la régression Log y =
1	2'	9	0,97	2,93 Log x - 0,26
2	3'	8	0,94	2,78 Log x - 0,11
3	4'	16	0,95	2,64 Log x + 0,03
4	5'	7	0,98	2,71 Log x - 0,71
5	6'	4	0,98	2,53 Log x + 0,02

TABL. 6. — Régression sur les niveaux uniquement constitués d'ovaires en post-ponte virtuelle (P.P.V.).

Regressions on (p.p.v.) level regrouping potential partial spent ovaries (P.P.V.).

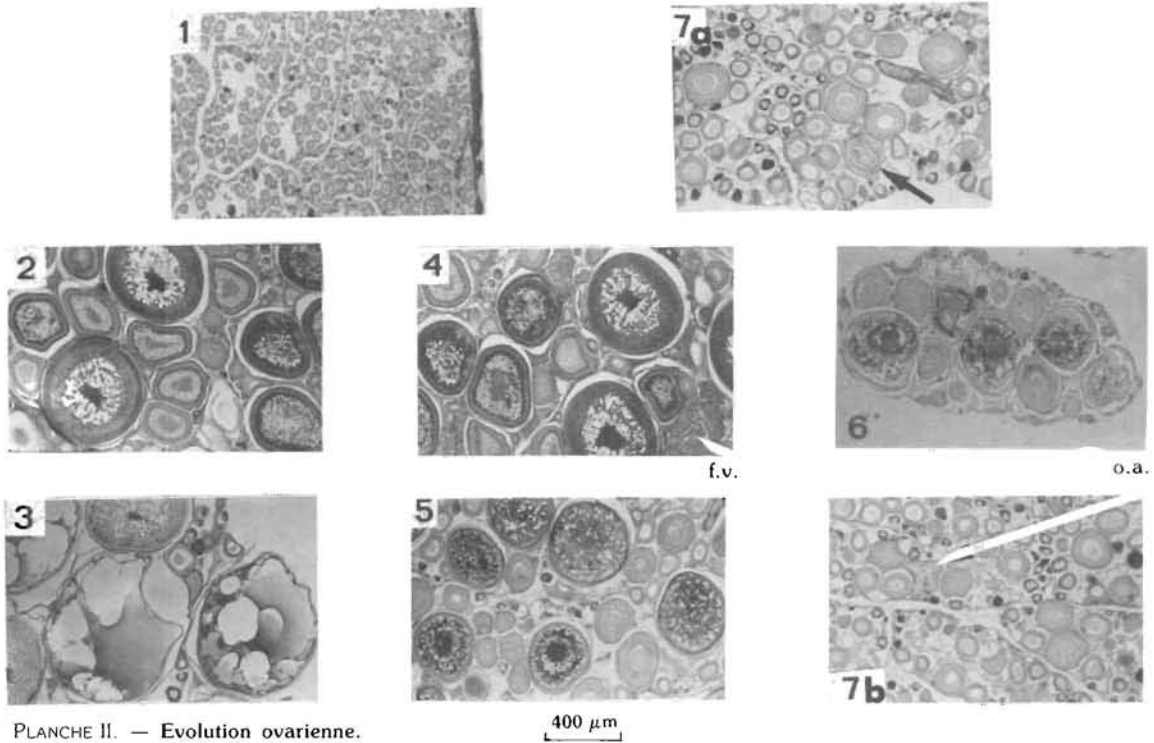


PLANCHE II. — Evolution ovarienne.

1 : Ovaire immature. 2 : Ovaire en fin de vitellogénèse ; les ovocytes sont à toutes les étapes de la prévitellogénèse et de la vitellogénèse. 3 : Ovaire en pré-ponte. 4 : Ovaire en post-ponte partielle ; on observe des follicules vides (f.v.) et des ovocytes sains à toutes les étapes de la prévitellogénèse et de la vitellogénèse. 5 et 6 : Ovaries retournant au repos ; l'ensemble des gros ovocytes vitellins présente des signes de dégénérescence ; il ne reste pratiquement que le follicule de l'ovocyte dégénéré sur la photo 6, extrême droite. 7a et 7b : Ovaries au repos ; → : reste d'ovocytes atrophiques.

Ovary development.

1 : Immature ovary, stage I. 2 : Ovary at the end of vitellogenesis, stage II ; oocytes are in every stages of previous vitellogenesis and vitellogenesis. 3 : Ovary just before spawning, stage III. 4 : Partial spent ovary, stage II+ ; note empty follicle (f.v.), and healthy oocytes at every stage of previous vitellogenesis. 5 and 6 : Recovering ovaries, stage V and VI ; symptoms of degeneration are visible on every large vitellus oocyte ; the left side the follicle of the degenerated oocyte is only remaining (6). 7a and 7b : Resting ovaries, stage VII ; → rest of degenerated oocytes.

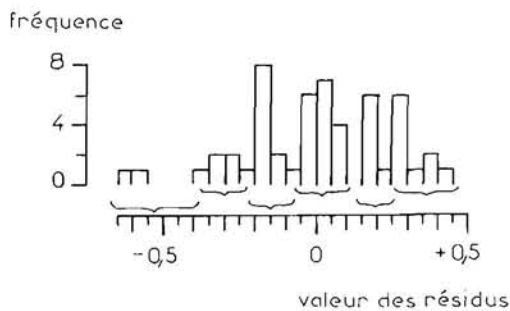


FIG. 4. — Distribution de fréquence des résidus de la régression de la fig. 2 ; les parenthèses correspondent aux regroupements réalisés après analyse simultanée de cette distribution et des stades de développement des ovaires correspondants à ces résidus.

Distribution of residues of the figure 2 regression, brackets are grouping ovaries according to the results of a simultaneous analysis of this distribution and ovary stages.

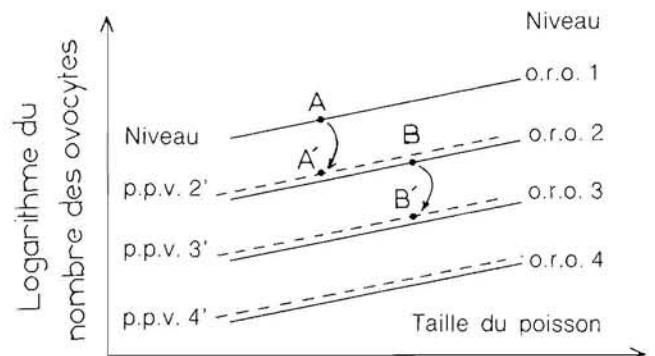


FIG. 5. — Correspondances entre l'ovaire réellement observé (O.R.O.) et l'ovaire en post-ponte virtuelle (P.P.V.) qui en découle ; ainsi que niveau réellement observé (o.r.o.) et niveau virtuel qui en découle (p.p.v.). Chaque niveau p.p.v. est exclusivement constitué d'ovaires en post-ponte virtuelle (P.P.V.) issus des ovaires réellement observés (O.R.O.) constituant le niveau (o.r.o.) qui lui est immédiatement supérieur. Ainsi les P.P.V. A' et B' sont respectivement issus des O.R.O. A et B.

Scheme showing correspondence between "p.p.v." levels regrouping potential spent ovaries and "o.r.o." levels regrouping observed ovaries. Each "p.p.v." level is exclusively made up of potential spent ovaries coming from observed ovaries which are regrouped in the "o.r.o." level just above (for example, P.P.V. A' and B' are respectively coming from O.R.O. A and B).

1 : Régression sur l'ensemble des données. Différences, 2 : entre les ordonnées à l'origine, 3 : entre les pentes	Somme des carrés et produits des écarts SCE (X) SCE (Y) SPE (XY)			Somme résid.	Carré moyen	ddl	F calc.	F th.
1 Régression totale 8 o.r.o. et p.p.v.	0,182	3,267	0,595	1,323	0,017	79		
2 Var. inter-groupes 4 (o.r.o. + p.p.v.)	0,008	1,796	0,103	0,383	0,128	3	113	2,74
Var. intra-groupes 4 (o.r.o. + p.p.v.)	0,006	0,073	0,020	0,003	0,001	4	0,57	2,50
Erreur sur 8 groupes	0,169	1,397	0,471	0,081	0,001	72		
3 Var. inter-groupes : 4 (o.r.o. + p.p.v.)				0	0	3	0,02	2,74
Var. intra-groupes : 4 (o.r.o. + p.p.v.)				0,002	0,001	4	0,50	2,50
Erreur sur les 8 groupes (o.r.o. + p.p.v.)				0,079	0,001	65		

TABL. 7. — Comparaison entre les ordonnées à l'origine et les pentes des 8 régressions o.r.o. (ovaire réellement observé) + p.p.v. (post-ponte virtuelle), test "F".

Comparison between ordinates and slopes of the 8 regression o.r.o. + p.p.v.

Super-Niveau	Nb	Corrélation	Equation de la régression Log y =
1 = o.r.o. 1	9	0,98	2,74 Log x + 0,20
2 = o.r.o. 2 + p.p.v. 2'	18	0,97	2,83 Log x — 0,09
3 = o.r.o. 3 + p.p.v. 3'	25	0,98	2,81 Log x — 0,19
4 = o.r.o. 4 + p.p.v. 4'	26	0,96	2,79 Log x — 0,26
5 = o.r.o. 5 + p.p.v. 5'	12	0,99	2,84 Log x — 0,49

TABL. 8. — Régressions sur les super-niveaux correspondants au regroupement des niveaux o.r.o. et p.p.v.

Super-level regressions of (o.r.o.) level connected with potential partial spent ovaries (P.P.V.).

Conclusion.

Le faisceau d'arguments obtenu par le recoupement des trois approches du cycle ovarien — examen macroscopique des ovaires, cytologie et histologie, analyse de la structure en taille de la population ovocytaire — et la cohérence des résultats ne laissent pas place au doute : le merlu, *Merluccius merluccius*, se reproduit en 4 à 5 émissions qui se succèdent rapidement, sans retour de l'ovaire au repos au cours d'une période hivernale de trois mois.

L'examen macroscopique de près de 10 000 poissons, à bord de bateaux de pêche professionnels, met en évidence les différents stades statistiquement représentatifs des ovaires rencontrés dans la population. Seul cet examen à l'œil nu est suffisamment rapide pour étudier un nombre considérable d'individus et mettre ainsi nos conclusions à l'abri d'une vision anecdotique brouillée par la variabilité biologique individuelle.

L'analyse de la structure en taille de la population ovocytaire, appuyée sur une solide étude cytologique et histologique, offre une vision évolutive de l'ovaire au cours de son cycle : après chacune des pontes, il est possible de suivre simultanément l'évolution du lot d'ovocytes vitellins le plus développé vers la maturation, puis la nouvelle ponte et la dégénérescence des follicules vides et ovules résiduels témoins de la ponte antérieure.

Par une méthode de calcul originale, basée sur la comparaison du nombre d'ovocytes contenus dans les ovaires et du nombre d'ovocytes restants dans ces mêmes ovaires après une ponte virtuelle, nous montrons que les ovaires, dont la population ovocytaire est nettement polymodale en début de cycle, se vident d'en moyenne 20 % à chacune des 4 à 5 émissions successives, jusqu'à ne plus contenir qu'une population sans mode marqué de petits ovocytes vitellins qui dégènèrent dans les ovaires retournant au repos.

Ces conclusions nous ont conduit à établir une nouvelle échelle de référence dont l'originalité tient surtout au stade II+, stade de post-ponte partielle. Il permet de classer les ovaires qui ont pondu partiellement et vont re-pondre. La distinction du stade IV, ovaire en ponte, sans être fondamentale, nous paraît particulièrement utile : stade sans ambiguïté, par essence fugace, par conséquent difficile à observer, il est un indicateur très pointu de l'intensité de la reproduction de la population. La définition des modalités de la reproduction constitue la base indispensable à l'évaluation de la fécondité réelle du merlu, comme de tous les poissons à ponte fractionnée. L'échelle de référence est indispensable pour dépasser le niveau individuel du cycle ovarien et appréhender le cycle sexuel de la population dans son ensemble.

BIBLIOGRAPHIE

- ALCAZAR (J.), CARRASCO (J.), LLERA (E.), HOZ (M. DE LA), ORTEA (J.) et VIZCAINO (A.), 1983. — Biología, dinámica y pesca de la merluza en Asturias. — *Recursos pesqueros de Asturias*, 3 : 135 p.
- ANGELESCU (V.), GNERI (F.S.) et NANI (A.), 1958. — La merluza del mar argentino (biología y taxonomía). — *Servicio de Hidrografía Naval, Secretaría de Marina*, Buenos Aires, Publication H 1004 : 224 p.
- BALBONTIN (F.) et FISHER (W.), 1981. — Ciclo sexual y fecundidad de la merluza, *Merluccius gayi gayi*, en la costa de Chile. — *Rev. Biol. Mar. Inst. Oceanol. Univ. Valparaíso*, 17 (3) : 285-334.
- BATTACHARYA (C.G.), 1967. — A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. — *Biometrics* : 115-135.
- CHRISTIANSEN (H.E.) et COUSSEAU (M.B.), 1971. — Reproduction of the hake in the Argentine Sea. II : Hake reproduction and its relationship with others biological aspects of the species. — *Bol. Inst. Biol. Mar.*, 20 : 43-75 (traduit de l'espagnol par *Fish Mar. Serv. Transl. ser. n° 4003*, 1977).
- CIECHOMSKI (J.D.), 1967. — Caracter del desove y fecundidad de la merluza argentina, *Merluccius merluccius hubbsi*, del sector bonaerense. — *Bol. Inst. Biol. Mar.*, 13 : 1-30.
- DAGNELIE (P.), 1981. — Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. I : La statistique descriptive et les fondements de l'inférence statistique. — J. Duculot éd., Gembloux : 378 p.
- FOUCHER (R.P.) et BEAMISH (R.J.), 1977. — A review of oocyte development in fishes with special reference to Pacific hake (*Merluccius productus*). — *Fish. and mar. Serv. Tech. Report Canada*, 755 : 1-16.
- 1980. — Production of non viable oocytes by Pacific Hake (*Merluccius productus*). — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 41-48.
- GABE (M.), 1968. — Techniques histologiques. — Masson éd., Paris : 1 113 p.
- GUICHET (R.), GUEGUEN (J.) et GUILLLOU (A.), 1971. — La pêche du merlu et de la dorade à La Rochelle. Analyse des statistiques d'effort de pêche et de production des années 1966, 1967 et 1968. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 35 (3) : 239-286.
- HASSELBLAD (V.), 1966. — Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. — *Technometrics*, 8 (3) : 431-444.
- HICKLING (C.F.), 1927. — The natural history of the hake. Part I : Periodic changes in the fishery. Part II : Food and feeding of the hake. — *Fish. Invest. ser. II*, 10 (2) : 1-100.
- 1930. — The natural history of the hake. Part III : Seasonal changes in the conditions of the hake. — *Fish. Invest. ser. 2*, 12 (1) : 1-78.
- 1934. — The hake and the hake fishery. — In "The buckland lectures", Edward Arnold and Co éd., Londres.
- HICKLING (C.F.) et RUTENBERG (E.), 1936. — The ovary as an indicator of the spawning period in fishes. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 21 (1) : 311-317.
- LETAACONNOUX (R.) 1947 (1948). — Merlu. — *Cons. Int. Explor. Mer, Ann. Biol.*, 3 : 28-29.
- 1948. — Effet de la guerre sur la constitution des stocks de poissons. — *Cons. Int. Explor. Mer, Rapp. et P.-V.*, 122 : 55-62.
- 1949 a. — Merlu. — *Cons. int. Explor. Mer, Ann. biol.*, 4 : 49-50.
- 1949 b. — Composition du stock de merlu de 1948. — *Cons. int. Explor. Mer, Ann. biol.*, 5 : 39-42.
- 1950. — Le stock de merlu dans le golfe de Gascogne en 1949. — *Cons. int. Explor. Mer, Ann. biol.*, 6 : 50-51.
- 1951 a. — Merlu (*Merluccius merluccius* L.). Le stock en 1950. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, 7 : 49-50.
- 1951 b. — Considérations sur l'exploitation du stock de merlu depuis 1937. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, 16 (1-4) : 72-89.
- MC GREGOR (J.S.), 1966. — Fecundity of the Pacific hake, *Merluccius productus* (Ayres). — *Calif. Fish and Game*, 52 (2) : 111-116.
- 1971. — Additional data on the spawning of the hake. — *Fish. Bull.*, 69 (3) : 581-585.
- MARTOJA (R.) et MARTOJA (M.), 1967. — Initiation aux techniques de l'histologie animale. — Masson et C^{ie} éd., Paris : 345 p.
- MERIEL-BUSSY (M.), 1966 a. — La maturité sexuelle du merlu dans le golfe de Gascogne. — C.I.E.M. C.M./G, 16 : 4 p.
- 1966 b. — La croissance du merlu dans le golfe de Gascogne. — C.I.E.M. C.M./G, 17 : 2 p.
- 1966 c. — Le merlu du golfe de Gascogne. Répartition bathymétrique saisonnière et composition du stock. C.I.E.M. C.M./G, 18 : 4 p.
- 1968. — La croissance du merlu au large des côtes françaises de l'Atlantique (2^e note). — C.I.E.M. C.M./G, 6 : 2 p.
- MONTEIRO (R.) et DIAS (M.), 1966. — On some aspects of the fecundity of the hake (*Merluccius merluccius* L.) of the Portuguese coast. — C.I.E.M. CM/G, 5 : 8 p.
- ROBERTS (R.J.), 1979. — Pathologie du poisson. — Maloine s.a. éd., Paris, 317 p.
- SARANO (F.), 1983. — Le reproduction du merlu, *Merluccius merluccius* (L.) : cycle ovarien et fécondité ; cycle sexuel de la population du golfe de Gascogne. — Thèse de 3^e cycle, Univ. Poitiers, 147 p.
- TSIMENIDIS (N.) et PAPAConstantinou (C.), 1985. — A preliminary study of the fecundity of the hake (*Merluccius merluccius* L., 1758) in the Greek Seas. — *Inves. Pesq.*, 49 (1) : 55-59.