

Taille et âge au début de la métamorphose chez la sole (*Solea solea* (L.)) du golfe de Gascogne

Rachid Amara et Françoise Lagardère

Amara, R., et Lagardère, F. 1995. Taille et âge au début de la métamorphose chez la sole, *Solea solea* (L.), du golfe de Gascogne. – ICES J. mar. Sci., 52: 247–256.

Cette étude décrit les variations saisonnières, interannuelles et spatiales de la taille et de l'âge au début de la métamorphose chez la sole, *Solea solea*. La taille au début de la métamorphose est considérablement moins variable que l'âge et le poids: CV taille < CV âge < CV poids (0.08, 0.2 et 0.25 respectivement). Taille et âge au début de la métamorphose ne sont pas significativement corrélés ($r^2=0.02$). Les larves de sole commencent à se métamorphoser à une taille relativement constante 8.5 ± 1.3 mm et les comparaisons saisonnières, interannuelles et spatiales montrent que cette taille n'est pas significativement variable. Contrairement à la taille, les variations saisonnières et interannuelles de l'âge au début de la métamorphose sont élevées. Elles dépendent des différences du taux de croissance qui lui-même est corrélé à l'évolution thermique et à la disponibilité en nourriture. La comparaison de la largeur moyenne des accroissements de la sagitta suggère que les différences entre larves à croissance lente et larves à croissance rapide s'établissent principalement à partir du 10^{ème} jour après le stade de l'ouverture de la bouche et qu'elles ont tendance à s'atténuer à la fin de la période larvaire. Ces résultats sont discutés en regard de leurs implications sur la survie et le recrutement.

Mots clés: *Solea solea*, métamorphose, âge, taille, poids.

This study describes seasonal, interannual and spatial variations of size and age at the onset of metamorphosis of sole, *Solea solea*. Length at the onset of metamorphosis was significantly less variable than age and weight: coefficient of variation CV length < CV age < CV weight (0.08, 0.2, 0.25, respectively). Length and age at the onset of metamorphosis were not significantly correlated ($r^2=0.02$). Sole larvae began metamorphosis at a relatively constant length 8.5 ± 1.3 mm and seasonal, interannual and spatial comparisons showed that length was not significantly variable. Unlike length, seasonal and interannual variations of age at the onset of metamorphosis were high, and resulted from differences in growth rates which were influenced by both temperature and food availability. Analysis of otolith increment width suggest that these growth differences between slow-growing and fast-growing larvae occurred chiefly after the 10th day following the mouth-opening stage and seemed to diminish at the end of the larval period. These findings are discussed in terms of survival and recruitment variability.

Key words: *Solea solea*, metamorphosis, age, size, weight.

Received 8 August 1994; accepted 25 January 1995.

R. Amara: IFREMER Centre de Nantes, B.P. 1049, F-44037 Nantes cedex 01, France.
F. Lagardère: Centre de Recherches en Ecologie Marine et Aquaculture (CNRS-IFREMER), B.P. 5, F-17137 L'Houmeau, France.

Introduction

La métamorphose des poissons marins est une phase importante qui sépare la période larvaire de la période juvénile (Youson, 1988). Chez les poissons plats, cette phase se caractérise par le passage d'une vie pélagique se déroulant dans un espace à trois dimensions à une vie benthique où l'espace est restreint à deux dimensions. Les variations de certains paramètres tels que la taille et

l'âge des larves au moment de la métamorphose, peuvent avoir d'importantes conséquences sur le recrutement (Chambers et Leggett, 1992). En effet, de nombreuses études empiriques ont montré que la variation du taux de survie, et par conséquent du recrutement, est généralement corrélée à la taille des larves et à la durée de la période larvaire (Houde, 1987; Miller *et al.*, 1988; Pepin, 1991). Plus la durée de la période larvaire (âge à la métamorphose) augmente, plus le taux cumulatif de

mortalité est important. D'autre part, lorsque la mortalité dépend de la taille (Miller *et al.*, 1988), les variations de la taille à la métamorphose peuvent avoir pour effet d'accroître, ou de réduire, les risques de prédation pendant la période qui suit immédiatement la métamorphose (Van der Veer et Bergman, 1987; Witting et Able, 1993). D'où l'intérêt, pour une meilleure compréhension des processus du recrutement, de connaître l'amplitude des variations de la taille et de l'âge des larves au moment de la métamorphose, ainsi que les facteurs pouvant affecter ces paramètres. Or à ce jour, peu d'études ont été spécifiquement consacrées simultanément aux variations de la taille et de l'âge à la métamorphose chez les poissons plats. Policansky (1982) et Chambers et Leggett (1987) ont montré à partir d'élevages, que la taille à la métamorphose est significativement moins variable que l'âge. Cependant, il convient de noter que les conditions d'élevage au cours de ces études étaient optimales (nourriture abondante) et peu variables. En outre, les individus maintenus en élevage présentent généralement des taux de croissance et de développement différents de ceux du milieu naturel (Blaxter, 1976; Buckley, 1982).

Dans le golfe de Gascogne, la reproduction de la sole, *Solea solea* (L.), a lieu de janvier à avril à une distance de 40 à 80 km de la côte (Koutsikopoulos et Lacroix, 1992). Les conditions thermiques de la période de ponte présentent des variations saisonnières, interannuelles et spatiales de l'ordre de 2 à 4°C. A cela s'ajoutent des variations de l'environnement trophique qui peuvent se traduire par une modification de l'état nutritionnel des larves (Boulhic *et al.*, 1992). Du fait de leur faible dispersion, la majorité des larves commencent à se métamorphoser au niveau de la frayère (Koutsikopoulos et Lacroix, 1992; Amara *et al.*, 1993). Dans cette étude, comme précédemment, les stades larvaires de la sole ont été définis selon Al-Maghazachi et Gibson (1984). Selon cette classification, la métamorphose couvre la fin du stade 4 et le stade 5 (Boulhic *et al.*, 1992 et Amara *et al.*, 1993). Le signe le plus évident que la métamorphose commence, est le début de la migration oculaire (Richardson et Joseph, 1973), attribuée au stade 4b. La durée de ce stade est d'environ 4 jours à 12°C (Boulhic *et al.*, 1992), et il s'achève quand l'oeil gauche atteint le bord dorsal (stade 5a). L'âge des larves au stade 4b a été estimé en milieu naturel (Amara *et al.*, 1994) en utilisant les accroissements journaliers de leurs otolithes (Lagardère, 1989). Nous nous proposons, au cours de ce présent travail, d'analyser la taille et l'âge au début de la métamorphose. Les questions que l'on se pose sont les suivantes. Est-ce que la taille et l'âge à la métamorphose varient au cours des saisons, d'une année à l'autre, ou selon le site où les larves se métamorphosent? La taille et l'âge à la métamorphose sont-ils corrélés entre-eux (varient-ils de la même façon)? A partir des estimations du taux de croissance moyen durant la période larvaire,

des mesures de températures et d'examen du contenu digestif des larves, nous discutons les facteurs susceptibles d'influencer la taille et l'âge des larves au moment de la métamorphose. Une telle démarche a pour but de mieux comprendre les liens qui peuvent exister entre la taille et/ou l'âge des larves à la métamorphose et leur environnement.

Matériel et méthodes

Les résultats présentés reposent sur une série de campagnes menées dans la partie Nord du golfe de Gascogne en 1992 (campagnes ERSA: 0 à 5) et en 1993 (campagnes SOLMAR 1 et 2 et ERSA 7 et 8) (Tableau 1, Fig. 1). La méthode suivie et les détails de la procédure d'échantillonnage durant les campagnes ERSA de 1992 sont exposés dans Amara *et al.* (1993). En résumé, une radiale allant de l'embouchure de l'estuaire de la Vilaine jusqu'aux fonds de 100 m (environ 100 km de la côte) a été échantillonnée au cours de six campagnes (de février à mai), à l'aide d'un échantillonneur suprabenthique le "ZEBULON" (Désaunay *et al.*, 1991).

Les données concernant l'année 1993 proviennent de deux stations fixes situées à l'entrée de la baie de Vilaine (SOLMAR 2 et ERSA 8) et de quelques stations échantillonnées plus au Sud (ERSA 7 et SOLMAR 1) (Fig. 1). Les données de température utilisées lors de cette étude sont, dans le cas des campagnes ERSA de 1992, la température moyenne enregistrée sur la colonne d'eau pour le secteur situé entre 20 et 80 km de la côte (secteur où la majorité des larves ont été capturées). Pour les campagnes de 1993, il s'agit de la température moyenne sur la colonne d'eau des stations échantillonnées.

Les larves ont été triées à bord et fixées, pour la plupart, à l'alcool à 95%. Seule une partie d'entre elles a été congelée individuellement dans l'azote liquide pour l'analyse des composés lipidiques. Ces deux types de fixation et conservation permettent de préserver les otolithes pour les lectures d'âge (Boulhic *et al.*, 1992). Cette étude portant sur les larves en début de métamorphose (stade 4b), le terme "larve", dans ce qui suit, s'applique à ce stade exclusivement. Pour les larves congelées, la mesure de la taille a été faite dans une goutte de sérum physiologique pour éviter une rétraction additionnelle liée à la décongélation. La longueur standard des larves (Ls, en mm) a été mesurée à 0.1 mm près, la rétraction due à la fixation n'étant pas prise en compte. Qu'elles soient conservées à l'alcool 95% ou congelées, la taille des larves issues d'une même campagne ne varie pas statistiquement ($F_{1,131}=3.96$, $p>0.05$). Les méthodes de préparation et de lecture des otolithes sont décrites dans Amara *et al.* (1993). L'âge est estimé en nombre de jours après le stade de l'ouverture de la bouche (4 jours après l'éclosion à 12°C, Lagardère, 1989). Pour la campagne ERSA 7, seules les données concernant la taille des larves au début de la

Table 1. *Solea solea*: tableau récapitulatif de la taille et de l'âge au début de la métamorphose au cours des campagnes ERSa et SOLMAR ainsi que pour les élevages à 12° et 19°C. L'âge est estimé en jours après l'ouverture de la bouche, T°C: température moyenne; SD: écart-type; CV: coefficient de variation (écart-type/moyenne); n: nombre de larves analysées.

Campagne	Secteur	Dates	T (°C)	Age à la métamorphose	SD	n	Taille à la métamorphose	SD	n	CV âge	CV Taille	
ERSA 0	N	1992	3-7 Fev	8.13	40.7	2.29	15	8.9	0.67	18	0.060	0.076
ERSA 1	N		7-10 Mars	7.85	36.8	3.53	28	8.1	0.70	42	0.100	0.086
ERSA 2	N		24-27 Mars	9.42	36.5	3.71	47	8.5	0.65	151	0.100	0.076
ERSA 3	N		7-10 Avril	9.68	35.4	5.47	8	8.1	1.03	8	0.158	0.134
ERSA 4	N		22-27 Avril	10.37	27.9	3.23	34	8.5	0.66	48	0.120	0.077
ERSA 5	N		5-8 Mai	11.18	24.9	2.07	33	8.5	0.50	132	0.080	0.059
ERSA 7	S	1993	16 Mars	10.85	—	—	—	8.6	0.75	51	—	0.087
SOLMAR 1	S		25-26 Mars	11.19	26	2	12	8.5	0.77	64	0.080	0.089
SOLMAR 2	N		5-6 Avril	10.94	24.4	1.72	8	7.5	0.43	9	0.070	0.057
ERSA 8	N		26-27 Avril	12.10	—	—	—	—	—	—	—	—
toutes les camp				32.2	6.46	185	8.5	0.69	523	0.2	0.03	0.03
élevage 1			12	24	1.63	22	9.22	0.28	22	0.068	0.03	0.03
élevage 2			19	12	0	7	9.03	0.16	7	0	0.017	0.017

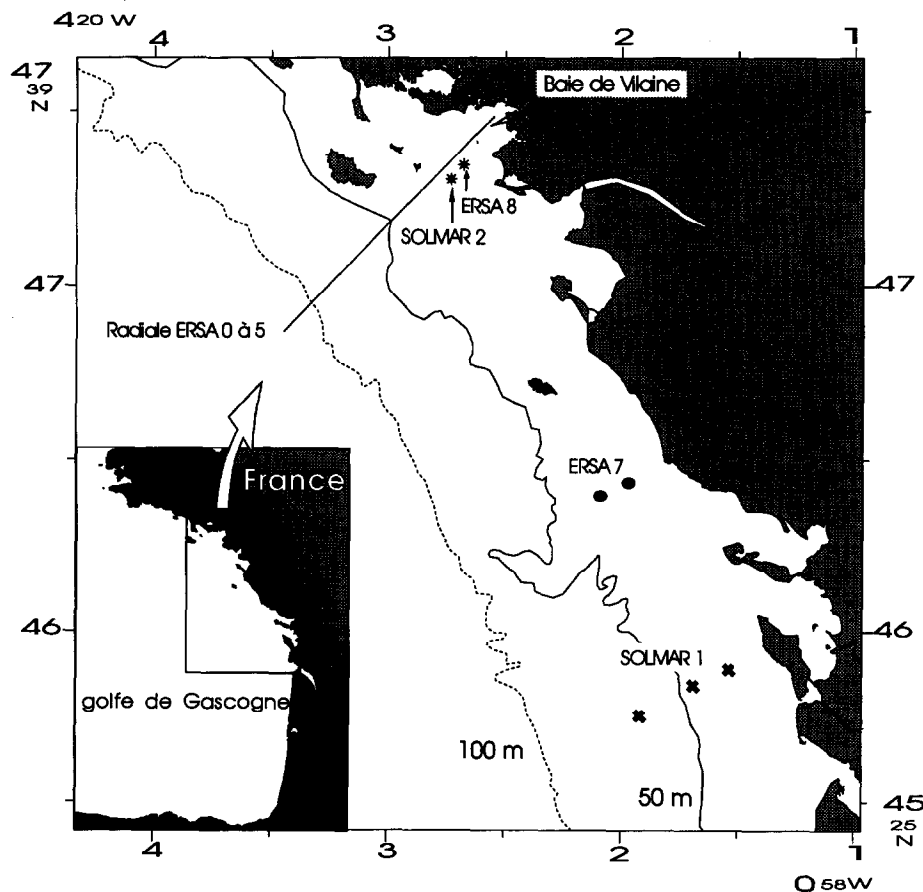


Figure 1. Localisation des stations échantillonnées en 1992 et 1993.

métamorphose seront présentées. Des mesures de poids sec (à 0.1 µg près) ont été réalisées sur un échantillon de 60 larves. Ces larves proviennent des deux stations échantillonnées durant les campagnes SOLMAR 2 et ERSA 8 (Tableau 1, Fig. 1).

Le taux de croissance moyen durant la période larvaire (G , mm j^{-1}) est calculé selon la formule

$$G = (L_2 - L_1) / \text{âge}$$

avec L_2 : taille des larves au stade 4b (L_s mm); L_1 : taille moyenne au stade de l'ouverture de la bouche, considérée comme constante et égale à 4 mm (L_s mm, fixation à l'alcool à 95%, Boulhic *et al.*, 1992); âge: nombre de jours après le stade de l'ouverture de la bouche (estimé à partir du dénombrement des accroissements journaliers).

Pour une analyse plus fine de la croissance, la largeur moyenne de séquences d'accroissements de la sagitta a été déterminée. Ces mesures, réalisées à partir de la marque témoin du stade de l'ouverture de la bouche, ont concerné les séquences d'accroissements 1–10; 11–20 et les 5 derniers accroissements (considérés comme un

indice de la croissance récente de la larve). L'utilisation de la largeur des accroissements de l'otolithe comme une indication de la croissance somatique, trouve sa justification lorsqu'une relation linéaire entre la taille des larves et celle des otolithes existe. Pour les larves issues des campagnes ERSA de 1992, la relation établie entre la taille des larves et le radius de l'otolithe (du nucléus au bord de l'otolithe) est bien linéaire ($L_s = 0.08 \text{ Rad} + 2.94$; $r = 0.82$; $n = 306$; $p < 0.001$) (Fig. 2).

Pour savoir si l'évolution saisonnière de la disponibilité en nourriture peut influencer la taille et l'âge au début de la métamorphose, nous avons examiné le contenu digestif de 216 larves, issues des six campagnes ERSA de 1992, en limitant l'analyse à la présence ou l'absence de proies.

En plus des résultats obtenus en mer, l'effet de la température sur la taille et l'âge au début de la métamorphose a été étudié à partir d'élevages de larves de sole à 12° et 19°C (voir Lagardère, 1989, pour plus de détails sur les conditions d'élevage). Il convient de noter dès à présent, que pour ces larves l'âge est donné en nombre de jours après l'éclosion.

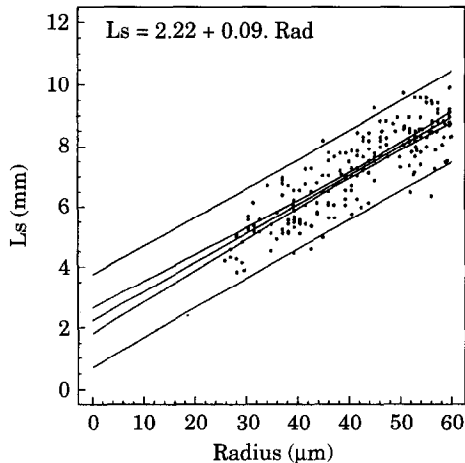


Figure 2. Relation entre la longueur standard des larves de sole et le radius de la sagitta ($r=0.82$; $n=306$; $p<0.001$).

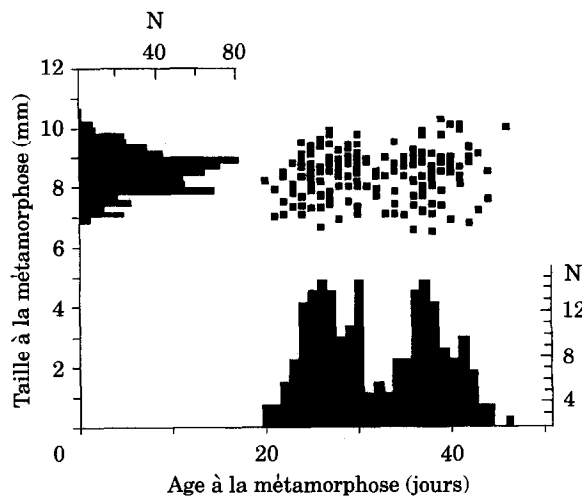


Figure 3. Taille (L_s , mm) et âge (en jours après le stade de l'ouverture de la bouche) au début de la métamorphose (stade 4b). Chaque point représente la taille et l'âge d'un individu ($n=171$). N: nombre de larves. Histogramme des tailles ($n=472$); histogramme des âges ($n=185$).

Résultats

Au total, 523 larves (stade 4b) ont été mesurées, dont 185, prélevées au hasard à partir des différentes campagnes, ont servi à estimer l'âge (Tableau 1). Dans le golfe de Gascogne, la taille des larves au début de la métamorphose varie de 6.9 à 10.4 mm, autour d'une valeur moyenne de 8.5 mm ($SD=0.68$). La distribution de fréquence des tailles est normale (Fig. 3). Plus de 63% des larves commencent à se métamorphoser à une taille comprise entre 8 et 9 mm. L'âge au début de la métamorphose varie de 20 à 46 jours avec une moyenne de 32 jours ($SD=6.46$) (Fig. 3). Pour une même campagne, la taille des larves est moins variable que l'âge (excepté

pour 2 campagnes, ERSa 0 et SOLMAR 1) (Tableau 1). Lorsque les données de toutes les campagnes sont regroupées, la taille au début de la métamorphose est considérablement moins variable que l'âge (CV (coefficient de variation)=0.08 et 0.2 respectivement). Le poids sec des larves issues des campagnes SOLMAR 2 et ERSa 8 varie, de 0.4 à 1.6 mg, autour d'une valeur moyenne de 0.9 mg ($SD=0.24$), et ne diffère pas significativement entre les deux campagnes (ANOVA: $F_{1,60}=0.19$; $p>0.05$). Alors que la métamorphose commence, les variations relatives (CV) du poids sont beaucoup plus élevées que celles de la taille et de l'âge. Elles sont de 0.24 et 0.27 pour chacune des campagnes respectivement, et de 0.25 lorsque les données des deux campagnes sont regroupées.

La taille et l'âge au début de la métamorphose ne sont pas significativement corrélés ($L_s=7.78+0.02$ Age, $r^2=0.02$, $n=171$; pente non significativement différente de zéro, $t=1.95$; $p>0.05$) (Fig. 3). Cela suggère que, quel que soit l'âge auquel les larves commencent à se métamorphoser, elles le font à une taille relativement constante.

Les campagnes ERSa de 1992, réalisées durant toute la période de présence des larves, ont permis de préciser l'amplitude des variations de la taille et de l'âge au début de la métamorphose en fonction de l'évolution saisonnière. La prospection d'une radiale a aussi eu l'avantage de permettre cette étude en fonction de la distance à la côte. Alors que l'âge au début de la métamorphose ne varie pas selon l'éloignement à la côte des larves (Amara *et al.*, 1993), il diminue considérablement au cours de la saison (41 j en février contre 25 j en mai) (Fig. 4). Cette diminution paraît fonction de l'augmentation saisonnière de la température (Tableau 1). Toutefois, l'examen des contenus digestifs montre que la prise alimentaire s'intensifie au cours de la saison (Fig. 5), ce qui permet de supposer que l'abaissement de l'âge du début de la métamorphose pourrait également être le résultat d'une amélioration trophique. Contrairement à l'âge, la taille des larves à ce stade de l'ontogenèse ne varie pas significativement, ni au cours de la saison (ANOVA: $F_{5,397}=5.8$; $p>0.05$) (Fig. 4), ni selon la distance à la côte (ANOVA: $F_{79,323}=2.7$; $p>0.05$) (Fig. 6). Par ailleurs, la comparaison des tailles entre les stations du Nord et du Sud ne modifie pas les résultats précédents sur l'absence de différences significatives pour les larves en début de métamorphose (ANOVA, $F_{1,522}=5.27$; $p>0.05$).

A travers les comparaisons interannuelles, cette variabilité liée à l'âge persiste. Ainsi, si l'on compare l'âge moyen du début de la métamorphose à la même date (début avril), il est moins élevé en 1993 (campagne SOLMAR 2) qu'en 1992 (campagne ERSa 3). Cela semble être dû aux différences de température entre les deux années, 1993 étant une année plus chaude que 1992 (Tableau 1).

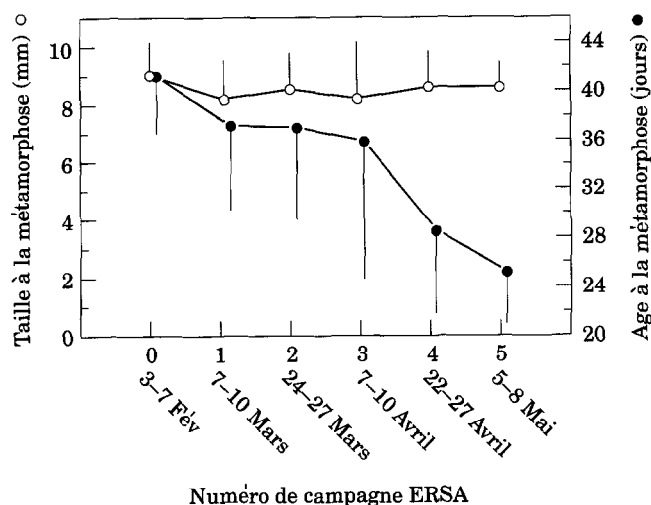


Figure 4. Evolution de la taille moyenne (Ls, mm) (○) et de l'âge moyen (en jours après l'ouverture de la bouche) (●), au cours des six campagnes ERSA de 1992 (voir tableau 1). Les barres verticales représentent 2 écart-types.

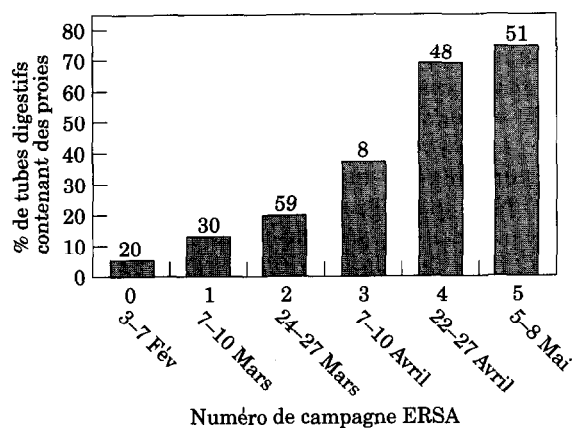


Figure 5. Pourcentage de larves à tubes digestifs contenant des proies au cours des six campagnes ERSA de 1992. Les chiffres au-dessus des histogrammes représentent le nombre de larves examinées.

La relation existant entre le taux de croissance moyen de la période larvaire et l'âge du début de la métamorphose est négative (Fig. 7) montrant par là que les larves se métamorphosent à un âge d'autant plus avancé que leur croissance est lente. La mesure de la largeur moyenne des accroissements confirme ce résultat (Fig. 8). Pour les campagnes ERSA 1 et 2, il n'y a pas de différences notables de la largeur des accroissements, quelle que soit la séquence d'accroissement analysée. Pour les 4 campagnes analysées, la séquence des 10 premiers accroissements présente des différences de largeur d'accroissements faibles et non significatives (Fig. 8a). A partir du onzième jour après l'ouverture de la bouche, des différences apparaissent entre campagnes, la séquence 11 à 20 ayant des accroissements plus larges, notamment pour la campagne ERSA 5, comparée aux campagnes ERSA 1 et 2 (Fig. 8b). D'après la largeur moyenne des 5 derniers accroissements (Fig. 8c), les

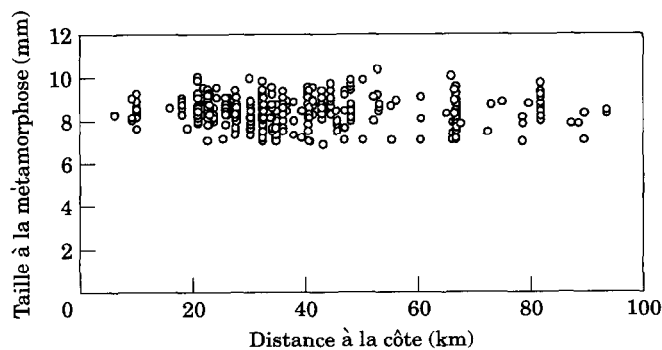


Figure 6. Taille (Ls, mm) des larves de sole au début de la métamorphose (n=402) en fonction de la distance à la côte (km) des stations d'échantillonnage.

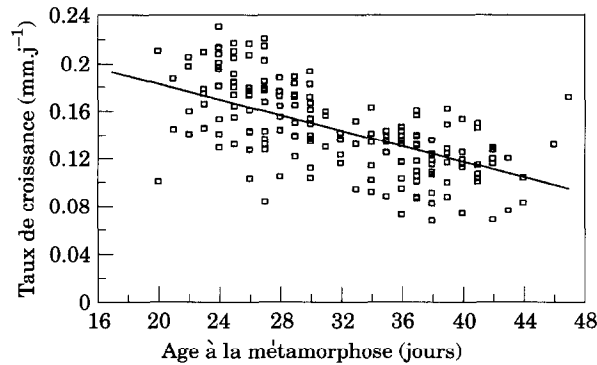


Figure 7. Relation entre le taux de croissance moyen durant la période larvaire (mm.j^{-1}) et l'âge au début de la métamorphose ($G = -0.004 \text{ Age} + 0.27$; $r^2 = 0.5$; $n = 171$; pente significativement différente de zéro, $p < 0.0001$).

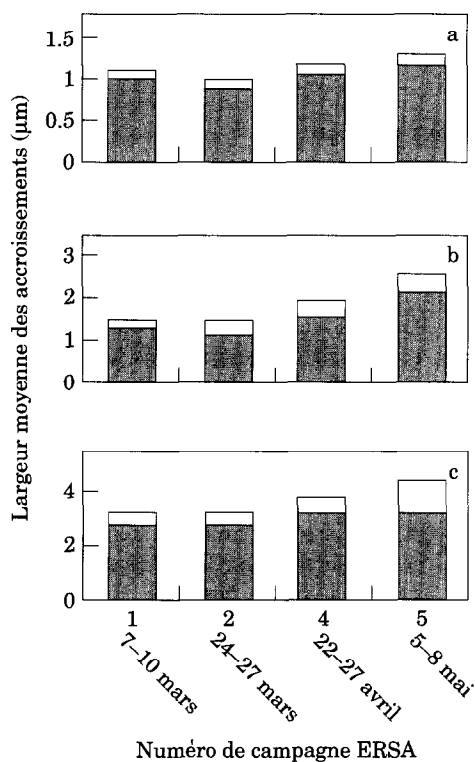


Figure 8. Largeur moyenne des accroissements de la sagitta durant les campagnes ERSA 1, 2, 4 et 5. a) séquence d'accroissement 1 à 10; b) 11 à 20 et c) 5 derniers accroissements. La partie grisée des histogrammes représente la largeur moyenne et la partie blanche, l'écart-type. $n = 8, 19, 12, 14$ respectivement pour les campagnes ERSA 1, 2, 4 et 5.

différences de croissance semblent s'atténuer à la fin de la période larvaire.

Les larves de sole élevées à 12° et 19°C commencent à se métamorphoser à des âges très différents (24 j à 12° et 12 j à 19°C) mais à des tailles très voisines ($9.2 \pm 0.55 \text{ mm}$ à 12°C et $9 \pm 0.32 \text{ mm}$ à 19°C). Bien que les effectifs soient faibles (7 et 22 larves respectivement à 19 et 12°C), ces tailles sont statistiquement différentes

($F_{1,28} = 3.26$; $p < 0.05$), avec une taille moyenne légèrement plus petite dans le cadre des élevages à 19°C. Comparées aux larves issues du milieu naturel, les larves d'élevage paraissent plus grandes et présentent des tailles beaucoup moins variables au sein d'un même élevage (Tableau 1). Cela peut s'expliquer par une meilleure fixation des larves d'élevage qui, évitant la variabilité en taille due à une fixation post-mortem, limite les effets de la rétraction.

Discussion

C'est un fait admis de longue date que la métamorphose des poissons plats intervient dans des limites précises de durée de vie larvaire (Fage, 1940). Les espèces à vie pélagique courte, telles que la sole ou la plie, se métamorphosent à une taille relativement petite (de ~ 9 à 16 mm), comparée à celle des espèces à vie pélagique longue (e.g. $\sim 40\text{--}80 \text{ mm}$ pour le *Pleuronectidae* *Microstomus pacificus*, Markle *et al.*, 1992). Fage (1940) suggère que durée et taille représentent une "constante spécifique", modulée par "les phénomènes nuancés de la vie". C'est ce que montrent Chambers et Leggett (1992) dans une synthèse sur la taille et l'âge à la métamorphose chez les poissons plats.

Chez la sole du golfe de Gascogne, les variations de la taille au début de la métamorphose sont beaucoup plus faibles que celles de l'âge ou du poids ($\text{CV taille} < \text{CV âge} < \text{CV poids}$). Ces résultats sont en accord avec ceux qui concernent la taille et l'âge à la métamorphose de poissons plats maintenus en élevage (Policansky, 1982; Chambers et Leggett, 1987) (Tableau 2). Les poissons des récifs coralliens vérifient également ce phénomène (Tableau 2). Ils présentent une plus faible variation de la taille comparée à l'âge au moment de la colonisation du fond (Victor, 1986; Cowen, 1991; McCormick, 1994).

Variations de la taille

Nos données expérimentales suggèrent que même si les tailles sont très voisines, les larves élevées à 12°C sont

Table 2. Variation relative (CV) de la taille et de l'âge à la métamorphose.

Espèce	Milieu	CV taille	CV âge	Source
<i>Pseudopleuronectes americanus</i>	élevage	0.051	0.123	Chambers et Leggett, 1987
<i>Platichthys stellatus</i>	élevage	0.056	0.132	Policansky, 1982*
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	milieu naturel	0.063	0.120	Victor, 1986*
<i>Semicossyphus pulcher</i>	milieu naturel	0.084	0.208	Cowen, 1991*
<i>Upeneus tragula</i>	milieu naturel	0.069	0.079	McCormick, 1994
<i>Solea solea</i>	milieu naturel	0.081	0.200	cette étude

*Calculé à partir des données des auteurs.

statistiquement plus grandes au début de la métamorphose que celles élevées à 19°C. Cette différence de taille corrobore les résultats de Fonds (1979). Cet auteur a montré que la taille des soles au moment de la métamorphose est de 9 et 10 mm (longueur totale) respectivement aux températures de 22 et 13°C. Il faut cependant souligner que de tels écarts thermiques (7 et 9°C) ne sont jamais observés en mer et qu'un régime thermique anormalement chaud (19 et 22°C) entraîne une accélération du développement pouvant se répercuter sur la taille. En élevage, il a été montré que la taille à la métamorphose est, soit positivement (Laurence, 1975), soit négativement corrélée à la température (Policansky, 1982; Seika *et al.*, 1986; Minami et Tanaka, 1992). Quoiqu'il en soit, la température a souvent un effet limité sur la taille (Chambers et Leggett, 1992). En mer du Nord, Hovenkamp et Witte (1991) ont observé qu'il n'y avait pas de relation entre la taille des larves de plie (*Pleuronectes platessa*) en métamorphose et la température. Dans le golfe de Gascogne, la taille des soles au début de la métamorphose, ne varie pas significativement, quels que soient la saison, l'année, l'éloignement de la côte ou la répartition nord-sud, ce qui tend à montrer que les conditions environnementales n'influencent pas, ou influencent peu, la taille à ce stade.

Ces faibles variations de taille semblent se maintenir immédiatement après la métamorphose. Cela ressort des données pluriannuelles (de 1986 à 1990) portant sur le début du processus de colonisation de l'estuaire de la Vilaine (avril). La structure démographique des cohortes de sole montre une relative stabilité des compositions en taille (Marchand, 1992). Les CV calculés à partir de ces données varient entre 0.06 et 0.082. Ils sont du même ordre de grandeur que ceux calculés pour les larves en début de métamorphose.

Variations du poids

Bien que le poids soit généralement considéré comme un meilleur descripteur que la taille, peu d'études ont décrit sa variabilité au moment de la métamorphose. Les larves de sole abordent la métamorphose avec un poids relativement variable comparé à la taille. Ce niveau de

variabilité élevé, pourrait traduire des différences de condition au moment de la métamorphose. En effet, en élevage expérimental il a été montré que les variations du poids des larves augmentent dès que des conditions de dénutrition sont introduites (Richard *et al.*, 1991).

Variations de l'âge

Les variations de l'âge des soles au début de la métamorphose sont saisonnières et interannuelles. Un accroissement de température de 2°C est suffisant pour modifier le taux de croissance et entraîner des différences d'âge de l'ordre de 15 j (37% de la durée de la période larvaire). Pour des écarts thermiques du même ordre de grandeur, cela a déjà été montré dans le milieu naturel (McCormick, 1994) et en élevage (Buckley, 1982). Le taux de croissance de la période larvaire dépend à la fois de la température (Fonds, 1979; Seika *et al.*, 1986) et de la disponibilité en nourriture (Haldorson *et al.*, 1989). Dans le milieu naturel, l'influence relative de ces deux facteurs est difficile à séparer. La température conditionne la production phytoplanctonique, laquelle entraîne l'évolution de la biomasse zooplanctonique. L'augmentation saisonnière de la prise alimentaire, ainsi que celle de la biomasse du zooplancton observée par Koutsikopoulos et Lacroix (1992) dans le même secteur, laissent à penser que la disponibilité en nourriture intervient également sur la vitesse de croissance et, par conséquent, sur l'âge au début de la métamorphose. C'est du moins ce que suggèrent Boulhic *et al.* (1992) à partir d'estimations d'indices de l'état nutritionnel des larves de sole du golfe de Gascogne. Cela nous amène à admettre que la température et l'abondance des proies interfèrent dans le golfe de Gascogne sur la durée requise pour qu'une larve de sole acquière l'aptitude à se métamorphoser.

La comparaison de la largeur moyenne des accroissements de la sagitta suggère que les différences de vitesse de croissance s'établissent principalement à partir du dixième jour après le stade de l'ouverture de la bouche et qu'elles ont tendance à s'atténuer à la fin de la période larvaire. Les faibles différences de croissance durant les dix premiers jours qui suivent l'ouverture de la bouche

peuvent s'expliquer par la présence de réserves vitellines. Dans le cas où la nourriture est insuffisante durant cette étape de transition, ces réserves permettent de soutenir une certaine croissance. Boulhic *et al.* (1992) ont néanmoins observé le plus grand nombre de larves dénutries à ce stade. Il est donc probable que la majorité de ces individus disparaissent. Les individus qui ont survécu avaient probablement la même condition, et c'est donc au-delà de cette étape que peuvent se développer les variations de durée de la vie larvaire.

Relation taille-âge au début de la métamorphose

Les faibles variations de la taille observées au cours de cette étude, expliquent qu'il n'y ait pas de corrélation significative entre la taille et l'âge des larves de sole au début de la métamorphose: quel que soit l'âge du début de la métamorphose, la taille est relativement constante. Les seules études réalisées sur la taille et l'âge à la métamorphose chez les poissons plats montrent des schémas de corrélations différents entre ces deux paramètres. La corrélation est soit négative, cas de la plie du Pacifique *Platichthys stellatus* (Policansky, 1982), soit positive, cas de la plie rouge *Pseudopleuronectes americanus* (Chambers et Leggett, 1987). Chez les poissons des récifs coralliens, la taille des larves au moment de la colonisation du fond est positivement corrélée à l'âge (Victor, 1986; Cowen, 1991; McCormick, 1994). Cependant, la corrélation entre ces deux paramètres est souvent faible.

Parmi les facteurs influençant la taille et l'âge à la métamorphose, la température, la nourriture disponible et la parenté ont des effets qui ont été démontrés expérimentalement (Chambers et Leggett, 1987). Les études réalisées sur la métamorphose suggèrent que cette phase est plus fortement influencée par la taille que l'âge. Doit-on pour autant considérer la taille comme un déclencheur de la métamorphose comme le suggèrent Policansky (1982) pour la plie du pacifique *P. stellatus* et Victor (1986) pour le labre *Thalassoma bifasciatum*? La métamorphose des poissons est un processus complexe qui fait intervenir des mécanismes endocriniens dont le déclenchement est sous contrôle de facteurs climatiques (température) et non climatiques (photopériode) (Hoar, 1957; Youson, 1988). Chez les Pleuronectidés, le déclenchement de la métamorphose est souvent associé à une augmentation de sécrétion d'hormones thyroïdiennes (Inui et Miwa, 1985), ce qui a également été observé chez la sole (Person-Le Ruyet et Boeuf, 1991).

Conséquences pour le recrutement de la sole

Notre étude a montré que, dans le milieu naturel, la taille du début de la métamorphose est beaucoup moins variable que l'âge. D'un point de vue écologique, ce

résultat n'est pas sans conséquences. Lorsque le passage d'un stade de développement à un autre dépend de la taille, un taux de croissance élevé augmente la survie (Houde, 1987). Ces notions confortent les hypothèses de *match/mismatch* (Cushing, 1990) et de croissance-mortalité (Anderson, 1988) selon lesquelles, les variations d'abondance de la ressource alimentaire peuvent influencer de façon appréciable le taux de croissance et, par conséquent, le nombre d'individus qui atteignent la métamorphose. D'autre part, la taille des nouveaux juvéniles peut être considérée comme un facteur déterminant de leur probabilité de mortalité par prédation. En effet, lorsque les risques de prédation sont dépendants de la taille pendant la période qui fait suite à la métamorphose (Van der Veer et Bergman, 1987), le fait d'aborder la métamorphose à une taille relativement peu variable offre aux individus issus de différentes cohortes la même probabilité de survie, une fois acquise la vie benthique. A partir de là, on peut penser que la force des classes d'âge de la sole du golfe de Gascogne est déterminée avant ou durant la métamorphose, comme cela a été suggéré pour la plie de la mer du Nord (Van der Veer, 1986). Elle serait ensuite régulée par des processus dépendant de la densité, principalement durant les premiers mois suivant la colonisation des nourriceries.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre du Programme National sur le Déterminisme du Recrutement (PNDR-Sole). Nous remercions toute l'équipe du laboratoire ECOHAL de l'IFREMER pour leur assistance durant les campagnes en mer.

Références

- Al-Maghazachi, S. J., et Gibson, R. 1984. The developmental stages of larval turbot, *Scophthalmus maximus* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 82: 35–51.
- Amara, R., Lagardère, F., et Désaunay, Y. 1993. Seasonal distribution and duration of the planktonic stage of Dover sole, *Solea solea*, larvae in the Bay of Biscay: an hypothesis. *Journal of Fish Biology*, 43: 17–30.
- Amara, R., Désaunay, Y., et Lagardère, F. 1994. Seasonal variation in growth of larval sole, *Solea solea* (L.) and consequences on the success of larval immigration. *Netherlands Journal of Sea. Research*, 32: 287–298.
- Anderson, T. J. 1988. A review of size-dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal Northwest Atlantic Fisheries Science*, 8: 55–66.
- Blaxter, J. H. S. 1976. Reared and wild fish: How do they compare? In 10th European Symposium in Marine Biology, Vol. 1, pp. 11–26. Ed. by G. Persoone and S. E. Jaspers. Universa Press, Ostende, Belgique.
- Boulhic, M., Galois, R., Koutsikopoulos, C., Lagardère, F., et Person-Le Ruyet, J. 1992. Etat nutritionnel, croissance et survie des stades pélagiques de la sole, *Solea solea* (L.), du Golfe de Gascogne. *Annales de l'Institut océanographique* (Paris), 68: 1–22.

- Buckley, L. J. 1982. Effect of temperature on growth and biochemical composition of larval winter flounder *Pseudopleuronectes americanus*. *Marine Ecology Progress Series*, 8: 181–186.
- Chambers, R. C., et Leggett, W. C. 1987. Size and age at metamorphosis in marine fishes: an analysis of laboratory-reared winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) with a review of variation in other species. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44: 1936–1947.
- Chambers, R. C., et Leggett, W. C. 1992. Possible causes and consequences of variation in age and size at metamorphosis in flatfishes (Pleuronectiformes): an analysis at the individual, population, and species levels. *Netherlands Journal of Sea Research*, 29: 7–24.
- Cowen, R. K. 1991. Variation in the planktonic larval duration of the temperate wrasse *Semicossyphus pulcher*. *Marine Ecology Progress Series*, 69: 9–15.
- Cushing, D. H. 1990. Plankton production and year class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology*, 26: 249–293.
- Désaunay, Y., Koutsikopoulos, C., Porche, P., et Biellois, P. 1991. Zébulon a simple suprabenthic gear for ichthyoplankton studies over the continental shelf. ICES. CM. 1991/L:52, 1 pp.
- Fage, L. 1940. Le plateau continental et la métamorphose des poissons. *Mémoire de la Société de Biogéographie*, 7: 23–29.
- Fonds, M. 1979. Laboratory observations on the influence on temperature and salinity on development of the eggs and growth of the larvae of *Solea solea* (Pisces). *Marine Ecology Progress Series*, 1: 91–95.
- Haldorson, L. P. A. J., Sterritt, D., et Watts, J. 1989. Annual and seasonal variation in growth of larval walleye pollock and flathead sole in a southeastern Alaskan bay. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil international pour l'Exploitation de la Mer*, 191: 220–225.
- Hoar, W. S. 1957. Endocrine organs. In *The Physiology of Fishes*, 1, pp. 246–285. Ed. by M. E. Brown.
- Houde, E. D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Symposium*, 2: 17–29.
- Hovenkamp, F., et Witte, J. J. 1991. Growth, otolith growth and RNA/DNA ratios of larval plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the North Sea 1987 to 1989. *Marine Ecology Progress Series*, 70: 105–116.
- Inui, Y., et Miwa, S. 1985. Thyroid hormone induces metamorphosis of flounder larvae. *General and Comparative Endocrinology*, 60: 450–454.
- Koutsikopoulos, C., et Lacroix, N. 1992. Distribution and abundance of sole *Solea solea* (L.) eggs and larvae in the Bay of Biscay between 1986 and 1989. *Netherlands Journal of Sea Research*, 29: 81–91.
- Lagardère, F. 1989. Influence of feeding conditions and temperature on the growth rate and otolith-increment deposition of larval sole (*Solea solea* L.). *Rapports et Procès-verbaux des Réunions du Conseil international pour l'Exploitation de la Mer*, 191: 390–399.
- Laurence, G. C. 1975. Laboratory growth and metabolism of the winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* from hatching through metamorphosis at three temperatures. *Marine Biology*, 32: 223–229.
- Marchand, J. 1992. Métamorphose et passage pelagos/benthos chez la sole (*Solea solea*): synthèse des données acquises dans le site atelier de la vilaine (1986–1990) et perspectives de recherche. *Annales de l'Institut océanographique*. Paris, 68: 141–150.
- Markle, D. F., Harris, P. M., et Toole, C. 1992. Metamorphosis and an overview of early life history stages in Dover sole (*Microstomus pacificus*). *Fishery Bulletin*, 90: 285–301.
- McCormick, M. I. 1994. Variability in age and size at settlement of the tropical goatfish *Upeneus tragula* (Mullidae) in the norther Great Barrier Reef lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, 103: 1–15.
- Miller, T. J., Crowder, L. B., Rice, J. A., et Marschall, E. A. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 1657–1670.
- Minami, T., et Tanaka, M. 1992. Life history cycles in flatfish from the northwestern Pacific, with particular reference to their early life histories. *Netherlands Journal of Sea Research*, 29: 35–48.
- Pepin, P. 1991. The effect of temperature and size on development and mortality rates of the pelagic early life history stages of marine fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 503–518.
- Person-Le Ruyet, J., et Boeuf, G. 1991. Thyroid hormones changes during ontogenesis in hatchery reared sea bass (*Dicentrarchus labrax*) and sole (*Solea vulgaris*) larvae: 5p. In *Actes 13th Conference of the European Society for Comparative Physiology and Biochemistry: Research for aquaculture, fundamental and applied aspects*. Antibes-Juan les Pins, 6–10 octobre 1991.
- Policansky, D. 1982. Influence of age, size, and temperature on metamorphosis in the starry flounder, *Platichthys stellatus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39: 514–517.
- Richard, P., Bergeron, J. P., Boulhic, M., Galois, R., et Person-Le Ruyet, J. 1991. Effect of starvation on RNA, DNA and protein content of laboratory-reared larvae and juveniles of *Solea solea*. *Marine Ecology Progress Series*, 72: 69–77.
- Richardson, S. L., et Joseph, E. B. 1973. Larvae and young of western North Atlantic bithid flatfishes *Etropus microstomus* and *Citharichthys arctifrons* in the Chesapeake Bight. *Fishery Bulletin*, 71: 735–767.
- Seika, T., Tanangonan, J. B., et Tanaka, M. 1986. Temperature influence on larval growth and metamorphosis of the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* in the laboratory. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 52: 977–982.
- Van der Veer, H. W. 1986. Immigration, settlement and density-dependent mortality of a larval and early post-larval 0-group plaice (*Pleuronectes platessa*) population in the western Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 29: 223–236.
- Van der Veer, H. W., et Bergman, M. J. M. 1987. Predation by crustaceans on a newly settled 0-group plaice *Pleuronectes platessa* population in the Western Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 35: 203–215.
- Victor, B. C. 1986. Delayed metamorphosis with reduced larval growth in a coral reef fish (*Thalassoma bifasciatum*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43: 1208–1213.
- Witting, D. A., et Able, K. W. 1993. Effects of body size on probability of predation for juvenile summer flounder, *Paralichthys dentatus* and winter flounder, *Pleuronectes americanus*, based on laboratory experiments. *Fishery Bulletin*, 91: 577–581.
- Youson, J. H. 1988. First metamorphosis. In *Fish Physiology*, 11B, pp. 135–196. Ed. by W. S. Hoar and D. J. Randall. Academic Press, NY.