Institutional Repository - Research Portal
Dépôt Institutionnel - Portail de la Recherche
researchportal.unamur.be
University of Namur

THESIS / THÈSE

MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES

Étude histomorphométrique de la reproduction de l'ablette (Alburnus alburnus L.) en amont et en aval de la centrale nucléaire de Tihange

Devresse, Bernard

Award date:
1984

Awarding institution:
Universite de Namur

Link to publication

General rights
Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy
If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Download date: 04. May. 2026

FACULTÉS UNIVERSITAIRES N.D.DE LA PAIX
NAMUR
FACULTÉ DES SCIENCES

ETUDE HISTOMORPHOMETRIQUE DE LA REPRODUCTION DE L'ABLETTE (*Alburnus alburnus* L.) EN AMONT ET EN AVAL DE LA CENTRALE NUCLEAIRE DE TIHANGE

Mémoire présenté pour l'obtention du grade de Licencié en Sciences biologiques par

Bernard DEVRESSE
2ème Licence Biologie

AVANT-PROPOS

Nous tenons à souligner la satisfaction que nous a apporté la réalisation de ce mémoire. Nous remercions plus particulièrement Mme J. NAISSE et M. J-C. MICHA pour l'intérêt constant qu'ils ont manifesté pendant ce travail et pour leurs conseils toujours encourageants.

Nous remercions aussi M. Ph.COPPE pour ses judicieux conseils morphométriques, M. J-M.GOHY pour son éternelle disponibilité, et M. DEPELCHIN pour la réalisation d'une prophylaxie adéquate.

Toute notre amitié et notre reconnaissance vont à M. Y.MINE, M. A.GILLET, D.ROSSILLON, Mme M. MEURISSE-GENIN et Mme A. REYDAMS-DETOLLENAERE , M. G.FURQUIM D'ALMEIDA, M. J. DUFOUR pour le solide coup de main et la bonne ambiance qu'ils ont apporté et entretenu tout au long de cette année.

Aux copains, Yves, Bernard, Robert,...

Un grand merci à Agnès et à Anne pour la dactylographie de ce mémoire.

A mon poussin.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE

PARTIE BIBLIOGRAPHIQUE

Introduction
A. PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION
1. La formation embryologique
1.1. Les premières divisions
1.2. L'embryologie de la gonade
    1.2.1. Embryogénèse des cellules germinatives
    1.2.2. Embryogénèse de la gonade propement-dite
1.3. Aperçu morphologique général de la gonade
2. L'oogénèse
2.1. La cellule germinative
2.2. L'oogone
2.3. Période de croissance protoplasmique
    2.3.1. Le premier oocyte, le stade synoptique
    2.3.2. Le stade périnucléaire 1
    2.3.3. Le stade périnucléaire 2
    2.3.3.1. Le"Balbian's body"
2.4. Période de croissance trophoplasmique
    2.4.1. Vitellogénèse proprement-dite
    2.4.1.1. La première vitellogénèse
    2.4.1.2. La deuxième vitellogénèse
    2.4.1.3. La troisième vitellogénèse
    2.4.1.4. L'accumulation du vitellus et le rôle de la granulosa
    2.4.2. L'oocyte hyalin
    2.4.2.1. La différentiation bipolaire
2.5. L'ovulation et la ponte
2.6. Le follicule
    2.6.1. Les membranes folliculaires
    2.6.2. Les membranes oocytaires ou ovulaires
    2.6.3. Le rôle et la formation de l'épithélium folliculaire
        en microscopie éléctronique
2.7. Dégénération post-ovulatoire du follicule ou corpus atreticum
    post-ovulationis

2.8. Dégénération pré-ovulatoire des oeufs ou corpus atreticum pré-ovulatoire
2.9. Données concernant l'ablette Alburnus alburnus L.
3. La maturation de l'ovaire
3.1. Stade I
3.2. Stade II
3.3. Stade III
3.4. Stade IV
3.5. Le corpus luteum
4. Régulation endocrinienne
4.1. Divergence évolutive
4.2. Différentiation sexuelle
4.3. Recrutement des oocytes en phase protoplasmique
4.4. La maturation de l'oocyte
4.4.1. Schéma général
4.4.1.1. Régulation directe
4.4.1.2. Régulation indirecte
4.4.2. L'accumulation de vitellus
4.5. L'ovulation
4.6. La controverse au sujet du rôle endocrinien des follicules atrétiques

B. ROLE DE L'ENVIRONNEMENT
1. Photopériode et température
1.1. Variation expérimentale de la photopériode
1.2. Variation expérimentale de la température
1.3. Variation expérimentale de la température et de la photopériode
1.3.1. Période réfractaire
1.4. Des récepteurs sensibles ("Transducers")
2. Effet d'un réchauffement thermique sur la population ichtyologique
2.1. Introduction
2.2. Quelques observations, études écologiques
2.3. En conclusion

PARTIE EXPERIMENTALE

Introduction à la partie expérimentale
1. Description du milieu
1.1. Caractéristique de la Meuse

1.1.1. La température
1.1.2. Caractéristiques biotiques et abiotiques
2. Matériel et méthode
2.1. Mesure de la température
2.2. Méthodes de pêche
2.2.1. La pêche électrique
2.2.2. La pêche au filet maillant
2.2.3. La pêche à la ligne
2.3. Préparation des poissons pour l'histologie
2.4. Essai de coupes dans des ovaires fixés au GILSON
2.5. Examen microscopique
2.5.1. Qualitatif
2.5.2. Quantitatif
2.5.2.1. Moyens utilisés
2.5.2.2. Fondement théorique
2.5.2.2.1. Distribution des profils obtenus par section aléatoire d'une seule sphère
2.5.2.2.2. Distribution des profils obtenus par section de sphère de diamètres différents
2.5.2.2.3. Application au problème morphologique
2.5.2.3. Le problème en pratique
2.5.2.3.1. Epaisseur de la coupe ou l'effet d'Holmes
2.5.2.3.2. Perte des petits profils
2.6. Aquariums
3. Résultats
3.1. Qualitatif
3.1.1. Description générale
3.1.2. Description des stades employés
3.1.3. Description de l'oogénèse en référence avec les stations de Lives et Ampsin
3.1.4. L'ovaire : évolution d'ensemble
3.1.5. L'inversion sexuelle
3.2. Morphométrie
3.2.1. Introduction
3.2.2. La composition de l'ovaire
3.2.2.1. Test concernant la répartition de la taille des oocytes
3.2.2.2. Test concernant la répartition des stades dans l'ovaire
3.2.3. Les résultats

3.2.3.1. Traitement des résultats
3.2.3.1.1. Le diamètre moyen
3.2.3.1.1.1. Le stade 1
3.2.3.1.1.2. Le stade 2
3.2.3.1.1.3. Le stade 3
3.2.3.1.1.4. Le stade 4
3.2.3.1.1.5. Les stades les plus avancés de chaque de chaque ovaire
3.2.3.1.2. Les proportions
3.2.3.1.3. Graphique récapitulatif
3.2.3.1.4. En conclusion de cette partie morphométrique
3.2.3.1.5. Calcul de la fécondité
3.3. Etude expérimentale en aquarium
3.3.1. Mise en fonctionnement - les maladies rencontrées
3.3.2. Comportement et maturité sexuelle
3.3.3. Résultats histologiques
3.3.3.1. Evolution du premier lot
3.3.3.1.1. Le 24/4 : aquarium (1) refroidi
3.3.3.1.2. Le 24/4 : aquarium (2) réchauffé
3.3.3.1.3. Le 15/5 : aquarium (1) refroidi
3.3.3.1.4. Le 15/5 : aquarium (2) réchauffé
3.3.3.2. Le contrôle du deuxième lot d'aquarium
3.3.3.2.1. Le 24/4 : aquarium (3) refroidi
3.3.3.2.2. Le 24/4 : aquarium (4) réchauffé
3.3.4. Conclusions
4. Discussion
4.1. Cycle de reproduction de l'ablette - partie qualitative
4.2. Le processus d'inversion sexuelle et signification des corpus atreticum
4.3. Partie quantitative
5. Résumé en quelques lignes...
6. Conclusions générales

BIBLIOGRAPHIE
ANNEXES

INTRODUCTION GENERALE

La production d'électricité par l'énergie nucléaire est devenue courante dans nos pays industrialisés. Le choix de ce mode de production est sans doute fortement influencé par l'augmentation du coût de production d'électricité par les energies fossiles classiques.

Alors que l'Europe semble s'être resolument tournée vers cette énergie de fission nucléaire, les problèmes d'impact sur l'environnement se sont posés de façon plus accrue. Les premières influences du fonction des centrales thermonucléaires sont certainement les rejets des eaux de refroidissement du circuit de vapeur dans l'écosystème que constitue la Meuse en aval de la centrale.

Des études d' impacts sur la faune et la flore ont défini l'importance des modifications imputables à un réchauffement du milieu aquatique.

Les études portant sur la reproduction de l'ichtyofaune ont d'abord été effectuées à l'aide de paramètres comme le rapport gonadosomatique (R.G.S.). Ce paramètre donnait de bonnes indications de l'état d'avancement du cycle reproducteur mais restait assez peu précis quant à l'importance du frai. Une approche plus précise fut effectuée par des mesures de fécondité. Ce paramètre quantifiait de manière assez précise le nombre d'ovules que portait une femelle. Toutefois le mécanisme régissant le cycle reproducteur demeurait inconnu et tenait d'hypothèses et de suppositions.

C'est pourquoi il nous a été confié l'étude de la reproduction d'un petit cyprinidae du Bassin Mosan; l'ablette *Alburnus alburnus* L.

Ce travail a pour but de définir, par une approche assez fine, en l'occurence l'histologie, le cycle de reproduction de l'ablette et l'influence du milieu sur le déroulement de ce cycle. L'influence du milieu se limitera ici à comparer deux stations entre elles : Lives s/Meuse et Ampsin. Soit en amont et en aval du déversement des eaux réchauffées par la centrale thermonucléaire de Tihange.

Cette étude s'étale sur une période de reproduction complète. Elle va de Juillet 1983 à Juin 1984.

Trois approches essentielles vont être employées :

- une approche histologique quantitative : elle mettra en évidence des particularités propres à la biologie de l'ablette;
- une approche morphométrique : elle tentera de quantifier l'évolution de l'oogénèse au cours du temps, pour les deux stations;
- une approche expérimentale pure a été effectuée dans le but de cerner l'effet de la température : elle consiste en une étude en aquarium de l'effet de la température dans des conditions aussi naturelles qu'il nous a été possible d'établir.

Les résultats de ces trois approches expérimentales seront discutés. De même, les rapprochements entre ces trois méthodes seront effectués et contribueront à l'interprétation finale.

Enfin, nous discuterons nos résultats au vu de la bibliographie à consulter.

PARTIE BIBLIOGRAPHIQUE

La partie bibliographique de cette étude repose sur l'analyse des données disponibles de l'évolution des gonades des poissons femelles au cours du cycle reproduction et des différents mécanismes ou facteurs qui peuvent influencer ou réguler le développement de ce cycle.

Les poissons qui seront ici repris en considération seront surtout les téléostéens d'eau douce vivant sous climat tempéré.

Une synthèse des informations concernant la biologie de l'ablette (*Alburnus alburnus* L.) a été effectuée par A. SIERRA (1983) et H. VEIDERS (1983).

INTRODUCTION

Une des caractéristiques les plus fondamentales de l'être vivant est certainement sa faculté de se perpétuer. Le terme reproduction désigne bien ce phénomène où en général deux individus, mâle et femelle, en produisent d'autres semblables à eux-mêmes. RAVEN (1961) en donne une représentation imagée en comparant la reproduction à un message codé qui serait émis par un transmetteur, reçu et décodé par un récepteur. Le message codé correspondrait aux gamètes émis par les géniteurs et le récepteur serait l'individu nouveau qui se développerait par décodage du message contenu dans l'oeuf.

A. PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

1. La formation embryologique

Il est intéressant de connaître la formation embryologique du système reproducteur pour la bonne compréhension du phénomène, d'un bout à l'autre du cycle.

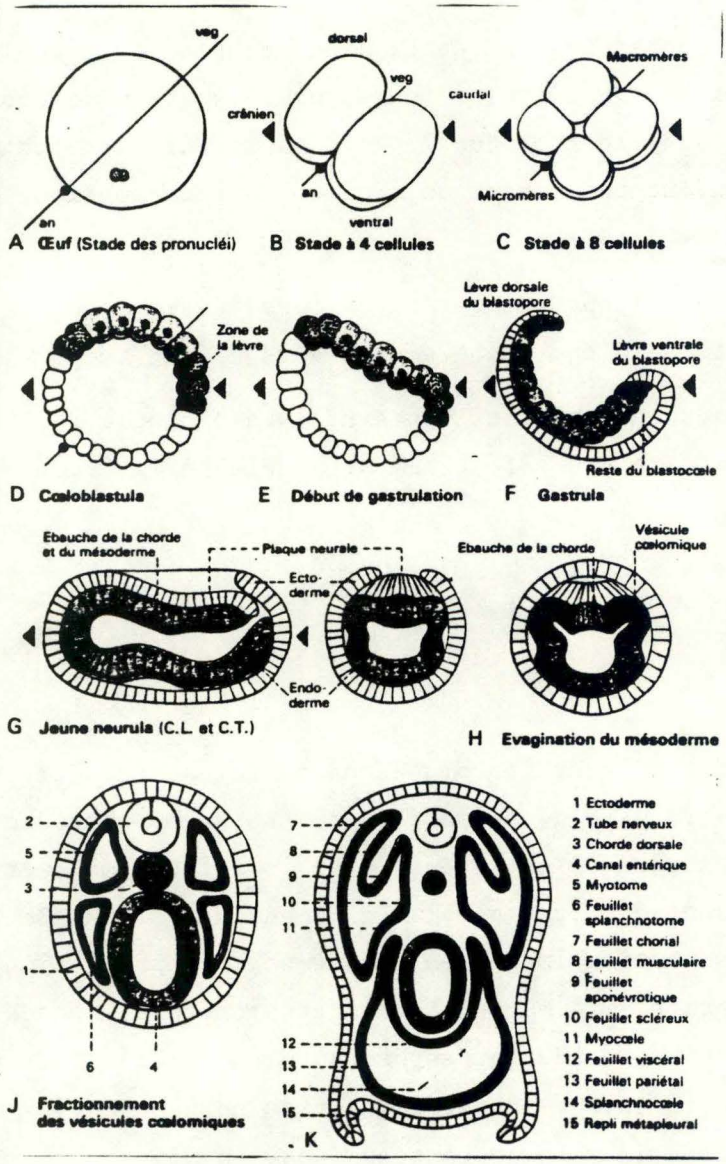


Fig 1 : Développement de l'Amphioxus.
Embryogenèse et constitution des territoires présomptifs . D'après STOCK (1970).

1.1. Les premières divisions

Le zygote une fois formé commence sa segmentation. Le premier sillon de division va du pôle animal au pôle végétatif (Fig 1.a). et sépare en deux blastomères d'égale grandeur le futur embryon. Suivent alors les stades de blastula, gastrula, neurula (Fig 1.a,... 1.j,1.k).
Au stade de la blastula, les territoires présomptifs sont déjà en place et se dessinent différentes ébauches de tissus qui donneront les futurs organes : c'est l'organogénèse.

1.2. L'embryologie de la gonade

La formation des gonades commence très tôt dans l'embryogénèse. L'origine des gonades est mésodermique (DEUCHAR, 1975) ainsi que l'indiquent les fig. 2, 3 . Elles vont se développer le long de la corde et seront contigües aux reins (Fig.4) (HOAR et RANDALL III, 1969).

Il faut dès à présent différentier la formation des gonades de l'origine des cellules germinales.

1.2.1. Embryogenèse des cellules germinatives

Les cellules germinales n'ont pas la même origine que l'ovaire. Il a été observé (DEUCHAR, 1975) une migration de cellules dès les tous premiers stades (Fig.5) que l'on a pu identifier comme cellules germinales (TYLER, 1955 in DEUCHAR, 1975). On a pu les tracer grâce à leur cytoplasme riche en RNA. Ces cellules migrent de la partie ventrale de l'endoderme jusqu'à la partie dorsale du mésoderme où se situent les futures gonades (Fig.2).
TYLER (1955 , in DEUCHAR, 1975) a confirmé que ces cellules ont un matériel chromosomique différent des cellules somatiques. Ces dernières perdraient lors des premières mitoses certains chromosomes qui justement permettraient aux cellules germinales d'agir comme telles : c'est-à-dire de migrer jusque dans les gonades pour y subir la première partie de la méiose la vitellogenèse, etc...

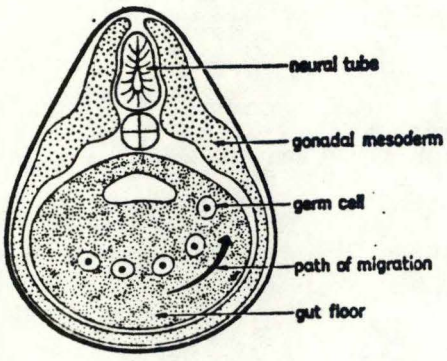


Fig 2 : Position et migration des cellules germinales au stade de la neurula chez Xénopus sp. vu en coupe transversale . D'après DEUCHAR (1975).

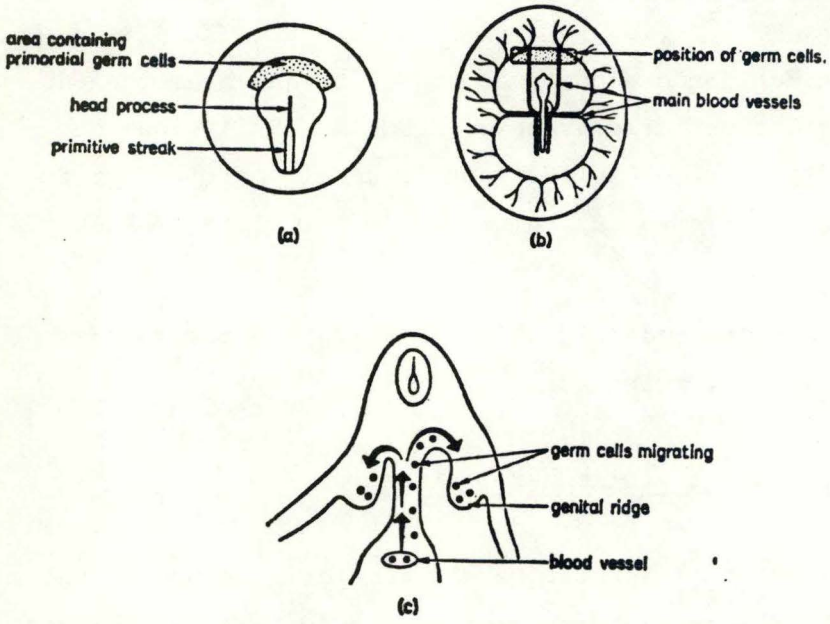


Fig 3 : Localisation des cellules germinales dans un embryon de poulet au cours du développement. (a) premiers stades en section transverse. (b) après 3 jours d'incubation en section transverse . (c) après 6 jours d'incubation en section en section dorsale transverse . D'après DEUCHAR (1975).

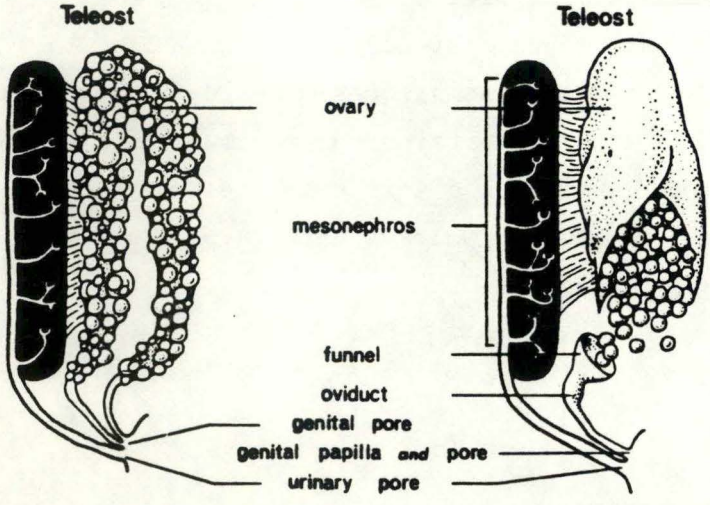


Fig 4 : Différents types de système urogénital chez des poissons femelles teleosteens. D'après DEUCHAR (1975).

1.2.2. Embryogénèse de la gonade proprement-dite

Le renflement mésodermique qui formera la gonade (Fig. 2). est constitué d'une partie médulaire et d'une partie corticale (Fig 6). (HOAR et RANDALL III, 1969). La prolifération de l'une ou l'autre partie donnera la gonade adulte .

Chez les élasmobranches et les tétrapodes, la partie médullaire forme les testicules et la partie corticale forme les ovaires tandis que chez les téléostéens et les cyclostomes, les gonades mâles et femelles proviennent uniquement de la partie corticale.

L'embryon jusqu'à un certain stade contient les deux sexes, les deux types de gonades (REMACLE et al., 1977), puis l'une des deux se développe rapidement tandis que l'autre restera à l'état embryonnaire.

La détermination du sexe est normalement assurée par le génome du zygote (SCHREIBMAN et al., 1978) (Fig.7). L'emprise du génome n'est pas absolue car il a pu être induit expérimentalement une différentiation sexuelle opposée à celle du génome en défavorisant la croissance de l'une ou l'autre lignée cellulaire soit par action mécanique, soit par action hormonale (REMACLE et al., 1977).

Cette"faiblesse"dans la différentiation sexuelle est encore accentuée chez les téléostéens (HOAR & RANDALL, 1969) ainsi qu'en témoignent les nombreux cas d'hermaphrodisme accidentels observés dans la nature et mentionnés dans la littérature (ATZ, 1964 ; REINBOTH, 1970 ; ETESSAMI, 1982).

En effet, les gonades de ceux-ci ont une origine unique : la partie corticale de la crête mésodermique dorsale de l'embryon. C'est cette origine unique qui serait à la base des nombreux cas d'hermaphrodisme observés chez les téléosteens

1.3. Aperçu morphologique général de la gonade

Le développement des crêtes génitales (Fig. 2, 6) donnera des gonades adultes schématisées dans la fig. 4).
L'ensemble de l'organe femelle se compose d'un ovaire recouvert d'un épithélium péritonéal. L'ovaire s'ouvre dans la cavité péritonéale et les oeufs sont collectés par le pavillon et conduits par l'oviducte jusqu'au cloaque.

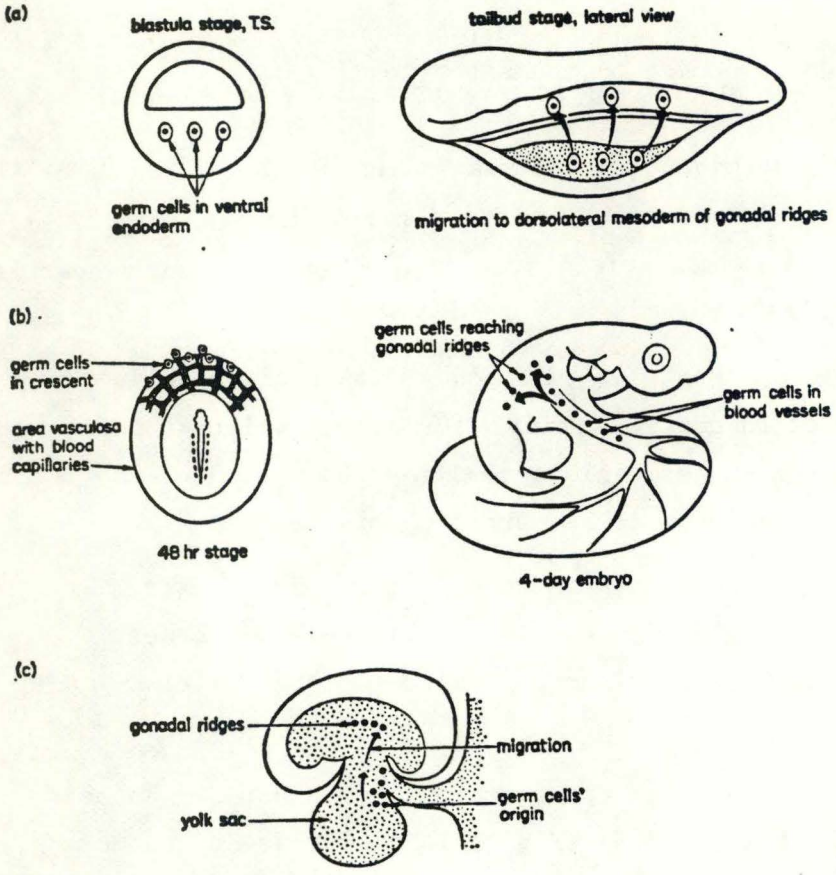


Fig 5 : Schéma montrant l'origine et la migration des cellules germinales chez (a) les amphibiens, (b) les oiseaux, (c) les mammifères. D'après DEUCHAR (1975).

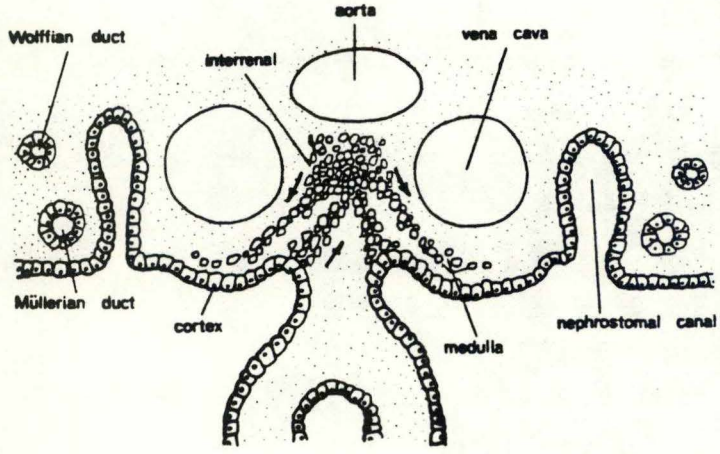


Fig 6 : Section transversale à travers un embryon de Scyliorhinus caniculus, montrant les origines corticales et médullaires de la gonade.

Au cours de l'évolution, l'oviducte peut plus ou moins dégénérer comme pour les salmonidae (HOAR & RANDALL III, 1969). L'ovaire est contigu au rein et ce dernier peut jouer un rôle important de relais endocrinien (SUNDARADAJ and GOSWANI, 1974).

L'ovaire des téléostéens est creux (HOAR & RANDALL, 1969) et est composé d'une série de replis ovariens (Fig. 8), ou tunica albuginea.

Les nombreux follicules sont connectés à un réseau dense de capillaires sanguins et de tissu conjonctif qui assurent leur nutrition.

Les ovaires s'intègrent dans la cavité péritonéale avec les reins de part et d'autre de la vessie natatoire. Une représentation schématique est donnée à la fig. 9.

2. L'Oogénèse (fig 10, 11).

Il est certainement très arbitraire de séparer le développement de l'oocyte de celui de l'ovaire, néanmoins, il est préférable pour la facilité du lecteur d'envisager l'évolution de l'ovaire avec la connaissance de celle de l'oocyte. Cela nous évitera de nombreuses parenthèses.

La cellule germinative, depuis son arrivée dans la gonade aux tous premiers stades de l'embryogénèse (bastula , neurula) va subir une série de transformations qui vont la mener jusqu'au stade final de l'oeuf mature.

Les divisions en différents stades qui vont caractériser l'évolution de l'oocyte sont évidemment aussi très arbitraires et varient considérablement suivant les auteurs. Elles ne sont d'ailleurs justifiables bien souvent que pour l'espèce considérée.

2.1. La cellule germinative

Elle est petite et sphérique et possède un noyau unique central qui occupe une grande partie du cytoplasme. Le noyau possède un gros nucléole et de nombreux filaments de chromatine. Ces cellules sont

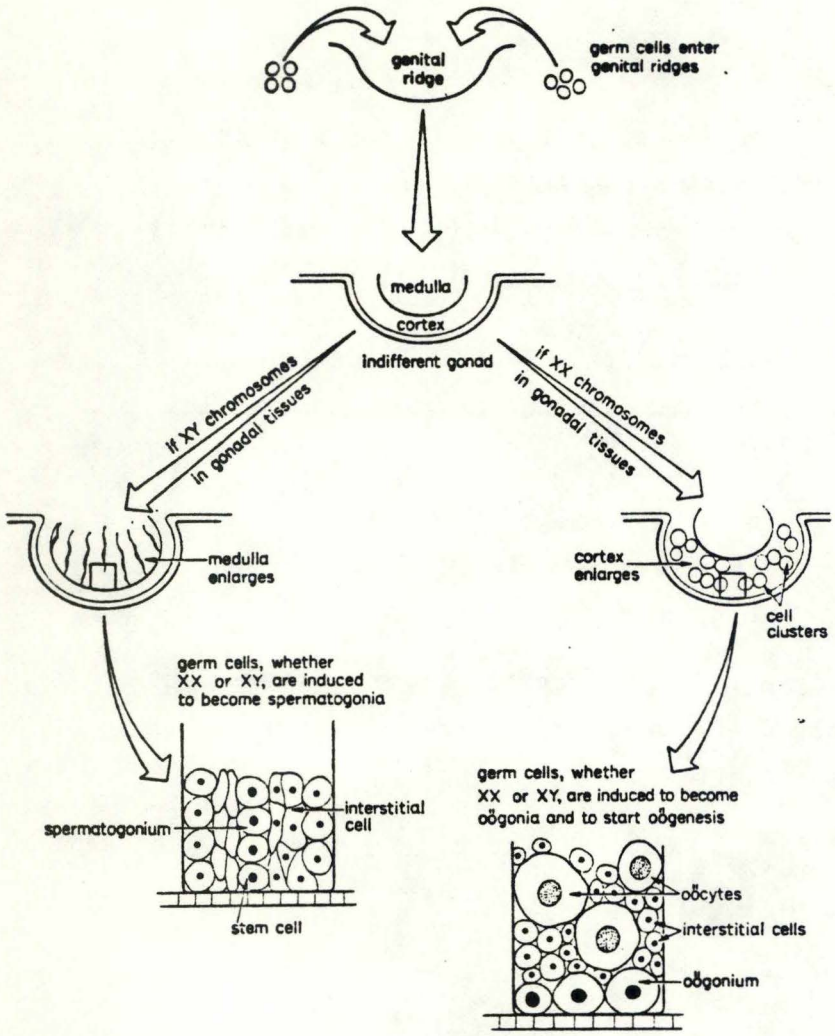


Fig 7 : Schéma représentant les interactions entre les cellules germinales et la gonade chez les vertébrés.
D'après DEUCHAR, 1975.

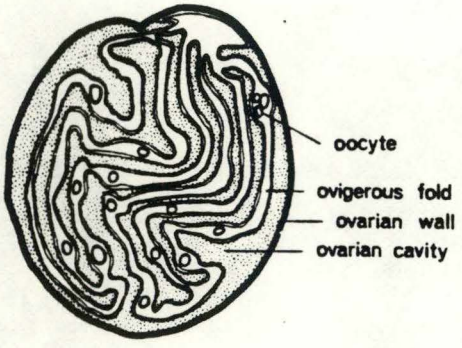
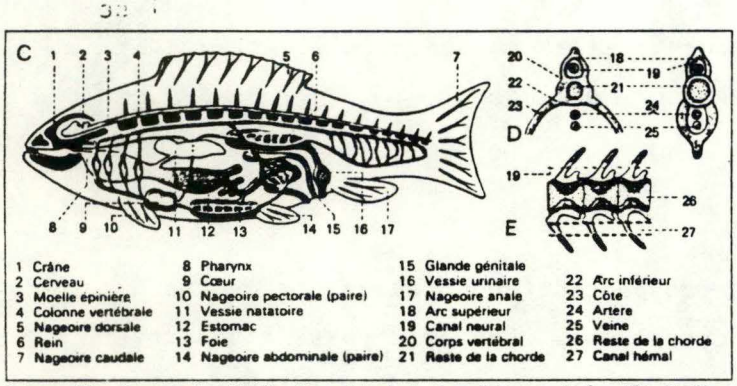


Fig 8 : Structure de l'ovaire de Cymatogaster sp.
Section dans l'ovaire montrant les oocytes se développant dans les replis ovariens.
D'après HOAR et RANDALL III (1969).



Poisson : Plan d'organisation (C); Vertèbres abdominale et caudale vues de face (D); Vertèbres caudales en coupe longitudinale (E)

D'après STOCK (1970).

toujours en association avec les cellules folliculeuses "potentielles" (voir plus loin).

HTUN-HAN (1978) a pu mesurer sur la limande (*Limanda limanda* (L.)) une taille pour cette cellule qui va de 29 à 34 um . Elles se disposent couramment en sorte de nids dans les replis ovariens. Ces cellules sont toujours présentes dans la gonade aussi bien immature que mature, et dans celle-ci tout au long du cycle annuel.
Leur abondance varie toutefois de 3 à 20 % de l'ensemble des oocytes, le maximum étant observé entre deux pontes (HTUN-HAN, 1978).

RAVEN (1961) subdivise ces cellules en primaires et secondaires suivant le fait qu'elle se soient multipliées ou non. Les cellules germinales ne deviennent cellules germinales secondaires que lorsqu'elles ont subi toute une série de mitoses qui vont les amener à former une travée complète de cellules, desquelles se développeront les futurs oeufs matures.

2.2. L'oogone (tableau 1 bis).

BOWERS et HOLLIDAY (1961) font la distinction à propos de *Clupeas harengus* L., entre les cellules germinatrices ayant un noyau de 8 à 10 um et les oogones; cellules plus larges dérivant des premières avec un noyau plus petit mesurant de 5 à 8 um .

REMACLE et al. (1977) remarque qu'il n'a pu déceler à ce stade aucune différence entre des gamètes mâles et femelles. Ce même auteur mentionne REINBOTH (1972) qui souligne l'importance de connaître le stade à partir duquel le sexe peut être attribué.

2.3. Période de croissance protoplasmique (fig 10).

2.3.1. Le premier oocyte, le stade synoptique

FORBERG (1982) reprend quelques expressions équivalentes utilisées par différents auteurs pour la description de l'oogénèse.

Une étape importante va être franchie lors du recrutement de l'oogone pour la formation du premier oocyte. C'est lors de ce passage que va s'amorcer la réduction chromosomique : la méiose.

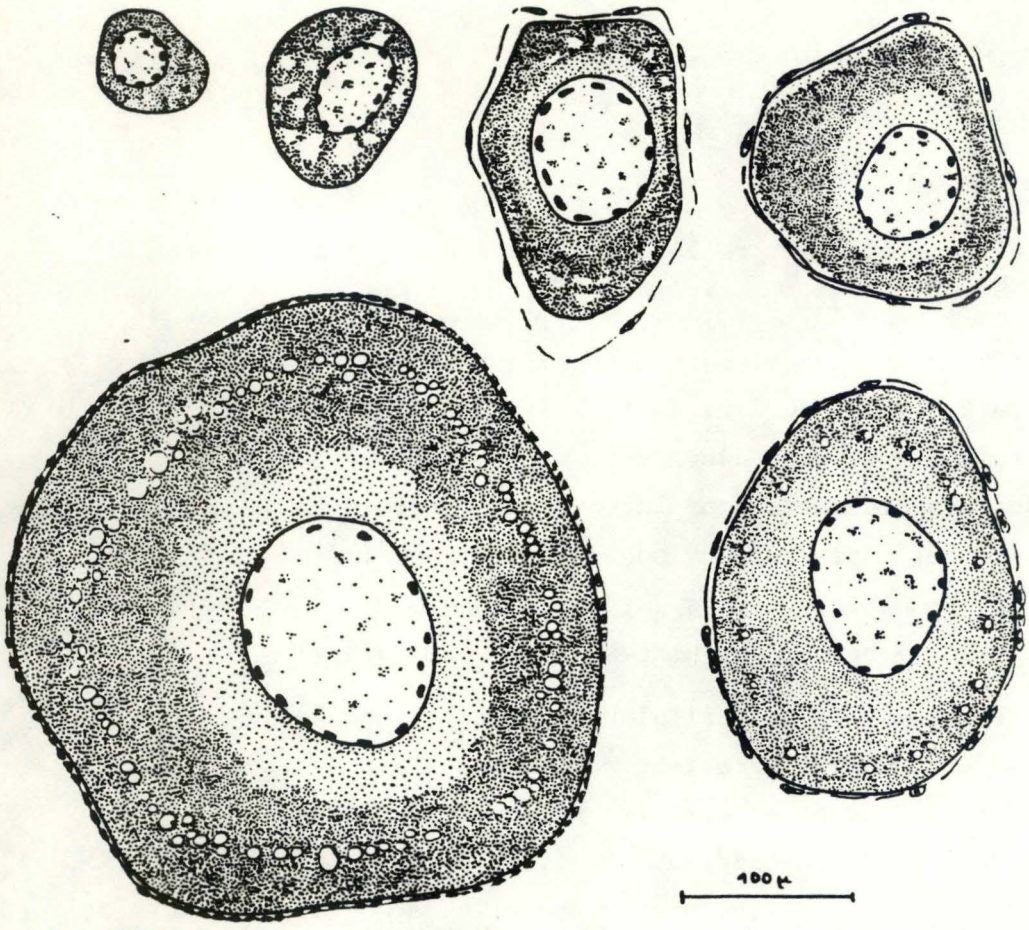


Fig 10 : Shéma représentan
les premiers stades de
la maturation oocytaire
D'après LAHAYE, 1960.

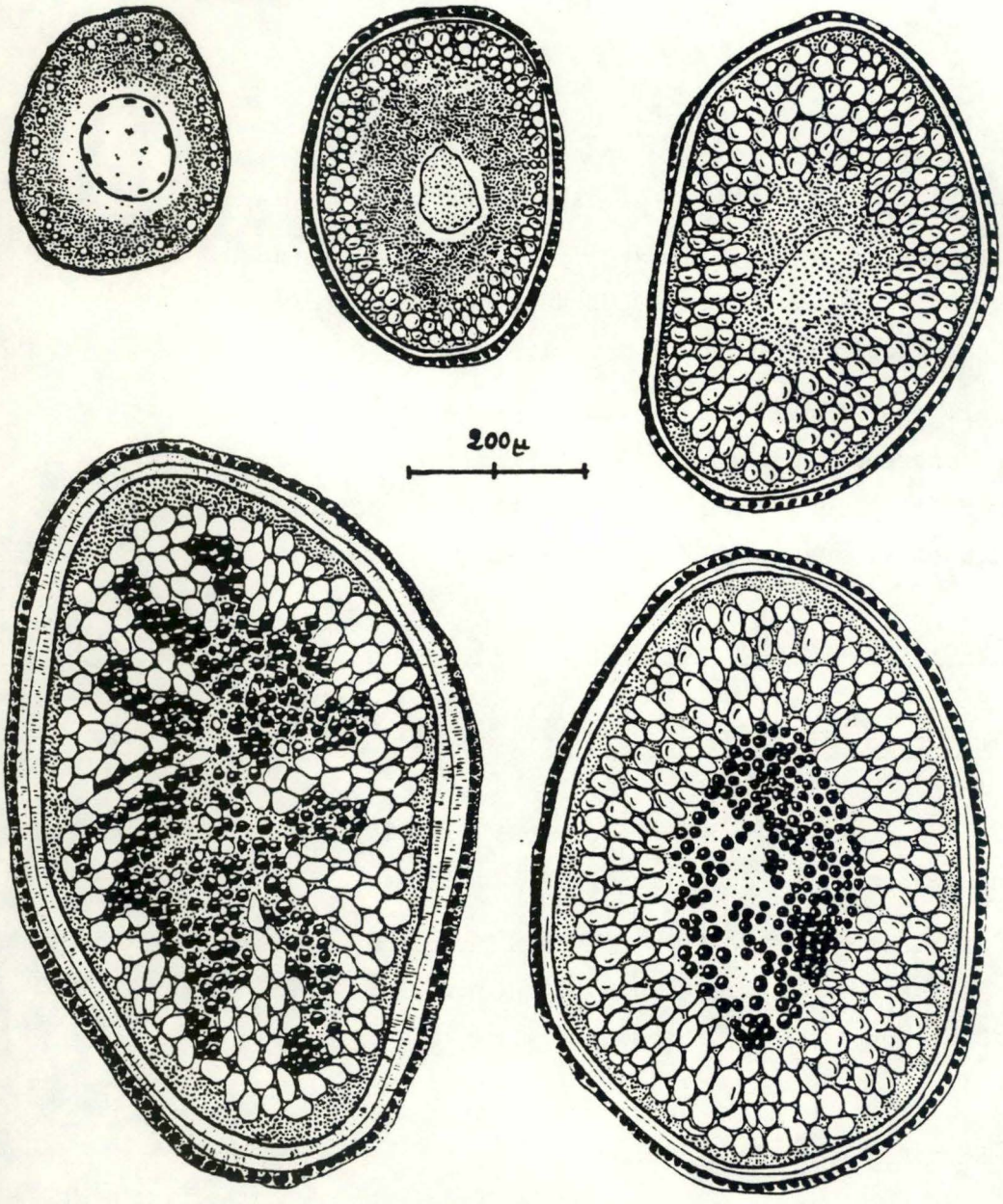


Fig 11 : Schéma représen-
tant la poursuite de
la maturation des
oocytes
D'après LAHAYE, 1960.

HARRINGTON (1974) à l'instar de REMACLE (1977) ne constate aucune différence entre les gamètes des deux sexes pour les premiers stades de la division méiotique.

Le noyau va légèrement s'accroître (DADZIE, 1974) et effectuer les sous-stades leptotène, zygoptène et pachytène de la prophase I méoitique. Après le sous-stade pachytène, un accroissement du noyau est observé, les chromosomes deviennent plus petits et plus épais. Ceci marque le sous-stade diplotène (Fig. 12).

2.3.2. Le stade périnucléaire 1

FORBERG (1982) y décrit un noyau présentant quelques nucléoles qui occupent la périphérie du karyoplasme. Plus tard, la cellule et son noyau s'agrandiront et le nombre de nucléoles s'élèvera. Le cytoplasme deviendra fortement basophile (HTUN-HAN, 1978). La basophilie du cytoplasme et la situation périphérique des nucléoles dans le noyau peuvent être significatifs d'une activité métabolique intense. A la fin de ce stade, le diamètre de l'oocyte peut varier de 30 à 40 um pour *Tilapia mossambica* (DADZIE, 1974) à 60-70 um pour la limande (*Limanda limanda* (L.)) (HTUN-HAN, 1978).

Il est courant d'observer dans ce stade des extensions caryoplasmiques filamenteuses dans le cytoplasme. L'origine de ces extensions est encore discutée, néanmoins, il semble qu'elles soient dues à des projections des nucléoles qui tapissent la paroi nucléaire (SRIVASTAVA, 1980). Ceci est appuyé par le fait que simultanément avec l'observation de ce phénomène, on observe une augmentation du nombre de nucléoles et une diminution de leur taille. Les nucléoles sont constitués de RNA nucléaire et ont naturellement un rôle très actif à jouer dans les synthèses qui se déroulent dans le cytoplasme de l'oocyte.

2.3.3. Le stade périnucléaire 2

Ce stade va être caractérisé par un accroissement général en taille de l'oocyte (100-190 um pour *Mallotus villosus villosus* (MÜLLER), FORBERG, 1982) dû aux inclusions cytoplasmiques (appelées encore protoplasmiques), et par la formation du follicule.

TABLEAU 1 : Expressions et abréviations couramment rencontées dans la littérature. D'après FORBERG, 1982.

Expression used and abbreviations	Equivalent expressions
First growth phase (FGP) (as used by Jørgensen, 1974)	Previtellogenesis Period of slow growth Protoplasmatic growth phase
Second growth phase (SGP) (as used by Jørgensen, 1974)	Vitellogenesis (see Raven, 1961) Period of rapid growth (see Balinsky 1970) Trophoplasmatic growth phase
Resting oocyte (as used by Bowers & Holliday, 1961)	Reserve fund oocytes (as used by Hickling, 1930)
Zona radiata (ZR) (as used by Raven, 1961)	Zona pellucida (as used by Guraya, 1978) Cortex radiata (as used by Gøtting, 1961) Chorion (as used by Balinsky, 1970)
Zona radiata externa (ZRE)	
Zona radiata interna (ZRI)	

TABLEAU 1 bis : Evolution morphologique et cytologique des premières maturations des spermatocytes et des oocytes. D'après BRUSLE S., BRUSLE J., 1978.

Characteristics	Cellular types				
	Undifferent.	♂		♀	
	Primordial germ-cells	Spermatogonia	Spermatocytes	Oogonia	Oocytes
Topography	isolated or clustered	in nests or cysts	in cysts	isolated or in nests	in nests
— Cytoplasmic bridges	0	0	++	0	++
Morphology					
— Shape	oval	oval	oval	oval	oval
— Size L	13.5 ± 1.8 µm	14.2 ± 3.3 µm	11.5 ± 2 µm	14.3 ± 2.2 µm	11.8 ± 2 µm
— Size l	9.5 ± 1.7 µm	10.5 ± 2.5 µm	7 ± 1.6µm	11.3 ± 3.3 µm	7.5 ± 1.3 µm
— Outlines	very irregular	slightly irregular	almost regular	almost regular	almost regular
Cytology					
a) Nuclear structures :					
— Size L	8 ± 1.6 µm	8.3 ± 1.9 µm	7.3 ± 1.8 µm	8.1 ± 1.5 µm	7.1 ± 1 µm
— Size l	5.5 ± 1.6 µm	7 ± 1.8 µm	5.8 ± 1.3 µm	7.1 ± 1.4 µm	5.9 ± 1.2 µm
— Shape	oval	oval	oval or nearly round	nearly round	nearly round
— N/C	0.38 ± 0.07	0.40 ± 0.06	0.54 ± 0.08	0.41 ± 0.08	0.55 ± 0.07
— Location	eccentric	eccentric	eccentric	almost central	slightly eccentric
— Nucleoplasm	dense	less dense	less dense	less dense	less dense
— Nucleolus	single eccentric, 2 µm	single, eccentric	single, 1.5 µm (1)	single, ⩾ 2 µm	single (1)
— Chromatin or chromosomes : center	small fibrillar	larger fibrillar		fibrillar	
— Chromatin or chromosomes : cortex	large granular	denser granular	synaptonemal complexes	granular	synaptonemal complexes
	finely granular and widely dispersed	rather granular, with clumps	rather regular outlines	dispersed	regular outlines
— Nuclear envelope	irregular outlines	slightly irregular		regular outlines	
b) Cytoplasmic structures :					
— Organelles polarity	0	0	+	0	+
— Ribosomes	+++	++	+	++	+
— Endoplasmic reticulum	++	++	scarce	+	scarce
— « Whorl »	few	+	0	+	0
— Golgi complexes	+	+	<, near bridges	+	<, near bridges
— Mitochondria	round-shaped, 0.5-1 µm randomly distributed	round-shaped, 0.5-1 µm crescent-shaped distrib.	round or elongated, 0.3-0.5 µm, few numerous	round, 0.6-1 µm	round or elongated, 0.2-0.6 µm, denser matrix
— Dense substance					
« nuage »	++	++	∞	++	∞
« ciment »	++	++	+	++	+
— Mitochondrial groupings	++	+	+	+	+
— Inclusions	0	0	0	0	0

(1) Disappears at pachytene stage.

Ces inclusions protoplasmiques sont de nature lipidique. Elles persistent seulement un court temps : elles ne feront donc pas partie des susbstances trophiques embryonnaires. Elles sont probablement utilisées par l'oocyte lui-même pour sa croissance protoplasmique (DADZIE, 1974).

Le cytoplasme perd un peu de sa basophilicité et les nucléoles sont moins accol és à la membrane nucléaire.

A la fin de ce stade, les oocytes entreront dans une période de repos : "resting period" (FORBERG, 1982). La prophase I méiotique est complètée. Ces oocytes attendent leur recrutement pour la vitellogénèse, et ainsi participer à la ponte de l'année. La méiose reprendra lors de l'ovulation.

2.3.3.1. Le "Balbian's body"

La fin de cette phase appelée protoplasmique est caractérisée par la disparition d'un curieux corpuscule appelé "Yolk nucleus" (DADZIE, 1974) ou "Balbian's body" (BEAMS et KESSEL, 1973) ou encore "Perinuclear body" (RAVEN, 1960).

Ces noms donnés par différents auteurs ne décrivent pas tous la même chose (RAVEN, 1961). En effet, il fut dans un premier temps donné aux différents organites périnucléaires tels que mitochondries, golgi, etc..., mais actuellement il semble que ce nom soit attribué à une structure particulière avoisinant le noyau de nature moins bien connue.

Selon RAVEN (1961), ce corpuscule aurait une nature lipidique et certains y auraient observé un ou plusieurs centrioles en son centre.

Ce "Yolk nucleus" disparaît au début de la vittelogenèse sans presque jamais faire exception à la règle (sauf pour certaines araignées où il peut subsister jusqu'aux derniers stades embryonnaires).

Il est généralement admis qu'il joue un rôle actif dans la formation du vitellus ("Yolk").

RAVEN (1961) résume la littérature et cite les observations communes de ce corpuscule :

- il se trouve toujours à proximité du noyau ;
- les mitochondries lui sont souvent associées ;

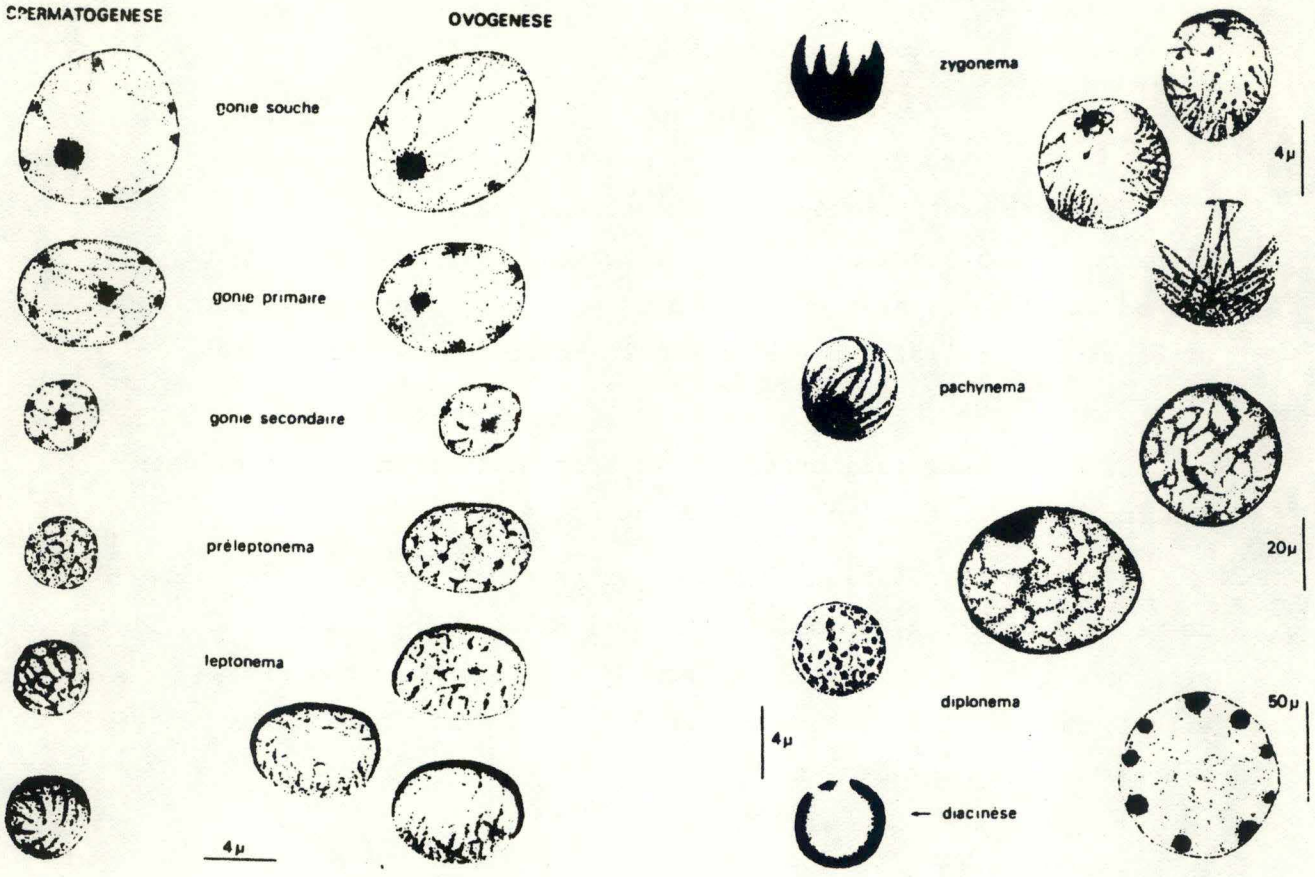


Fig 12 : Comparaison des gonies et des stades de prophase dc première division meiotique au cours de la spermatogenèse et de l'ovogenèse chez Carassius auratus. D'après REMACLE et al., 1977.

TABLEAU 2 : Caractéristiques de M. villosus villosus au cours de son développement oocytaire. Ce tableau indique si oui (+) ou non (-) la thèque externe ou la zona radiata sont présentes. dk est la fraction de diamètre occupée par le noyau, N est le nombre d'oocytes mesurés, les ZRI et ZRE sont mesurées en um aux pôles animal et végétatif . D'après FORBERG, 1982 .

Oocyte stage	Theca externa	Theca interna	Micro-pyle	dk	Animal ZRE	Animal ZRI	Vegetative ZRE	Vegetative ZRI	Oocyte diameter (µm)	N
Cromatin nucleolus stage	–	–	–	75	0	0	0	0	5–15	5
Early perinucleolus stage	–	+	–	60	0	0	0	0	15–150	10
Late perinucleolus stage	+/–	+	–	50	1		1		100–190	7
Yolk vesicle stage I	+	+	–	45	1		1		180–280	4
Yolk vesicle stage II	+	+	–	40	1·5		1·5		250–450	60
Primary yolk stage	+	+	+	25	1·5	3	5		430–550	7
Secondary yolk stage	+	+	+	12	3	7	11	4	550–650	6
Migratory nucleus stage	+/–	+/–	+	5	2·5	15	17	12	700–1000	3
Prematuration stage	+/–	+/–	+	0	2·5	15	17	12	900–1000	40
Ripe egg stage	–	–	(+)	0	2	13	17	12	950–1020	33

- il est souvent composé par des lamelles concentriques de réticulum endoplasmique rugueux (R.E.R.) ;
- il contient du RNA en abondance, des protéines avec parfois quelques gouttelettes lipidiques ;
- il disparaît toujours par fragmentation.

BEAMS et KESSEL (1973), par une analyse poussée au microscope électronique différencient deux parties dans ce corpuscule, chez la truite *Salmo gairdneri* :

- une partie non basophile : l'idiosome ;
- une partie basophile : la substance palléale.

Ils réfutent l'hypothèse selon laquelle il serait composé de mitochondries et de golgi et confirment sa structure en RNA cytoplasmique.

GURAYA (1965) pense, grâce à des analyses histochimiques qu'il jouerait un rôle dans la formation des substances lipidiques du vitellus.

Néanmoins, tous les auteurs ne s'accordent pas sur ce point de vue (BEAMS et al., 1973) et il est probable que sa structure soit variable d'un groupe taxonomique à l'autre.

2.4. Période de croissance trophoplasmique

Nous entrons maintenant dans la phase trophoplasmique : l'accumulation de vitellus. Cela se traduira par un accroissement rapide et considérable du volume.

HTUN-HAN (1978) y décerne trois phases chez la limande *(Limanda limanda)* suivant le nombre, la forme et la nature des inclusions cytoplasmiques ; la 1ère, 2ème et 3ème vitellogénèse.

2.4.1. Vitellogénèse proprement-dite

2.4.1.1. La première vitellogénèse :

Un anneau de vacuoles juste en-dessous de la membrane cellulaire apparaît et les structures folliculaires sont alors complètement en place (sauf la ZRI de *Mallotus villosus villosus* (MÜLLER) de FORBERG (1982)).

Les limites du noyau deviennent très irrégulières et les nucléoles s'aplatissent et se disposent en contact étroit avec la membrane nucléaire. Cela reflète probablement une reprise d'activité ; un transport de RNA des nucléoles dans le cytoplasme où il sera utilisé pour la synthèse du vitellus (BALINSKY, 1970 in FORBERG, 1982).
A la fin du stade, les nucléoles deviennent plus ronds et moins accolés à la membrane nucléaire traduisant une diminution ou un changement d'activité.

2.4.1.2. La deuxième vitellogénèse :

Des petites gouttes de vitellus lipides et polysaccharidiques accompagnent l'anneau de vacuoles de la première vitellogénèse.
A la fin de ce stade, des globules de vitellus sont présents partout dans le cytoplasme, à l'exception d'une zone très étroite à la périphérie de l'oocyte et d'un pont cytoplasmique qui relie le noyau avec le micropyle (FORBERG, 1982).

2.4.1.3. La troisième vitellogénèse :

Les membranes folliculaires continuent à se développer, à s'épaissir (le micropyle se forme). Des globules de vitellus protéinique s'ajoutent aux précédents. Ils deviennent beaucoup plus gros et plus foncés.

Les trois phases correspondent aux stades III, IV, V de l'échelle HJORT (1910) (in BOWERS et al., 1961).

Chez *Tilapia mossambica*, DADZIE (1974) remarque que les composantes du vitellus polysaccharidiques et lipidiques apparaissent en même temps.

2.4.1.4. L'accumulation du vitellus et le rôle de la granulosa

Parce que les oocytes sont complètement entourés par les cellules de la granulosa, tout apport de l'extérieur via le système circulatoire doit passer par cette couche de cellules.

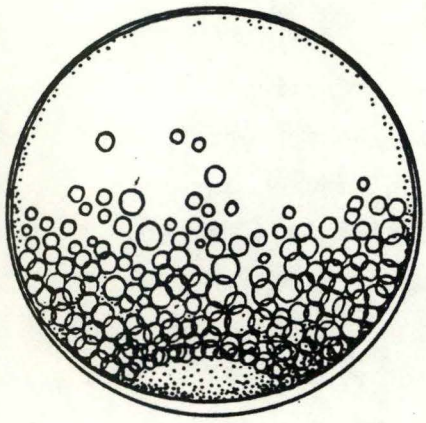


Fig 15 : Début de la différentiation bipolaire d'un oocyte ayant pratiquement terminé sa maturation chez Coregonus macrophtlamus Nous pouvons voir le disque germinal et l'accumulation de gouttelettes lipidiques contigüe. D'après SPEK (1933) in RAVEN (1961).

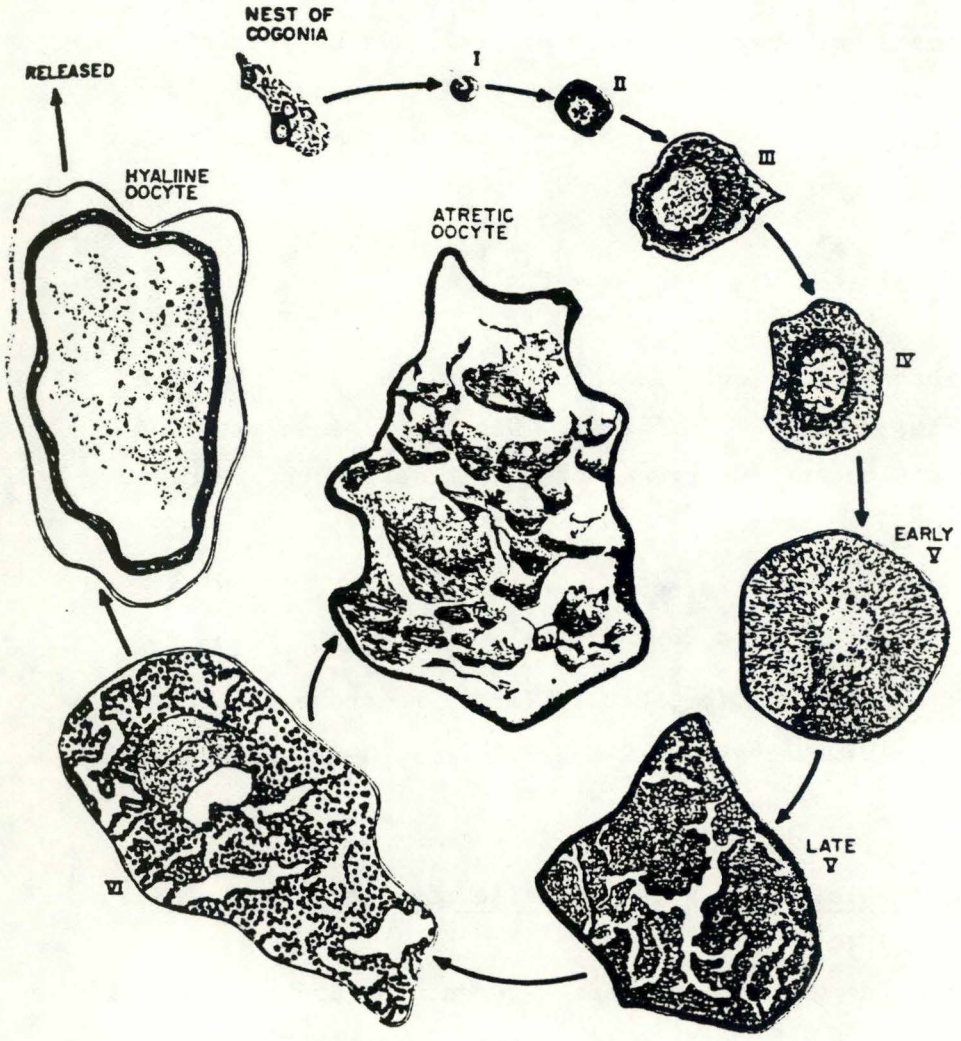


Fig 16 : Oogenèse chez la Limande. D'après HTUN-HAN (1978).

Nous sommes donc amenés à penser que les substances accumulées dans l'oocyte lors de la vitellogénèse doivent transiter par la granulosa. L'endroit de synthèse du vitellus n'est pas encore connu. Est-il synthétisé par l'oocyte, la granulosa, ou arrive-t-il intact par le système sanguin ?

En réalité, nous devons discerner deux composantes majeures dans le vitellus. Le composant lipidique accumulé le plus souvent en premier lieu et le composant à dominance protéinique accumulé à la fin de la vitellogénèse.

POLDER (1971) remarque que les cellules de la granulosa sont plates et indifférenciées au cours de l'accumulation des lipides. Il suppose donc que ces substances ne font qu'y transiter. Par contre, ces cellules changent d'apparence vers la fin de la vitellogénèse. Le vitellus protéinique serait synthétisé par les cellules de la granulosa. Il appuye cette hypothèse par l'observation suivante : juste avant l'ovulation lorsque la zona radiata de l'oocyte se ferme, on observe une accumulation de vitellus dans les cellules de la granulosa et même dans la lumière du follicule lorsque l'oocyte a été ovulé.

Néanmoins, tous les auteurs ne s'accordent pas sur ce modèle, il est possible que la vitellogénèse varie d'un taxon à l'autre. L'animal adopterait le modèle de développement qui lui conviendrait le mieux.

2.4.2. L'oocyte hyalin (fig 16).

L'oocyte devient alors hyalin ('hyaline oocyte'). Il y a, à ce stade, un accroissement très rapide en diamètre.

Les gouttelettes de vitellus fusionnent en une masse homogène. La zona radiata devient plus fine suite à cet accroissement rapide et les membranes folliculaires se rompent ; libérant l'oeuf dans la lumière de l'ovaire. Ces oocytes sont très altérés par les préparations histologiques. On les reconnaitra donc facilement à leur forme très irrégulière.

ARNTZ (1955) mentionne que l'oocyte alors toujours opaque, devient transparent. Il rapporte cela à une absorption massive d'eau, d'ailleurs responsable de l'accroissement rapide.

HTUN-MAN (1978) fait remarquer que cette absorption de fluide fait décroître le poids spécifique de l'oeuf de la limande *(Limanda limanda)* et le fait flotter ; d'autre part, le fait que les oeufs deviennent transparents peut être un moyen de lutte contre la prédation (les oeufs se développant, donneront bien sûr des alevins pélagiques).

2.4.2.1. La différenciation bipolaire

A sa taille maximale, l'oeuf voit son noyau alors toujours central, migrer vers le pôle animal.

ARNTZ (1955) remarque que les substances qu'il classe comme acides, migrent vers le pôle végétatif et les substances basiques vers le pôle animal.

DANILENKO (1973) observe que les vésicules glycogéniques migrent avec le noyau vers le pôle animal, en fusionnant les unes avec les autres.

RAVEN (1961) décrit la différenciation bipolaire chez les téléostéens comme un processus très rapide qui peut s'effectuer en moins d'une heure.
Il caractérise le pôle animal :

1. par la présence d'un micropyle ;
2. le but de la migration du noyau ;
3. l'endroit où le cytoplasme, interspercé entre le vitellus, va s'accumuler ;
4. l'endroit où les lipides vont venir se déposer juste en-dessous du cytoplasme déjà condensé autour du noyau . (fig 15).

C'est par le micropyle que les spermatozoïdes pourront pénétrer l'oocyte et féconder le noyau. Il faut mentionner que la méiose arrêtée en fin de prophase I pourra seulement reprendre après la ponte ou même après la fertilisation (FORBERG, 1982).

2.5. L'ovulation et la ponte

Les oeufs sont donc libérés de leur follicule, accumulés dans la lumière de l'ovaire, puis pondus. Tous les oeufs sont apparemment

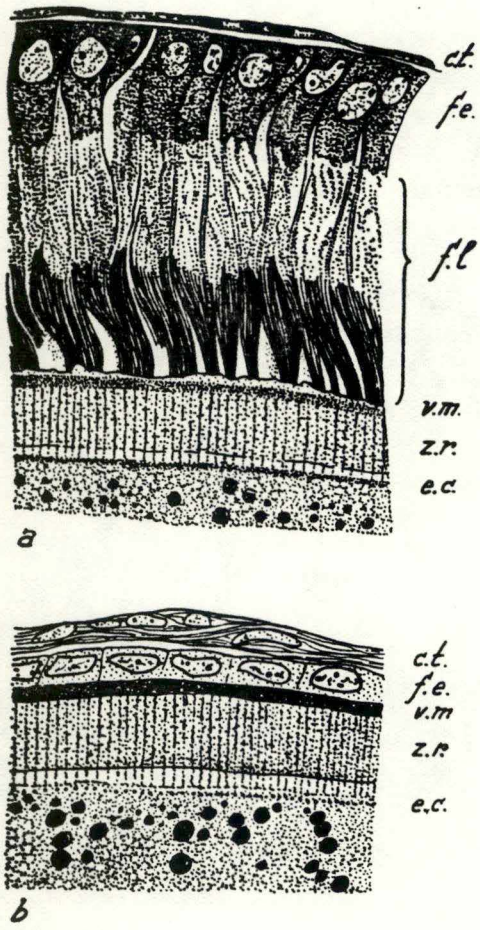


Fig 13 : Epithélium folliculaire et zona radiata d'un oocyte mature du poisson Salarias flavo-umbrinus, (a) au pôle animal, (b) au pôle végetatif, c.t. tissu conjontif, e.c. couche externe de l'ooplasme, f.e. épithélium folliculaire, z.r. zona radiata, v.m. membrane vitelline, f.l. couche fibreuse adhésive ?.
D'après Eggert (1929) in RAVEN (1961).

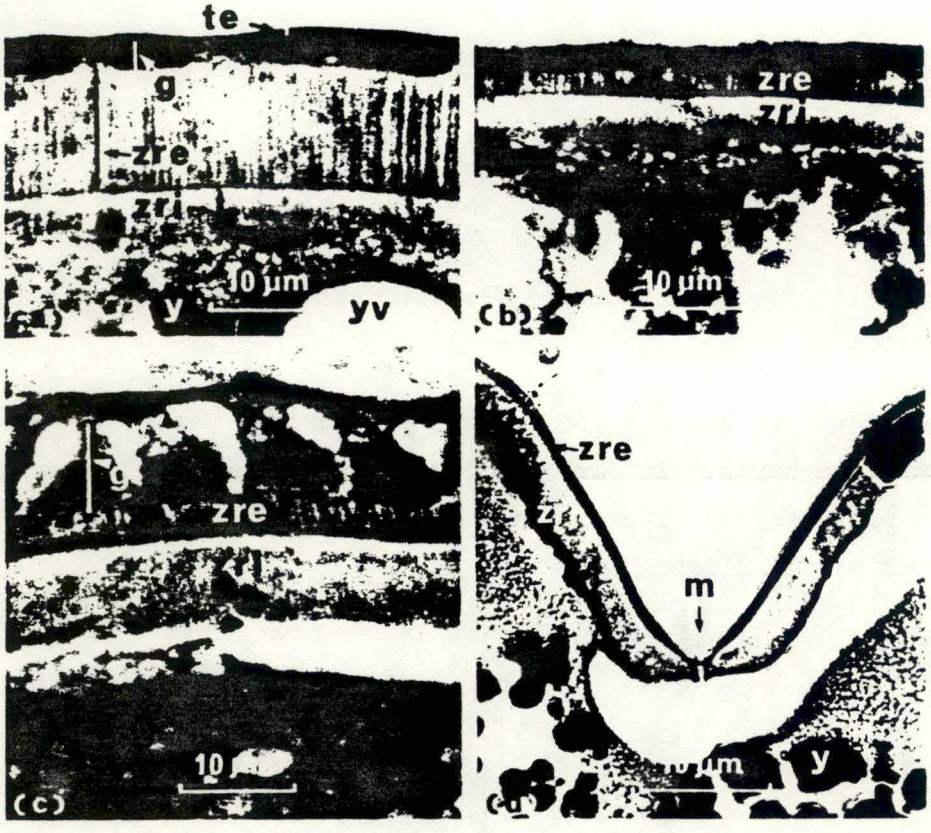


Fig 14 : Sont visibles les zona radiata, le micropyle (m), la granulosa (g), et le vitellus (y).
D'après FORBERG (1982).

libérés de leur follicule en même temps.
Le dégagement de l'oocyte de son follicule semble être dû à des cellules musculaires lisses situées dans la thèque externe et commandées par un processus endocrinien .

2.6. Le follicule

La multiplication mitotique s'est déroulée dans les tissus des replis ovariens. Mais au début de cette phase dite protoplasmique, l'oocyte va être projeté dans la lumière de l'ovaire, entraînant avec lui une couche de cellules conjonctives qui l'entourent complètement (BOWERS, 1961). Ces cellules formeront la thèque externe de l'oocyte. Cet ensemble de cellules possède toujours un réseau trophique de capillaires étant resté en communication avec l'oocyte malgré la migration dans la lumière ovarienne.

Les cellules qui s'organisent régulièrement autour de l'oocyte alors que celui-ci continue à s'accroître, sont les cellules folliculeuses. Petit à petit, se constituent les enveloppes de l'oocyte.

On y distinguera, lorsqu'elles seront toutes en place (à la fin du stade protoplasmique, tableau 2), les membranes folliculaires des membranes oocytaires (LAHAYE, 1960).

2.6.1. Les membranes folliculaires (fig 13).

a. La thèque conjonctive (theca externa) formée de cellules aplaties où circulent des capillaires sanguins issus de la tunica albuginea.
b. L'épithélium folliculaire ou granulosa ; c'est un épithélium simple dont les cellules plutôt cubiques au début, deviennent hautes et s'écartent légèrement les unes des autres. Elles prendront parfois une forme "en sablier". Ce changement de structure est lié à la secrétion d'une membrane acellulaire : la zona radiata.
L'origine de ces cellules folliculeuses de la granulosa n'est pas claire, mais du fait qu'elles ressemblent fortement aux cellules conjonctives qui entourent les cellules germinales,

BOWERS (1961) pense qu'elles proviendraient de ces cellules conjonctives qui prendraient la forme d'un fuseau pour migrer jusqu'à l'oocyte.

c. GOKHALE (1957) comprend dans les membranes folliculaires la fine couche de cellules à noyaux aplatis qui constituent l'épithélium péritéonal.

2.6.2. Les membranes oocytaires ou ovulaires (fig 14)

a.-La membrane pellucide ou zona radiata est située juste en-dessous de la granulosa et possède de fines stries transversales (d'où son nom). Elle se colore en noir à l'hématoxyline.
Cette membrane acellulaire est composée d'une couche externe (zona radiata externa : ZRE) et d'une couche interne (zona radiata interna : ZRI). Cette dernière ne se formera d'ailleurs que lors de la deuxième vitellogénèse (FORBERG, 1982).
Les stries observées dans cette membrane acellulaire auraient pour rôle de permettre les échanges métaboliques entre les cellules folliculeuses et l'oocyte (BALINSKY, 1970 in FORBERG, 1982).
L'épaisseur de ZRE et ZRI n'est pas uniforme partout : elle varie entre le pôle animal et le pôle végétatif.

-Le pôle animal est le pôle où migrera le noyau et où se développera le micropyle ; petit trou dans l'enveloppe folliculaire et oocytaire.
Le pôle végétatif est situé à l'opposé.
La ZRE est plus mince au pôle animal tandis que la ZRI est plus mince au pôle végétatif. Si l'on considère l'ensemble des deux : ZRE + ZRI, on observe une épaisseur maximale au pôle végétatif et minimale au pôle animal. FORBERG (1982) attribue l'épaisseur maximale de la ZRE au pôle végétatif à une production de glue qui deviendrait adhérente seulement une fois l'oeuf fondu, au contact de l'eau.

b.- La membrane vitelline, c'est la membrane primitive de l'oocyte, elle est séparée du vitellus par une couche très fine de cytoplasme (LAHAYE, 1960).

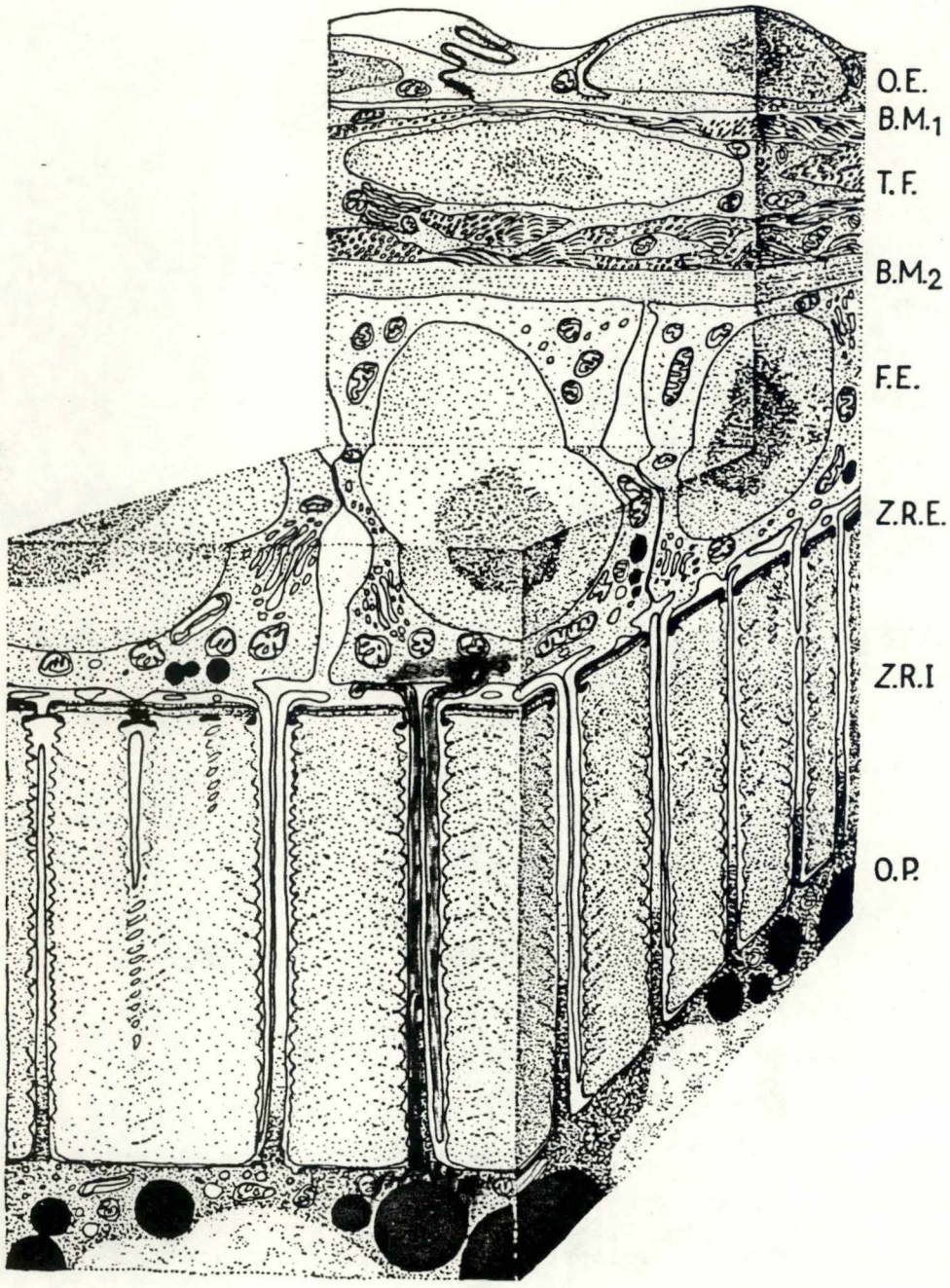


Fig 16 bis : Evolution des membranes oocytaire en microscopie électronique. BM 1, 2 membrane basale 1, 2 TF thèque folliculaire, OP ooplasme. D'après FLUGEL (1967).

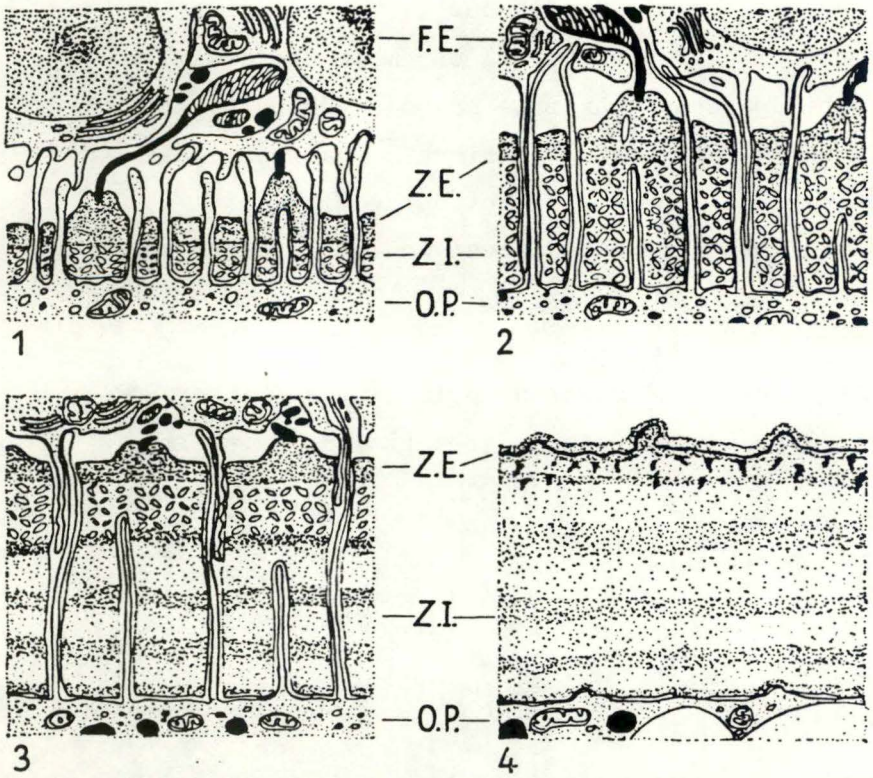


Fig 16 ter : Formation des microvillostités entre les cellules de la granulosa et l'oocyte D'après FLUGEL (1967).

2.6.3. Le rôle et la formation de l'épithélium folliculaire en microscopie électronique

Nous avons vu une description sommaire des membranes folliculaires. Nous allons nous intéresser à leur rôle depuis leur origine jusqu'à la ponte.

Les cellules folliculeuses sont donc originaires de cellules relativement indifférenciées, aplaties, contenant les organites courants, quelques gouttelettes de lipide et de glycogène. Pendant la vitellogénèse, ces cellules se structurent en épithélium, s'accroissent en taille. Les espaces intercellulaires s'agrandissent. Elles sont binuclées, contiennent de nombreux microtubules, du R.E.R., des ribosomes libres, et des complexes de golgi (HUEBNER et al.,). HIROSE (1971) crée un lien entre l'abondance de réticulum endoplasmique et la production de vitellus. De plus, il assimile la fonction de transport à plusieurs types de lysosomes particulièrement abondant dans ces cellules.

FLUGEL (1967) a effectué une étude approfondie sur l'ultrastructure des cellules folliculeuses et de l'oocyte. La zona radiata qui sépare ces deux types de cellules joue un rôle important. Nous avons vu qu'elle était constituée de deux zones, une interne et une externe (FORBERG, 1982) et que les striations longitudinales observée en optique sont en fait des pores faisant communiquer la granulosa et l'oocyte. Au fur et à mesure du développement de la zona radiata s'installent des microvillosités des cellules de la granulosa et de l'oocyte à l'intérieur de ses "pores canals". (fig 16 ter). Ces microvillosités sont contigues pour les deux cellules et de ce fait les échanges métaboliques (par l'intermédiaire de lysosomes) sont très intenses (Fig. 16 bis).

La cytoarchitecture de ce follicule ovarien change peu avant la ponte. Les microvillosités disparaissent progressivement (FLUGEL, 1967). Le réticulum endoplasmique change d'aspect. Ses extrémités se transforment en citernes. Le nombre de lysosomes diminue (HIROSE, 1971). La substance stockée dans les citernes endoplasmiques serait de nature protéïnique. Il transiterait par le golgi qui le secon-derait sous sa forme finale. FLUGEL (1971) pense que ces substances

viennent obstruer les pores de la zona radiata, alors que HIROSE (1971) n'a rien observé de pareil. La zona radiata interna formera la partie solide de la capsule de l'oeuf ovulé.

HIROSE (1971) remarque une accumulation de substances lipidiques pendant l'ovulation. Il pense que ces substances pourraient être, à l'instar du follicule des mammifères, impliqué dans la synthèse de stéroïdes.

D.SLÖLLÖSI et al. (1978) remarquent qu'au moment de l'ovulation les cellules folliculaires de la truite sont morphologiquement très semblables à des muscles lisses ; cela est confirmé par leur comportement morphologique.

HTUN-HAN (1978) déclare qu'il est statistiquement impossible de capturer une limande mature ayant toujours ses oeufs, car celle-ci lors de sa capture hors de l'eau par le filet, expulse ses oeufs avec puissance : "No matter how gently this is done".

BOWERS et HOLIDAY (1961) mentionnent chez *Clupea harengus* L. que les cellules composant l'oviducte, normalement cubiques, mesurant de 5 à 8 um de hauteur, s'agrandissent (25-40 um), deviennent cylindriques et cela juste avant la ponte. Elles secrètent une susbstance dont les oeufs s'imprègnent lors de leur passage. Le rôle de cette substance n'est pas exactement connu, mais il semblerait qu'elle serve à maintenir les oeufs unis les uns aux autres.

BRUMMETT et al. (1982) constate la présence d'un ovisac chez *Fundulus heteroclitus*. Cet ovisac permet le dépôt cyclique des oeufs même si l'oogénèse est asynchrone. Il observe des cellules spéciales d'apparence secrétrice dans l'oviducte. Il leur attribue la fonction de lubrification pour le transfert des oeufs.

2.7. Dégénération post-ovulatoire du follicule ou corpus atreticum post-ovulationis

Les cellules de la thèque et de la granulosa se sont débarrassées de l'oocyte et restent donc dans l'ovaire. Elles prennent l'apparence d'une poche vide plissée, insérée entre les oocytes résiduels.

L'ensemble de ces cellules est appelé corpus atreticum post-ovulationis. Ces cellules sont appelées à disparaître. Elles vont donc progressivement prendre un aspect indifférencié et se confondre avec le reste des cellules à apparence fibroblastique.

Dans certains cas, ces cellules semblent rester en activité un certain temps. Elles restent hautes et chargées de pigments. De par leur apparence à ce stade, certains auteurs leur font jouer un rôle de secrétion de stéroïdes et les appelent corpus luteum post-ovulationis (GOKHALE, 1957).

2.8. Dégénération pré-ovulatoire des oeufs ou corpus atreticum pré-ovulatoire

Nous avons vu ce qu'il advenait des follicules ovulés, nous allons voir maintenant ce qu'il advient des quelques oeufs qui entrent en résorption sans avoir été ovulé. Cela est observé chez environ 10 % des femelles de *Clupea harengus* L. (BOWERS, 1961), ce n'est donc pas un phénomène général.

Le processus de cette résorption se marque tout d'abord par la lyse et la résorption du vitellus à la périphérie de l'oocyte.

Le chorion (les membranes folliculaires et ovocytaires) de l'oeuf se scinde à plusieurs endroits et tombe par portion dans la masse vitelline.

Les cellules de la granulosa prolifèrent, entrent dans l'oocyte et y effectuent la phagocytose du vitellus (GOKHALE, 1957) simultanément avec les cellules sanguines provenant de vaisseaux sanguins déchirés pendant l'ovulation, si il y a eu ponte. Certains auteurs attribuent parfois une fonction endocrinienne à ces oocytes dégénérescents et leur donnent la dénomination de corpus luteum pré-ovulationés.

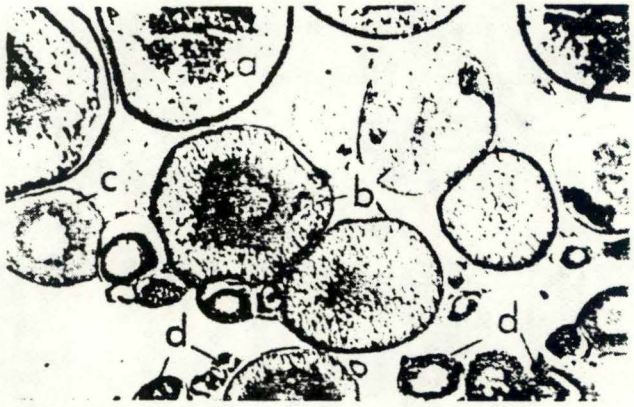


Figure 17 Structure histologique de l'ovaire de l'ablette en III-e stade de maturation, pêchée dans le lac littoral Tabacaria le 20 Decembre 1962 (longueur sans C 11.2 cm. poids du corps 17,8 g): a) ovules presque mûrs, b), c) et d) ovocytes en diver stade de développement (ob. 6 ×, oc. 6 ×; microphoto M. Papadopol)

D'après PAPADOPOL (1968).

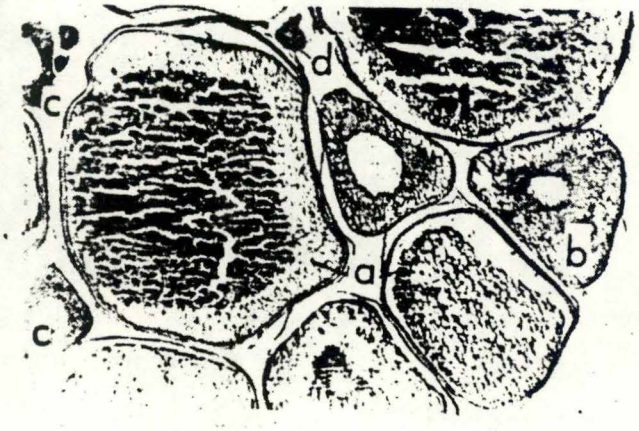


Figure 18 Structure histologique de l'ovaire de l'ablette en IV-e state de maturation, pêchée au debut de la reproduction (11 Mai 1962) dans l'étang Jijila (longueur sans C 12,5, poids du corps 21 g): a) ovules mûrs; b), c) et d) ovocytes en divers stades de développement (ob 6 ×, oc 6 ×; microphoto M. Papadopol)

D'après PAPADOPOL (1968).

2.9. Données concernant l'ablette *Alburnus alburnus* L. (fig 17, 18).

PAPADOPOL (1968) donne une évolution très grossière des oocytes de l'ablette : il les classe en 4 catégories :

1. Ovules mûres ou presque avec une grande quantité de vitellus et mesurant de 0,5 à 1,3 mm. Ils représentent en moyenne 44,7 % des éléments.
2. Grandes oocytes avec un cytoplasme riche en vacuoles claires ayant un diamètre de 0,3-0,8 mm.
3. Petits oocytes aux vacuoles périphériques disposées sur 1-2 rangées, au diamètre de 0,1-0,2 mm.
4. Oocytes très petits, au début de la croissance avec un cytoplasme intensément basophile et sans vacuoles, diamètre inférieur à 0,1 mm.

Les oocytes 2,3 représentent 55,3 % de la fécondité restante (absolue). Les très petits oocytes (4) ne participent pas à la ponte de l'année en cours.

Le type de ponte de l'ablette est asynchrone et les oocytes 2,3 se développent donc chaque fois que ceux de la catégorie 1 ont été pondus. Il y a environ 15 jours entre chaque ponte. On observe 2-3 pontes en général et plus rarement 4-5 pontes successives à la première.

ETESSAMI (1982) décrit très superficiellement le cycle reproducteur de l'ablette. Les stades avancés d'oogénèse n'ont pas été observés en raison du nombre limite de prélèvements effectués.

Aucune information caractéristique n'est à retirer de ce travail, si ce n'est qu'il observe au cours de sa période de prélèvements, quelques cas d'atrésie folliculaire parmi les cinq poissons femelles traitées histologiquement.

Tableau 3 : Liste des auteurs ayant publiés des tables de maturation

D'après HILGE (1977).

Author	Date	Number of maturity stages	Fish species
HEINCKE	1898	8	herring
MAIER	1906	8	all species
BROCH	1908	6	herring
HJORT	1910	7	herring
JOHANSEN	1924	8	herring
GRAHAM	1924	6	cod
BÜCKMANN	1929	4	all species
EHRENBAUM	1930	8	herring
POULSEN	1931	8	cod
IVERSEN	1934	7	cod
SIVERTSEN	1937	4	cod
AASEN	1952	8	herring
NAUMOW	1956	6	herring
GOKHALE	1957	7	whiting, Norway pout
SOROKIN	1957	6	cod
BERNER	1960	8	cod
POLDER	1961	8	herring
BOWERS and HOLLIDAY	1961	7	herring
ANONYMOUS	1962	8	herring
FAO	1965	8	all species

Tableau 4 : Description comparative entre trois tables de maturation

MAIER (1906). NAUMOW (1956). SIVERTSEN (1937). D'après HILGE (1977).

Description of the maturity stage	MAIER	NAUMOW	SIVERTSEN
ovary translucent, ovocytes transparent, not recognizable to the naked eye,	I juvenile	I juvenile	I immature
ovary opaque, small crystal clear ovocytes,	II rest	II preparation	
ovary and ovocytes not transparent, ovocytes at the beginning of vitellogenesis,	III preparation	III ripening	
ovary not transparent, ovocytes filled with yolk,	IV crowding	IV ripe	II ripening
ovary fills body cavity, few diaphanous ripe eggs,	V elongation	V spawning	III ripe
ovary translucent, eggs transparent,	VI ripe		
ovary shortened, translucent opaque, slimy content, transparent and whitish eggs,	VII halfspent	VI spent	IV spent
ovary opaque, ovary walls slack, residual eggs	VIII spent		

Tableau 5 : Caractéristiques pour la détermination du stade de maturité des ovaires de poissons téléosteens. D'après HILGE (1977).

I. Macroscopical
  A. Ovary
    1. Shape, color, transparency, elasticity,
    2. Developmental state of blood vessels,
    3. Ratio ovary weight/body weight,
    4. Filling of the body cavity: a. ovary length/cavity length,
       b. ovary height/cavity height.
    5. Development of the ovary lumen, filling with ovarian fluid.
  B. Germ cells
    6. Shape, diameter, transparency, color,
    7. Color of the vitellus,
    8. Separability of the different groups of ovocytes by their diameter,
    9. Degree of spawning,
    10. Presence of residual eggs.

II. Microscopical
  A. Ovary
    11. Changes in the ovary membrane,
    12. Formation of follicles.
  B. Germ cells
    13. Oogonial divisions,
    14. Developmental stages of the ovocytes.

III. Chemical
    15. Contents of dry matter, moisture, protein, fat ash, chloride, vitamins, free amino acids, and steroid metabolites in ovary and ovocytes.

3. La maturation de l'ovaire

Nous allons donc voir parallèlement à la classification "arbitraire" du développement de l'oocyte une classification tout aussi arbitraire du développement de l'ovaire. La maturation de l'ovaire n'est due en grande partie qu'à celle des différents oocytes. Ces deux parties sont complémentaires et peuvent se superposer à différents moments.

Tout comme pour l'oogénèse, nous allons rencontrer une grande disparité dans la littérature concernant la maturation de l'ovaire.

Volker HILGE (1977) a résumé les systèmes de classification utilisés par différents auteurs depuis 1898. La liste de ces auteurs les plus courants (ils sont loin d'y être tous) et des tables de maturation sont représentées au tableau 3.
Lui-même en propose une nouvelle - pourquoi pas ? - Elle se veut simplifiée, ne comporte que quatre stades et est susceptible de s'appliquer à tous les poissons ovipares. Cette table ne tient compte que de critères simples rencontrés couramment et évite ainsi les erreurs d'interprétation des différents stades de maturation. HILGE (1977) reprend les données de trois auteurs pour montrer ainsi les confusions qui peuvent naître si l'on utilise l'un ou l'autre système de classification et si l'on veut ensuite comparer le tout . (tableau 4).
Il reprend donc le tableau 5 , la liste des caractères courants pour la détermination des stades de maturité. Ces caractères sont loin d'être constants parmi toutes les espèces, et ne sont donc pas absolus.

Alors que HILGE (1977) tend à simplifier la littérature en un système de classification standard, DANILENKO (1973) introduit une phase supplémentaire, la phase E qu'il subdivise en E1, E2, E3 pour le gardon. Cette phase va de la fin de l'accumulation du vitellus à la migration du noyau au pôle animal.
La raison invoquée est de pouvoir mieux suivre le développement des ovaires justement à la période la plus critique. En ayant une idée exact de l'état de maturation, il pourra ainsi beaucoup mieux tirer parti de techniques modernes employées en pisciculture telles que les

Tableau 6 : Proposition d'une nouvelle table de maturation à 4 stades

D'après HILGE (1977).

Classification	Stage of ripeness	Developmental status of the ovocytes	Developmental status of the gonad	Criterion for the stage of ripeness
I	juvenile	oogenesis from oogonium to primary oocyte with follicle and zona radiata externa	genital ridge to definite gonad	gonads of all developmental stages, germ cells transparent
II	ripening	vitellogenesis	elongation of the ovary	opaque ovocytes
III	running ripe	ovulation, bipolar differentiation of plasm		transparent ripe eggs
IV	spent	development of a new generation of ovocytes with vacuoles	slack, shrinking ovary, regeneration	residual eggs

ovulations et pontes déclenchées par extraits d'hypophyse ; le rendement ainsi obtenu pour le nombre d'oeufs et leur viabilité (dépendant fortement de la quantité de vitellus stocké) est nettement amélioré.

Nous voyons donc que le nombre de stades attribué par chaque auteur à chaque espèce dépend essentiellement de l'espèce envisagée et du but poursuivi par l'auteur.

Faire un inventaire des systèmes de classification que nous avons à notre disposition serait trop long et dénu é d'intérêt. Nous avons donc choisi le système de classification qui répondrait le mieux aux objectifs de ce mémoire.

Etant limité par le temps et les échantillons, un système de classification à 4 stades sera suffisant pour décrire nos résultats et les interpréter. Cela devra évidemment se confirmer par la suite.

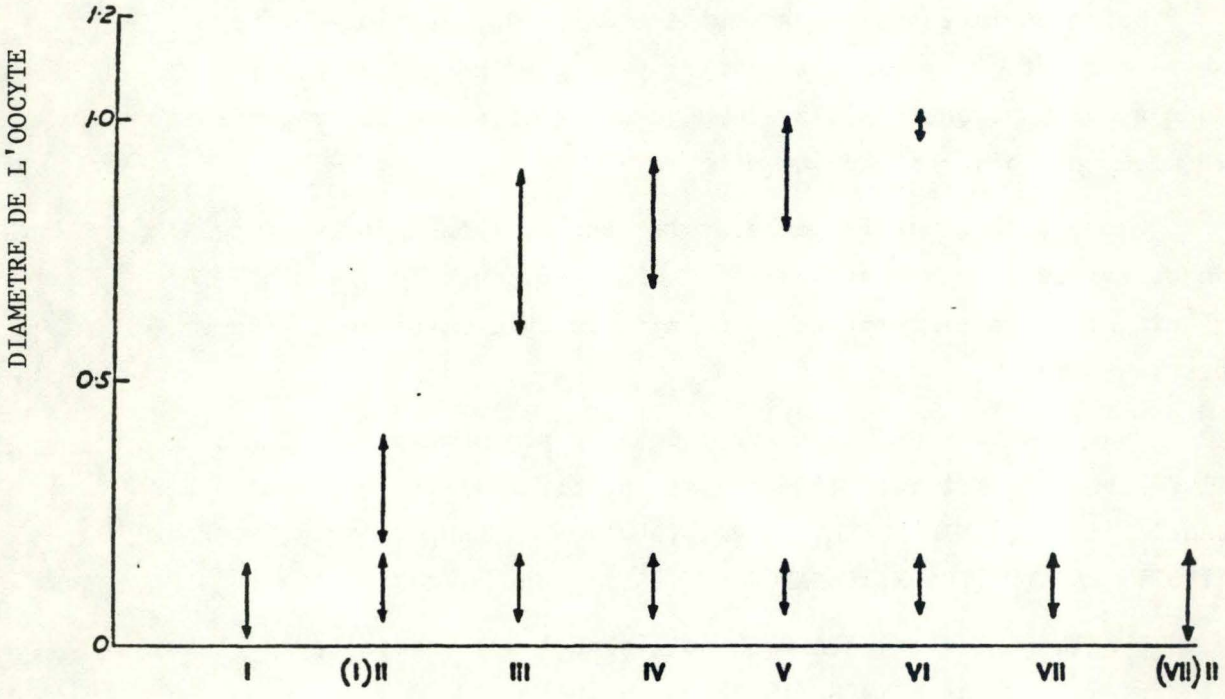
Nous allons nous baser sur l'échelle proposée par V. HILGE (1977) tout en faisant référence aux particularités mentionnées par DADZIE (1974), SEID-RZAYEV et al. (1974), DANILENKO (1973), GOKHALE (1957), LAHAYE (1960), PAPADOPOL (1968).

- SEID-RZAYEV et PAPADOPOL utilisent les 4 stades de la classification de MEYYEN (1939).
- DADZIE utilise 6 stades.
- GOKHALE et LAHAYE utilisent 7 stades.
- DANILENKO divise le 3ème stade de MEYYEN en 3 (E1, E2, E3).

Le tableau 6 résume les critères utilisés par HILGE pour sa classification. Différentes approches sont utilisées : l'approche histologique et macroscopique des oocytes et l'approche histologique et macroscopique au niveau de la gonade.

3.1. Stade I

L'oogénèse a commencé dans la simple gonade encore immature. Elle se développe de simple crête génitale (Chap. 1 - Embryologie) à la forme définitive de la gonade mature. L'oogénèse part, comme on l'a vu précédemment de la cellule germinative jusqu'au stade de la cellule bien développée avec son follicule, sa zona radiata ; en fait, enfin de la phase protoplasmique.



ECHELLE DE HJORT

Fig 19 : Classe de taille d'oocytes présents dans l'ovaire pour chaque stade de l'échelle de HJORT . D'après DADZIE (1974).

Il est évident que dans cet ovaire arrivé en fin de ce stade I se trouvent tous les oocytes en différentes phases de développement depuis les cellules germinatives secondaires disposées en nids épars jusqu'aux oocytes en "resting phase" (Fig. 19). L'ovaire, à ce stade, n'a jamais pondu ; il est caractéristique d'une femelle juvénile arrivant seulement à maturité sexuelle.

DADZIE (1974) inclut dans ce stade deux des siens ;

Le"stade 1": ovaire pas complètement developpé, ressemblant à 2 filaments : macroscopiquement, il est impossible de déterminer le sexe de l'animal. Une analyse histologique permet d'observer des cellules germinatives, des oogones encore petits. Ce stade dure très peu de temps et est caractéristique du tout jeune poisson.

Le"stade 2" : la majorité des cellules se situent vers la fin du stade protoplasmique et ont atteint des tailles plus élevées : elles sont discernables macroscopiquement.

GOKHALE (1957) et LAHAYE (1960) divisent le premier stade de HILGE en trois :

Le premier peut être caractérisé par le passage de la phase synaptique des différents ovocytes de l'ovaire immature, c'est-à-dire l'accomplissement de la première prophase méiotique.

La deuxième correspond à la disposition périphérique des nucléoles et à l'agrandissement considérable du noyau.
Fait peu commun, GOKHALE place dans ce stade des ovaires qui ont déjà pondu et qui se trouvent en resorption. Ceci voudrait clairement dire que tous les stades ultérieurs de développement seront susceptibles de participer à la ponte de l'année. Cette observation vaut seulement pour *Gadus merlangus* L. et *Gadus esmarkii Nilsson*. En général, les autres espèces doivent acquérir une maturation plus poussée pour participer à la ponte. Leurs cellules doivent avoir terminé la phase protoplasmique pour devenir matures dans l'année. Cette observation étonnante s'éclaircira lors du stade IV

Le troisième stade se caractérise par un accroissement modéré de la taille de l'oocyte dû aux inclusions protoplasmiques. La fin de ce stade correspond au "resting stage" des oocytes les plus avancés.

3.2. Stade II

Il comprend tout le processus de vitellogénèse. Sont donc présents dans l'ovaire : les cellules germinatives disposées en nids, les cellules en phase protoplasmique, les cellules en "resting stage" qui constitueront le potentiel reproductif pour les années à venir, et les cellules en maturation, qui accumulent le vitellus.
Cette accumulation se fait de façon synchrone pour certains poissons : pour l'alose marocaine *Alosa alosa* L. d'après LAHAYE (1960), pour le gardon *Rutilus rutilus carpicus* d'après SEID-RZAYEV (1974), pour la limande *Limanda limanda* (L.) d'après HTUN-HAN (1978) et de façon asynchrone pour les poissons à ponte sériée (en général) : pour l'ablette *Alburnus alburnus* L. d'après PAPADOPOL (1968).
Dans un premier cas, les oocytes arrivent à maturité tous en même temps et la ponte s'effectue en une fois. Pour le second cas, la croissance asynchrone provoque une résorption plus grande après la première ponte conjointement à un nouveau développement.

Cet accroissement rapide des oocytes provoque une augmentation du volume de l'ovaire. Les oocytes sont toujours opaques.

GOKHALE (1957), LAHAYE (1960) divisent ce stade en deux, les stades 4 et 5". Les caractéristiques de maturation sont les mêmes.

DADZIE (1974) divise ce stade en deux, "stade 3 et 4"

3.3. Stade III

Il comprend la ponte des oeufs. Les oocytes sont devenus transparents, phénomène dû à leur grande absorption d'eau (stade hyalin).

GOKHALE (1957) remarque que chez *G. merlangus* L., cette étape dure 3-4 mois. Le nombre de follicules vides trouvés dans les ovaires ne cesse de s'accroître pendant cette période.

La phase 5 de DADZIE est équivalente à ce stade III.

3.4. Stade IV

Restitution des travées en résorption des follicules et des oeufs non pondus. Des vacuoles réapparaissent dans les oocytes. L'ovaire a un aspect flasque et flétri.

Les follicules sont fortement contractés sous l'influence des fibres élastiques du tissu conjonctif. La basophilicité de celui-ci témoigne de son activité. Les cellules folliculeuses s'hypertrophient et se disposent en plusieurs couches.

La fin de ce stade coïncide avec un nouveau développement. De ce fait, l'ovaire se trouve dans cet état intermédiaire entre le stade IV et le stade II; on l'appelera parfois IV-II.

Tilapia mossambica possède un "cycle" reproducteur pratiquement continu. Vitellogénèse et résorption sont donc associés pendant une grande partie de l'année. Ce poisson bénéficie du climat tropical et a donc toujours des conditions optimales de température et de photopériode.

GOKHALE (1957) décrit les mêmes phénomènes dans son stade 7. La tu nica albuginea s'épaissit, de nombreuses cellules sanguines sont visibles, conséquence directe des hémorragies de la ponte.

La résorption observée chez *G. merlangus* et *G. esmarkii* au stade I n'est pas en fait signe de ponte. Ces poissons atteignent leur maturité à 2 ans, mais à la fin de la première année, ils montrent des gonades d'aspect flétri et flasque. Elles ne contiennent néanmoins aucun follicule vide, preuve que le poisson n'a pas pondu. HICKLING (in GOKHALE) a appelé ces poissons presque matures mais ne participant pas à la ponte : des "adolescent fishes".

3.5. Le corpus luteum

Dans un ovaire, juste après la ponte, il y a un grand nombre de follicules vides mais aussi des oeufs non pondus qui commencent leur résorption. Dans ces derniers, la granulosa prend l'apparence d'un syncitium puis elle se décompose en cellules individuelles libres (GOKHALE, 1957).

La taille et le nombre de ces cellules augmentent fortement, le noyau s'arrondit, montre deux nucléoles et un cytoplasme très basophile.

Les membranes oocytaires se rompent à plusieurs endroits et les cellules de la granulosa pénètrent l'oocyte et commencent à le phagocyter. Certaines cellules sanguines contribuent aussi à la résorption.

Jusqu'ici rien de bien nouveau mais GOKHALE remarque que le follicule présente une apparence glandulaire. Cela a déjà été observé plusieurs fois auparavant. Ces cellules folliculaires seraient appelées "cellules lutéales".

Dans une étape ultérieure de résorption, l'ensemble des cellules de la granulosa, du follicule, du tissu conjonctif constitueraient le corpus luteum.

L'apparence glandulaire (cell pearls) et la présence de cellules sanguines font penser à GOKHALE et à HOAR (1955) que cet ensemble de cellules doit assurer une fonction endocrine.

Ceci dure peu longtemps et laisse une trace jaune dans le tissu ovarien.

BOWERS et HOLLIDAY (1961) n'ont rien pu observer de semblable pour *Clupea harengus* L. Ce n'est donc pas un phénomène général.

4. Régulation endocrinienne

Cette régulation agit à tous les niveaux : depuis la différenciation sexuelle jusqu'au déclenchement de la ponte ; c'est elle qui régit tout ou presque.
Il est donc intéressant, pour comprendre le fonctionnement des mécanismes vus de manière fort descriptive dans les parties précédentes, de faire un petit tour d'horizon.

4.1. Divergence évolutive

Les expériences effectuées sur les poissons ont souvent été faites à l'aide d'extraits hypophysaires de différentes origines.

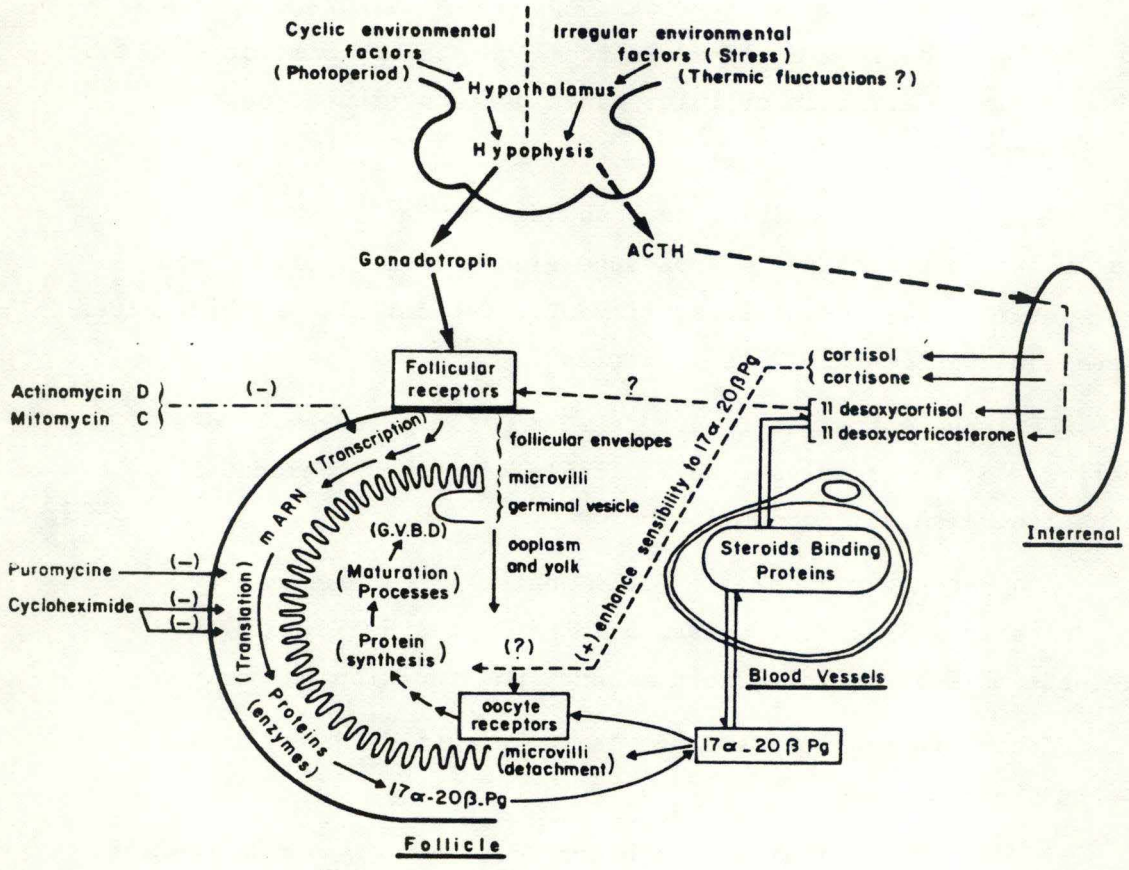


Fig 20 : Schéma hypothétique décrivant le control endocrinien de la maturation de l'oocyte.
D'après JALABERT (1976).

R. SALESSE et al. (1978) ont décelé une vitesse de sédimentation différente des sous-unités de GTH humaine (hormone gonadotrope) et de poisson. TAN E.S.P. et S.M. DODO (1978) ont analysé les extraits hypophysaires de 35 espèces de poissons et ont observé de nombreuses différences de composition.

Ces différences ne pouvaient, en aucune manière, être corrélées avec la phylogénie des poissons.

Ceci illustre les différences de mécanismes endocriniens rencontrés entre l'homme et les poissons, et entre les poissons eux-mêmes (SUNDARARAJ avec H. fossilis et JALABERT avec la truite arc-en-ciel Salmo gairdneri).

4.2. Différenciation sexuelle

TAKASHIMA et al. (1980) ont étudié la différenciation sexuelle chez la truite arc-en-ciel *(Salmo gairdneri)*. Ce poisson reste à un stade indifférencié pendant toute la période de résorption du vitellus de réserve. Deux mois après la fertilisation, une moitié des individus montrent des gonades en méiose. Ces gonades vont rapidement évoluer en ovaire. La deuxième partie des individus ne montrent pas d'activité de méiose. Ce processus se déclarera plus tard, avec apparition du spermiducte et des cellules de sertoli.

M.P. SCHREIBMAN, K.D. KALLMAN ont déduit de leur expérience sur *Xiphophorus masculatus* que le sexe et la maturation sexuelle sont liés à un gène qui contrôlerait la secrétion de GTH hypophysaire. Ce gène a pu être mis en évidence par l'existence d'allèles dominants et récessifs.

YNTEMA (1981) a soumis des oeufs de *Chilydra serpentina* à différentes températures d'incubation pendant la période critique où le sexe est sensible à la température. Une incubation à 20 et 30°C donna des femelles. Une incubation à 26°C donna 99 % de mâle. Les ovaires des oeufs incubés à 20°C sont toutefois moins développés que ceux incubés à 30°C.

D'autre part, REMACLE, DELACRE, HARISSON, JACQUET (1977) étudièrent l'influence de l'hypophyse sur la différenciation sexuelle et sur la maturation des cellules germinales dans les premiers stades. La parabiose et les injections d'extraits d'hypophyse sont les deux techniques d'approche de ce problème.

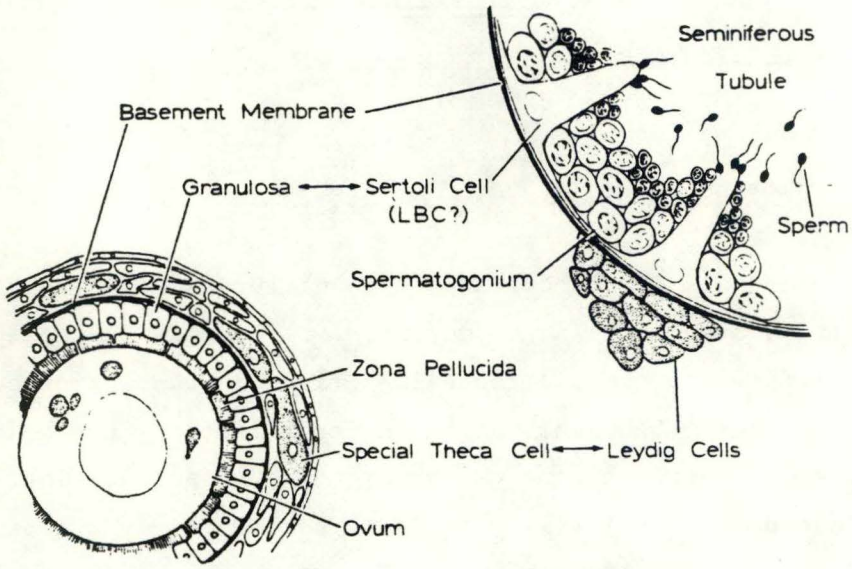


Fig 21 : Schéma montrant les sites de synthèse de stéroides pour les téléostéens.
(LBC lobule boundary cell)
D'après W.S. HOAR, Y. NAGAHAMA (1978).

Ces auteurs ont remarqué, en présence d'androgène, une différenciation spontanée des oogonies d'ovaire en premier stade du spermatozoïde (testostérone). Les raisons de cette différenciation ne sont pas connues mais montrent le rôle primordial des hormones sur la différenciation sexuelle.

4.3. Recrutement des oocytes en phase protoplasmique

C.B. JORGENSEN (1974) travaillant sur *Bufo bufo bufo* (L.) a mis en évidence l'importance de l'ovaire lui-même sur le développement et la maturation des travées oocytaires. En effet, l'action des hormones hypophysaires (GTH) est différente suivant l'état de maturation de l'ovaire.

La GTH déclenche la vitellogénèse des oocytes protoplasmiques à condition qu'il n'y ait plus d'oocytes trophoplasmiques dans l'ovaire. Au cas où il y aurait des oocytes en résorption, cette résorption est accélérée. La GTH, sur les oocytes trophoplasmiques, maintient la vitellogénèse en cours et ne provoque pas le recrutement des oocytes protoplasmiques en oocyte trophoplasmiques.

Cette action différente de l'hormone suivant les stades de l'ovaire indique clairement l'effet de "feed-back" de celui-ci.

4.4. La maturation de l'oocyte

4.4.1. Shéma général

Le modèle présenté à la figure est surtout basé sur les travaux effectués sur la truite arc-en-ciel *S. gairdneri* par JALABERT, BRETON, BRY (1972), JALABERT, BRETON (1973), JALABERT (1976).

4.4.1.1. Régulation directe

Les facteurs extérieurs (température et photopériode) agiraient sur l'hypothalanus qui agirait sur l'hypophyse, laquelle secrète la GTH. J. PEUTE (1978) remarque une accumulation de GTH au niveau de citerne de reticulum dans les cellules gonadotropes de l'hypophyse et obtient une corrélation positive entre la décharge de cette hormone et le début de la vitellogénèse.

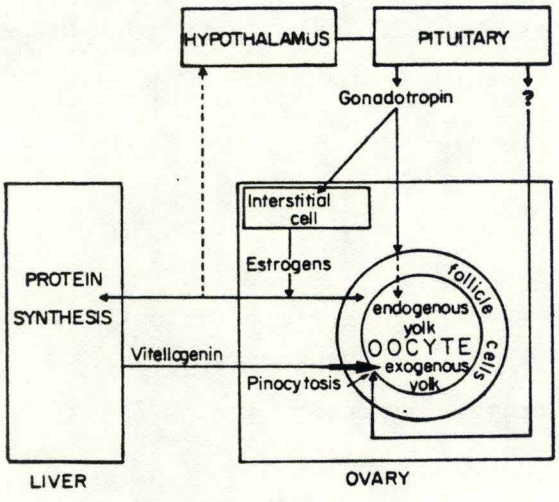


Fig 22 : Schéma général montrant les interactions qui interviennent lors de l'accumulation du vitellus D'après UPADHAY et al. (1978).

Cette GTH agit au niveau des récepteurs du follicule de l'oocyte. Elle induit la synthèse, par le follicule, d'un stéroïde actif : la 17 α, 20β Pg. par le shéma classique de transcription. HOAR et NAGAHAMA (1978) ont découvert certaines cellules de la thèque interne qui seraient la principale source de stéroïde (Fig.21). Ce stéroïde induit la synthèse du vitellus dans l'oocyte.

4.4.1.2. Régulation indirecte

Il interviendrait aussi deux autres sortes de stéroïdes non efficaces par eux-mêmes, mais qui auraient une action indirecte non moins importante.

Il existe, dans le sang, des protéines qui se lieraient aux stéroïdes et qui notamment empêcheraient la 17α 20β Pg. d'exercer son effet.

- Les stéroïdes 11 désoxycortisol et 11 désoxycorticostérone (non actifs par eux-mêmes) se lieraient avec les protéines liantes du sang. Cela saturerait ces "stéroïdes binding protein" et rendrait plus disponible la 17α 20β Pg. par simple déplacement d'équilibre.
- Un autre groupe de stéroïdes (cortisol et cortisone) influencerait la réceptivité de l'oocyte à la 17α 20β Pg. de manière positive.

Ces deux mécanismes favorables à une accumulation de vitellus, seraient sous la dépendance de l'ACTH qui serait libérée par l'hypophyse lors de stress. Cela reste encore à démontrer.

4.4.2. L'accumulation de vitellus

Elle se fait de deux manières. RAVEN (1961) fait intervenir l'accumulation de vitellus exogène dans une première phase de maturation et la synthèse de vitellus par l'oocyte achèverait la maturation. UPADHYAY et al. (1978) remarque que la GTH hypophysaire déclenche la vitellogénèse endogène tandis que la vitellogénèse exogène ne peut être déclenchée que par un extrait complet d'hypophyse. Celle-ci contiendrait donc une hormone inconnue qui provoquerait une pinocytose intense de la membrane de l'oocyte (Fig. 22).

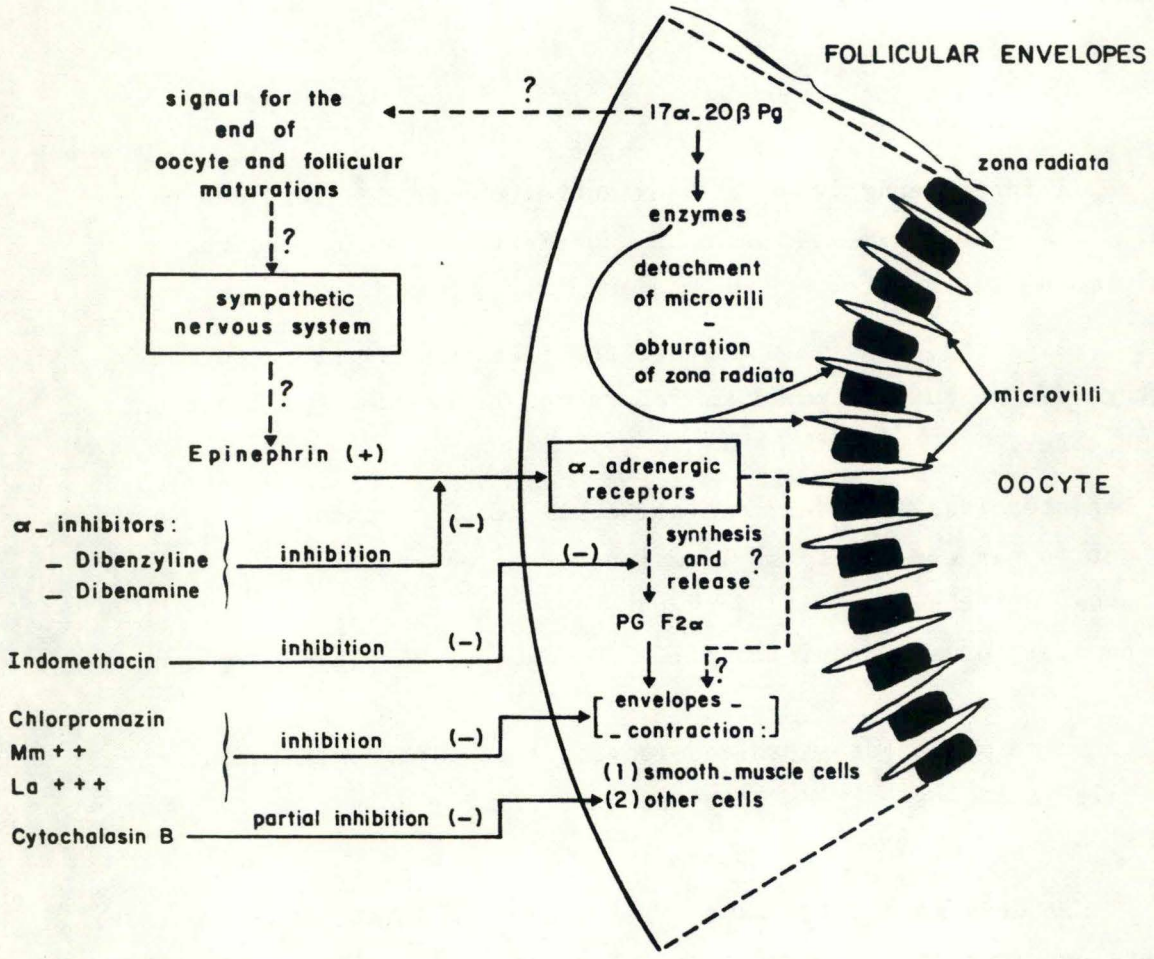


Fig 23 : Schéma hypothétique decrivant le controle de l'ovulation chez la truite arc-en-ciel. D'après JALABERT (1976).

CAMPBELL (1978) confirme le contrôle de l'hypophyse sur l'incorporation de vitellus. REMACLE et al. (1977) observent que, chez les ovipares tétrapodes, l'hormone gonadotrope stimule la vitellogénèse hépatique, qui transportée jusqu'à l'ovaire est métabolisée et disposée sous forme de vitellus.
Le foie intervient donc dans l'accumulation de vitellus d'origine exogène.

CRIM et IDLER (1978) corrèlent une augmentation d'oestradiol et de vitellogénèse avec une accumulation de vitellus. Ils constatèrent en outre que le niveau de GTH ne fait qu'augmenter pendant la vitellogénèse, pour atteindre un taux maximum avant la ponte.

On peut conclure de ces différentes informations que :

- Une augmentation de secrétion hypophysaire déclenche la vitellogénèse.
- La première vitellogénèse en cours sera la vitellogénèse exogène (RAVEN, 1961) dont serait responsable un facteur hypophysaire non encore isolé (UPADHYAY et al., 1978). Le foie serait un intermédiaire indispensable dans ce circuit (REMACLE et al., 1977).
- CRIM et IDLER (1978), FOSTER et al. (1978) remarquent que le taux de GTH s'accroît jusqu'à la ponte. Cette hormone serait, entre autre, responsable de la vitellogénèse endogène.

4.5. L'ovulation

Une fois la vitellogénèse terminée, le processus d'ovulation va être déclenché. JALABERT (1976) a publié une hypothèse de schéma d'ovulation qui devra encore se confirmer par des observations ultérieures (Fig. 23)

Ce schéma, établi à partir d'expérimentations sur la truite, dissocie le processus de maturation et d'ovulation : les deux ne pouvant être déclenchés par les mêmes facteurs.

La $PGF_{2\alpha}$ (prostaglandine) serait responsable de l'ovulation par le chemin suivant : le système nerveux sympathique recevrait un signal de fin de maturation de l'ovaire qui stimulerait les récepteurs α-adrénergiques du follicule. Cela provoquerait la synthèse

ou le lâchage de prostaglandine($PGF_{2\alpha}$) qui à leur tour déclencheraient la contraction des cellules musculaires lisses des enveloppes folliculaires et l'expulsion de l'oeuf nu.

Dans des études ultérieures, FOSTER et al. (1978), CRIM et IDLER (1978) ont dosé des taux maxima de GTH juste avant l'ovulation tandis que les stéroïdes tombent au seuil minimal. JALABERT et al. (1978) n'ont pas pu obtenir l'ovulation d'ovaires stimulés avec les stéroïdes seuls mais bien avec l'addition de GTH. Ils pensent donc que la GTH favoriserait la synthèse ou le stockage d'un médiateur qui provoquerait l'ovulation.

Le schéma complet de l'ovulation est donc toujours à l'état d'hypothèse mais on peut néanmoins, d'après ces données, se faire une idée du processus concernant la synthèse et le stockage du médiateur provoquant l'ovulation (JALABERT et al. (1978), CRIM et IDLER (1978), FOSTER et al. (1978)) et le processus de libération de ce médiateur et de l'ovule (JALABERT (1976)).

4.6. La controverse au sujet du rôle endocrinien des follicules atrétiques

Depuis la découverte de la fonction endocrine du follicule chez les mammifères, nombre d'auteurs ont tenté d'établir un parallèle avec le monde des téléostéens.

En dépit de l'effort porté sur ce sujet, la situation est toujours au niveau des hypothèses et les deux tendances s'affrontent.

La secrétion de stéroïdes par les cellules de la granulosa d'oocytes en vitellogénèse est moins contreversée que la secrétion de stéroïdes par des corpus atreticum (ou si l'on veut insister sur leur carcatère endocrinien éventuel, par des corpus luteum post ou préovulationis). LAMBERT (1970,b) a mis en évidence trois types d'enzymes (Δ^5-3 -HSD, 17 β -HSD, 3 α -HSD) nécessaires pour la fabrication de stéroïdes dans les cellules de la granulosa d'un téléostéen vivipare *Poecilia reticulata*. Ces enzymes ont été aussi trouvés dans le cytoplasme périphérique de l'oocyte. Il en conclut que la granulosa est un site probable de synthèse de stéroïdes qui serait acheminé jusqu'à l'oocyte par les "pores canals".

Le même auteur (LAMBERT, 1970a) n'a pu mettre en évidence aucun de ces enzymes dans le corpus atreticum du même poisson. Il suggère donc d'abandonner la terminologie corpus luteum pré-ovulationis.

NICHOLLS arrive à la même conclusion pour ces follicules atrétiques, en constatant une abondance trop grande de reticulum rugueux dans la granulosa de ces follicules. Par contre, il observe de grands amas de reticulum lisse, caractéristique de la synthèse des stéroïdes, dans les cellules de la granulosa d'oocytes en croissance, proches d'afférences du système circulatoire et dans des follicules post-ovulatoire (jusqu'à quelques jours après l'ovulation).

POLDER (1964) refute catégoriquement le rôle endocrinien des follicules préovulatoires. Ces publications vont à l'opposé des hypothèses de BRETSCHNEIDER & DUYVENE DE WIT (1941, 1947) (in POLDER, 1964) et des observations de WINKEL ( ) sur un téléostéen vivipare : *Mustelus canis* qui enregistre des tests positifs dans certains follicules atrétiques post-ovulatoires, préovulatoires dans ses derniers stades et dans le follicule préovulatoire d'apparence spéciale.

En résumé, la tendance générale va à réfuter la fonction endocrinienne des follicules préovulatoires et à accepter l'hypothèse d'un rôle pas encore bien défini des follicules post-ovulatoires et des cellules de la granulosa d'oocytes non dégénérescents.

B. ROLE DE L'ENVIRONNEMENT

La reproduction chez les poissons téléostéens est un phénomène cyclique. Ce cycle est coordonné de manière ultime par les facteurs de l'environnement les plus immuables. Les deux facteurs les plus importants sont certainement la température et la photopériode.

Au cours de l'évolution, les différentes espèces de poissons ont ajusté leur cycle reproducteur de manière optimale. Il est généralement admis que celui-ci s'ajuste à la période la plus favorable pour le développement des alevins. Le poisson effectue donc sa ponte pour que les oeufs, les embryons ou même les alevins se trouvent dans les meilleures conditions possibles, une fois soumis à l'agressivité du milieu extérieur. De cet ajustement dépendra la survie de l'espèce, SCOTT (1979).

SCOTT (1979) a résumé la littérature concernant les facteurs intervenant dans la régulation du cycle. Mais le tour d'horizon qu'il effectue n'apporte rien de bien nouveau tant les recherches, quoique nombreuses, cernent de très loin le problème. Le système de regulation est mal connu ; nous en sommes encore au niveau des hypothèses. De plus, ces recherches sont obligatoirement basées sur le système endocrinien du poisson qui lui-même n'est pas complètement défini.

1. Photopériode et température

De VLAMING (1972), dans une synthèse analogue à celle de SCOTT marque que les expériences menées par certains auteurs sont mal construites; dû le plus souvent à un manque de contrôles adéquats ("blancs"). Cela ne permet donc pas de comparer l'effet spécifique des différents facteurs en cause ou de juger en quoi l'expérience effectuée est différente de la situation rencontrée dans le milieu naturel.

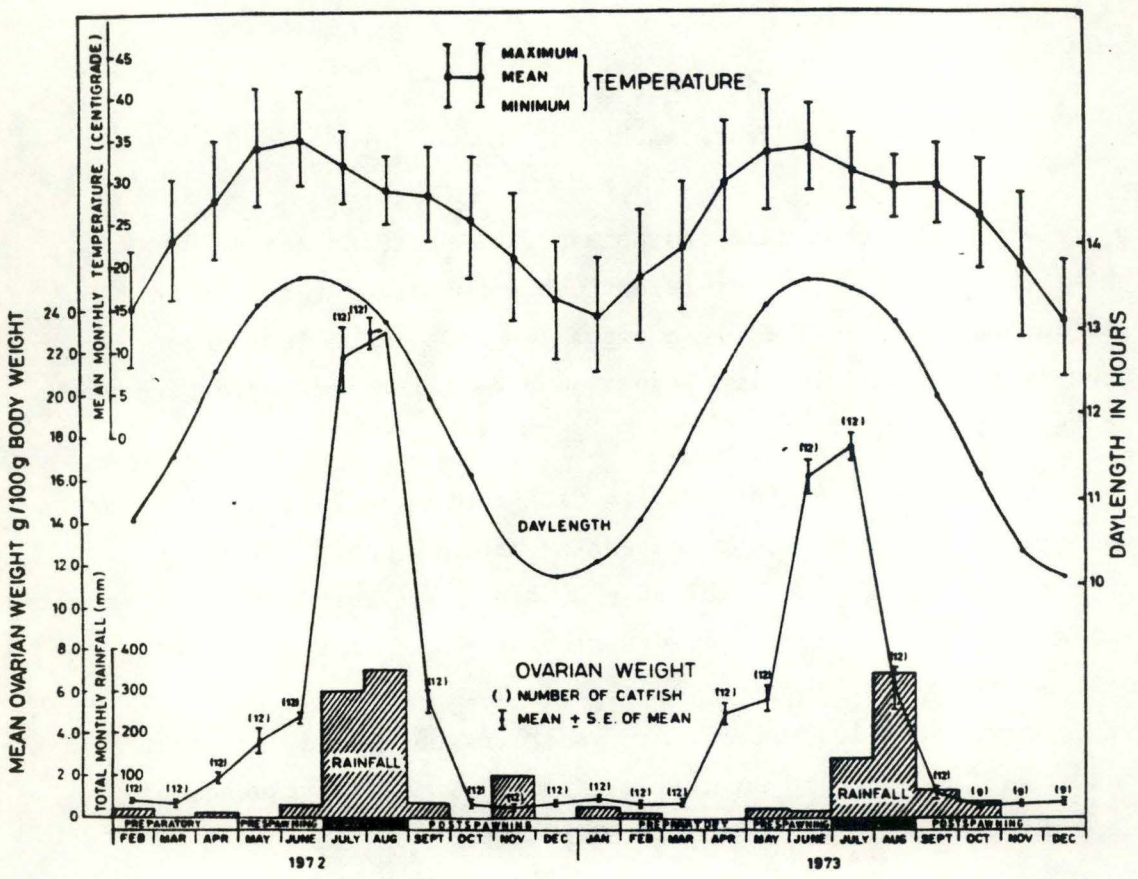


Fig 24 : Changement saisonnier de poids de l'ovaire de H. fossilis, en relation avec les fluctuations de photopériode, de température et de pluies. D'après SUNDARARAJ et VASAL (1976).

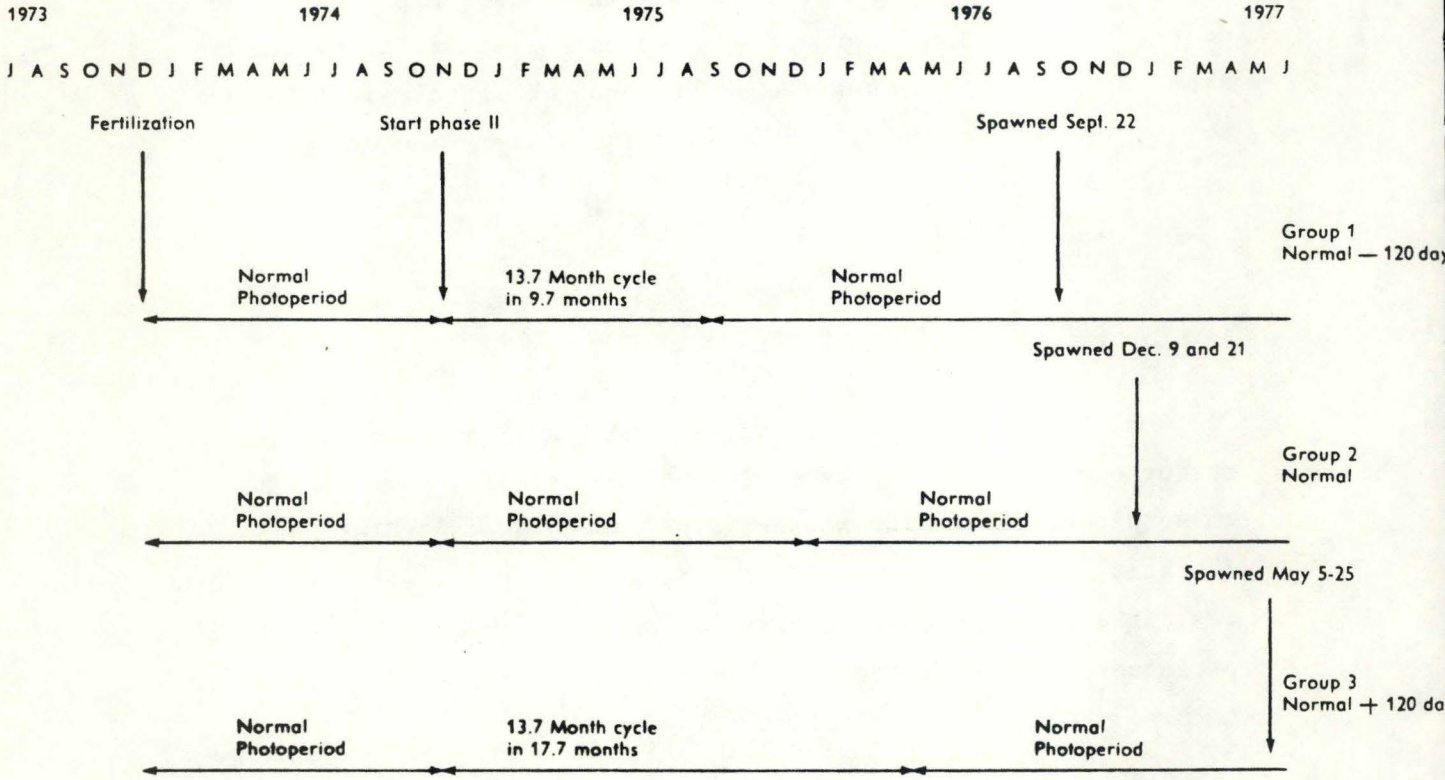


Fig 25 : Induction de la ponte hors saison chez le saumon Coho sp. Ces poissons ont été soumis à trois cycle artificiel de reproduction. Le protocole expérimental est montré. D'après Mc QUARRIE (1978).

1.1. Variation expérimentale de la photopériode

VERGHESE (1967) étudie l'influence de la photopériode et de la température. Mais il s'attache uniquement à contrôler la photopériode et ne publie aucune (ou presque) mesure de température.

Il plaça en février un certain nombre de carpes indiennes, *Cirrhina rebe* (HAM), dans des citernes en béton. Il soumit trois groupes à régime de 8,14,18 heures de lumière constante par jour. Il remarqua une avance de la maturation de ses poissons, proportionnelle a la durée du jour imposée. Il soumit ensuite deux autres groupes a des régimes variables de photopériode mais n'obtint aucun résultat cohérent et conclut à une influence irrégulière de la photopériode. De plus, les résultats obtenus chez les mâles étaient parfois opposés à ceux des femelles.
Cette étude a été analysée et critiquée par de VLAMING (1972).

SUNDARARAJ et SEHGAL (1970) ont accéléré la maturation de l'ovaire pendant la vitellogénèse en soumettant les poissons *(H. fossilis)* à des photopériodes croissantes. La réponse de l'ovaire à la photopériode imposée est d'autant plus rapide que son stade de maturation est avancé. Ils remarquent qu'il est étonnant d'obtenir une réponse hautement significative en jouant sur un facteur qui ne varie pas plus de 4 heures sur tout le cycle annuel. L'expérience se déroule sous climat tropical (à Delhi, Inde) (Fig. 24).

SUNDARARAJ et VASAL (1976) avancent la période de reproduction de 5 mois par accroissement de la photopériode pendant la vitellogénèse.

GIRIN et al. (1978) ont exposé des poissons à un cycle"annuel" compressé sur 10 mois et cela pendant 30 mois. Au bout de ce temps, les poissons pondaient 5 mois en avance sur le contrôle. La température des aquariums correspondait à la photopériode imposée.

Mac QUARRIE et al. (1978) ont soumis trois groupes de poissons à trois cycles reproducteurs différents :

1. Le premier groupe sert de contrôle et est soumis aux conditions naturelles de température et de photopériode.

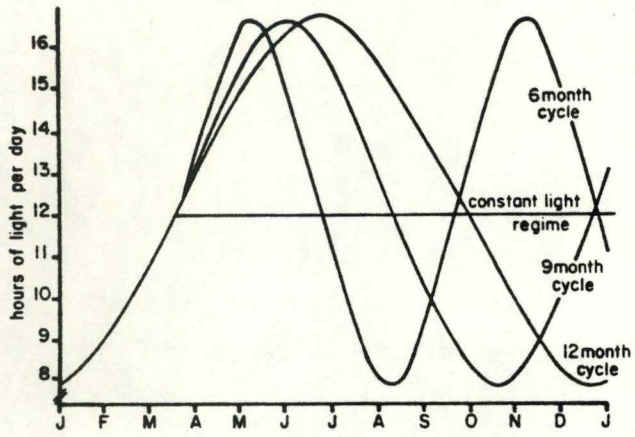


Fig 26 : Différents régimes de photopériode utilisés lors des expérimentations. D'après WHITEHEAD et al. (1978).

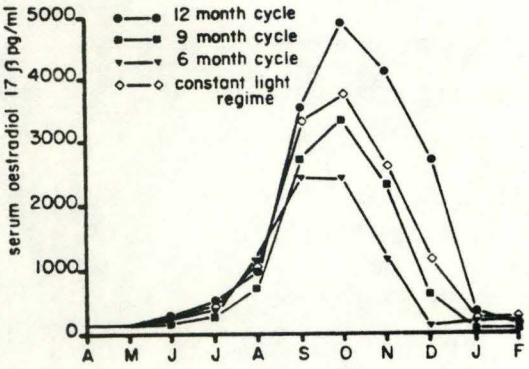


Fig 27 : Changements séquentiels dans les taux d'oestradiol 17β sous photopériode normale d'une durée de 12 mois, 9 mois, 6 mois et durée du jour constante de 12 heures.(voir fig 26). D'après WHITEHEAD et al. (1978).

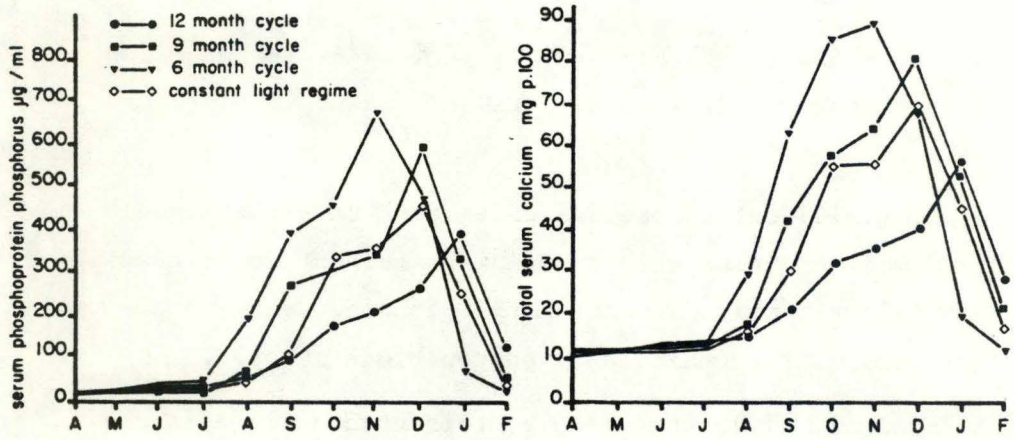


Fig 28 : Changement séquentiel des taux de calcium total, et de phosphoprotéines pour les différents cycles de photopériode imposés. (voir fig 26). D'après WHITEHEAD et al. (1978).

2. Le deuxième groupe voit son deuxième cycle compressé de 120 jours, le premier et le troisième cycle étant normaux.
3. Le troisième groupe à son deuxième cycle allongé de 120 jours, le premier et le troisième cycle étant normaux.

Les résultats obtenus sont significatifs. Les poissons soumis au cycle compressé sont en avance de 78 à 90 jours et les poissons soumis au cycle allongé sont en retard de 148 jours. La mortalité des oeufs pondus a doublé dans le premier cas et a été multipliée par sept dans le second cas (Fig.25).

GILLET et al. (1978) remarquent qu'une augmentation de la photopériode n'a d'effet que pendant la période hivernale (début de la vitellogènèse).

WHITEHEAD et al. (1978) règlent la température à 9°C. Elle sera donc constante, contrairement aux expériences précédentes. Ils compressent les cycles annuels à 9 et 6 mois. Le contrôle possède un cycle de 12 mois. Un quatrième lot est soumis à douze heures de lumière et douze heures d'obscurité. Ils dosent les taux d'oestradiol 17β , de calcium et phosphoprotéine. Ces taux correspondent à ceux attendus pour la"saison" imposée (Fig. 26, 27, 28). La régulation hormonale est donc bien d'origine exogène ; la température et la photopériode agissant en synergie.

1.2. Variation expérimentale de la température

HEMING (1982) analyse l'effet de la température sur les embryons de saumon chinois *(Oncorhynchus tshawytscha)*. La résorption du vitellus par l'embryon est accélérée mais celui-ci est moins bien utilisé ; il en résulte un déficit énergétique, un épuisement des ressources. Cela donne des alevins plus précoces et plus petits ; moins viables.

BILLARD et GILLET (1975) ont testé la résistance des gamètes à la température. Les gamètes sont extraits des géniteurs matures et sont dilués dans des aquariums à des températures allant de 1 à 20°C. Les gamètes ♀ sont ensuite fécondés. Il en ressort qu'une température de 1-5°C est acceptable pour les ovules de la truite *(S. gairdneri)* si ceux-ci sont restés 40 minutes dans le bain.

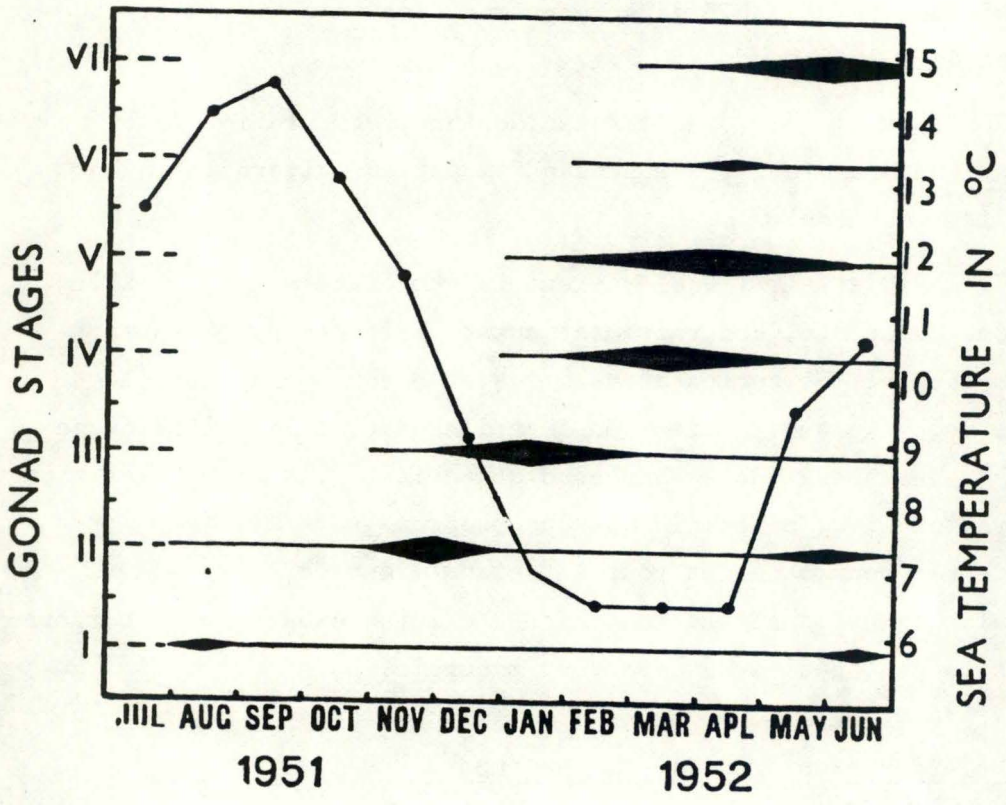


Fig 29 : Variation de l'état de maturité des gonades en relation avec la température de la mer. D'après GOKHALE (1957).

La température la plus favorable pour l'insémination varie entre 5 et 15°C.

R. BILLARD (1968) provoque une accélération de la spermatogénèse chez la même espèce en élevant la température à 20°C et 30°C. Mais à une température supérieure, la spermatogénèse est inhibée.

Bien que ceci n'ait rien d'une expérience, GOKHALE (1957) observe que le développement des gonades se superpose à la courbe de température annuelle (Fig.29). La ponte a lieu juste après le maximum de température. La chute de température correspond à l'activité de résorption, le minimum de température au status quo, la remontée en température avec la reprise de la vitellogénèse et le sommet de la température avec la fin de la maturation. Malgré le changement du profil de la température avec la latitude, le développement des gonades répond toujours à certaines températures clefs : la ponte se déclenche toujours à 8°C. Elle aura donc lieu plus tard aux latitudes nord et plus tôt aux latitudes sud.

1.3. Variation expérimentale de la température et de la photopériode

De VLAMING (1972) n'a pu trouver que deux espèces parmi celles étudiées où la température et la photopériode semblent agir indépendemment 'une de l'autre. Le tendance générale penche pour une action commune et indissociable de ces deux facteurs. Et plus precisément, la photopériode serait "temperature sensitive".

Il est dès lors plus intéressant de construire des tests sur l'ensemble des deux facteurs.

SUNDARARAJ & VASAL (1976) ont effectué des expériences sur *H. fossilis* pendant la période préparatoire, avant la fraie, pendant et après. De leurs résultats, il ressort :

- que la vitellogénèse est plus rapide à 30°C et cela quelle que soit la photopériode ;
- qu'une température de 30°C retarde la régression ovarienne après la ponte, quelle que soit la photopériode ;
- que le développement est fonction de la température même sous lumière continue ou obscurité totale ;

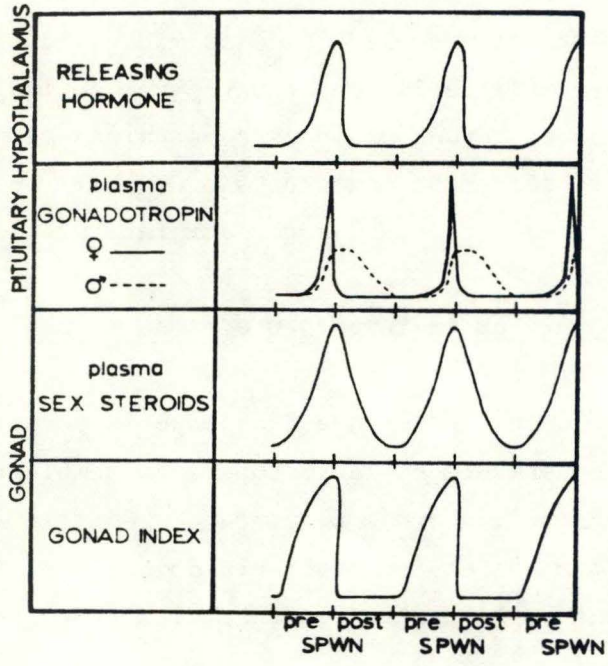


Fig 30 : Variation de quelques facteurs tels que le R.G.S., le taux de stéroides, de gonadotropines. On peut remarquer la correspondance de ces facteurs; ils caractérisent l'activité endocrinienne de l'axe hypothalamo-pituito-gonadique.
D'après CRIM et IDLER (1982).

- que des ovaires étaient maintenus gravides bien au-delà de la période de fraie, grâce à une température de 30°C quelle que soit la photopériode.

Nous voyons donc que contrairement à leur publication antérieure où SUNDARARAJ et SEHGAL (1970) mentionnent que la température ne jouait qu'un "facilitatory role", leurs présentes expériences semblent confirmer le caractère prédominant de la température sur la photopériode : ce qui est plus compréhensible sous climat tropical (Fig.24) où les fluctuations annuelles sont très faibles.

GILLET et al. (1978) montre qu'en général une augmentation de la photopériode (durée du jour) ne contrebalance jamais un effet inhibiteur de température. La température possède donc une action plus directe que la photopériode. Une augmentation de température correspond à un accroissement de secrétion de GTH hypophysaire. Il y a pourtant inhibition de la vitellogénèse à haute température en dépit d'une augmentation de secrétion de GTH. La température modifierait directement la réceptivité des gonades à la GTH tout en provoquant une augmentation du taux de GTH. Cet effet est réversible.

CRIM et al. (1982) ont aussi remarqué cet effet multiple de la température. Ils ont dosé un taux de GTH croissant jusqu'à la ponte puis, chutant brusquement après celle-ci. La figure 30 montre l'évolution sigmoïde des différents taux de secrétions des hormones gonadotrophes ou des stéroïdes. Ces auteurs ont mis en évidence le rythme nycthéméral de secrétion de GTH. L'ampleur de la variation journalière est maximale juste avant la ponte et minimale juste après. L'importance de cette variation devra être prise en considération pour les expériences futures.

D.B.C. SCOTT (1979) a travaillé sur le vairon *(Phoxinus phoxinus)* utilisant deux moyens de contrôle des facteurs qu'il fait varier :

- le RGS (rapport gonadosomatique)
- la maturation sexuelle analysée sur coupes histologiques. Ces coupes sont faites longitudinalement dans l'ovaire.

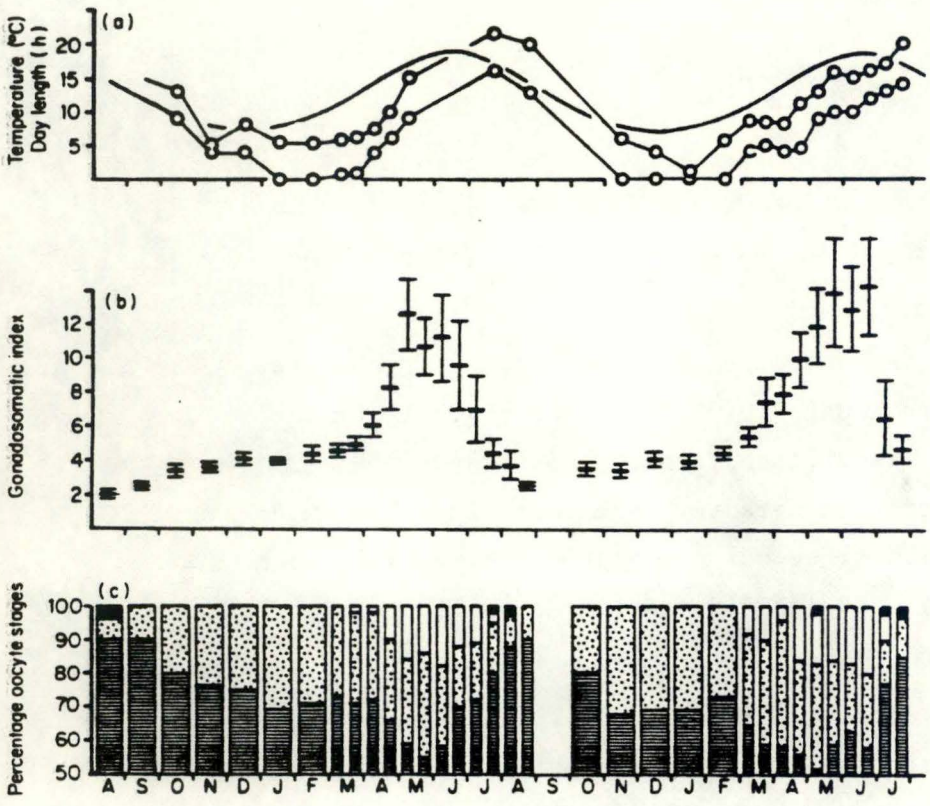


Fig 31 : Résultats de la maturation de la gonade exprimé en RGS et stades histologiques en fonction de la variation de la photopériode et de la température chez le Vairon Phoxinus phoxinus. Les variations de ces facteurs abiotiques sont naturelles.

D'après SCOTT (1979).

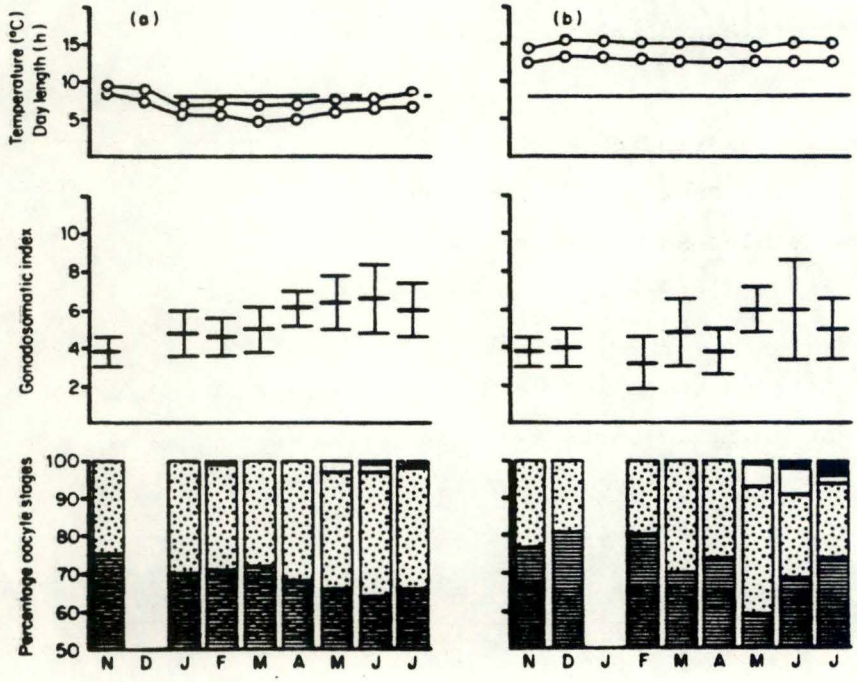


Fig 32 : Résultat du RGS et des coupes histologiques lors d' expériences où photopériode et température sont imposées. (a) basse température et basse photopériode. (b) haute température et haute photopériode. D'après SCOTT (1979).

Quatre stades sont distingués :

1. la phase protoplasmique ;
2. la phase trophoplasmique ;
3. l'oocyte mûr ;
4. l'oocyte atrétique ou dégénérant.

La figure 31 montre l'évolution du RGS et du pourcentage des différents oocytes au cours de l'année pour le vairon. On voit qu'il existe une nette relation entre ces paramètres.

Cet auteur a étudié les réponses de l'ovaire du vairon en laboratoire à travers différentes expériences :

- La première (Fig.32) montre les résultats obtenus à basse température et basse photopériode puis à haute température et basse photopériode. Les résultats obtenus sont presque semblables : on assiste à un faible recrutement gonadique.
- La deuxième expérience (Fig.33) est menée avec une basse puis une haute température conjointement à une photopériode croissante, suivant exactement la photopériode journalière de la saison. Les conclusions montrent que la photopériode stimule nettement la maturation ovarienne quelle que soit la température.
- La troisième expérience (Fig.34) a soumis le vairon à un accroissement de photopériode très brusque. La réponse est positive quoique fort variable. Cela a rapport à l'écologie même du vairon, à son comportement saisonnier. Pendant l'hiver, celui-ci bénéficie très peu de la lumière même en plein jour, car il se cache sous les pierres et sort seulement la nuit. Tandis que pendant la bonne saison, son comportement change : il nage en pleine eau à la lumière du jour.
  A photopériode basse et température naturelle, on observe une évolution naturelle des gonades mais toutefois en-dessous des résultats obtenus dans la nature.
- La quatrième expérience (Fig.35) montre en (b) les résultats obtenus en plaçant des pierres dans les aquariums (refuge) et en (a) sans pierres. Cela confirme les résultats et l'hypothèse de la troisième expérience.

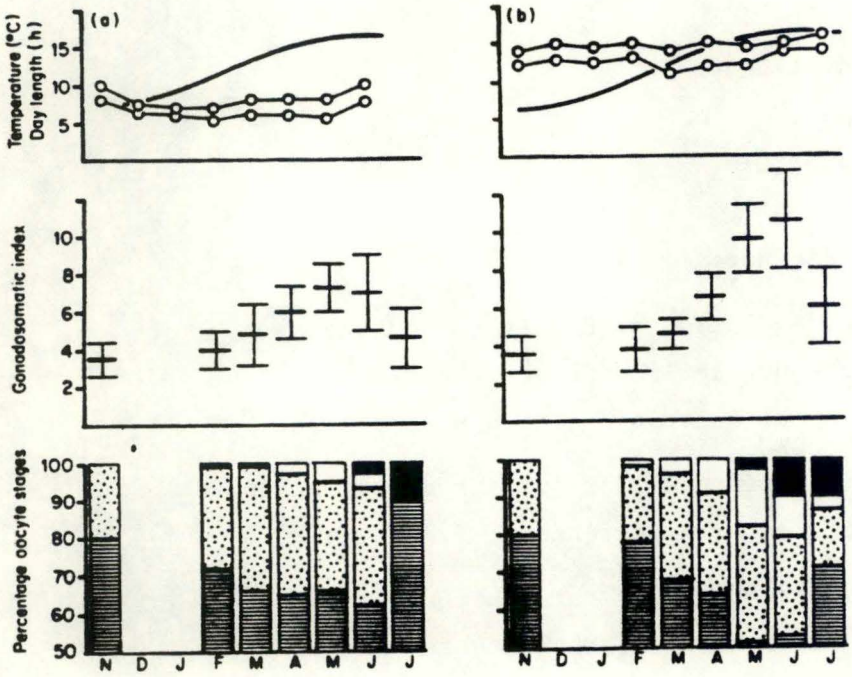


Fig 33 : Résultat du RGS et des coupes histologiques pour une photopériode constemment croissante, et une température basse (a), ou une température haute (b). D'après SCOTT (1979).

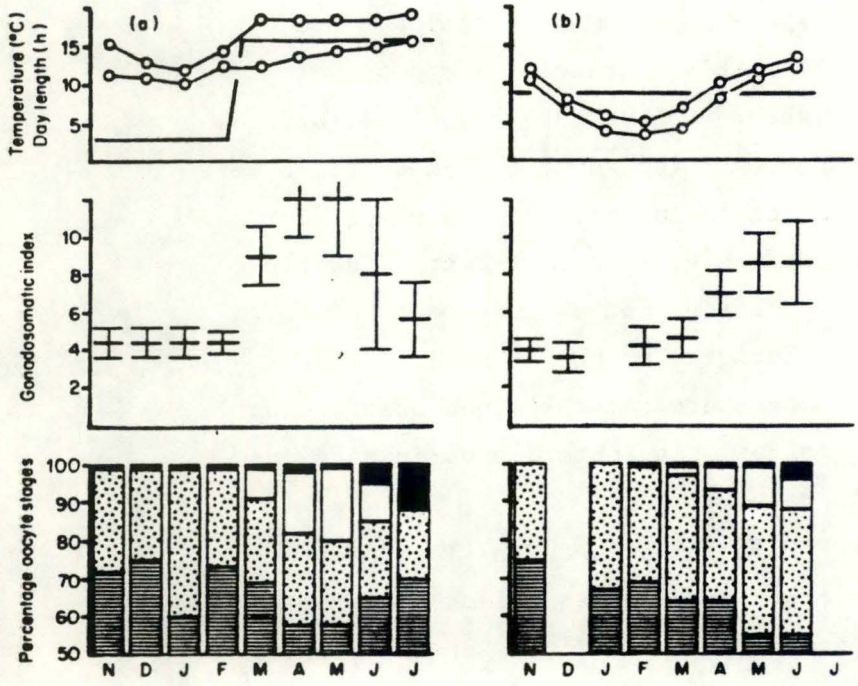


Fig 34 : Resultats du RGS et des coupes histologiques pour (a) une photopériode à accroissement brusque et une température croissante. (b) une basse photopériode et une température croissante. D'après SCOTT (1979).

Nous voyons d'emblée que ces résultats sont différents de ceux de SUNDARARAJ et VASAL (1976). Le vairon *(P. phoxinus)* est beaucoup plus sensible à la photopériode qu'à la température. Ce poisson vit sous climat tempéré alors que le silure *(H. fossilis)* vit sous climat tropical. La température joue un rôle secondaire dans la régulation. Ce rôle est souvent "permissif"(de VLAMING, 1972).

Nous voyons aussi que la composante variation est très importante. En effet, un facteur est beaucoup plus actif si il fluctue que s'il est constant : le poisson ajuste son développement sur lui (cfr. exp. Fig.33,34,35). Le développement optimum est obtenue lorsque les deux facteurs varient simultanément de manière naturelle.

En somme, il est difficile d'interpréter la signification physiologique d'un facteur constant au niveau de la réponse que fournit le poisson.
Cette réponse varie suivant les espèces. De VLAMING (1972) remarque que les salmonidés de haute altitude semblent être régulés par la photopériode tandis que le vairon *(Corresius plumbus agussij)* semble être régulé par la température.

1.3.1. Période réfractaire

De VLAMING (1972) conclut que la réponse de la gonade aux différents paramètres dépend d'abord de l'état de celle-ci, car sa réceptivité n'est pas constante tout au long du cycle.

HARRINGTON (in de VLAMING, 1972) a défini une période réfractaire après la fraie où plus aucun facteur ne peut empêcher la résorption et la reconstitution des travées de la gonade.

SUNDARARAJ & VASAL (1976) et VASAL & SUNDARARAJ (1976) constatent eux aussi que ni une modification de la photopériode, ni de la température ne peuvent empêcher le poisson Hétéropneutes fossilis d'entrer en phase IV de résorption des gonades, la première semaine d'octobre. Ils conclurent à une partie endogène du cycle reproducteur. De VLAMING (1972) remarque que, à travers la littérature, cette composante endogène apparaît souvent et que son emprise sur la physiologie du poisson n'est pas constante pour toutes les espèces. Celle-ci varie fortement et ne semble avoir aucun rapport avec la phylogénie connue des téléostéens ovipares.

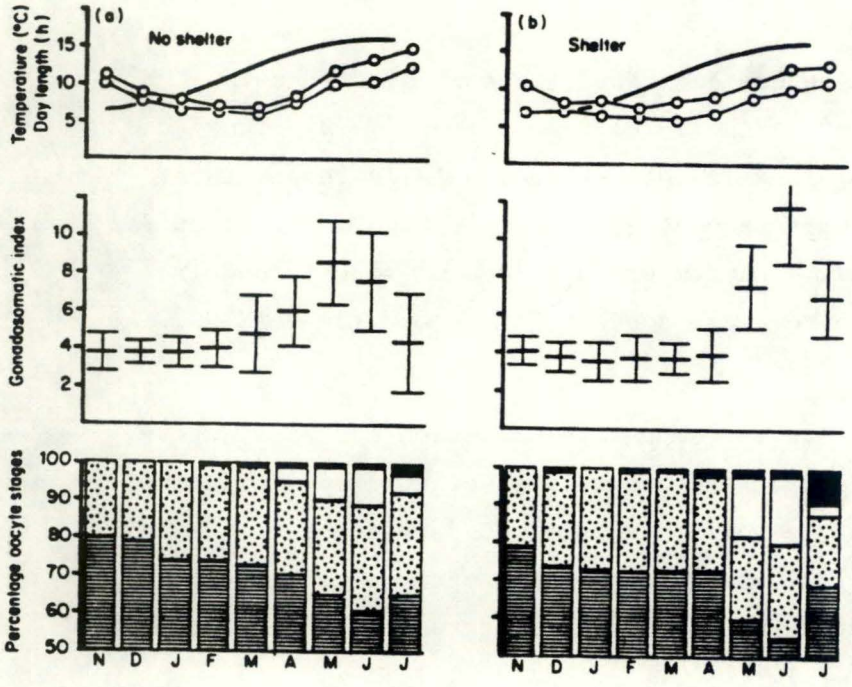


Fig 35 : Résultats du RGS et des coupes histologiques pour des températures et photopériodes croissantes mais avec refuges (b), sans refuges (a). D'après SCOTT (1979).

1.4. Des récepteurs sensibles ("Transducers")

(SCOTT, 1979)

Le mécanisme suivant lequel les facteurs de l'environnement sont perçus et enregistrés sont mal connus.

La température a une action directe certaine sur les enzymes en augmentant (ou diminuant) leur vitesse de réaction, ou pour les températures extrêmes en modifiant la structure quaternaire ou tertiaire de la molécule. Cet effet peut se représenter partout sur l'organisme.

La lumière agirait sur l'épiphyse (glande pinéale) des poissons. Cette épiphyse se situe au-dessus de l'axe hypothalamus - hypophyse et sous une partie "transparente" du crâne. Elle possèderait des cellules glandulaires, photosensitives et de support.

L'hormone secrétée suite à la stimulation lumineuse serait une indollamine (métalonine). Cette hormone serait essentiellement inhibitrice (action anti-gonadique). L'inhibition porterait sur la secrétion de l'hypophyse (hormones gonadotropes). Cette hypothèse a surtout été établie par comparaison avec les vertébrés mammifères.

2. Effet d'un réchauffement thermique sur la population ichtyologique

2.1. Introduction

Les perturbations subtiles que subissent les écosystèmes aquatiques provoqués par les rejets d'eau réchauffés sont souvent très difficiles à mesurer (CAIRNS, 197). Pourtant elles fournissent un matériel d'expérience unique pour pouvoir détecter les effets physiologiques et écologiques de la température.

Les causes du mauvais contrôle (au sens expérimental du terme) de l'écosystème sont celles-ci (CAIRNS, 197) :

- Il est difficile de distinguer le changement survenu lors de l'installation de la centrale thermique (par exemple) du changement inhérent à l'évolution normale de la rivière, la station amont ne fournissant jamais le contrôle absolu.

- Parce que ces perturbations sont parfois minimes, elles se confondent avec la variabilité normale ("noise")rencontrée lors de toute approche statistique du phénomène.

- Des données précises de la situation antérieure sont rarement disponibles.

- Les rejets d'eaux chaudes sont souvent associés avec d'autres rejets provenant de sites industriels (chlorination, métaux lourds, ...). Le stress provoqué par ces facteurs peut parasiter l'effet de la température.

Notons qu'une utilisation de la méthode "Cluster analysis" permet de dissocier les perturbations naturelles de celles causées par les rejets de la centrale.

Une étude au niveau du transfert des flux énergétiques de l'écosystème est très utile mais souvent irréalisable.

La prudence est donc nécessaire quant à l'interprétation des résultats observés. SCOTT (1979) reproche aux physiologistes de ne tenir, trop souvent, aucun compte des facteurs de l'environnement et aux écologistes d'associer trop hâtivement les résultats obtenus aux variations simultanées de l'environnement.

2.2. Quelques observations, études écologiques

BRAY (1971) associe au réchauffement thermique les pontes les plus précoces du gardon, une ponte devenue sériée, des ovaires partiellement vidés à chaque ponte, un temps plus long requis pour la régénération, une diminution de la viabilité des oeufs.

Par contre, le développement des végétaux multiplie les substrats pour les géniteurs et l'augmentation du plancton est favorable aux alevins.

Il remarque en outre que ces effets sont moins marqués à mesure que l'on s'éloigne du canal de rejet.

WILKONSKA et ZUROMSKA (1977) constatent que l'augmentation de température déclenche la période de fraie chez les cyprins, plus tôt, la fait durer plus longtemps.

Tableau 7 : Stades de maturités d'ovaires de poissons.
D'après Sakun et Bucka.(1968)in EPLER et BIENARZ (1979).

Stage	Macroscopic characteristic of gonads	Main features of histological preparations	Phases of development of most advanced cells
I	thin, thread-like, white, yellow or pink	oogonia and small oocytes with relatively large nuclei	protoplasmatic growth
II	elongated, transparent, usually colourless, small eggs distinguishable to the naked eye	oocytes of fair size with homogeneous plasma	
III	big, with easy distinguishable eggs which are opaque of bright yellow, yellow, pink or red colour	oocytes with vacuolae, drops of fat and yolk in plasma, follicles begin to appear	trophoplasmatic growth: vacuolization
IV	gonads occupy major part of ventral cavity, large eggs of final size, usually various shades of yellow	oocytes full of yolk in plasma with well developed follicles, in some of them nuclei peripherial	vitellogeneis
V	roe runs with slight pressure	nuclei in largest oocytes without membranes	ovulation (spawing)
VI	small, red (inflamed)	oocytes as in stage I and II broken follicles and atretic eggs	resorption

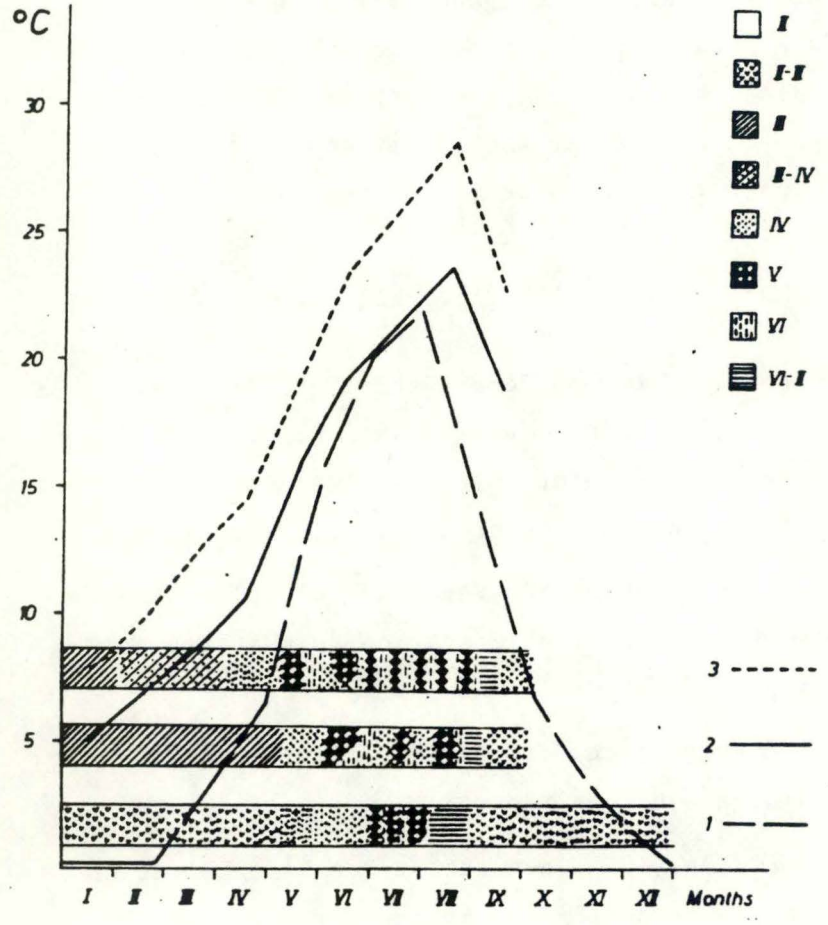


Fig 36 : Cycle ovarien chez la tanche (Tinca tinca L.)
1- dans des lacs de Sibèrie (56°N lat.), 2- Eaux non réchauffées de la station de Warsaw, 3- Eaux réchauffées de la station de Warsaw. D'après EPLER et BIENARZ (1979).

Le brochet *(Esox lucius)* est malheureusement disparu des eaux réchauffées ; la température qu'il y rencontrait inhibait sa reproduction.

Une étude approfondie a été effectuée par EPLER et BIERNAZ (1979), sur la rivière Vistule en Pologne. La différence de température entre la zone réchauffée et la zone non réchauffée varie entre 6° et 10°C. L'âge des poissons à maturité sexuelle est la même pour les deux zones (excepté pour le brochet *Esox lucius* où les individus de la zone aval sont plus précoces d'un an).

Ces auteurs ont utilisé un contrôle histologique de la gonade basé sur l'échelle de SAKUM et BUCKA, 1968 (Tableau).

Pour le gardon *(Rutilus rutilus)* et la brème *(Abramis brama* L.), on observe un développement asynchrone des oocytes dans la zone réchauffée. Cela augmente la proportion d'oeufs résorbés et par le fait même diminue la fécondité. En amont, le développement des oeufs est synchrone : tous les oeufs sont matures en même temps et un minimum d'oeufs résiduels sont résorbés : la fécondité est maximale.

Le stade II est plus long, le stade IV est plus court et le stade VI est accéléré. Il en résulte une ponte précoce. Ces dernières caractéristiques semblent s'étendre à l'ensemble des espèces.

Le stade III est retardé par les trop hautes températures et ne reprend qu'une fois celle-ci revenu à un niveau normal.

La brème *(Albranis brama* L.) est normalement un poisson qui ne pond qu'une fois l'an. Mais on observe dans la zone réchauffée de plus en plus de femelles qui pondent pour la deuxième ou la troisième fois. Il en résulte qu'entre deux pontes, résorption et vitellogénèse intensives sont observées en même temps.

La tanche *(Tinca tinca)* qui effectue des pontes sériées voit son nombre de pontes augmenter (Fig.

La carpe *Cyprinus carpia* a bénéficié d'une expérience particulière. Un groupe d'individus a été scindé en deux. Une moitié a été placée en cage dans un réservoir de barrage ("pond") non réchauffé et l'autre moitié dans une autre cage dans le canal de rejet. Les deux groupes furent nourris artificiellement.

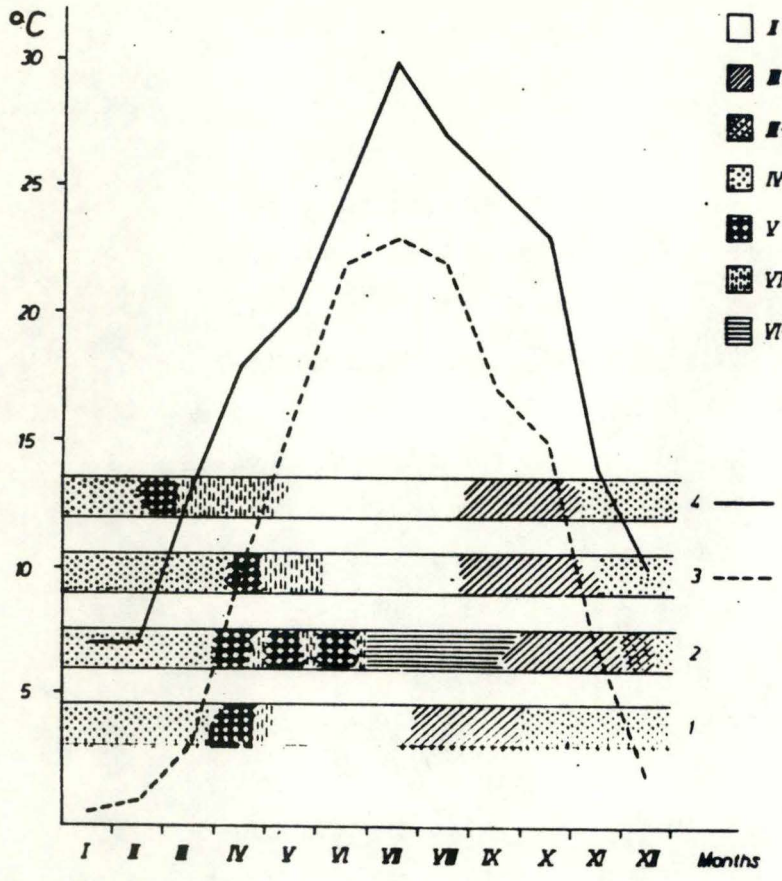


Fig 37 : Cycle ovarien chez le brochet (Esox lucius).
1- Dans la rivière Dnieper
2- Dans le réservoir de Kachovskoe
3- Dans les eaux non réchauffées du lagon Kucurgan.
4- Dans les eaux réchauffées du lagon Kucurgan.
D'après EHLER et BIENARZ, (1979).

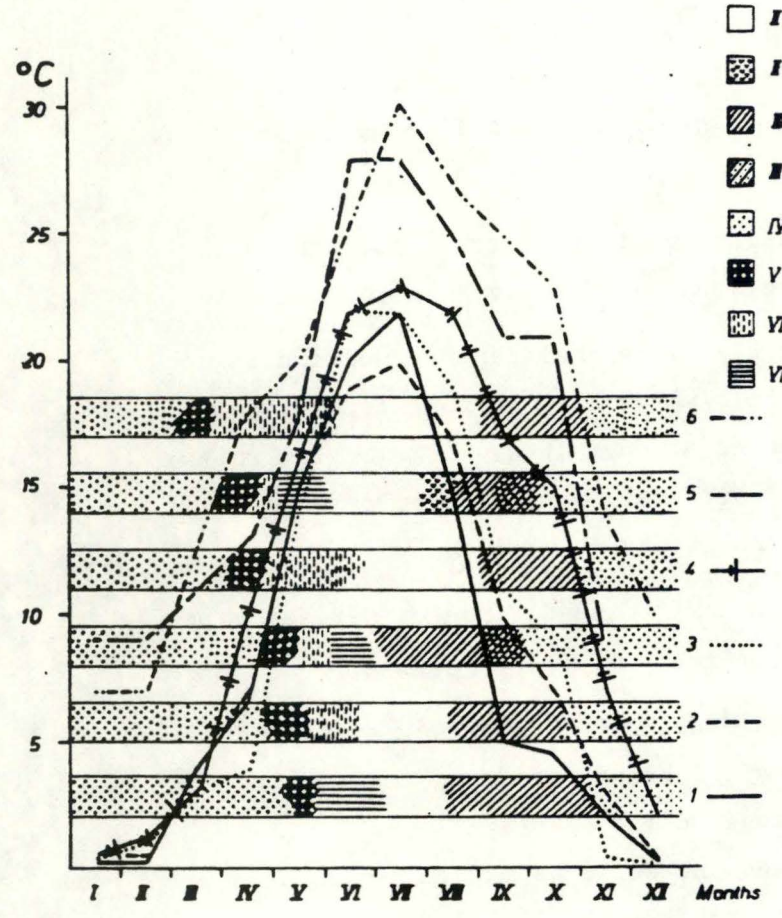


Fig 38 : Cycle ovarien chez la perche (Perca fluviatilis)
1- En Sibérie
2- Ouest de l'URSS.
3- Eaux non réchauffées du réservoir de Ivankovkoe.
4- Eaux non réchauffées du lagon de Kucurgan
5- Eaux réchauffées du réservoir de Ivankovkoe.
6- Eaux réchauffées du lagon de Kucurgan.
D'après EPLER et BIENARZ (1979).

Les résultats exposés dans le tableau montrent que ce groupe contrôle n'a pas évolué tandis que l'autre possède des gonades qui ont évolué de trois stades histologiques sur une période de 4 mois.

Le brochet *(Esox lucius)* voit sa maturité sexuelle avancée d'un an, mais ne peut pondre l'année suivante à cause d'un prolongement excessif de la phase de résorption (Fig.

Le carassin *(Carassius auratus gibelis* (BLOCH)) et la perche (*Perca fluviatilis* L.) sont affectés par les eaux trop chaudes. En effet, les poissons de la zone réchauffée, tout en ayant débuté la phase trophoplasmique un mois à l'avance, ont effectué la ponte en même temps que les poissons d'amont. C'est le prolongement de la phase III qui est en cause ici. Elle ne peut avoir lieu que si la température est inférieure à 19-21°C (Fig.

2.3. En conclusion

Une synthèse des données que nous possédons actuellement serait très intéressante pour pouvoir prévoir l'impact de nouveaux sites thermoélectriques. CAIRNS (197) a éffectué une approche de ce travail et définit la capacité d'un écosystème à recevoir des eaux réchauffées (ou toute autre pollution en général) suivant trois critères :

- Son élasticité : Elle dépend de l'existence d'épicentres biologiques proches de la zone polluée qui fourniraient des organismes nouveaux qui pourraient la repeupler. La transportabilité de ces "gemmules " est très importante ainsi que la présence de toxiques résiduels, du type de pollution (chimique ou physique) de son acuité. Les services de mesure et de contrôle en place peuvent être d'un grand secours pour l'écosystème en question.

- Son inertie : Elle dépend :
- de la faculté qu'ont les organismes en place à résister aux fortes variations de condition du milieu ;
- de la redondance des individus entre eux : il est avantageux d'avoir des organimes qui occupent la même place dans la chaine trophique mais qui ont des polluosensibitis différents, ainsi si l'un disparait : il ne laisse pas de vide dans la chaine trophique ;

- de la capacité de mélange du système : de la dilution qu'il peut apporter à une pollution ;
- du type d'eau : son pH, sa dureté, sa température ; tous facteurs qui pourraient entrer en synérgie avec sa pollution.

- Sa résilience : Caractérise le nombre de fois qu'un écosystème peut être perturbé et revenir à son climax original. Il faut définir le temps acceptable pour que l'écosystème revienne à son équilibre de départ. Cela se base évidemment sur un temps significatif à l'échelle humaine.

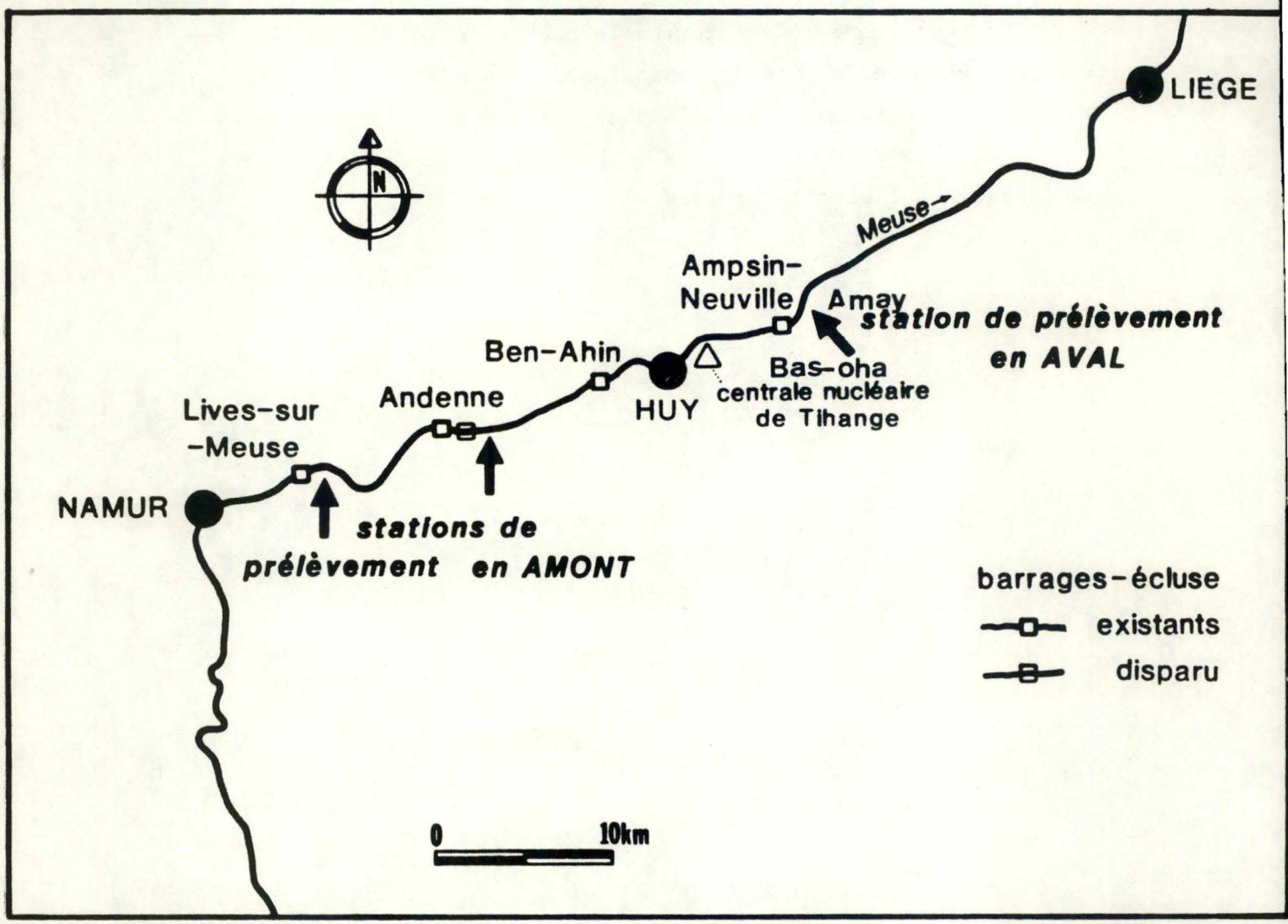


Fig 2.1 : Carte du parcourt de la Meuse de Namur à Liège. Les stations de prélèvements et les barrages-écluses sont indiqués. D'après A. Gillet (1984).

PARTIE EXPERIMENTALE

Introduction à la partie expérimentale

Cette partie expérimentale tentera de cerner l'impact d'un milieu rechauffé sur l'évolution du cycle reproducteur de l'ablette *Alburnus alburnus* et de définir de façon plus exacte les mécanismes intervenant dans la régulation et le déroulement de ce cycle.

Nous employerons une approche histologique que nous complèterons par une analyse morphométrique.

Des expérimentations en aquariums viendront nous révéler quelques particularités de la physiologie de l'ablette qu'il nous aurait été impossible d'aborder sur le terrain.

1. Description du milieu

L'étude que nous avons menée possède ses sites de prélèvements sur le tronçon Namur-Liège de la Meuse.

La Meuse est le cours d'eau le plus important de Belgique. Il prend sa source du Plateau de Langres en France. Il arrive à Namur après plus de cinq cents kilomètres de parcours sinueux. Son cours en aval de Namur est lent, sa pente est relativement faible : la dénivellation est de cinquante mètre sur cent nonante-quatre kilomètres de parcours en Belgique (MATHY, 1982).

Notre étude porte essentiellement sur l'impact thermique de la centrale thermonucléaire de type PWR de Tihange.

Nos prélèvements s'effectueront en aval et en amont comme contrôle. La station aval est située à Ampsin, la station en amont est située à Lives-sur-Meuse (Fig. 2.1).

La partie de la Meuse où nous effectuerons ces prélèvements est canalisée en totalité. Les berges betonnées couvrent une grande partie de ce tronçon. Trois barrages écluses séparent ces tronçons, délimitant chaque fois un bief. Il sera donc supposé que les individus

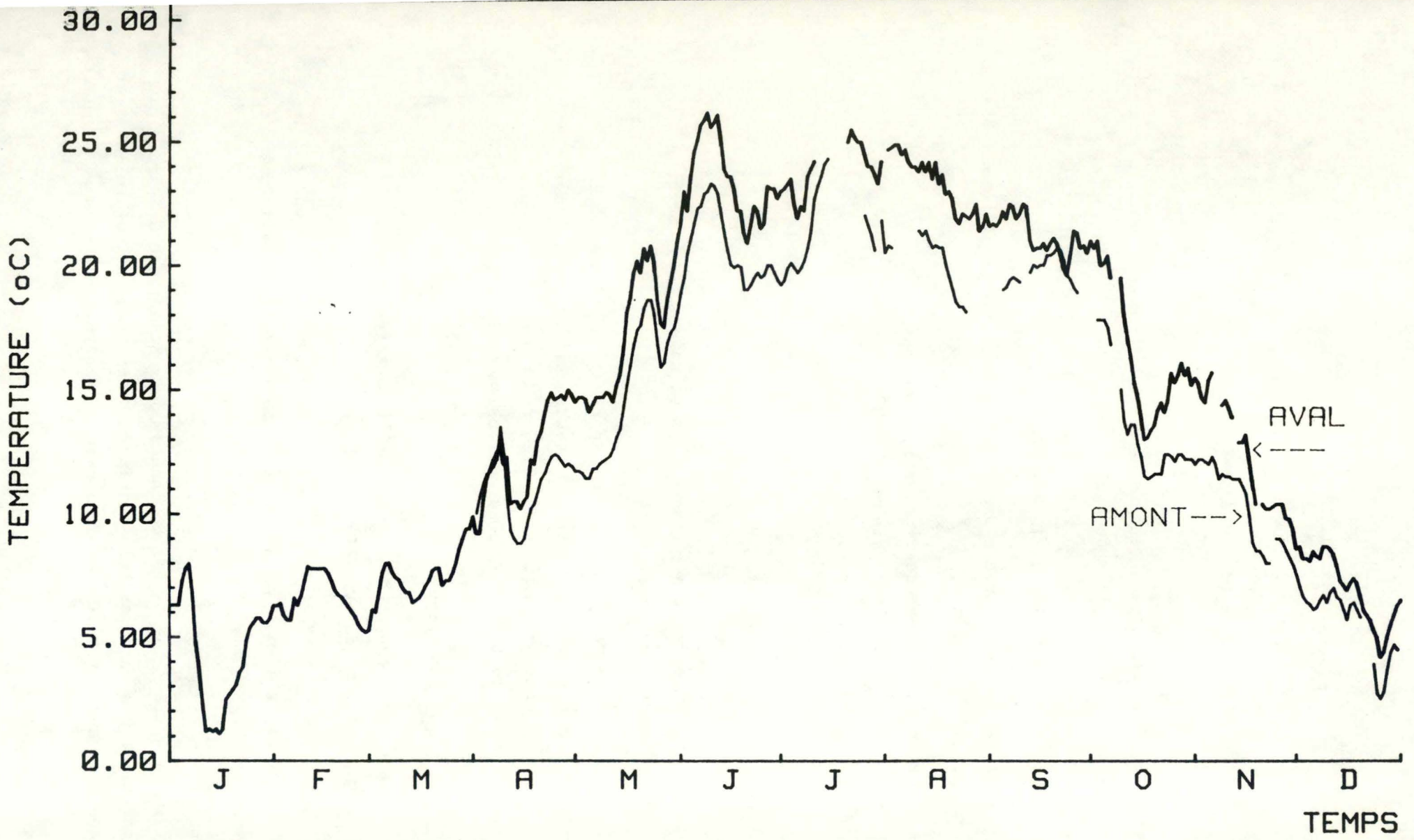


Fig. 2.2: EVOLUTION JOURNALIERE DE LA TEMPERATURE DE L'EAU DE LA MEUSE EN 1982 (D'APRES MEURISSE ET AL. ,1982) .

prélevés dans une station y ont vécu et y ont subi les effets de l'environnement. Les migrations sont rendues impossibles ou presque par les trois biefs à franchir. Nous négligerons l'infime pourcentage de poissons pouvant passer d'un site à l'autre par l'intermédiaire des écluses.

1.1. Caractéristique de la Meuse

1.1.1. La température

Les données de température de la Meuse sont données graphiquement (Fig. 2.2). On observe une fluctuation parllèle de la température des deux stations avec toutefois des valeurs plus hautes pour la station aval. Cette température plus élevée au maximum de 4-5°C. est la conséquence des rejets thermiques de la centrale de Tihange.

Les données reprises ici concernent l'année quatre-vingt-deux. Nous ne possédons pas de données complètes pour la période quatre-vingt-trois - quatre-vingt-quatre. Des actes de vandalisme ou des circonstances fortuites ont conduit à des lacunes dans l'enregistrement des données.

Les courbes de température d'une année à l'autre ont été comparées et ne diffèrent pas sensiblement (MEURISSE, DETOLLENAERE, MICHA, 1982).

1.1.2. Caractéristiques biotiques et abiotiques

La teneur en matière dissoute ou en suspension de la Meuse peut être importante pour l'interprétation de nos résultats. En effet, nous ne pouvons affirmer ou suggérer l'influence de la température pour expliquer les différences observées dans nos résultats que si ce facteur est le seul différent pour les deux stations.

En théorie et de manière absolue, cette question demeurera toujours sans réponse. En pratique, nous devons tout de même poursuivre notre étude et en tirer des conclusions. Nous allons donc nous attarder quelque peu sur certains points susceptibles de provoquer des erreurs d'interprétations.

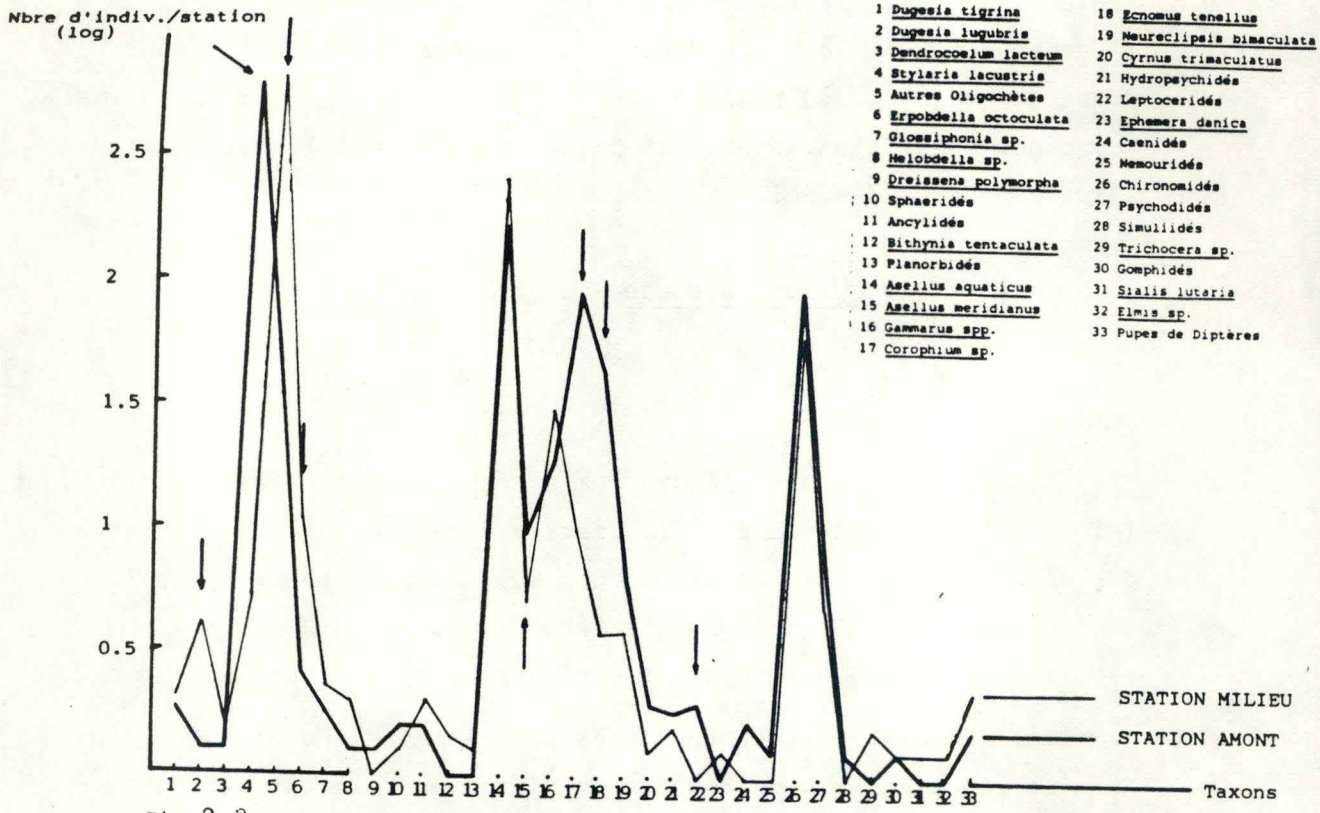


Fig. 2.3 . : Profils biocénotiques des stations amont et milieu au cours de la 1ère période (=graphique d'interaction taxon-station). En ordonnée : moyennes des log. déc. des abondances, pour chaque taxon, sur les 3 substrats de la station concernée. ↓ : principales disparités d'abondance.

(d'après MATHY, 1982)

PERIODE	DATE	STATIONS	T° (°C)	pH	O_2 (mg/l)	% sat. O_2	DCO (mg O_2/l)	PO_4 (mg/l)	N-NH_3 (mg/l)	N-NO_2 (mg/l)	N-NO_3 (mg/l)
1	11.12.81	AM	5.6	-	11.5	94	97	-	0.30	0.040	-
		MI	5.6	-	12.0	98	113	-	0.30	0.025	-
		AV	6.4	-	12.2	102	98	-	0.00	0.030	-
2	11.02.82	AM	6.5	8.1	12.4	96	76	0.643	0.00(1)	0.583	3.1
		MI	6.5	7.7	12.8	99	92	0.326	0.18	0.012	3.2
		AV	6.4	7.8	12.7	98	67	0.489	0.00(1)	0.022	3.0
2'	19.02.82	AM	6.2	-	11.7	102	-	0.315	0.28	0.041	3.0
		MI	6.2	-	11.5	96	-	0.309	0.36	0.041	3.1
		AV	6.3	-	11.3	94	-	0.290	0.31	0.041	3.2
3	01.03.82	AM	6.1	8.2	11.6	96	80.5	0.326	0.00(1)	0.025	3.2
		MI	6.1	7.9	11.6	96	109	0.272	0.00(1)	0.025	3.4
		AV	6.0	7.9	11.4	95	73	0.217	0.06	0.033	3.1
	02.04.82	AM	10.1	-	11	101	51	0.320	0.00(1)	0.030	3.2
		MI	10	-	10.7	98	101	0.320	0.00(1)	0.035	3.2
		AV	10	-	10.6	97	62	0.210	0.05	0.040	2.9
4	23.04.82	AM	-	-	-	-	-	0.340	0.35	0.035	2.8
	30.04.82	AM	11.6	-	10.4	99	70	0.320	0.40	0.050	2.8
		MI	11.5	-	10.2	97	68	0.390	0.30	0.040	2.8
		AV	13.8	-	9.9	99	89	0.310	0.20	0.040	2.8

Tableau 2.1 : Valeurs des paramètres physico-chimiques pour les différentes périodes et stations de prélèvement.
- : données manquantes.
(1) : valeurs anormalement faibles pour NH_3 ?

(d'après MATHY, 1982)

De nombreux travaux ont été effectués sur l'étude de la qualité de l'eau en Meuse. Des rapports physico-chimiques précis sont publiés annuellement.

Intuitivement nous pouvons penser que certains facteurs pourraient interférer avec l'action de la température. Ces facteurs peuvent être d'ordre biotique ou abiotique. On peut admettre qu'une nourriture plus abondante et plus riche favorisera la croissance et par conséquent la reproduction. De même, une pollution plus accentuée de la Meuse dans une station par rapport à l'autre peut engendrer des développements différents chez les individus récoltés.

Philippe MATHY (1982) a effectué des mesures de toute une série de paramètres abiotiques pour trois stations : une en aval située à Amay (AV), une située en amont à Bas-Oha (AM), une intermédiaire située à Huy (MI).

Au point de vue abiotique, les résultats sont repris dans le tableau 2.1. Nous ne notons aucune différence en général entre les stations amont et aval. La station MI subit sporadiquement des rejets organiques de la sucrerie de Wanze. La DCO, facteur pouvant être important pour l'établissement d'une biocénose plus abondante, ne varie pas significativement entre l'amont et l'aval.

Au point de vue biotique, la Fig. 2.3 montre les différences de faune benthique occasionnées par des rejets ponctuels de la sucrerie de Wanze. Ces différences sont plus marquées pour les taxons les plus sensibles à cette pollution.

Quelques kilomètres plus loin, la situation à Amay est redevenue comparable à celle de l'amont. Les biocénoses sont très probablement identiques, mis à part une différence observée pour la planaire *Dugesia tigrina* L.

En conclusion, nous constatons que la sucrerie de Wanze n'a qu'une action limitée et ponctuelle et que celle-ci ne s'étend pas jusqu'à la station aval. Les caractéristiques physico-chimiques sont identiques ou presque entre l'amont et l'aval. L'influence des rejets thermiques sur la biocénose benthique est très limitée.

2. Matériel et méthode

2.1. Mesure de la température

L'étude sur le terrain vise essentiellement à l'étude de l'impact d'un paramètre : la température de la Meuse. Deux thermographes placés aux deux sites de prélèvement nous renseigneront en continu sur les températures atteintes par la Meuse.

Ces données sont directement imprimées sur un ruban de papier. Leur autonomie est d'une semaine pour celui de la station amont et de 3 mois pour celui de la station aval.

Il est disposé en amont, avant le barrage de Lives-sur-Meuse, le thermographe se pose sur le mur de l'écluse et envoye une sonde sensible dans l'eau.

Il est disposé en aval, après le barrage d'Ampsin au bout de la jetée. Ce thermographe est complètement submersible.

2.2. Methodes de pêche

Nous supposons d'emblée que la méthode de pêche employée n'a pas d'effet sur les résultats observés à l'intérieur d'une classe d'âge, ou de taille déterminée. Les caractéristiques physiologiques (état de santé, de maturation des gonades, etc...) du prélèvement sont comparables à celles de la population. Nous avons eu recours à trois manières de procéder.

2.2.1. La pêche électrique

Elle est certainement celle qui nous a donné le plus de satisfaction et de résultats.

Nous procédons comme suit : un groupe électrogène fournissant un courant continu de 220 V et 4 ampères est monté à bord d'un bateau pneumatique. Un pôle, la cathode consiste en une grille flottante en arrière de l'embarcation. L'autre pôle, l'anode est constitué d'un disque grillagé de 40 cm de diamètre embouché sur un tube de PVC de $\pm$ 1,50 cm. Le groupe électrogène est démarré sur place.

Une personne manipule l'anode, une autre récolte les poissons à l'aide d'une épuisette. Une ou deux autres personnes manoeuvrent le canot dans le sens du courant.

Dans une rivière comme la Meuse, seules les berges peuvent être prospectées de cette manière. L'ablette, qui est une espèce de pleine eau et partiellement littorale, sera donc capturée par cette méthode pendant ces mois les plus doux de l'année. MICHA et RUWET (1970) publient les réactions et mécanismes physiologiques des poissons lors de la pêche électrique.

Les poissons recueillis ainsi sont directement mis dans une tine remplie d'eau constamment oxygénée par un oxygénateur à piles. Ils sont ensuite ramenés vers la camionnette où ils sont triés, comptés, pesés et mesurés.

Il a été constaté qu'il y avait grand avantage à ramener vivantes les ablettes choisies pour l'hystologie, cela pour une meilleure préservation de l'état de fraîcheur des gonades.

2.2.2. La pêche au filet maillant

Elle ne nécessite pas un matériel aussi lourd et permet une meilleure sélection des espèces dans leur taille.

Ce filet mesure 1,50 mètre de haut, 50 mètres de long, et se compose d'une trame en nylon monofilament vert de maille variable. Ce filet est disposé dans le sens du courant si celui-ci est sensible, ou en travers de la rivière si celui-ci est nul. On le positionne près du fond en le lestant par des pierres.

Pour l'ablette, une maille de filet de 12 mm semble adéquate pour capturer les grands individus. Pour des individus plus petits, il faudrait probablement diminuer la taille de la maille.

C'est de par sa disposition au fond de la rivière que le filet maillant se montre intéressant. En effet, en hiver, lorsque la température de l'eau descend fortement, les poissons même littoraux comme l'ablette fuyent les berges et se concentrent probablement dans le lit de la rivière. Il devient donc impossible de les capturer par la pêche électrique.

Les captures par filet maillant sont sensiblement meilleures

mais sont cependant loin de valoir les captures de la pêche électrique pendant les mois les plus doux.

2.2.3. La pêche à la ligne

Pendant la période hivernale et spécialement lors des crues, il est impossible d'approcher la Meuse au-dessus d'un débit de 400 m^3 par seconde, et donc de disposer des filets ou de pêcher à l'électricité. C'est lorsque nous avons eu recours à des pêcheurs à la ligne. Les résultats n'ont pas été excellents, mais ils nous ont permis de suivre la maturation des gonades pendant cette période. Les poissons capturés provenaient essentiellement des frayères.

2.3. Préparation des poissons pour l'histologie

Nous avons remarqué que des poissons disséqués sur place étaient victimes d'une nécrose assez rapide des tissus ovariens ou le siège d'une attaque bactérienne (Photo 1). (Toutes les photos sont en Annexes).

Les congeler est encore une solution plus catastrophique (Photo 2) car les cristaux de glace se formant lors de la congélation transpercent et déchirent toutes les structures en place.

Les poissons vivants sont donc ramenés et anesthésiés en laboratoire par immersion dans une solution de MS 222 de concentration approximative de 0,05 %. Les poissons sont mesurés au millimètre près avec une planche à mesurer (longueur à la fourche et longueur totale selon RICKER), pesés au dizième de gramme près avec une balance SARTORIUS 2204. Leurs gonades sont pesées au centième de gramme près avec une balance SARTORIUS 2474. Le volume des gonades est mesuré par la méthode des picnomètres. On mesure le volume de l'organe en pesant le fluide déplacé par celui-ci (WEIBEL, 1979).

Toute caractéristique extérieure (maladie, attaque, malformation) est notée et servira à l'interprétation des résultats.

Une fois les mesures prises, les gonades sont immédiatement fixées dans une solution de Bouin acétique (5 %).

Nous nous sommes fixés une quota minimum de cinq poissons femelles par pêche à un endroit de lieu et de temps déterminés. Les poissons choisis font autant que possible partie de la classe de

taille 110-130 mm pour éviter une trop grande dispersion des résultats. Ce sont des poissons matures dans leur troisième ou quatrième année (H. VEIDERS, 1983).

Ce nombre minimum a toute son importance pour l'analyse morphométrique des résultats.

En pratique, il nous a souvent été possible de fixer un nombre supérieur de poissons, qui ont tous fait l'objet d'une interprétation qualitative.

La fixation doit durer de manière optimale quarante-huit heures. Plusieurs semaines de fixation rendent les manipulations ultérieures très délicates.

La fixation arrivant à son terme, les gonades seront rincées dans une solution à 70 % d'alcool (méthanol ou éthanol). Ce rinçage devra être effectué pendant plus ou moins une semaine (cela dépend de la taille du tissu fixé). Il vise à débarrasser le tissu des cristaux d'acide picrique déposés dans la gonade pendant la fixation.

Le tissu est ensuite déshydraté et enrobé dans de la cytoparaffine (60°C) (PROLABO).

Nous pouvons mentionner ici la particularité qu'a l'ovaire de poisson d'être tout spécialement difficile à sectionner en coupes convenables (Photo 3). Ce tissu est constitué en quasi totalité d'oocytes. Le vitellus remplissant ces oocytes devient une substance très dure après fixation. La coupe sera d'autant plus délicate que les oocytes seront grands. Des sections de 10 um sont effectuées sur un microtome à glissière REICHERT. L'ovaire est coupé longitudinalement à deux endroits différents choisis au Lazard.

Nous avons choisi de colorer nos coupes avec un trichrome hematoxyline ferrique d'Heidenhaim , phloxine, vert lumière (LANGERON,1942). Cette coloration à l'hématoxyline ferrique est une des plus précises et des plus fines. Des détails de la coupe seront très différenciés comparer à une coloration en masse que procure un hémalum.

Nous avons ainsi fixé plus de 150 individus dont les références sont exposées en annexe.

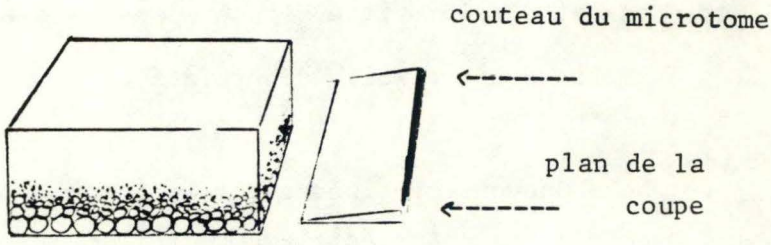


Fig 2.4 : Dessin montrant la stratification des oocytes lors d'un enrobage d'un ovaire fixé au Gilson.

2.4. Essai de coupes dans des ovaires fixés au GILSON

Dans le but d'avoir accès à un maximum de données concernant la période de reproduction, nous avons tenté de traiter histologiquement des ovaires fixés préalablement au GILSON pour une estimation de la fécondité (A. SIERRA, 1983).

Les ovaires, sous l'effet de ce fixateur, se démentellent, le conjonctif et le stroma disparaissent, et les oocytes se retrouvent libres, détachés en "solution".

Nous avons rincé à l'alcool ces ovaires ainsi préparés pour avoir les meilleures chances d'obtenir des coupes valables.

Ces oocytes ont été enrobés dans de la cytoparaffine et ont subit le même traitement que des ovaires fixés au Bouin.

Un problème propre à la manière dont se présente "l'ovaire" ou "l'amas d'oocytes" s'est posé lors de l'enrobage. En effet, juste avant l'enrobage les oocytes se trouvent dans la paraffine liquide, et pour pouvoir les disposer dans le moule, il a fallu les mettre en suspension et y verser rapidement de contenu de ce flacon avant le dépôt des plus gros oocytes. Une fois dans le moule, cette "solution" a vu ses plus gros oocytes se déposer les premiers et les plus petits, avec les débris, en dernier lieu. Nous avons donc obtenu une gradation des tailles. (Fig. 2.4). Une coupe longitudinale va donc passer à travers une série d'oocytes de même taille, rendant l'interprétation douteuse.

Le problème s'est résolu par l'observation microscopique. En effet, les oocytes fixés par le GILSON sont tellement abimés qu'il devient difficile d'y reconnaître les détails cytoplasmiques essentiels à l'interprétation de l'oogénèse (Photo 4).

Il est pensable d'approfondir cette méthode pour une analyse quantitative histologique.

2.5. Examen microscopique

2.5.1. Qualitatif

Il a été effectué avec un microscope WILD à fond clair , comportant les objectifs 4, 10, 20 et 40; aucune technique spéciale

n'a été employée.

2.5.2. Quantitatif

Nous avons tenté d'approcher l'analyse morphométrique ou quantitative de l'ovaire de manière la plus exacte possible. Nos résultats seront exposés et discutés ultérieurement; nous allons nous contenter ici de présenter nos méthodes et leur fondement théorique.

2.5.2.1. Moyens utilisés

Dans le but de cerner le développement de l'ovaire, nous allons nous concentrer sur deux paramètres : la taille des oocytes et leur proportion dans l'ovaire.

La mesure de la taille des oocytes présente ceci de particulier par rapport aux mesures classiques morphométriques (comme par exemple l'analyse de fraction subcellulaire (BAUDHUIN, 1968) ou de mitochondrie) d'évoluer entre des limites très extrêmes : elles vont de 10-15 um jusqu'à plus ou moins 1000 um . Le problème d'avoir une précision suffisante dans la distribution des tailles se posait dès lors de façon plus accrue.

- Nous avons tout naturellement d'abord pensé à l'emploi d'un appareil complètement automatique qu'est le quantimet 720. Un appareil de ce type est disponible aux facultés agronomiques de Gembloux. Cet appareil procède par scanning. Une caméro télévision enregistre le balayage d'un faisceau lumineux sur, par exemple, une préparation histologique. Le faisceau est interrompu ou alterné lorsqu'il rencontre les structures cellulaires. Ces variations de flux sont enregistrées par la caméra, et retranscrites en images numériques sur un écran.

Cet appareil peut travailler très vite et peut fournir une foule de paramètres très évolués sur la surface analysée.

Cependant, un problème s'est posé, rendant impossible l'utilisation de cet appareil, du moins tel qu'il nous a été présenté : le rayon lumineux ne peut différencier deux structures qui se touchent, comme deux oocytes juxtaposés. Il les enregistre comme une structure unique beaucoup plus grosse. Il ne peut non plus

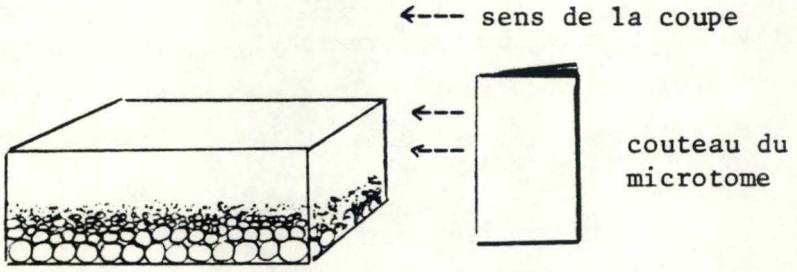


Fig 2.5 : Coupe sagittale dans un bloc de cytoparaffine où a été enrobé un ovaire fixé au Gilson.

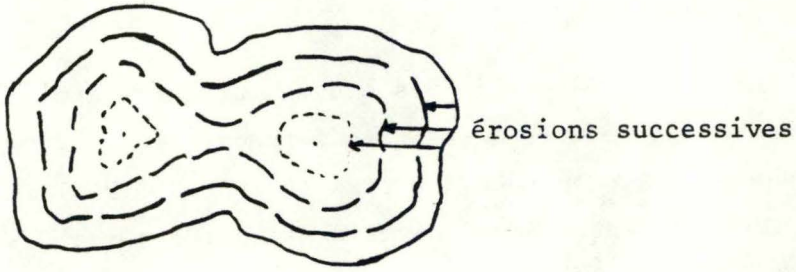


Fig 2.6 : Schéma montrant le principe du module d'érosion adaptable sur l'appareil de comptage automatique QUANTIMET 720.

différencier une structure ayant une signification physiologique comme un oocyte d'une particule indésirée généralement de petite tailles comme un débri sur une coupe. Il y aura donc une surestimation des structures de grande taille et des structures de très petite taille comme par exemple des débris cellulaires, une sous-estimation du nombre de particules ayant une taille correspondant à celles qui participent à l'agglomération, une sousestimation du nombre total de particules.

Certains ajustements permettaient de résoudre quelques points précis. Néanmoins, le problème de l'agglomération était tel chez un ovaire de poisson qu'il s'est avéré impossible de continuer toute mesure. Nous pensons qu'il est possible de persévérer dans cette voie, nous allons d'ailleurs suggérer une manière de procéder.

Nous nous rappelerons l'essai histologique pratiqué dans un ovaire fixé au GILSON. Il suffira de ne pas laisser l'ovaire trop longtemps dans le GILSON pour que celui-ci n'abîme pas trop les structures membranaires, mais suffisamment longtemps pour que les oocytes se voient dissocier les uns des autres. Il faudra ensuite poursuivre le technique histologique normale jusqu'à l'enrobage. La coupe devra s'effectuer suivant une section sagittale du bloc enrobé pour obtenir une distribution normale des grands et petits oocytes (Fig. 2.5.). Par cette méthode, nous sommes assurés de homogénéité de l'ovaire ou du moins de sa répartition aléatoire (excepté pour la stratification des tailles). Une telle coupe, colorée comme elle se doit, peut être soumise à un appareil pleinement automatique comme le quantimet , car les oocytes sont dissociés les uns des autres. Evidemment, certains se touchent encore, mais un module d'érosion ajouté à l'appareil permet d'éroder les particules jusqu'à ce qu'elles ne se touchent plus (Fig. 2.6). L'appareil comptera un nombre exact de particules et mesurera un diamètre tout aussi exact en ayant bien sûr tenu compte de l'érosion effectuée. Il est même pensable de faire reconnaître les différents stades d'oogénèse par l'appareil en se servant de caractéristiques qu'il puisse faire entrer en ligne de compte, comme par exemple les inclusions cytoplasmiques, leur nombre, dimensions, réfringence, etc.

Nous pensons que cette méthode mérite quelque attention due à sa simplicité, sa rapidité et probablement son efficacité.

TABLEAU 2.2 : Sont représentés ici les paramètres geometriques que peut fournir le Videoplan .

AREA	PERIM.	D MAX	ANGLE X	FERET X Y	C MASS X Y
DIFF. AREA	LENGTH	D ELL. A B	ANGLE A X	FORM ELL.	VOL ELLIPS
FORM PE	FORM AR	D CIRCLE			VOL SPHERE
POINT	DISTANCE	ANGLE 3P	ANGLE 4P		
EXT.DAT 1	EXT. DAT 2	BCD 1	BCD 2	TIME	PER CENT

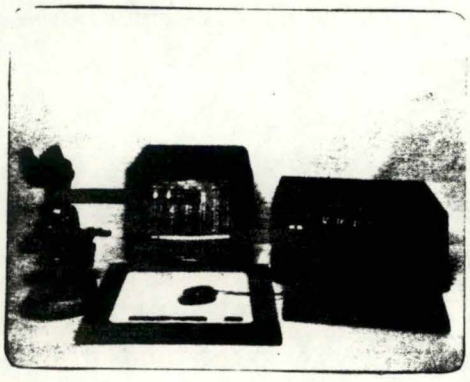


Fig 2.7 : Dispositif de mesure Vidéoplan
avec microscope à chambre claire.

- Après l'échec (momentané, espérons-le) de nos investigations sur le quantimètre, nous nous sommes tout naturellement tournés vers un appareil semi-automatique : le vidéoplan. Cet appareil a été très aimablement mis à notre disposition par le Dr RAHIER d'anatomopathologie de la clinique de l'Université Saint-Luc. Cet appareil enregistre les données à partir d'une table digitalisante et d'un crayon magnétique. Une chambre claire et un microscope complètent le dispositif (Fig. 2.7). Il suffit pour enregister les données de contourner la structure avec le crayon magnétique. La table digitalisante enregistre les coordonnées des points par lesquels le crayon magnétique passe et envoie ces informations vers un ordinateur qui traite ces données et les rend disponibles sous toute une série de paramètres caractérisant la structure étudiée (Tableau 2.2).

- Des raisons d'ordre pratique et technique nous ont fait abandonner cette méthode pour une autre plus simple mais, somme toute, plus rapide et plus plastique.

Un microscope à chambre claire très aimablement prêté par le Dr LELOUP nous a permis de monter le dispositif suivant (Photo 5).

L'image d'une série de cercles concentriques numérotés est projetée à travers l'occulaire de la chambre claire dans le microscope et se superpose à l'image portée par le faisceau lumineux normal passant à travers la coupe histologique (Photo 6). Il nous suffit de faire bouger la platine à l'aide des vis micrométriques pour superposer un oocyte au cercle de taille correspondante, et de là en connaître le diamètre. Le grossissement est connu par l'emploi d'une lame micrométrique. Elle se pose sur la platine et fait apparaître la portion d'un millimètre divisé en cent graduations. La comparaison avec la règle dessinée en deça des axes concentriques nous permet de calculer très exactement ce grossissement. Celui-ci peut être modifié indépendamment de l'emploi d'un objectif particulier par le déplacement de la bague se trouvant sur le bras de la chambre claire (Photo 5). En jouant simultanément avec cette bague et les différents objectifs, il nous est possible d'ajuster la taille des cercles concentriques à un oocyte de n'importe quelle dimension. Ceci représente un grand avantage dans l'optimisation de la précision des mesures. Nous avons choisi de mesurer séparément quatre catégories d'oocytes de taille croissante. Ces quatre catégories correspondent à quatre stades définis ultérieurement.

Cette division restreint les limites entre lesquelles nous allons mesurer les oocytes avec notre réticule. Vu que le réticule se compose de 15 cercles concentriques, le résultat figurera donc sous forme de données subdivisées en 4 fois 15 classes correspondant aux quatre stades et aux 15 cercles.

Connaissant la distribution des tailles des profils des oocytes dans chaque stade, nous avons trouvé intéressant d'en connaître la proportion relative l'un par rapport à l'autre. Pour ce faire, nous avons compté avec un compteur de laboratoire à huit touches, mille cellules se répartissant en quatre stades. Deux stades supplémentaires y ont été ajoutés, ils concernent les follicules en résorption et les follicules ovulés. On comprend aisément que la mesure de la taille de ces follicules n'a aucune signification physiologique, bien que leur abondance puisse nous procurer une information de valeur.

2.5.2.2. Fondement théorique

La morphométrie est une branche qui traite essentiellement de problèmes d'extrapolation de résultats obtenus d'une surface à la réalité physiologique tridimensionnelle.

Steredogy
is
a body of mathematical methods
relating
three-dimensional parameters defining the structure
to
two-dimensional obtainable on sections of the structure
(WEIBEL, 1970).

Pour l'exposé qui va suivre, nous nous sommes inspirés des ouvrages de WEIBEL (1979), AHERNE et DUNHILL (1982), BAUDHUIN (1968).

Nous pouvons, moyennant quelques suppositions de base, assimiler directement notre cas à certains points précis déjà bien connu en morphométrie.

Nous allons supposer :

- que l'ovaire contient un grand nombre d'oocytes;

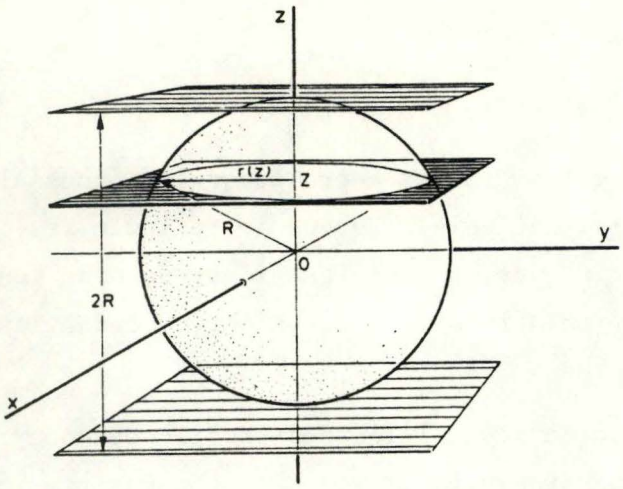


Fig 2.6 : Section d'une sphère de rayon R donnant des profils r(z) dépendant de la distance Z à partir du centre de la shère. D'après WEIBEL (1979).

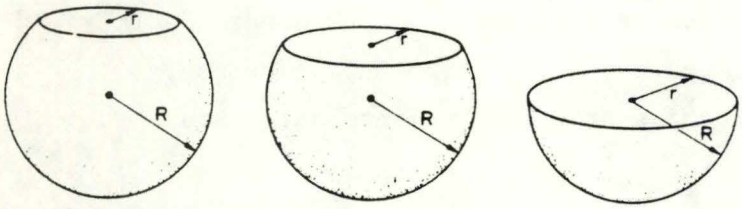


Fig 2.7 : Différents profils engendrés par différentes sections à différentes hauteur de la sphère. D'après WEIBEL (1980).

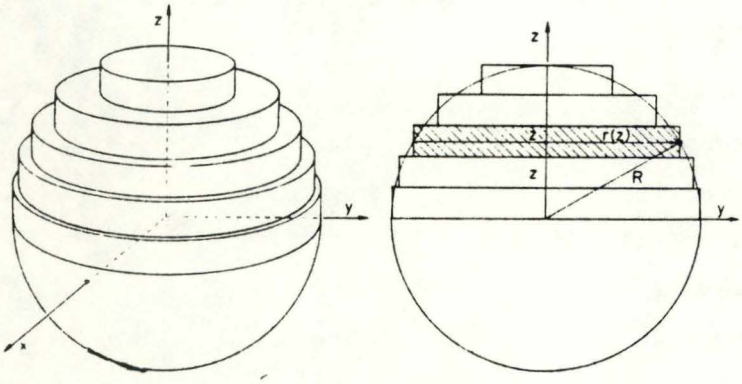


Fig 2.9 : Découpage d'une sphère à différentes hauteurs. D'après WEIBEL (1979).

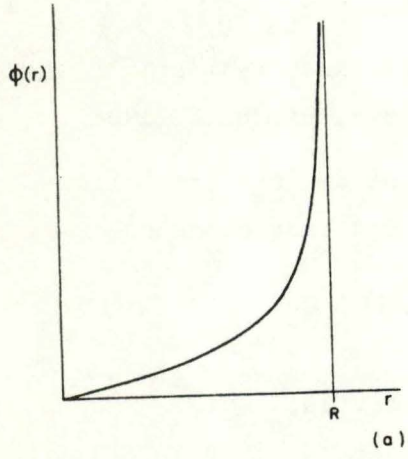


Fig 2.10 : Distribution de probabilité d'obtenir un rayon déterminé d'un profil d'une sphère. D'après WEIBEL (1979).

- que les oocytes ont une forme assimilable à une sphère;
- que la distribution des tailles est continue;
- que les problèmes relatifs à la fixation, l'enrobage ou la coupe sont mineurs et n'interfèrent pas avec le résultat relatif de l'ensemble de l'étude.

Nous allons donc en pratique :

- mesurer pour chaque stade de chaque ovaire une centaine (ou plus) d'oocytes pour obtenir une bonne estimation de la distribution des tailles des oocytes;
- et compter plus ou moins mille cellules pour connaître la proportion relative de chaque stade.

Analysons maintenant les modèles théoriques qui nous permettront de traiter nos résultats.

Nous ne développerons pas cet exposé jusque dans son fondement mathématique le plus rigoureux. Nous nous contenterons de faire comprendre la démarche suivie.

2.5.2.2.1. Distribution des profils obtenus par section aléatoire d'une seule sphère (Fig. 2.6.)

Supposons une sphère de rayon R défini dans l'espace par trois axes X, Y, Z orthogonaux ayant comme origine le point O. La section se fait suivant le plan des axes X Y et découpe un profil observé ayant comme rayon r(Z). Ce rayon dépend, comme on le voit sur les figures 2.7, 2.8, de la hauteur de la section sur l'axe Z.

Si l'on coupe la sphère entièrement par des sections d'épaisseur dZ constantes, nous obtenons une série de profils de diamètre r(Z) (Fig.2.9). Nous remarquons d'emblée qu'un nombre défini de coupes engendre un nombre supérieur de profils de diamètre élevé par rapport aux profils de diamètre plus petit. Il en résulte que la probabilité d'observer un profil de rayon r(Z) n'est pas constant quel que soit Z.

C'est de cette propriété que va découler tout le reste de l'analyse morphométrique. La distribution de probabilité suit une courbe d'ailleurs exponentielle (Fig.2.10).

La probabilité ϕ (r) de rencontre d'un profil de diamètre déterminé est beaucoup plus élevée pour des profils de diamètre plus grand;

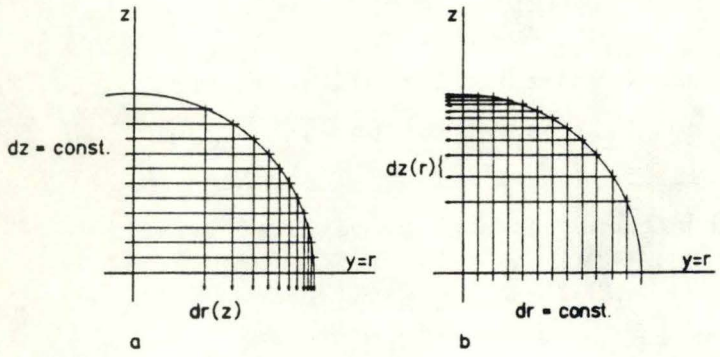


Fig 2.8 : Variation de dr(z) ou de dz(r) lorsque dz o dr sont gardés constants respectivement. D'après WEIBEL (1979).

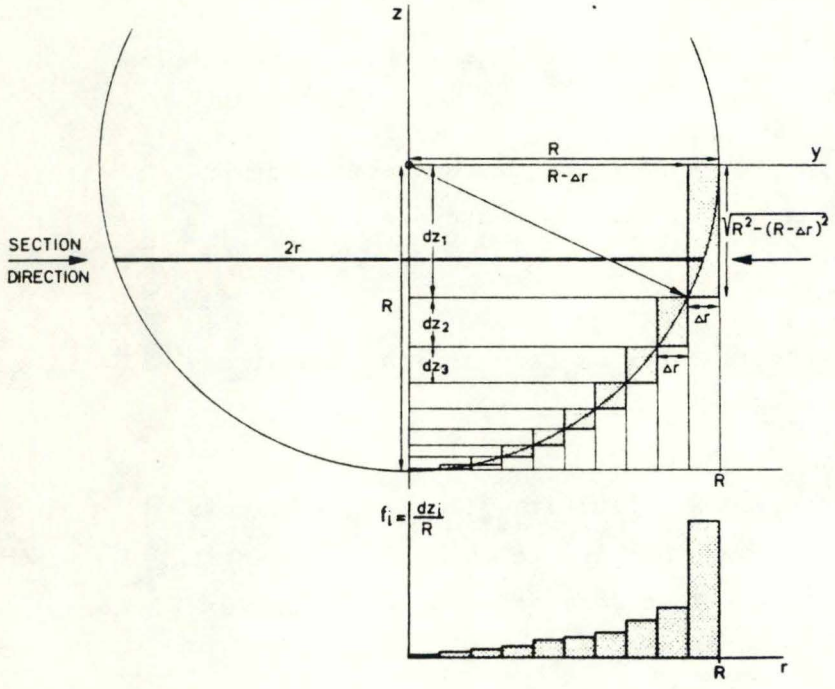


Fig 2.11 : Méthode graphique pour l'obtention de l'histogramme de distribution de la fréquence de la taille des profils . D'après WEIBEL (1979).

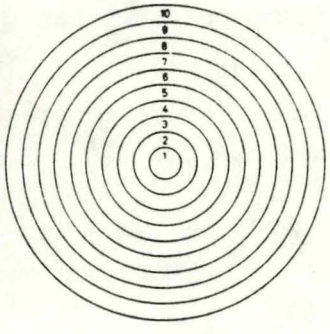


Fig 2.12 : Réticule de cercles concentriques pour la mesures de la taille des profils. D'après WEIBEL, (1979).

cette probabilité tend d'ailleurs vers une asymptote pour des diamètres r(Z) proches du diamètre R de la sphère.

Il est possible d'obtenir directement la distribution de probabilité par méthode graphique (Fig.2.11).

Nous considérerons un cercle (ou une sphère) dont les profils seraient classés dans une distribution ayant une intervalle de classe ΔR constant. Les intersections des projections de ΔR avec le cercle nous définissent deux limites. Ces deux limites rabattues sur l'axe des Z, nous montrent quelle part de cercle est comprise dans l'intervalle ΔR considéré, ou encore quelle est l'importance de la portion de la sphère pour laquelle une section nous donnerait une profil de diamètre compris dans les limites de ΔR.

Cet intervalle dZ est en fait une indication directe non biaisée de la probabilité de rencontre d'une classe de rayon déterminé. Cette distribution de probabilité nous est représentée en zone hachurée sur la fig. 2.11.

Lorsque la mesure des diamètres des profils obtenus r(Z) s'effectue à l'aide d'une série de cercles concentriques (Fig. 2.12), nous obtenons une distribution discrète en histogramme (Fig. 2.13), reflétant néanmoins une fonction continue.

2.5.2.2.2. Distribution des profils obtenus par section de sphère de diamètres différents

Supposons un volume occupé par une somme de sphères définies par des diamètres différents.

Prises séparément en fonction de leur diamètre, les sphères engendrent par section trois types de distribution des tailles des profils différents (Fig. 2.14, 2.15).

Une section dans un volume où ces sphères se trouveront réparties de manière aléatoire donnera une distribution de la taille des profils correspondant à la somme des distributions des oocytes de diamètres différents (Fig. 2.14, 2.16).

2.5.2.2.3. Application au problème morphométrique

C'est en fait le problème inverse qui se pose dans la réalité.

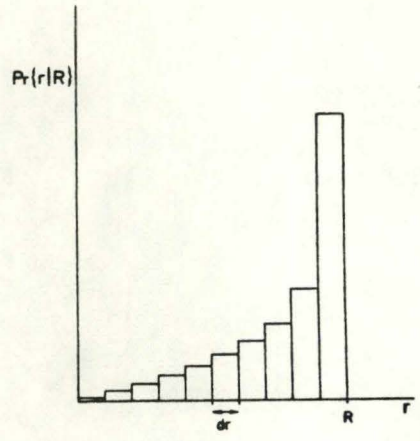


Fig 2.13 : Histogramme reconstituant la distribution de probabilité de rencontre d'un profil déterminé.
D'après WEIBEL (1979).

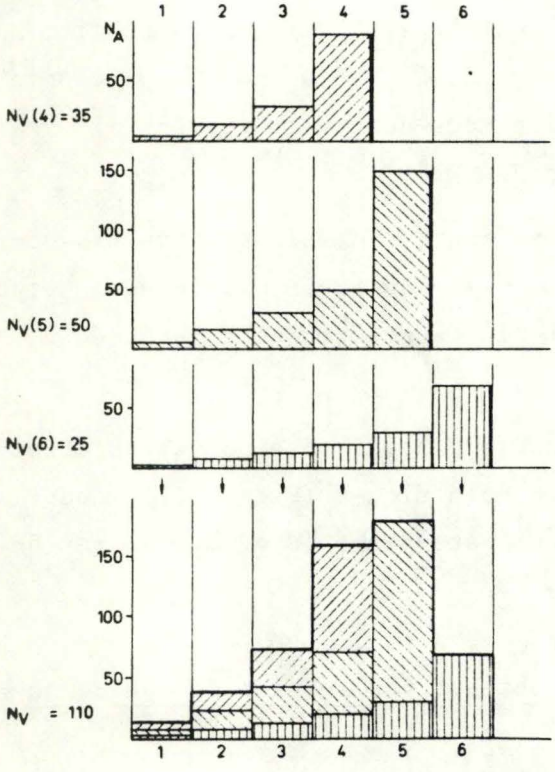


Fig 2.14 : Mélange de sphères de trois diamètres différents, donnant chacune une distribution des tailles des profils.
D'après WEIBEL (1980).

Nous sommes intéressés de connaître le diamètre de la sphère, encore appelé diamètre équatorial à partir de la distribution de la taille des profils qu'elle engendre.

L'enregistrement de mesures des profils sur une section aléatoire nous donnera une distribution sous forme d'histogramme où les distributions de chaque classe de taille d'oocyte sont réunies (Fig. 2.16).

Pour obtenir la distribution de la taille réelle des particules (oocytes) nous procédons suivant le principe suivant (Fig. 2.17).

Nous supposons que la plus grande taille des profils enregistrés correspond au diamètre équatorial du plus grand oocyte de la distribution des tailles.

Nous soustrairons donc à la distribution des tailles des profils la distribution correspondante du plus grand oocyte. Cette distribution nous est donnée par la fonction de probabilité (Fig. 2.10) définie ci-dessus (Fig. 2.17) Step 1→2.
Nous observons de cette soustraction un histogramme définissant les profils engendrés par les oocytes de taille inférieure. Nous procédons donc de manière identique, en retirant chaque fois de la distribution du plus grand profil Step 2→3.

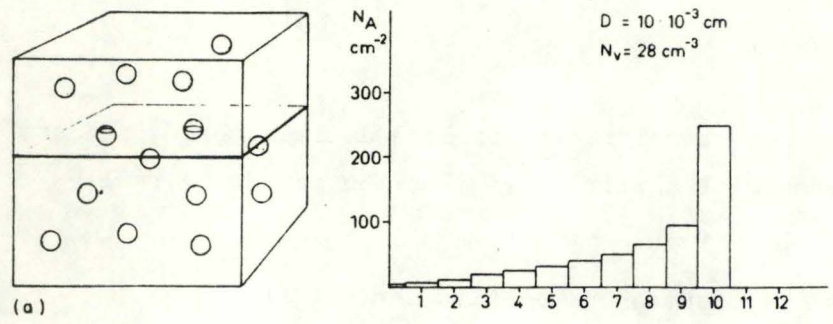
Nous effectuons cette opération jusqu'à ce que l'on ait épuisé tous les profils de l'histogramme original.

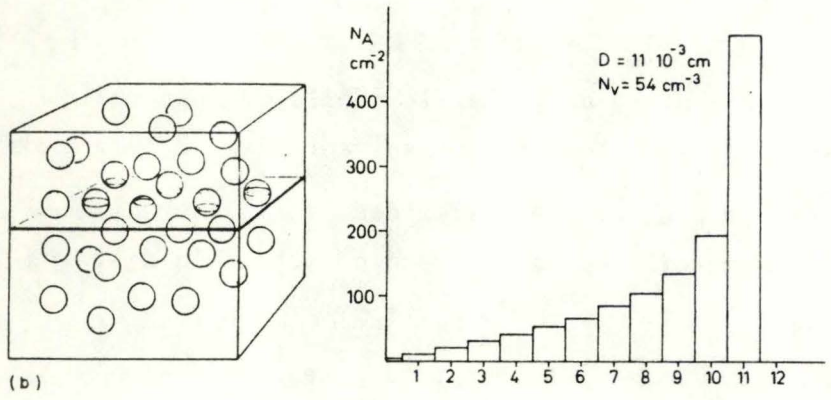
La distribution des tailles réelles des oocytes nous est donnée (Fig. 2.17d)

Ceci correspond au principe de base. Cette théorie a été développée par divers auteurs. Le pionnier de cette discipline est certainement WICKSELL (1925). D'autres ont modifié ou complété cette théorie : SALTYKOV (1958), BACH (1967), CRUZ-ORIVE (1977).

Confronté à ces différents modèles ne différant somme toute que par peu de chose, nous avons du choisir parmi l'un d'eux.

La théorie de WICKSELL considère que la distribution de la taille des profils et de la taille des particules est continue.
Il a dès lors construit ses histogrammes de manière à approximer une distribution continue (Fig. 2.18b), en prenant le milieu de chaque classe comme étant la mesure de la particule ou du profil de la particule.





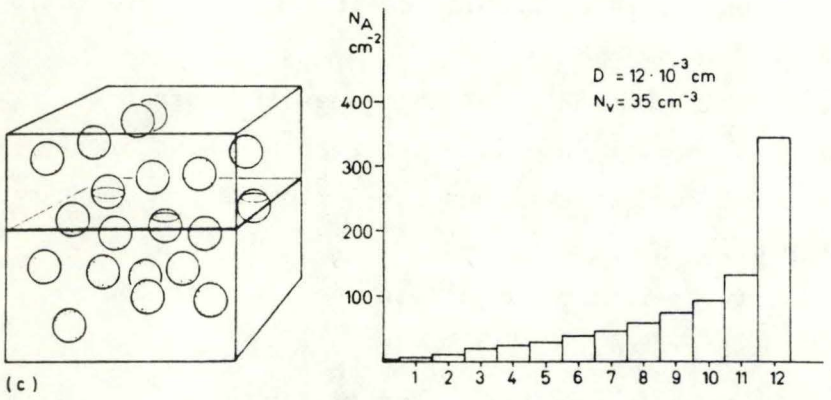


Fig 2.15 : Histogrammes de la taille des profils pour trois classes de sphères de taill différente et de densité numérique différente.
D'après WEIBEL(1979

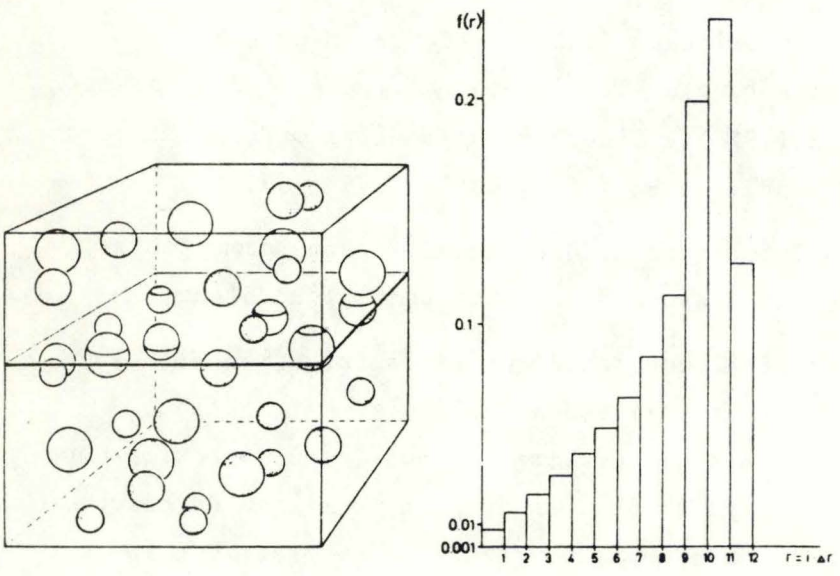


Fig 2.16 : Histogramme de la taille des profils des trois classes de sphères cummulées.
D'après WEIBEL, (1979).

SALTYKOV, de manière très logique, estime qu'aucun diamètre de profil ne peut être plus grand que le diamètre de la particule. Les colonnes de son histogramme des profils sont donc construites avec leur limite supérieure désignant la taille de la particule et du profil de chaque classe (Fig. 2.18a). Mais nous voyons qu'il existe un net décalage entre l'estimation de la mesure par la colonne de l'histogramme et la taille réelle renseignée par la fonction $\phi(R,r)$.

CRUZ-ORIVE (1977) ont évaluer les résultats obtenus avec les deux précédentes méthodes. Les résultats suivant SALTYKOV sont insatisfaisants. WEIBEL interprète cela comme étant dû à un choix malheureux des caractéristiques de la classe. Ils établirent un modèle intermédiaire entre WICKSELL et SALTYKOV : le centre de chaque colonne de l'histogramme est considéré comme mesure de la taille des profils des particules bien que l'histogramme soit compris entre les limites supérieures et inférieures des tailles des profils (Fig. 2.18c).

Cette méthode est la plus récente, la plus séduisante, et offre de bons résultats. WEIBEL (1979) conseille d'ailleurs la méthode de WICKSELL ou CRUZ-ORIVE et déconseille la méthode de SALTYKOV.

2.5.2.3. Le problème en pratique

Nous devons tenir compte de deux autres éléments d'importance qui influencent le résultat final de manière conséquente :

- la perte des petits profils;
- l'épaisseur finie de la coupe.

Ces deux points nécessitent des corrections supplémentaires et quelques suppositions de base pour que la transformation dite de WICKSELL soit considérée comme valable.

2.5.2.3.1. Epaisseur de la coupe ou l'effet d'HOLMES

L'exposé précédent reposait sur la supposition que l'épaisseur de la coupe était négligeable. Or, en réalité, cette coupe est d'épaisseur finie et souvent de l'ordre de grandeur de la particule analysée. Il faut alors faire intervenir une correction qui tient compte de cette

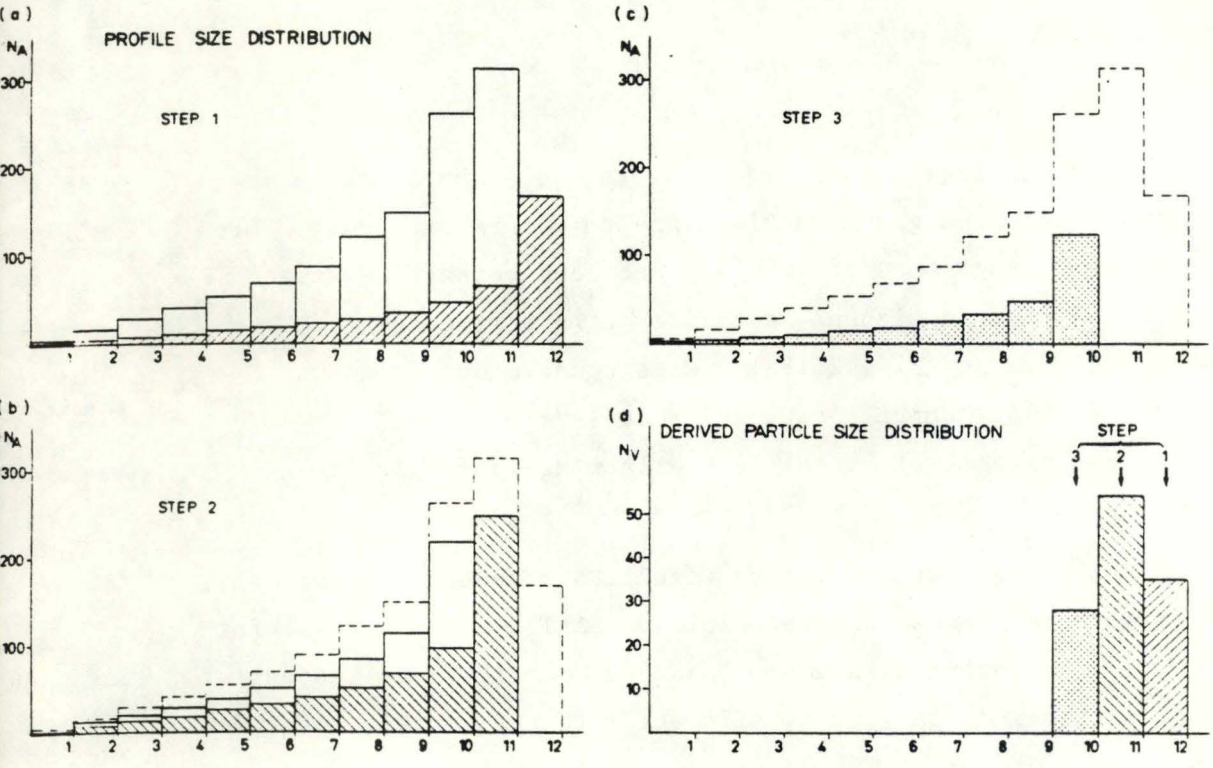


Fig 2.17 : Principe pour l'obtention de la distribution de la taille des particules à partir de la distribution de la taille des profils. D'après WEIBEL (1979).

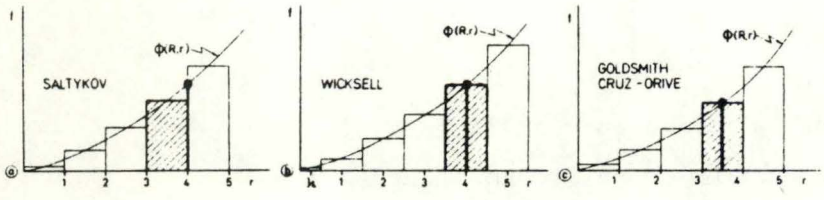


Fig 2.18 : Différences de définition des classes des histogrammes pour (a) Saltykov, (b) Wicksell, (c) Cruz-Orive. D'après WEIBEL (1979).

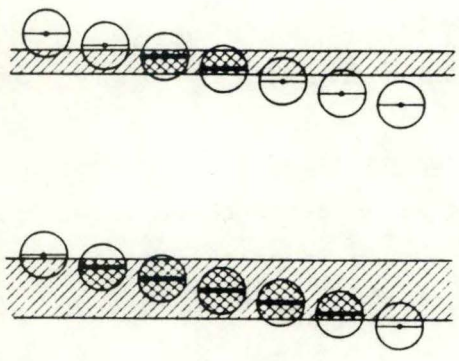


Fig 2.19 : Effet de l'épaisseur de la coupe ; augmentation du nombre de sphères vues en projection. D'après WEIBEL (1979).

épaisseur de coupe.

L'importance de l'écart des résultats pouvant être induite par une épaisseur de coupe finie par rapport au cas théorique nous est donnée (Fig. 2.19, 2.20, 2.21).

L'effet de l'épaisseur de la coupe est d'augmenter le nombre de sphères dont le diamètre équatorial est observé dans la projection.

Nous rappelons aussi que la déduction de la taille des particules de la distribution de la taille des profils suppose que le plus grand profil obtenu correspond au diamètre équatorial de la plus grande particule. Nous retirons alors de la distribution totale des profils la distribution des profils probablement engendrés par une particule de cette taille (Fig. 2.11).

Si nous devons obtenir, suivant la même manière graphique, la distribution de la taille des profils, nous voyons immédiatement sur la fig. 2.20 que la plus grande classe est amplifiée du terme t/2. Nous admettons en approximation que nous devons donc faire rentrer ce terme dans nos calculs de distribution, si le diamètre moyen de la structure est inférieure à dix fois l'épaisseur de la coupe.

2.5.2.3.2. Perte des petits profils

En pratique, on n'observe jamais (ou presque) la distribution complète des profils engendrés par une particule de taille donnée.

Cette distribution se transforme, du cas théorique au cas pratique, en une distribution tronquée où les classes inférieures de la taille des profils sont moins bien représentées qu'elles ne devraient l'être. Cela peut être inculqué aux manipulations histologiques. Soit la partie sectionnée d'une particule devient trop peu colorable pour être détectée (optically lost caps), soit que celle-ci ne s'insère pas suffisamment dans la coupe pour résister à son arrachage (Fig. 2.21, 2.22)

Si l'on effectue les soustractions successives sur un histogramme dont les plus petits profils n'ont pas été enregistrés, nous obtiendrons, au lieu de tomber à une valeur nulle à la fin du calcul, des valeurs négatives, qui n'ont en fait aucun sens et doivent être considérées comme nulles.

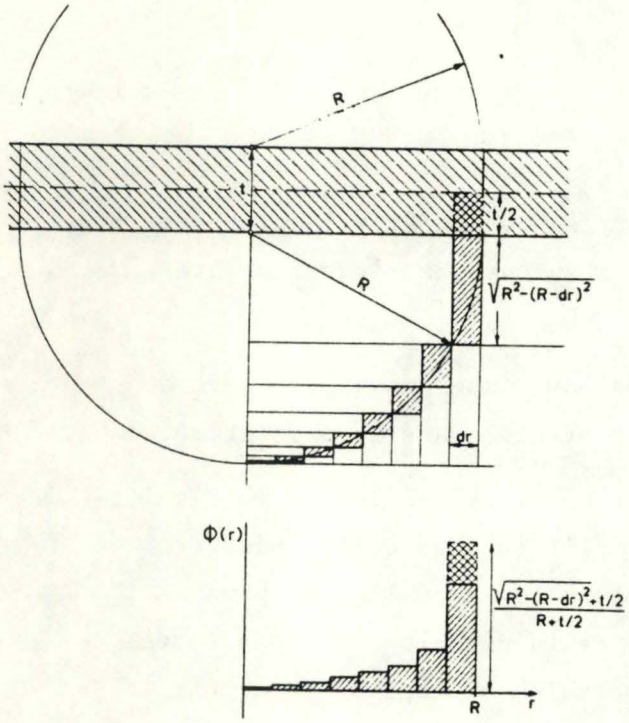


Fig 2.20 : Modification de la distribution de la taille des profils obtenue par méthode graphique pour une coupe d'épaisseur t. D'après WEIBEL (1979).

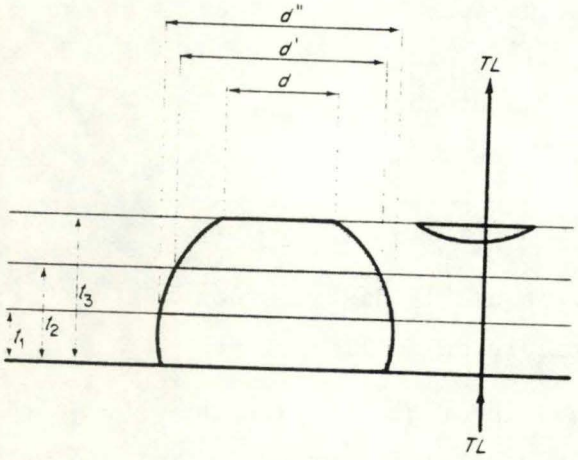


Fig 2.21 : Figure montrant l'effet d'Holmes et le phénomène des profils perdus optiquement. D'après AHERNE et DUNHILL (1982).

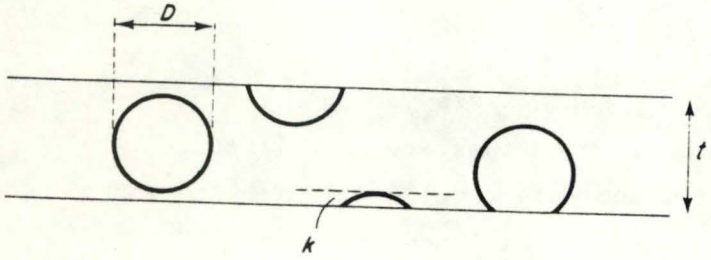


Fig 2.22 : Figure montrant quelques sphères sectionnéees au hasard. k est la limite au-dessous de laquelle le profil est perdu optiquement. D'après AHERNE, DUNHILL (1982).

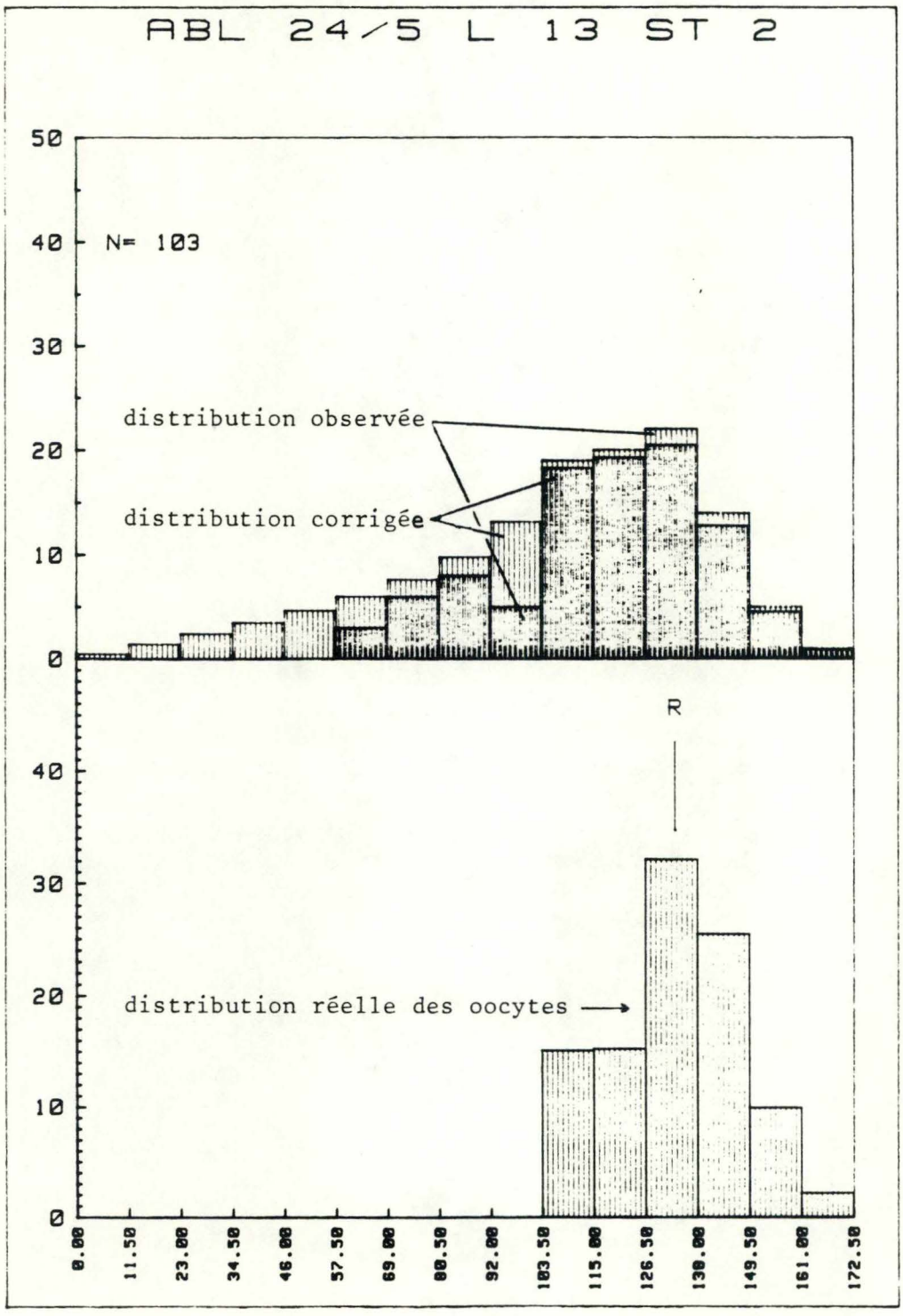


FIGURE 2.23 : Tracé des distributions des tailles des profils observée et corrigée, ainsi que la distribution des oocytes exprimée en pourcentage, d'après le programme de Mr. Ph. COPPE .

La limite de troncature est définie comme étant la valeur inférieure de la première classe non négative. La correction effectuée pour la perte des petits profils permet de ne pas tomber dans ces valeurs négatives mais bien d'obtenir un nombre nul comme résidu des soustraction successives.

De ceci découlent deux réflexions qui seront assimilées aux conditions à remplir pour que la correction morphométrique (souvent appelée de WICKSELL) soit considérée comme valable.

Nous devons supposer :

- qu'aucun profil polaire ou équatorial n'est négligé au-dessus de la limite de troncature;
- qu'aucun profil équatorial n'existe en-dessous de la limite de troncature.

Moyennant ces suppositions et celles énoncées au début de ce chapitre, les corrections exposées ci-dessus sont pleinement satisfaisantes.

En pratique, nous mesurons donc plus de cent profils pour un stade physiologique précis et pour chaque poisson de cette distribution des profils nous en retirons, par les différentes corrections, la distribution des tailles des particules.

Un programme a été mis au point par M. Ph. COPPE, assistant vétérinaire du département d'histologie de M. LELOUP, et celui-ci l'a très aimablement mis à notre disposition. Ce programme est écrit en Basic et fonctionne sur ordinateur H.P. Un exemple graphique de traitement de données effectué par ce programme est donné fig. 2.23. La fréquence des tailles des particules est donnée en pourcentage.

Connaissant la distribution des tailles des particules d'oocytes pour chaque stade, il devenait indispensable d'en connaître la proportion relative dans l'ovaire. Nous avons donc procéder à un comptage de mille cellules par ovaire (poisson).
Nous obtenons donc la proportion des profils pour les différents stades. Cette proportion n'a pas de signification physiologique car elle n'est le reflet du phénomène que dans deux dimensions. Nous effectuons une correction à ces proportions de surface pour l'extrapolation en trois dimensions. Cette correction divise le

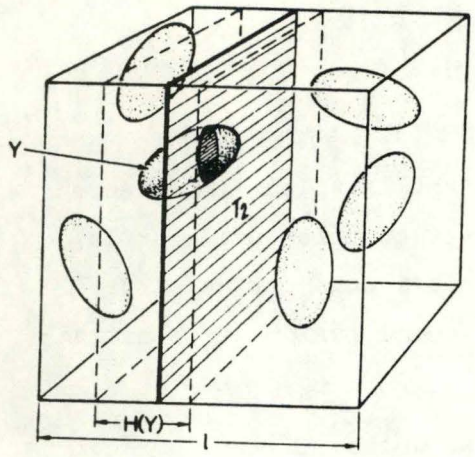


Fig 2.24 : Probabilité de sectionner une particule convexe répartie aléatoirement. D'après WEIBEL (1979).

Tableau 2.3 : Photopériode imposée aux aquarium. La minuterie est ajustée au quart d'heure près.

PHOTOPERIODE DES AQUARIUMS .

JOUR	DATE	LEVE DU SOLEIL.	COUCHE
JEUDI	22/3	7.30	20.00
JEUDI	5/4	7.15	20.15
MERCREDI	11/4	7.00	20.30
MARDI	17/4	6.45	20.30
VENDREDI	20/4	6.45	20.45
MERCREDI	25/4	6.30	20.45
VENDREDI	27/4	6.30	21.00
JEUDI	3/5	6.15	21.00
VENDREDI	11/5	6.00	21.15
MARDI	22/5	5.45	21.30
MERCREDI	30/5	5.45	21.45
VENDREDI	8/6	5.30	21.45
JEUDI	21/6	5.30	22.00

Tableau 2. 2 : Températures imposées aux aquariums
lors des expérimentations en degré Celcius.

DATE	AQUARIUM 1	AQUARIUM 2
Le 22/3	11 °C	15 °C
23	11	16
24	11	16
25	11	16
26	11	16
27	11	16.5
28	13.5	13.5
29	10.5	14.5
30	10.5	16.5
31	10.5	16.5
1/4	10.5	16.5
2	10.5	16
3	10.5	15.5
4	10.5	16
5	10	15.5
6	9.5	15.5
7	9.5	15.5
8	9.5	15.5
9	10	15.5
10	10	15.5
11	10	15.5
12	10	15.5
13	10	15.5
14	10.5	15.5
15	10.5	16
16	10.5	16
17	10.5	16
18	11	16
19	11	16
20	11.5	16.5
21	12	16.5
22	12	16.5
23	12	17
24	12	17
25	12.5	17.5
26	12.5	17.5
27	12.5	17.5
28	14	19.5
29	14.5	19.5
30	14.5	19.5
1/5	15.5	20
2	15.5	21
3	16.5	21
4	16.5	21
5	16.5	21
6	16.5	21
7	16.5	21
8	16	21
9	16.5	23
10	16	23.5
11	16	23.5
12	15.5	23.5
13	15.5	23
14	15.5	23
15	15.5	22.5

pourcentage par le diamètre moyen de la particule, car il est aisément compréhensible qu'une particule de grand diamètre à nombre égal avec une particule de petit diamètre a plus de chance d'être représentée dans une section aléatoire (Fig. 2.24).

2.6. Aquariums

Parallèlement à l'étude sur le terrain, nous avons poursuivi une étude en aquariums dans le but de cerner l'effet de la température.

Les conditions en aquarium se voulaient les plus proches de celles du milieu, du moins dans ses principales composantes abiotiques. Pour ce faire, photopériode et température suivaient les fluctuations du milieu.

L'expérience a été réalisée avec deux aquariums. Un était réchauffé, l'autre possédait à peu de chose près la même température que la Meuse en amont de Tihange. La température de chaque aquarium a été mesurée tous les jours à heure constante (tableau 2.2). Chaque aquarium avait une contenance de deux cents litres, était équipé d'un oxygénateur RENA 301 et d'un filtre EHEIM 2021 à charbon actif où l'eau circulait grâce à une pompe EHEIM 1021 de six litres par minute, surmontée d'un tube néon TL long commun aux deux aquariums d'une puissance de soixante watts, commandé par une minuterie. Cette minuterie est ajustée sur la photopériode naturelle au quart d'heure près (tableau 2.3, Fig. 2.25). L'aquarium à température élevée est réchauffé de plus de cinq degrés Celsius par rapport au témoin par un thermomix 1441BK4. L'auquarium témoin suit les températures enregistrées en Meuse à Lives. Au cours des premières semaines de cette expérience, il s'est avéré nécessaire de refroidir l'eau de cet aquarium, bien que celui-ci se trouvait dans un local non réchauffé. Un groupe frigo refroidissait l'eau de 16 degrés Celsius à 9 degrés Celsius.

Nous avons disposé un minimum de trente poissons par aquarium d'une longueur à la fourche supérieure à cent dix millimètres. Les poissons ont été traités préalablement par un bain préventif aseptique d'anti-maladin pour éviter la propagation des maladies.

Ils étaient nourris tous les jours à heure régulière, leurs

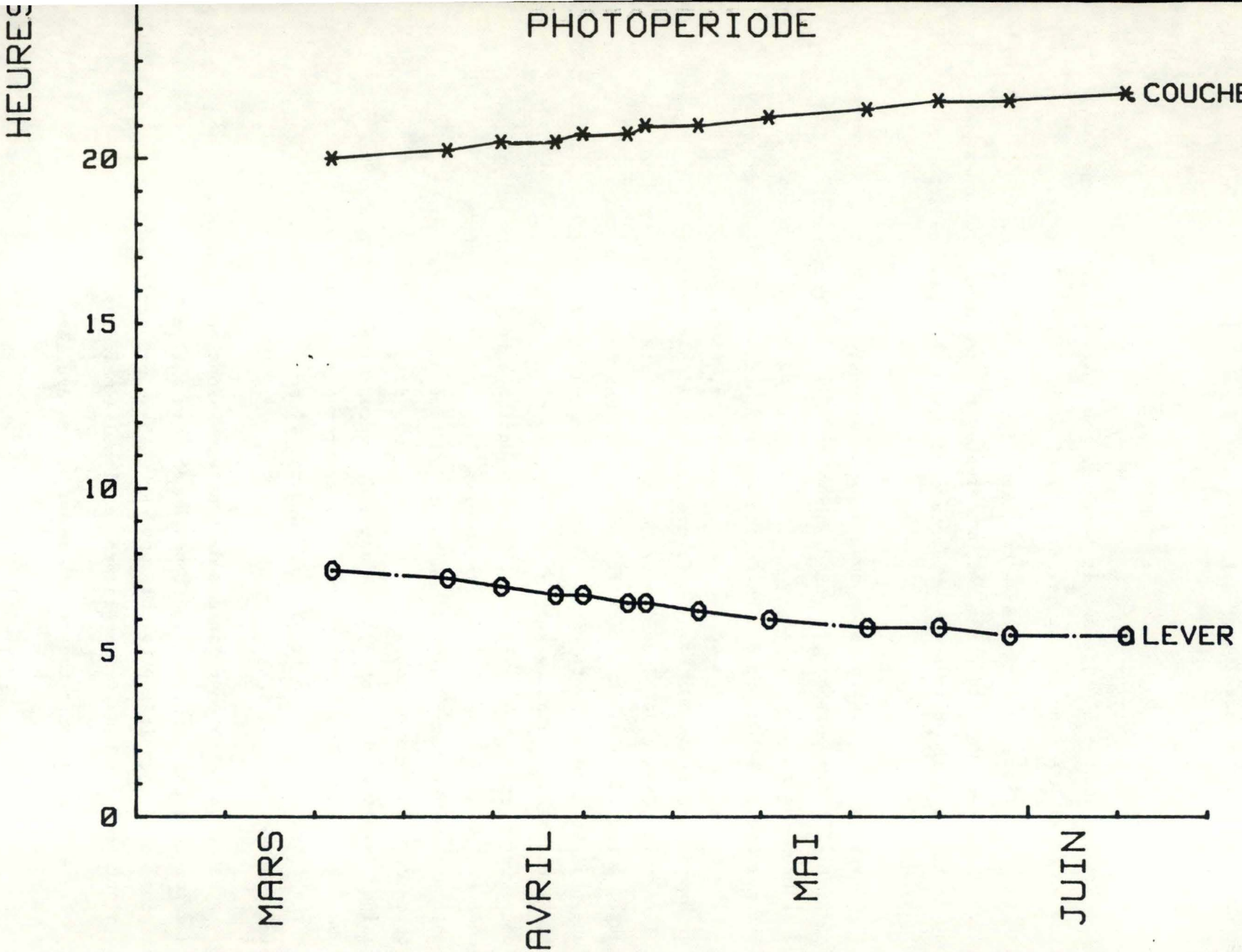


Fig 2.25 : EVOLUTION DE LA PHOTOPERIODE IMPOSEE EN AQUARIUM .

excréments étaient éliminés de l'aquarium par siphonnage, un tiers de l'eau était renouvelé une fois par semaine.

Les conditions d'environnement soumises aux poissons ont dû être modifiées en cours d'expérience. Elles sont présentées dans le chapitre des résultats et analysées dans la discussion.

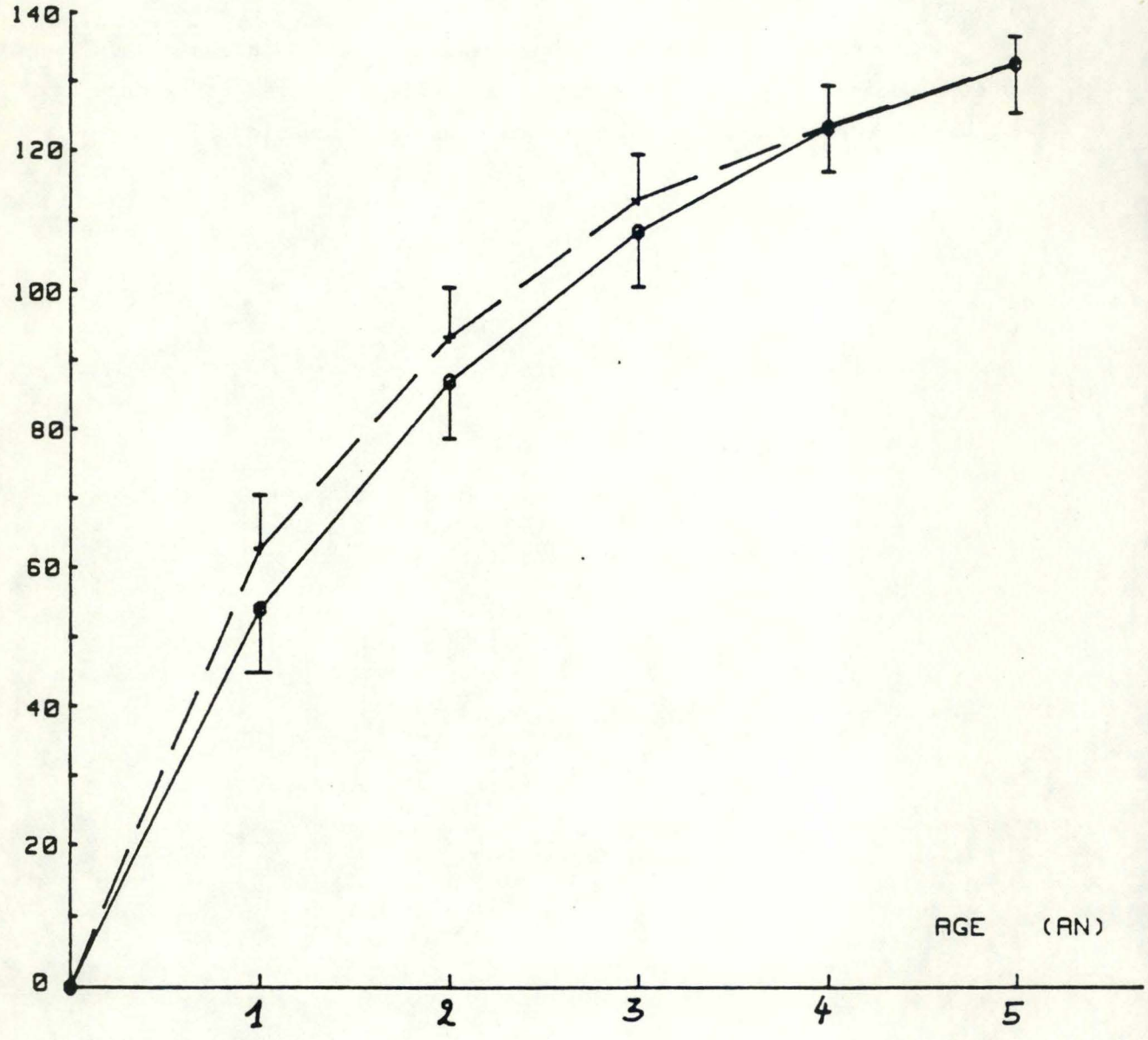


Fig 2.26 :CROISSANCE LINEAIRE DES ABLETTES A. alburnus (males, femelles et indeterminées) DE LIVES-SUR MEUSE (——) ET D'AMPSIN (- - - -)

3. Résultats

3.1. Qualitatif

Nous nous sommes intéressés à l'étude du cycle reproducteur de l'ablette *Alburnus alburnus*, petit cyprinidae commun à la Meuse belge.

L'étude du cycle reproducteur suppose évidemment une approche basée essentiellement sur des individus matures. Pour une question de facilité d'approche sur le terrain, la maturité sexuelle a été définie pour une taille minimale de cent dix millimètres (A. SIERRA, 1983). Nous nous sommes donc limité dans le cadre de ce travail à récolter des individus matures de cette taille minimale.

Conscient de la complexité du phénomène, nous avons aussi choisi comme limite, l'étude approfondie du cycle reproducteur femelle seulement. Les ablettes mâles furent aussi prélevés et manipulés histologiquement, mais nous avons agit ainsi par pure curiosité. Les résultats ne figureront pas dans ce mémoire.

Nous avons effectué 19 pêches dont 8 en amont et 11 en aval. Le prélèvement des poissons s'est toujours révélé plus fructueux en aval. Les références des poissons pêchés sont reprises dans le tableau I situé en annexe.

Nous avons selectionné nos individus en fonction de la taille. Les individus récoltés faisaient surtout partie de la classe de taille cent dix - cent trente millimètres. Cette classe de taille correspond à la classe d'âge 3^+, 4^+ en amont et 3^o, 4^+ en aval (Fig. 2.26). Quelques rares individus de plus grande taille ont été analysés ; la maturité de leur gonade s'est toujours révélées plus avancée par rapport à la classe de taille cent dix - cent trente millimètres.

Nous avons procédé de la sorte dans le but d'uniformiser nos résultats et d'en diminuer autant que possible la dispersion, étant donné que nous étions limités dans le nombre d'individus qu'il nous était matériellement possible de préparer histologiquement.
Cette précaution s'est avérée fructueuse car nos individus étaient toujours dans un état de maturité relativement uniforme.

Nous allons donc supposer en bonne approximation que dans la majeure partie de l'année, cette classe de taille possède un même état de maturation de la gonade à un moment donné.

Nous ferons ici la même remarque que pour la partie bibliographique. Ce sujet très vaste, fait appel à un grand nombre d'interprétations, de discussions. Il serait peut-être plus logique mais moins pratique pour le lecteur de décrire tous ces phénomènes dans un seul chapitre édifié chronologiquement. Mais nous avons préféré décrire plusieurs fois le phénomène dans son entiereté en faisant allusion chaque fois à une partie du mécanisme total. Les différentes parties n'ont leur signification propre que dans un contexte général.

3.1.1. Description générale

Depuis leur arrivée dans la gonade encore toute immature, les gonies primordiales n'ont cessé de se multiplier, constituant ainsi le stock de recrutement des futurs oocytes. Dans la gonade immature, ces gonies n'évoluent pas vers des stades plus mûrs avec comme finalité l'oocyte mature prêt à être pondu, mais elles restent en statu quo. Dans la gonade mature, au contraire, ces cellules évoluent, effectuent la première partie de la méiose et entrent dans la phase que nous avons appelée protoplasmique. Ces cellules sont alors des oocytes. Le recrutement de ces premières phases est assez caractéristique. Ces cellules se disposent en cordons souvent sur les bords des replis ovariens et il est souvent possible d'observer tous les stades intermédiaires de maturation (Photo 8). Passé le stade d'initiation, les oocytes vont se développer et former un stock de jeunes cellules pour l'étape ultérieure qui sera la vitellogénèse (FORBERG, 1982).

Le stade protoplasmique comporte plusieurs phases préparatoires à la vitellogénèse.

Les cellules sont petites et comportent un gros noyau central. Les nucléoles sont intimement accolés à la membrane nucléaire, ce qui témoigne d'une activité intense. Le cytoplasme est basophile, il se colorera plus intensément que des cellules de stade ultérieur (Photo 9).

Ensuite, ces oocytes vont, au cours de leur croissance, devenir moins basophiles, les nucléoles plus ronds et moins accolés à la membrane nucléaire. En coupe histologique, ceux-ci vont prendre moins intensément l'hematoxyline et se décoloreront plus facilement lors de la différenciation à l'hematoxyline.

Les membranes oocytaires et folliculaires ne sont pas encore très remarquables. Elles se limitent à une couronne de cellules plutôt indifférenciées qui se confondent avec le reste des cellules du stroma.

Dans de nombreux cas, nous avons pu observé la migration du Yolk nucleus, "noyau du vitellus" (Photo 10). Le corps ne prend pas l'hématoxyline aussi fortement que le RNA ou le DNA caryoplasmique, sa nature serait essentiellement due au RNA cytoplasmique. Ce corpuscule n'est observé qu'à certains moments de l'année. Ce doit être un stade assez fugace dans la prévitellogénèse.

Cette période de maturation oocytaire a assez peu attiré notre attention, bien qu'elle soit le siège de plus d'un mécanisme physiologique intéressant. Mais étant limité par le temps et soucieux d'atteindre notre objectif, nous avons concentré nos efforts sur la deuxième partie de la maturation, la vitellogénèse.

Un certain nombre d'oocytes vont se faire solliciter, sans doute sous induction hormonale, et entrent en vitellogénèse. C'est cette partie de la gonade qui va être importante pour la reproduction, d'une part par le simple fait que la majorité de ces oocytes seront pondus, d'autre part par la contribution hormonale que sembleraient jouer nombre de corpus atretica pré- ou postovulationis, ou leurs cellules folliculeuses.

La vitellogénèse apparait avec les premières inclusions lipidiques du cytoplasme de l'oocyte.

Par une fixation ordinaire et après déparaffinage aux alcools, les inclusions laissent des"trous" dans la coupe.

Le début de cette synthèse lipidique forme, chez ces jeunes oocytes, une couronne de vacuoles d'apparence claire (photo 11), juste en-dessous du chorion.

Les globules lipidiques augmentent en nombre et en taille. Le cytoplasme de l'oocyte se remplit de ces inclusions de la thèque jusqu'au noyau. Très vite aussi apparaissent d'autres inclusions qui vont s'ajouter aux précédentes. Elles sont toutefois moins nombreuses et de taille plus réduite. Elles sont colorables au vert lumière et se détachent ainsi du cytoplasme coloré à la phoxine. Ces inclusions sont de type glucidique et glycoprotéique.

Cette masse de composés énergétiques forme le vitellus de l'oeuf. Les gouttelettes vont fusionner à force d'accumulation (Photo 12). Ce début de fusion est souvent pris comme point de repère dans la maturation. Cette fusion tend à devenir rapidement générale.

Alors que la fusion s'accentue, une masse vitelline probablement protéinique fait son apparition dans l'oocyte. Cette masse absorbe très intensément l'hématoxyline et rend l'oocyte très opaque (Photo 13). Cette étape est très reconnaissable dans le processus général de la vitellogénèse, elle sera aussi prise comme point de repère.

Cette accumulation semble être de polarité opposée à celle de l'accumulation des lipides : elle part du noyau pour envahir le reste du cytoplasme (Photo 14). Cette observation suggère évidemment la synthèse de cette partie de vitellus par le cytoplasme périnucléaire alors que l'accumulation lipidique était très probablement d'origine exogène.

Une distinction est à faire entre le vitellus exogène et endogène. D'une part, de par leur constitution propre, nous venons de l'énoncer et d'autre part, de par leur fonction. Le vitellus exogène comporte des protéines, glycoprotéines, enzymes structurants. C'est de ces molécules que va dépendre la structuration et le bon développement de l'embryon.

Cette accumulation de vitellus endogène s'étend à tout l'oocyte, le vitellus va alors former une masse compacte, homogène, d'allure "vitrifiée". Nous appelons ceci la vitrification du vitellus (Photo 13). Cette étape suit de peu la fin de la maturation et la ponte si les conditions le permettent.

Aucune caractéristique signalant une différenciation bipolaire du vitellus n'a pu être relevée des observations des coupes de l'ovaire chez l'ablette.

La période qui précède l'ovulation est caractérisée par deux phénomènes probablement très fugaces : la formation du micropyle et la migration de la vésicule germinale (Photo 15).
Nous n'avons pu en effet, observer la formation du micropyle que chez deux poissons provenant de deux prélèvements (18/7/83,19/6L) et la migration du noyau dans un poisson d'un prélèvement (18/7/83).
Au cours des moments précédant l'ovulation, l'oocyte devient ensuite extrêmement difficile à couper et même à fixer.
En effet, dans ces derniers moments, l'oocyte devient hyalin. Cette absorption d'eau augmente la vitrification. L'oocyte constitue alors une masse énorme de vitellus homogène seulement retenue par une thèque déjà très tendue. Lors des manipulations, la rupture est alors très fréquente. Nous nous sommes surtout attachés à rendre la coupe la plus parfaite possible car un oocyte à ce stade n'a aucune trame conjonctive ou fibreuse pour rendre la section consistante. Mais nous nous sommes rendus compte qu'une fixation rapide et puissante dans un état de fraicheur impeccable était tout aussi important. La photo montre le résultat d'une bonne coupe mais d'une fixation imparfaite.

Nous avons remarqué une conformation particulière de l'oviducte avant ponte. L'épithélium est bien développé et on y observe de nombreuses cellules secrétrices caliciformes. Ces cellules doivent probablement sécréter un liquide qui devrait faciliter le déplacement des oocytes jusqu'au cloaque ou leur donner un pouvoir d'adhérence adéquat en substrat de ponte.

Après la ponte, l'ovaire montre des signes de bouleversement évident (Photo 16). Le lot d'oocyte sur lequel l'ovaire portait ses efforts a disparu, a été pondu. Cela suppose un changement total et radical d'activité : l'activité vitellogénique est stoppée et la régulation endocrinienne est changée.

Le rôle des follicules post-ovulatoire est discuté. Certains leur feraient jouer un rôle endocrinien. En effet, les cellules de la granulosa peuvent s'hypertrophier et se charger de pigments (Photo 17). D'autres peuvent prendre une apparence différente

(Photo 18) : les cellules restent petites et ne semblent pas à première vue être le siège d'une synthèse ou d'une sécrétion particulière.

Les cellules de la granulosa et les cellules de la thèque d'un follicule ovulé vont progressivement retourner à un stade indifférencié. Ces cellules vont se confondre avec les cellules du stroma.

Un ovaire ayant effectué une ponte importante mais ayant déjà résorbé tous ces follicules post-ovulatoires et pré-ovulatoires se remarquera par l'abondance de cellules du stroma (Photo 9) par rapport à un ovaire ayant complètement récupéré, étant au repos (Photo 19).

Un rôle très important peut être joué par les follicules préovulatoires (voir plus loin), encore appelés follicules atrétiques. Les oocytes entrent en résorption avant la fin de leur maturation, avant leur ovulation. Le premier stade de cette lyse est remarqué par la présence d'un liquide situé entre la thèque et l'oocyte même (Photo 20). Ce liquide est contre coloré par le vert lumière. Les cellules de granulosa deviennent cylindriques hautes et chargées de corps pigmentés. Ces corps pigmentés sont le résultat d'une résorption des composés de vitellus. Ces composés sont probablement recyclés vers d'autres destinations. Dans un stade plus avancé encore, le chorion peut se scinder. Les cellules de la granulosa vont pénétrer dans l'oocyte pour y phagocyter les derniers corps résiduels. Cela donne comme image ultérieure, un amas de une ou plusieurs couches de cellules. Elles vont aussi progressivement retourner à un stade indifférencié et s'intégrer dans le stroma.

Il est parfois très difficile de faire la distinction entre un follicule préovulatoire et postovulatoire. En effet, un follicule postovulatoire qui prend une apparence endocrinienne peut se confondre avec le follicule atrétique préovulatoire qui achève sa résorption sans qu'il n'y ait de modifications en nombre ou en structure des cellules de la granulosa (Photo 21).

3.1.2. Description des stades employés

Nous avons été amenés à choisir différents stades pour nos mesures morphométriques. Celles-ci feront l'objet d'un chapitre particulier, mais il convient bien de décrire ici les stades employés.

Il devenait évident que pour une approche numérique, il était d'intérêt pratique de ne pas multiplier ces stades.

1. Nous avons regroupé la partie protoplasmique en un seul stade. Bien que celui-ci soit le siège de plusieurs phénomènes physiologiques différents, son importance pratique ne justifiait pas l'emploi de plusieurs stades (Photo 19).
2. Nous avons scindé la partie vitellogénèse en trois. Nous nous sommes basés sur des critères physiologiques et de facilité. Le premier des trois se caractérise par le tout début de la vitellogénèse. Ce stade sera donc de plus courte durée. L'oocyte est de taille encore relativement faible et comporte une série d'inclusions lipidiques en couronne. Ces inclusions se disposent sur deux, trois rangées, pas plus. La taille des inclusions est aussi un critère important. Cela est laissé à l'appréciation de l'expérimentateur (Photo 11).
3. Ce stade concerne tout le reste de la partie exogène de vitellus. Les inclusions s'accumulent jusqu'à remplir complètement l'oocyte, et celui-ci augmente considérablement de taille. La fusion des gouttelettes marque un processus déjà très avancé (Photo 12, 22). Ce stade et le précédent ont une limite tout à fait artificielle et sans signification physiologique vraie. Mais il est intéressant de pouvoir différencier le début de la vitellogénèse du reste de sa course. Les stades deux et trois couvrent en effet quelques six mois de l'année.
4. Le quatrième stade se marque par le début de la vitellogénèse endogène et l'accumulation de cette substance vitelline très colorable à l'hématoxyline. Sa distinction des autres stades est évidemment très aisée (Photo 13). Ce stade couvre tous les autres états de maturation jusqu'à la période hyaline de l'oocyte. Il se caractérise aussi par le net accroissement en taille. Le début de ce stade précède la première ponte de un à deux mois.

3.1.3. Description de l'ovogénèse en référence avec les stations de Lives et Ampsin

Nous allons dans cette partie nous attarder à suivre l'évolution dans le temps pour les deux stations de prélèvements.

Nos premiers prélèvements ont été effectués en septembre. Une nette différence apparaît déjà entre les stations.

- La station amont : Lives-sur-Meuse nous a fourni des individus tous au stade protoplasmique. Aucune vitellogénèse n'est observée, les ovaires ont parfaitement récupéré de la ponte. Les travées d'oocytes sont reformées et remplissent l'ovaire (Photo 19). Les oocytes en stade protoplasmique montrent tous les stades intermédiaires entre la gonie primordiale et l'oocyte arrivant en fin de croissance protoplasmique. La taille et la forme des nucléoles, le rapport noyau - cytoplasme, la taille de l'oocyte et l'intensité de la coloration à la phoxine (à l'intérieur d'un même ovaire) peuvent être pris comme critères de maturation.

- La station aval : Ampsin nous a fourni des individus plus avancés. La différence est très nette puisqu'en aval, la vitellogénèse a commencé. Les premières inclusions lipidiques sont communes à tous les ovaires. Dans certains, la deuxième vitellogénèse est en route. Nous pouvons observer l'apport exogène d'autres substances énergétiques que les lipides.

Cette différence entre les deux stations se remarque aussi par la taille plus importante des oocytes de la station aval par rapport à la station amont (Photo 11).

Aucune résorption n'a été observée en amont. Quelques très rares figures de résorption ont été observées en aval.

La vitellogénèse se poursuit pour les deux stations. Du moins, nous le supposons, car pour le mois d'octobre (11/10 et 27/10), nous ne possédons que des prélèvements de la station aval. La vitellogénèse s'y poursuit de manière assez rapide. La différence est toutefois plus nette entre septembre (7/9) et le 11/10 qu'entre le 11/10 et le 27/10. Les oocytes les plus avancés montrent un cytoplasme presque rempli d'inclusions lipidiques. Ces inclusions sont toujours de taille assez réduite (Photo 23).

Nous remarquerons ici un phénomène qui s'observera aussi par la suite : il se présente sous la forme d'une plage claire périnucléaire. Nous avons de bonnes raisons de croire qu'il ne s'agit pas là d'un artéfact de manipulation (Photo 10). Nous ne possèdons aucune donnée bibliographique concernant cette observation. Cette page claire est peut-être l'image d'une poche lipidique. Il s'agit probablement d'un processus anormal par rapport au déroulement courant de la vitellogénèse. La possibilité d'inclure ce processus dans un symptôme d'une résorption ultérieure est la plus séduisante. En effet, les oocytes sont souvent contigus à d'autres dégénérescents et le nombre d'oocytes possèdant cette plage périnucléaire va en augmentant avec le nombre de résorptions observé dans l'ovaire.

Au cours du mois de décembre, la station amont (prélèvements 1/12, 8/12) révèle une différence nette avec le prélèvement de septembre (6/9). Ceci est évident : quatre mois séparent ces deux prélèvements. La vitellogénèse s'est poursuivie. Un début de fusion des inclusions lipidiques est observé. La station aval montre des gonades où la fusion est déjà plus prononcée.

Ces observations ne reposent que sur quelques individus pêchés au filet. La température très basse et la force du débit ont limité le rendement de la pêche.

Les prélèvements du mois de mars nous révèlent, à quelques endroits, une fusion plus prononcée. Néanmoins, nous pouvons conclure que la vitellogénèse en hiver s'est limitée à un développement très lent des gonades (Photo 24). La température en aval est proche de celle d'amont et la vitesse de développement a dû être identique dans les deux stations. Nous pouvons néanmoins mentionner que la dégénérescence des oocytes est nettement plus fréquente en aval qu'en amont. Cette caractéristique s'est déjà observée et restera un fait majeur de distinction entre les deux stations.

Tous les stades de l'ovogénèse sont visibles dans toutes les gonades des mois de mars et antérieurs. Cela signifie donc qu'il y a recrutement constant de toutes les classes d'oocytes et développement continu de chacun d'entre eux.

A partir du mois d'avril (25/4, 27/4), ce patron de développement va sensiblement se modifier. La hausse de température va accélérer la vitellogénèse et le développement va se précipiter jusqu'à la première partie de mai.

Deux phénomènes importants vont caractériser cette période : le début de la vitellogénèse endogène avec vitrification du vitellus, et d'autre part, un arrêt de la croissance des stades plus jeunes au profit des oocytes plus matures. Cette observation peut être rattachée au nombre toujours croissant d'oocytes dégénérescents. Que ce soit les oocytes en vitellogénèse ou non, ce phénomène est courant. L'amont reflète un certain retard par rapport à l'aval. Ce retard se marque surtout dans l'importance de l'accumulation de vitellus endogène (Photo 14) et dans la taille atteinte par les oocytes.

Au mois de mai (24/5) et surtout au mois de juin (19/6), les différences entre l'amont et l'aval sont moins perceptible ; la taille est apparemment sensiblement la même, la vitrification est au même stade ou presque. Un "trou" remarquable est observé pour les cellules de petite taille telles les cellules que nous avons appelées stade 2 début stade 3. Nous justifierons cette observation plus loin.

Au mois de mai en aval, une ponte a été observée histologiquement chez un individu (Photo 21). Aucun signe similaire en amont (mentionnons le nombre restreint de poissons échantillonnés). Cette observation suggère une remarque importante qui se vérifiera d'ailleurs dans les prélèvements du mois de juin (19/6) 84 et juillet 83.

Les poissons ne suivent certainement pas un développement synchronisé parfaitement. Les poissons échantillonnés au mois de mai montrent des stades différents de maturation. Bien que la différence de maturation ne soit pas grande, nous pensons qu'elle peut occasionner dans la ponte une décalage de l'ordre de quinze jours. Cela signifie que bien que l'ablette soit un poisson à type de ponte seriée, il ne fraie pas massivement à un moment de l'année. La ponte doit s'étaler dans le temps avec toutefois un maximum. Cette distribution est probablement normale mais varie entre des limites assez larges. Vu le nombre peu élevé des poissons échantillonnés, aucun effort n'a été tenté pour assimiler ces variations à une différence de taille, poids ou âge.

Au mois de juin (19/6), nous avons probablement affaire, du moins pour l'aval, à des poissons qui ont déjà pondu une partie de leurs oeufs. Nous observons en effet une série de follicules vides. Ces follicules vides sont toutefois loin d'être majoritaires par rapport au reste des oocytes mêmes présents dans l'ovaire. Nous pensons donc que le poisson n'a pondu qu'une partie de ses oeufs et que le reste des oeufs sera pondus ultérieurement.
Les oeufs pondus les premiers sont probablement les plus vite arrivés à maturité. Mais aucune ponte massive n'est à signaler : nous ne pouvons mentionner quelle peut être l'importance des oeufs pondus dans les ovaires des individus observés. Un regard sur le RGS peut nous donner une idée approximative du pourcentage d'oeufs contenus pour des ovaires de poids extrême. Cette différence de poids devra être confirmée par la présence de follicules vides dans l'ovaire le plus léger.

Le mois de juillet (18/7, 20/7) est certainement le plus intriguant du moins à première vue. Nous y observons une très nette différence entre l'amont et l'aval.

La station amont : d'emblée, chaque ovaire possède un état de maturation différent. Cette différence observée une première fois en mai s'est amplifiée. On observe des ovaires à tous les stades :

- Certains ovaires ne présentent que des oocytes en stade protoplasmique, aucune vitellogénèse n'est observée. La résorption des oocytes en vitellogénèse non pondus et des follicules atrétiques postovulatoires s'achève. Des cellules à allure fibroblastiques comblent les espaces interoocytaires. Ce stroma surabondant provient de la dédifférenciation des cellules des parois oocytaires. Des cellules sanguines sont encore présentes un peu partout. Une vascularisation très poussée dessert encore l'ovaire.
Cet ovaire a achevé sa ponte ; les mécanismes de retour à la normale s'achèvent ; la résorption est terminée ou presque, la vascularisation redeviendra normale, les cellules stromatiques surabondantes disparaîtront. L'ovaire retourne progressivement au stade de repos observé au mois de septembre en amont.

- L'opposé est encore présent : un ovaire qui va effectuer la ponte. Les oocytes en tout dernier stade de maturation dominent dans tout l'ovaire. Le micropyle est bien formé et la vésicule germinale a migré jusqu'au pôle animal. La ponte est imminente et sera apparemment massive. Quelques follicules vides témoignent des pontes antérieures.

Tous les intermédiaires entre l'ovaire, ayant complètement récupéré de la ponte et l'ovaire allant pondre, sont visibles. Certains sont en bonne voie pour pondre à nouveau dans quelques temps, d'autres résorbent tous les oeufs non pondus, reconstituant leur travée de jeunes oocytes et terminent ainsi leur période de fraie.

Nous pouvons dire que la désynchronisation entre les poissons s'est accentuée depuis le début de la période de reproduction : les poissons sont tous à des stades très différents de fraie. D'autre part, la ponte est terminée pour nombre d'individus. Elle a donc eu lieu complètement.

En aval, la situation est plus uniforme. Cela tient au fait que la reproduction est plus avancée. Elle touche à sa fin pour la majorité des poissons. Nombre de poissons ne présentent que des travées reconstituées sans plus aucune trace de follicules atrétiques, ni de maturation. Certains sont toujours en voie de restructuration. Tous les oocytes en vitellogénèse deviennent atrétiques, la vascularisation tend à revenir à la normale, les follicules ovulés se confondent avec le reste du stroma.

En aval, la ponte est donc terminée depuis quelques temps et les quelques poissons ayant effectué une dernière ponte sont en voie de restitution. Ce stade est nettement plus avancé que l'amont.

Les conclusions s'imposant à l'issue des observations de ce mois de juillet sont celles-ci :

1. La ponte se termine plus tard en amont ;
2. Les poissons montrent une nette désynchronisation dans leur état de maturation.

De l'ensemble de ces observations, nous pouvons conclure que :

1) Le cycle reproducteur de l'aval semble décalé par rapport à celui de l'amont. Il débute plus tôt mais finit plus tôt.
2) Les poissons de la station en aval seraient moins prolifique si l'on en croit la résorption beaucoup plus abondante qu'en amont.

3.1.4. L'ovaire : évolution d'ensemble

La partie précédente concernait essentiellement l'évolution de l'oocyte en particulier. Nous allons maintenant nous attarder sur les relations que ces oocytes ont entre eux et sur les relations qu'ils pourraient avoir avec le reste des constituants de l'ovaire.

L'évolution de l'ovaire dans son ensemble forme un tout. Tous ses constituants interagissent et le vecteur de cette interaction est fort probablement hormonal.

Les cellules en premier stade, c'est-à-dire en croissance pré-vitellogénique, ont une importance qui, d'un point de vue physiologique, vaut l'importance des derniers stades vitellogéniques. En effet, des cellules primordiales va se détacher un lot d'oocytes qui va entrer en croissance et achever la maturation protoplasmique (poursuite de la méiose, migration du Yolk nucleus,...).
Ce lot va très tôt, entrer en vitellogénèse. Déjà en septembre pour l'aval, probablement un mois plus tard pour l'amont.

La vitellogénèse débute par l'apport exogène des constituants énergétiques de réserves : lipides, glycolipides et glyco prot ides... vont s'accumuler de manière centripède. Elles ont un rôle essentiellement énergétique, elles fournissent à l'embryon un apport nutritionnel pendant sa croissance initiale.

Cette période vitellogénique continue pendant tout l'hiver à un rythme assez lent, puis reprend plus rapidement jusqu'en mai pour l'aval, en avril pour l'amont.
Pendant cette vitellogénèse exogène, un recrutement constant des oocytes est observé dans l'ovaire. Tous les stades de développement sont présents partout en proportion logique, les oocytes les plus avancés étant les moins nombreux.

Nous avons remarqué à quelques reprises, une conformation peu courante de la paroi de l'ovaire. Cette allure secrétrice de la paroi de l'ovaire aurait une fonction de nutrition des oocytes. Ces cellules sécréteront des matières métabolisables qui seraient reprises par les oocytes de la "lymphe" qui les entoure. Ces composés seraient anabolisés en d'autres composés vitellins (NAISSE com. pers.). Mais très vite, avec l'accroissement de la température, le développement de l'ovaire va changer d'allure. En effet, l'observation systématique de toutes les coupes de cette période nous a conduit vers une même interprétation. Parallèlement à la vitellogénèse endogène, simultanément avec une modification de la structure des cellules folliculeuses et une augmentation des follicules atrétiques préovulatoires, on observe une augmentation des stades les plus matures par rapport aux plus jeunes. C'est précisément la raréfication des petits stades et la présence des oocytes atrétiques à tout stade de dégénérescence qui a aiguisé notre curiosité.

Cela nous a laissé supposer qu'il y aurait une action inhibitrice du développement des petits oocytes simultanée à la croissance finale des oocytes de stades plus avancés. Un changement de conformation des cellules de la granulosa de grands oocytes confirme l'apparition d'une nouvelle phase dans le développement de la gonade.

Nous ne savons pas si il existe un lien direct entre les cellules de la granulosa des grands oocytes et l'inhibition de la croissance des petits ou si ces deux phénomènes sont induits par le même facteur. Cela vient recouper les cas de dégénérescence d'oocytes à tous les stades dans l'ovaire. Des oocytes en stade protoplasmique montrent des symptômes de dégénérescence avec apparition d'une plage claire périnucléaire, modifications de la structure des nucléoles, aspect insolite du cytoplasme. Des oocytes en stade vitellogénique plus ou moins avancé entrent en résorption : les cellules de la granulosa s'hypertrophient, sécrètent un fluide qui décolle l'oocyte de sa thèque. Une lyse interne de l'oocyte et la résorption par les cellules folliculeuses font place à une phagocytose des derniers résidus de vitellus.

Le développement des oocytes et leur recrutement des classes inférieures se dérouleraient normalement jusqu'au début du vitellogénèse endogène.

A partir de ce moment, nous constatons une dégénérescence des cellules de stade intermédiaire entre les plus petits oocytes et les plus matures. Cette dégénérescence crée une lacune dans la lignée de maturation des follicules. Nous observons donc progressivement le déplacement d'un groupe d'oocytes vers les tailles supérieures, laissant derrière lui un nombre "trop faible" d'oocytes intermédiaires.

C'est donc un faisceau d'observations apparemment insolites qui nous fait converger vers un modèle de développement oocytaire discontinu. Nous ne savons pas quelle en est la cause, mais le vecteur est très probablement un médiateur chimique hormonal.

Le patron d'évolution va rester identique jusqu'au moment où les oocytes de grande taille disparaîtront lors de la ponte. La ponte, occasionnant la levée de l'inhibition, provoque une reconstitution des travées par des cellules en phase protoplasmique et une nouvelle maturation de ces travées dès un nouvel équilibre hormonal atteint.

D'autres observations sont venues détailler le processus de ponte de l'ablette.
Nous savons que ce petit cyprin possède un mécanisme de ponte sériée. Autrement dit, la ponte (ou les pontes) ne s'effectue pas à un seul moment de l'année mais bien à plusieurs moments.
Ce processus de ponte se doit d'être explicité.

La présence de follicules vides dans les ovaires est une indication qu'il y a en ponte. Mais la proportion relativement faible de ces follicules postovulatoires, nous conduit à constater que la ponte n'était pas totale. Il reste donc des oocytes en tout stade de maturation. Après la ponte même partielle, il y a levée de l'inhibition postée sur la maturation des oocytes. La lignée de développement d'oocytes reprend sa course vers les stades matures. On observe un recrutement même dans les stades protoplasmiques. Toute une série de cellules en début de vitellogénèse apparaît. Seuls les oocytes en stade trois constitueront le stock d'oocytes matures participant à la prochaine ponte. Nous ne savons quel peut être le temps qui sépare deux pontes successives pour un même individu.

PAPADOPOL (1968) mentionne l'intervalle de quinze jours.
Nous pensons que les oocytes nouvellement recrutés en vitellogénèse ne participerons pas à la ponte. Ils devront rester dans la gonade et subir la résorption en juillet. L'intervalle de temps séparant le début et la fin de la ponte est trop restreint pour permettre l'aboutissement de ce lot d'oocytes en stade deux. Nous constatons en effet une certaine abondance d'oocytes en stade 2 et début de stade 3 dans les ovaires échantillonnés au mois de juillet en amont. Ces oocytes constituent un gaspillage énergétique pour l'animal, mais le recrutement entre chaque ponte est indispensable pour restituer à la gonade un lot d'oeufs matures.
Ce processus débuterait en mai (voire même en mars pour l'aval), se poursuivrait jusqu'à la ponte finale qui aboutira à la restitution de l'ovaire.

Les observations des gonades du mois de juillet nous révèlent en aval que la ponte finale a eu lieu car une majorité d'ovaires sont déjà débarrassés de leurs follicules atrétiques, de tout résidu de ponte et présentent un aspect uniforme d'oocytes en stade protoplasmique. D'autres individus sont encore parsemés de follicules atrétiques et follicules ovulés et ont donc terminé la ponte plus tardivement. Cette situation est l'étape de restitution de l'ovaire avant la maturation d'un nouveau lot d'oocytes qui sera pondu l'année suivante.

En amont, la situation n'est pas encore aussi avancée car nombre de poissons ont encore des gonades remplies d'oeufs matures prêts à être pondus. D'autres, par contre, ont fini la ponte et se trouvent à divers stades de restitution des travées oocytaires.

Nous constatons donc que ce mécanisme de ponte sériée est en fait constitué de plusieurs pontes avec un nouveau recrutement de toute la lignée oocytaire entre chaque. Ce recrutement correspond à une levée de l'inhibition sur ces petits stades. Nous pouvons imaginer que cette évolution correspond à une évolution de vagues successives avec la ponte comme aboutissement.

La similitude entre l'état d'avancement des gonades des individus en amont et en aval aux mois de mai et juin n'est qu'apparente. Elle est due au mécanisme même de ce type de ponte. La différence amont-aval réapparaît lors de la ponte finale. Elle a lieu plus tôt en aval qu'en amont.

3.1.5. L'inversion sexuelle

Un phénomène relativement insolite a été observé la première fois dans une coupe d'un ovaire du mois de juillet 83.

Une prolifération tout à fait surprenante de cellules occupait une partie de l'ovaire. Les cellules étaient petites, apparemment indifférenciées (Photo 25, 31). Ces cellules semblaient envoyer des prolongements à travers les masses oocytaires. Elles donnaient l'impression d'envahir l'ovaire. Ce n'était certainement pas le reflet d'une situation stable ni d'un équilibre.

La répétition de ce phénomène nous a conduit à observer d'autres cas, plus explicites encore, et nous en sommes venus à constater que ce processus était en fait une inversion sexuelle. Ces cellules s'organisaient en cordons cellulaires caractéristiques des testicules, les premiers spermatocytes faisaient leur apparition.

Ce processus, bien qu'observé fréquemment, est en fait fort mal connu. Nous n'avons d'ailleurs pas pu récolter beaucoup d'informations sur ce sujet (POLDER, 1971 - CHAN, 1967).

Les références en annexe (Tableau I) révèlent la fréquence de ce phénomène en Meuse. Il peut d'ailleurs se déclarer à n'importe quel moment de l'année.

Sur 106 individus observés par technique histologique, 14 montraient des signes d'inversion sexuelle avancée. L'inversion sexuelle est toujours orientée dans le même sens. L'ovaire se résorbe alors qu'un testicule se forme. Jamais nous n'avons observé le phénomène inverse.

L'observation d'une inversion sexuelle est assez spectaculaire. Une masse cellulaire en multiplication s'étend, absorbant tout sur son passage. Aux limites de son extension, on peut voir des prolongements cellulaires (Photo 26) qui pénètrent les espaces interoocytaires. Les oocytes sont ensuite rapidement englobés dans cette prolifération. Ils montrent très vite des signes de dégénérescence ; picnose du noyau, plage périnucléaire, désorganisation du cytoplasme. Ces lignées cellulaires mâles envahissent alors l'intérieur de l'oocyte et achèvent de le faire disparaître.

La photo 27 montre la structuration de cette prolifération cellulaire qui rappelle la forme d'anciens oocytes.
L'expansion se généralise au reste de l'ovaire. Lorsque cette masse cellulaire atteint des oocytes plus matures, il est courant d'observer le reste de la zona radiata (Photo 25) baignant dans une foule de cellules s'organisant très tôt en testicules (Photo 28).

Nous n'avons pas d'idée exacte de la durée du phénomène total mais celui-ci doit être rapide par rapport à la vitesse d'évolution de l'oogénèse.

Le point de départ de cette inversion est encore fort obscur. Mais il est toujours trahi par un certain disfonctionnement de l'ovaire.

Cette inversion sexuelle a certainement sa cause dans le bouleversement de l'équilibre endocrinien de l'animal. La fréquence de ce phénomène chez l'ablette comme d'ailleurs chez nombre de téléostéens nous rappelle une particularité propre à ce taxon. En effet, nous avons vu au cours de l'embryogénèse que les gonades des téléostéens étaient originaires de la même portion de la crête médullaire. Ce point peut être ici la base de la bipotentialité des gonades et des gonies (REMACLE, 1977). En illustration, la photo 29 montre en effet une prolifération anormale des gonies primordiales sous une induction hormonale. Les gonies mâles et femelles sont côtes à côtes en multiplication. Il est probable que cette multiplication va s'accentuer vers une masculinisation.

Il nous reste à élucider le point de départ de cette multiplication anormle des gonies primordiales et leur orientation vers le sexe mâle.

Pour élucider le mécanisme qui provoquerait cette inversion sexuelle, nous ne pouvons que faire le rapprochement entre des phénomènes simultanés. Qu'avons-nous pu observer de simultané à une inversion sexuelle qui pourrait en être la cause, du moins ún élément ?

Il sera toujours difficile de savoir si les faits que nous observons sont une cause de l'inversion sexuelle, une conséquence, ou même l'une et l'autre.

Simultanément avec la prolifération des futures cellules testiculaires, on observe un nombre souvent élevé de corpus atreticum préovulatoires. Mais cette atrésie est-elle la cause ou la conséquence de ce phénomène ?

C'est très certainement une conséquence si l'on admet que l'ovaire est appelé à disparaître au profit du testicule.
Mais il faut dès à présent distinguer deux types de corpus atreticum (c.a).
Le premier type correspond à la description classique qui a déjà été effectués précédemment. Les cellules de la granulosa deviennent cylindriques et phagocytent le matériel énergétique oocytaire.
Il est hasardeux de vouloir faire jouer à ces c.a. le rôle endocrinien qui provoquerait cette inversion sexuelle.
Nous avons vu qu'un grand nombre d'auteurs ont critiqué les premières hypothèses avancées pour attribuer au follicule dégénérescent la synthèse de stéroïdes.
Le deuxième type de corpus atreticum ne se présente pas sous la forme d'un oocyte en résorption normale. Dans le cas présent, il y a pénétration des cellules envahissantes à l'intérieur des oocytes et phagocytose de l'ensemble. Cette résorption est donc effetuée par les cellules du futur tissu testiculaire et non par les cellules de la granulosa.
Nous n'avons pas ici hypertrophie des cellules folliculeuses avec l'apparence sécrètrice d'un corpus luteum.

Vu la conformation de ces corpus atreticum et le caractère très passif de leur destruction, il serait tout aussi prématuré de leur faire jouer un rôle quelconque dans le processus d'inversion sexuelle.

Cependant, il est possible que le stress peut être un facteur très important dans l'atrésie folliculaire. Ce même facteur pourrait induire simultanément l'inversion sexuelle chez l'ablette. POLDER (1971) a remarqué un phénomène d'inversion sexuelle chez Aequidens Portalegrensis (HENSEL) lors d'expériences menées en aquarium. Ce phénomène est d'ampleur considérable si l'on en juge par ces chiffres : ayant introduit 31 couples de poissons dans un réservoir, il en a retiré 60 mâles et 2 femelles de petite taille, quelques mois plus tard.

Dans le but d'élucider la cause de ce phénomène, il a soumis un lot de poissons à un stress(surpopulation, milieu hostile) et un autre à un environnement le plus sain possible.
Le résultat de son expérience n'a pas été concluant bien que celle-ci fut menée une année entière.
Cet auteur a donc fait le même rapprochement entre le stress et l'inversion sexuelle sans avoir rien pu démontrer.

Des études complètes et approfondies seraient nécessaires pour élucider la cause de cette inversion sexuelle.

Les c.a. postovulatoires pourraient jouer un rôle important dans ce mécanisme. En effet, les cellules folliculeuses peuvent prendre deux aspects :

Le premier serait celui d'un "corpus luteum" où ces cellules s'hypertrophient et se chargent de diverses substances dont des pigments. Ces cellules n'involuent pas tout de suite après la ponte (Photo 17) et joueraient un rôle hormonal dans le feed back endocrinien. En effet, après la disparition des oocytes matures, un nouveau lot d'oocytes se doit d'être recruté. Il est possible que ces corpus luteum puissent jouer un rôle dans la restitution de l'ovaire après la ponte.
Nous qualifions ce type de follicule de normal dans le déroulement de la restitution des travées, et nous pensons qu'il ne provoque en rien l'inversion sexuelle.

Le deuxième aspect serait assez différent : les cellules folliculeuses restent petites et ne prennent pas une apparence sécrètrice (Photo 18). C'est ce type de follicule qui serait amené à jouer un rôle dans une éventuelle inversion sexuelle.
En effet, nous avons observé à plusieurs reprises un début d'inversion sexuelle contigue à ces follicules ovulés. Ils induiraient la dégénérescence des oocytes contigus, conjointement à une multiplication cellulaire qui, très vite, se structurerait en cordons testiculaires (Photo 28). Cette multiplication va s'étendre à tout l'ovaire, induisant la dégénérescence des oocytes qu'elle rencontre.

Une ponte massive serait donc propice à la rencontre d'un tel phénomène. La photo 30 montre le début d'une prolifération où a eu lieu une ponte massive.

Tableau 2.4 : Structuration des échantillons sélectionnés pour les analyses quantitatives.

Date de pêche	STATION AMONT	STATION AVAL
Le 19/6	5 poissons	5 poissons
Le 24/5	5 poissons	5 poissons
Le 27/4		5 poissons
Le 25/4	5 poissons	
Le 7/9		5 poissons
Le 6/9	5 poissons	
Le 20/7		5 poissons
Le 18/7	5 poissons	

Nous ne savons pas ce qui peut induire la formation de l'un ou l'autre des follicules atrétiques postovulatoires. Mais par rapprochement avec la cause invoquée plus haut pour l'apparition de c.a. préovulatoires, nous pouvons supposer qu'une ponte massive constitue un stress en soi. Le stress serait ici encore un élément décisif dans l'inversion sexuelle.

En conclusion, nous pensons que les c.a., qu'ils soient post- ou préovulatoire, font partie du mécanisme d'inversion sexuelle et que le stress ne serait pas étranger à la formation de ces c.a.

3.2. Morphométrie

3.2.1. Introduction

La morphométrie est une branche déjà fort ancienne. Elle fut développée en premier lieu par des géologues. Son application à la biologie est plus récente et moins aisée. Le monde plastique de la vie est en effet moins cernable dans une série complexe de modèles mathématiques. Néanmoins, les valeurs chiffrées permettent de quantifier un phénomène qui reste souvent défini uniquement à l'appréciation de l'expérimentateur ou de l'observateur.

Nous avons donc tenté de définir par des paramètres chiffrés l'évolution de la maturation oocytaire dans un ovaire.

Nous avons choisi deux critères seulement : le diamètre des oocytes et leur abondance dans l'ovaire.

Etant donné que notre but est d'étudier ce phénomène au cours du temps dans deux stations différentes, nous nous sommes limités à cinq échantillons de temps et de lieu (Tableau2.4). Nous avons jugé empiriquement que cinq poissons pour chaque coordonnée de temps et de lieu seraient suffisants. Ce nombre a été choisi en fonction du travail qu'il imposait et de la similitude des stades de maturité atteints par des poissons d'une même station et d'un même temps par rapport à des poissons de lieu et temps différents.
Aucun test n'est venu confirmer ce nombre choisi.

Cinq poissons pour cinq échantillons de temps et deux de lieux nous font donc cinquante animaux à quantifier.

Soucieux de pouvoir créer un lien entre le quantitatif et le qualitatif, nous avons choisi de quantifier le phénomène pour quatre stades (définis plus haut) séparément.

Pour estimer la distribution de la taille des profils de chaque stade, cent oocytes au minimum ont été mesurés. Ce chiffre a été adopté suivant les bons conseils de WEIBEL (1979). Aucun test n'est venu confirmer la validité de ce nombre.

Connaissant la distribution de la taille des profils pour chaque stade, il devenait indispensable de connaître l'importance numérique de chacun de ces stades entre eux. Nous avons donc procédé à un comptage systématique de chaque cellule appartenant à chaque stade.

Avec ces deux types d'information, nous pouvons cerner l'ovaire entier de manière quantitative.

Avant de commencer nos mesures sur l'ovaire, nous nous sommes assurés de la validité de notre protocole expérimental.

3.2.2. La composition de l'ovaire

La connaissance de la répartition des cellules dans l'ovaire est très importante. Il fallait être certain que nos mesures étaient extrapolables à l'ensemble de l'ovaire.

Nous avons donc effectué deux tests statistiques pour éprouver l'hypothèse nulle selon laquelle la répartition des oocytes dans l'ovaire est aléatoire.

3.2.2.1. Test concernant la répartition de la taille des oocytes

Nous nous sommes posés la question suivante : est-ce que le diamètre des oocytes est le même en chaque endroit ? Ou encore, y-a-t-il un endroit de l'ovaire où nous pouvons trouver des oocytes de taille sensiblement différente ?

Cette question appelait le problème suivant : pour connaître la taille des oocytes, nous devons effectuer une série de mesures de la taille des profils et en déduire, corrections faites, la taille des particules. Or, cette correction qui permet d'extrapoler de

Tableau 2.5 : Structuration des données pour le test de répartition des tailles des oocytes dans l'ovaire. Trois lames ont été echantillonnées au hasard dans lesquelles nous avons déterminer aléatoirement trois champs.

LAME 1	LAME 2	LAME 3
Champ 1	Champ 1'	Champ 1"
Champ 2	Champ 2'	Champ 2"
Champ 3	Champ 3'	Champ 3"

TABLEAU 2.6: Résultat de l'analyse de la variance à deux critères de de classification aleatoires hierarchisés sans répétition effectuée sur les données des rayons moyens du test de répartition des tailles des oocytes dans l'ovaire .
A représente l'effet lame .
B/A représente l'effet champ hierarchisé à l'effet lame .
Pour alpha = 5 %, tout les effets testés sont non significatifs .

STADE1	STADE2	STADE3
LEVEL A=3. B=3. DATA X(1,1)=55.29 X(1,2)=56.67 X(1,3)=65.41 X(2,1)=57.82 X(2,2)=55.98 X(2,3)=67.44 X(3,1)=60.57 X(3,2)=56.34 X(3,3)=64.42	LEVEL A=3. B=3. DATA X(1,1)=134.13 X(1,2)=119.49 X(1,3)=126.73 X(2,1)=127.98 X(2,2)=119.52 X(2,3)=125.57 X(3,1)=128.81 X(3,2)=127.43 X(3,3)=128.44	LEVEL A=3. B=3. DATA X(1,1)=205.41 X(1,2)=190.14 X(1,3)=203.15 X(2,1)=192.59 X(2,2)=186.03 X(2,3)=202.73 X(3,1)=209.55 X(3,2)=206.09 X(3,3)=212.26
VARIATION A=3.407 B/A=168.657	VARIATION A=22.949 B/A=146.184	VARIATION A=368.952 B/A=296.556
DEGREES OF FREEDOM A=2. B/A=6.	DEGREES OF FREEDOM A=2. B/A=6.	DEGREES OF FREEDOM A=2. B/A=6.
UNBIASED VARIANCES A=1.704 B/A=28.109	UNBIASED VARIANCES A=11.474 B/A=24.364	UNBIASED VARIANCES A=184.476 B/A=49.426
RATIOS OF UNBIASED VARIANCE A=0.061	RATIOS OF UNBIASED VARIANCE A=0.471	RATIOS OF UNBIASED VARIANCE A=3.732

deux à trois dimensions les résultats obtenus, possède comme supposition de base une répartition aléatoire des particules.

Nous nous sommes demandés s'il n'existait pas un cercle vicieux derrière cette manière de procéder.

Nous avons posé que la méthode de WICKSELL n'était pas suffisamment sensible à une répartition légèrement non aléatoire que pour nous empêcher de poursuivre le test.

Nous nous sommes bornés à tester le diamètre moyen de chaque stade pour estimer le type de répartition de taille des particules.

Trois lames ont été choisies au hasard dans un ovaire coupé complètement en coupes sériées. Pour chacune de ces trois lames, nous avons choisi trois champs au hasard comprenant un minimum de cent cellules d'un stade déterminé.

Le test consiste en une analyse de la variance à deux critères de classification hiérarchisés aléatoires sans répétition (Tableau 2.5).

Ce modèle d'analyse sans répétition est plus restrictif du fait que le CM_R reste indéterminé, puisque la SCE_R=0 et que dl=0.

Dès lors, dans le cas qui nous concerne, il n'est possible de tester que l'effet principal lame car il se teste par rapport à l'effet principal champ. L'effet champ demeurera indéterminé puisqu'il se teste par rapport au carré moyen résiduel.

Cette analyse répond au modèle mentionné dans le tableau 2.5.

Les résultats sont exposés dans le tableau 2.6.

Nous avons effectué un test de HARTLEY pour vérifier l'homogénéité des variances (FEYTMANS, 1982). Celui-ci s'est révélé NS pour chaque stade et nous estimons que notre cas correspond à une distribution normale des diamètres moyens.

Nous voyons que pour α = 5 %, nous avons des résultats non significatifs. L'hypothèse nulle ne peut donc être rejetée - ce qui veut dire en clair que les moyennes des rayons moyens ($\bar{R}$) de chaque lame ne sont pas significativement différents.

Le rapport des carrés moyens est d'autant moins significatif que la dispersion à l'intérieur d'une lame ou entre les champs est élevée.

Nous pouvons tenter d'expliquer la variation des valeurs des CM par l'observation subjective des ovaires.

On peut comprendre que l'effet lame analyse la distribution des oocytes en deux dimensions dans le sens de la troisième dimension. Le résultat final CML (LAMES) analyse en fait la variation au cours des coupes longitudinales.

L'effet champ analyse cette répartition dans une direction perpendiculaire. Sur une lame, trois champs représentent la variation complète de l'ovaire d'un bout à l'autre dans la sens transversal, alors qu'entre les trois lames, la variation enregistrée ne vaut probablement pas la variation totale de l'ovaire au cours de toutes les coupes longitudinales.

Nous comprenons intuitivement que pour un stade comme le stade 1, où la répartition est assez hétérogène, le $CM_{C/L}$ est plus élevé que le CM_{L}, ce qui nous donne un F relativement bas. Cela n'est pas gênant, car ce rapport nous révèle qu'il y a avantage à se concentrer sur une lame plutôt que de prendre plusieurs lames dans un ovaire.

La répartition des stades 2 et 3 est beaucoup plus aléatoire, les CM sont donc proches l'un de l'autre et le rapport tourne autour de l'unité.

Nous procéderons de manière simple : une lame seulement sera analysée par ovaire. Nos efforts se concentrerons sur les champs pris dans la lame. Nous rappelons que le terme "champ" ne désigne pas une surface mais un nombre de cellules déterminé.

3.2.2.2. Test concernant la répartition des stades dans l'ovaire

Un autre test s'est révélé nécessaire à effectuer. Il déterminera la répartition des stades dans l'ovaire et le nombre de cellules à compter pour obtenir une bonne information concernant la proportion des stades entre eux dans l'ovaire.

Ce test a donné pas mal de fil à retordre. Après avoir longtemps travaillé sur une Anova 3, nous sommes revenus à un test plus simple et plus efficace. L'Anova 3 était structurée comme ceci : dix lames comprenaient chacune dix champs où était compté le nombre de cellules appartenant à trois stades. Les champs sont hiérarchisés aux lames et les stades sont croisés au reste. Le critère stade

Fig. 2.27 : Résultats des tests de contingence sur les trois premiers stades et sur les stades deux et trois

Test effectué sur les trois stades : Significatif

Chi carré obs. = 65.87612

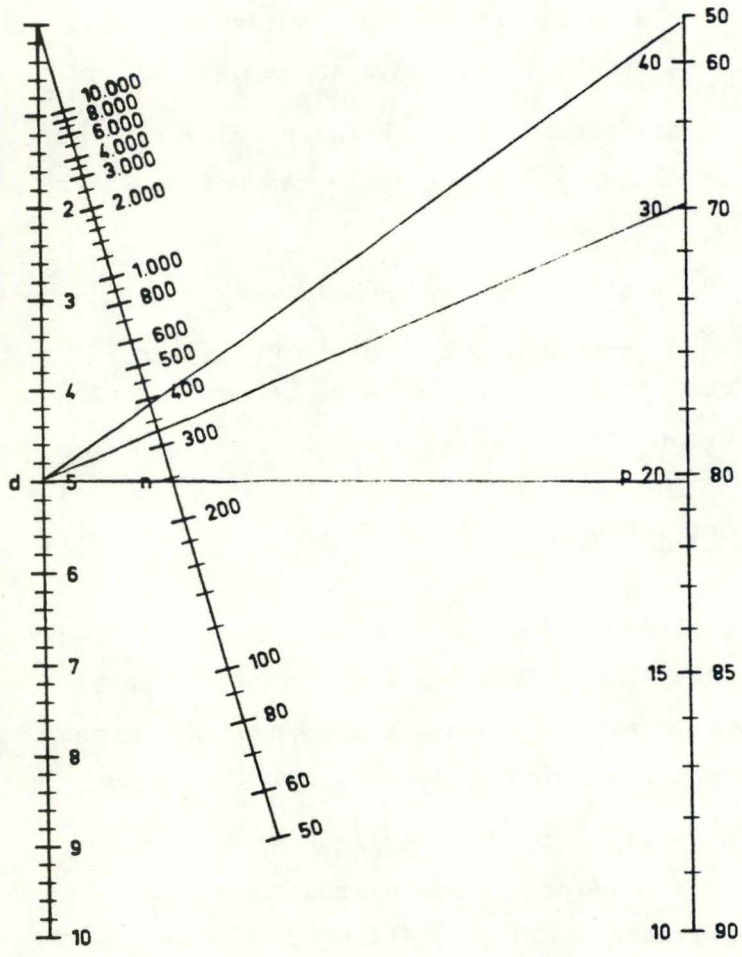
Chi carré 0.95 ; dl=18 ; =28.9

Test effectué sur les stades deux et trois : Non Significatif

Chi carré obs. = 11.94881

Chi carré 0.95 ; dl=9 ; =16.9

Tableau 2.7 : Détermination du nombre de cellules à compter en limitant l'erreur à 5%, au moyen d'abaques présentées par DAGNELIE (1980).



Pourcentage du

STADE 1 = 49.47

STADE 2 = 19.74

STADE 3 = 30.79

— Relation entre le nombre d'observations *n*, la proportion attendue *p* et la marge d'erreur *d*, pour un degré de confiance de 95 %.

est fixe.

Ce test nous a fourni des renseignements non satisfaisants. En effet, les variances étaient beaucoup trop élevées . Cela est imputable au principe même de l'Anova.
De plus, les effets principaux testés ne répondaient pas aux questions posées plus haut. Il en était de même pour l'interaction.

Un X^2 s'est révélé plus simple, plus compréhensif et plus révélateur. Nous n'allons pas détailler ici les avantages de l'un et l'autre.

Dix lames comprenaient chacune trois données qui totaliseraient le nombre de cellules appartenant à chacune des trois stades.

Etant donné que notre question reposait sur une analyse des proportions, nous avons effectué un test de contingence.

Nous posons que notre cas répond aux conditions de base de la réalisation de ce test. Celui-ci s'est révélé significatif (Fig. 2.27). pour les trois stades réunis et NS pour les stades 2 et 3. Ces résultats corroborent nos observations sous microscope. Les cellules de stade 1 sont particulièrement structurées en cordons et se répartissent de façon hétérogène. Ce n'est pas le cas pour les cellules des autres stades.

Mis à part le stade 1, nous pouvons affirmer qu'il n'y a pas de différence significative entre les proprtions pour les dix lames.

Ici aussi nous déciderons de n'analyser qu'une lame.

Combien de cellules faut-il compter pour avoir une bonne estimation des proportions entre les stades ? DAGNELIE (1979) présente des abaques qui permettent d'établir ce nombre (Tableau 2.7).
Pour un $\alpha = 5\ \%$, nous avons choisi un nombre approximatif de mille cellules.

L'ovaire pris pour effectuer nos tests correspond à une période particulière du cycle reproducteur, la restructuration des travées. Il y a donc multiplication des cellules de stade 1 pour renouveller le stock d'oocytes. Cette multiplication induit une concentration massive de jeunes cellules à certains endroits de l'ovaire.

Cette situation ne fera que s'améliorer par la suite car les grandes cellules vont envahir tout l'ovaire, et les petites cellules

s'immiscer entre ces dernières. L'ovaire se présentera sous une forme beaucoup plus homogène.

Nous estimons que ces résultats sont extrapolables au reste de l'année.

3.2.3. Les résultats

Après avoir jeté les bases de notre procédure, nous avons effectué les mesures et les comptages de chaque échantillon.

Grosso modo, nous totalisons 50 000 comptages et 20 000 mesures. Ces dernières comprennent la majeure partie de notre effort.

- Les résultats de ces mesures sont exposés en annexe n° 2 . Les références se structurent comme suit :

ABL 24/5 A 3 St3

veut dire que nous avons affaire au stade 3 du poisson 3 pêché le 24/5 en aval. La station est précisée si deux pêches ont été effectuées le même jour. Le rayon est donné en microns et chaque valeur caractérise le milieu d'un classe. Nos mesures sont exposées dans la deuxième colonne. La troisième colonne comprend les données suivant les corrections pour la perte des petits profils et la correction pour l'épaisseur de la coupe. La quatrième colonne présente les résultats finaux après correction de WICKSELL (CRUZ-ORIVE plus exactement) exprimés en pourcentage.

- Le nombre de cellules comptées par ovaire est exposé dans le tableau 3 en annexe. Il a été tenu compte en plus des quatre stades, du nombre de follicules atrétiques et du nombre d'ovulations.

3.2.3.1. Traitement des résultats

3.2.3.1.1. Le diamètre moyen

Le diamètre moyen est une mesure intéressante. Ils sont repris en totalité tableau 4 en annexe.

Nous avons tenté d'analyser nos données par une analyse de la variance. Celles-ci se structurant comme suit :

Chaque analyse reprenait l'évolution d'un seul stade pour cinq individus au cours du temps et pour deux stations.

Mais le problème suivant s'est posé : si nous introduisons des valeurs nulles pour les individus ne possédant pas ce stade, nous ne remplissons plus les conditions de base exigées pour la réalisation de l'analyse de la variance. En effet, nous devions rejeter l'hypothèse nulle comme quoi toutes nos variances étaient égales. Nous avons donc dû nous limiter à tester les stations où tous les individus possédaient le stade considéré.

Néanmoins, soucieux de ne pas perdre les informations relatives aux stations où tous les individus ne possèdent pas le stade en question, nous avons présenté sous forme de graphique (Fig. 2.28) la moyenne des $\bar{R}$ pour tous les échantillons de temps et de lieu en introduisant des valeurs nulles pour les stades manquants.

La signification de ces valeurs est à prendre avec prudence et sera discutée ultérieurement.

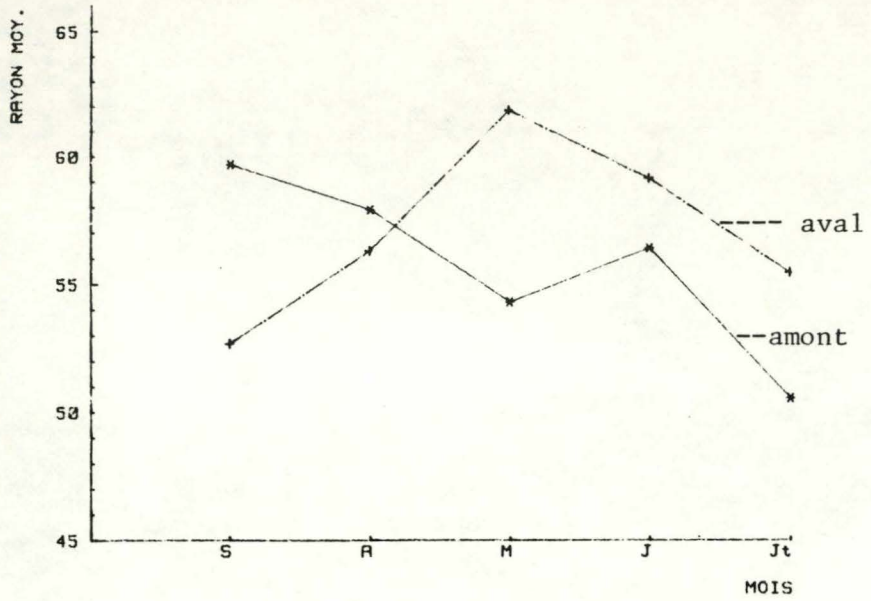


Fig. 2.28a : Graphe des interactions pour les données du stade 1

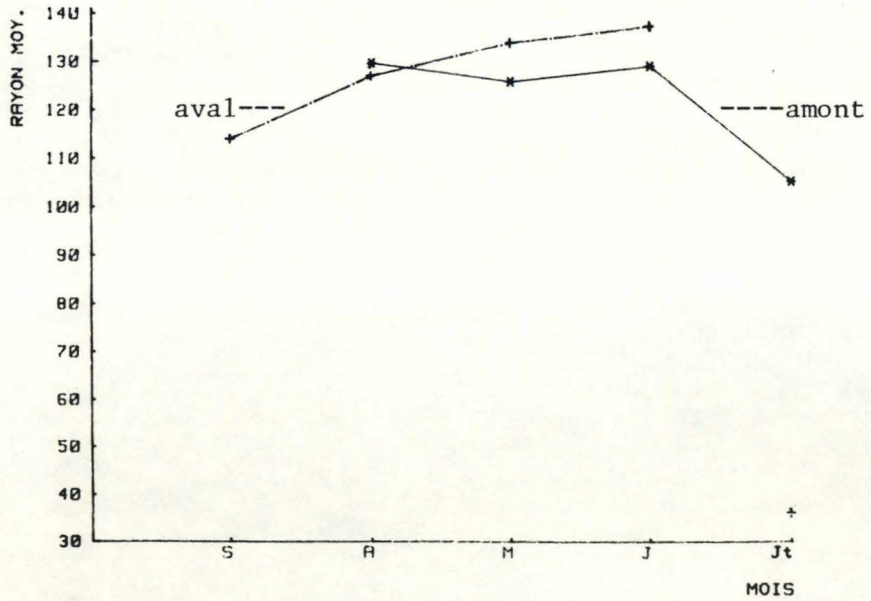


Fig. 2.28b ; Graphe des interactions pour les données du stade 2

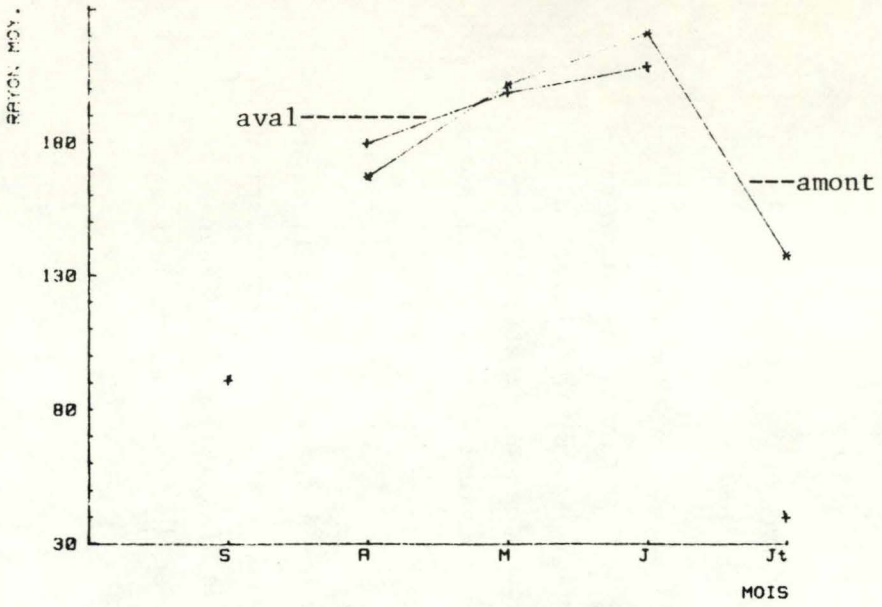


Fig. 2.28c : Graphe des interactions pour les données du stade 3

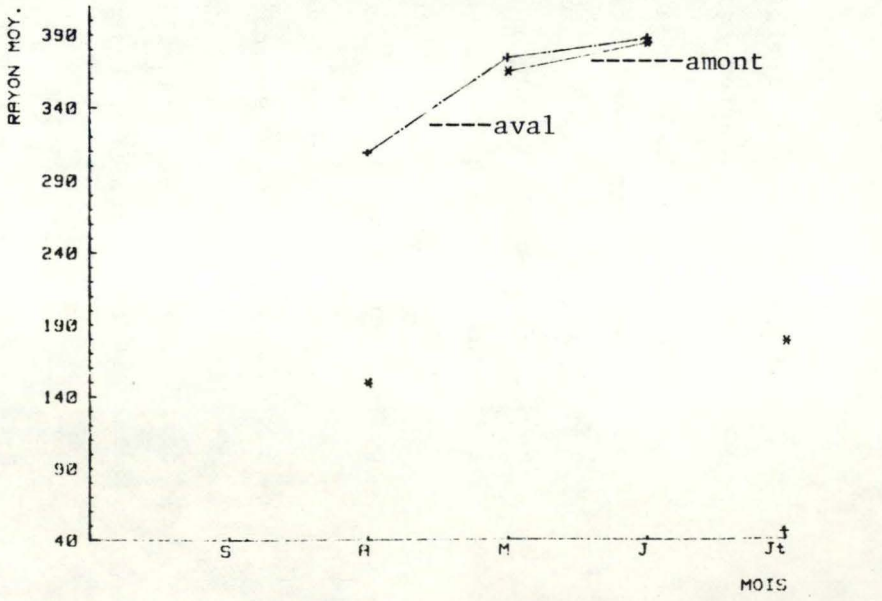


Fig. 2.28d : Graphe des interactions pour les données du stade 4

3.2.3.1.1.1. Le stade 1

Ce stade concerne toute la partie protoplasmique de l'oogénèse ou encore toute la partie non-vitellogénique.

Aucun effet testé n'est significatif (Fig.2.29). Le graphe des interactions (Fig.2.28a) mentionne une évolution différente pour les deux stations. Cette évolution est saugrenue et ne reflète aucune particularité d'un quelconque processus physiologique. L'allure des deux courbes est seulement due à la disparité observée entre individus. Autrement dit, la variabilité résiduelle est grande par rapport à l'effet testé. Il n'y a pas de différences significatives entre les stations et les différentes périodes de temps.

D'un point de vue physiologique, cela peut être interprété comme ceci. La majeure partie des oocytes en stade protoplasmique fait partie de la réserve de recrutement pour les pontes à venir. La distribution des tailles de ces oocytes est constante ou presque et ne varie pas au cours de la période de reproduction.

La faible partie de ces oocytes qui sont appelés à entrer en vitellogénèse évolue en taille au cours de l'année. Cependant la proportion de ces oocytes est trop faible pour influencer un paramètre comme le diamètre moyen ; d'où les résultats non significatifs de test effectué.

3.2.3.1.1.2. Le stade 2

Le stade comprend le début des inclusions lipidiques exogène. Notre analyse a dû se porter sur les seuls mois d'avril, mai et juin (Fig.2.30). Ces trois mois étaient les seuls à posséder des individus qui comprenaient tous le stade 2. L'analyse effectuée ne révèle rien de significatif. Le graphe des interactions montre d'ailleurs une nette similitude dans l'allure des deux courbes entre avril et juin (Fig. 2.28b).

La taille du stade 2 n'est pas différente en amont et en aval, et l'évolution de ce stade n'est pas différente d'une station à l'autre.

DONNEE RAYON MOYEN STADE 1

ANALYSIS OF VARIANCE FOR 1-ST
DEPENDENT VARIABLE - POISSON

	SOURCE	SUM OF SQUARES	DEGREES OF FREEDOM	MEAN SQUARE	F	TAIL PROB.
	MEAN	159011.00614	1	159011.00514	3564.31	0.0000
	MOIS	157.09813	4	11.77453	0.94	0.4528
	STATION	21.43815	1	21.43815	0.48	0.4922
	MS	328.11495	4	32.02874	1.84	0.1404
1	ERROR	1784.49110	40	44.61228		

NUMBER OF INTEGER WORDS OF STORAGE USED IN PRECEDING PROBLEM 1662
CPU TIME USED 2.196 SECONDS

Fig. 2.29 : Résultat de l'analyse de la variance à deux critères de classification fixes effectuée sur les données des rayons moyens du premier stade, à l'aide du logiciel BMDP2V .

DONNEE RAYON MOYEN STADE 2

ANALYSIS OF VARIANCE FOR 1-ST
DEPENDENT VARIABLE - POISSON

	SOURCE	SUM OF SQUARES	DEGREES OF FREEDOM	MEAN SQUARE	F	TAIL PROB.
	MEAN	508441.42255	1	508441.42255	2459.93	0.0000
	MOIS	111.49431	2	55.74741	0.27	0.7659
	STATION	159.80592	1	159.80592	0.77	0.3880
	MS	190.48394	2	95.24197	0.46	0.6362
1	ERROR	4960.63629	24	206.68901		

NUMBER OF INTEGER WORDS OF STORAGE USED IN PRECEDING PROBLEM 1654
CPU TIME USED 2.021 SECONDS

Fig. 2.30 : Résultat de l'analyse de la variance à deux critères de classification fixes effectuée sur les données des rayons moyens du deuxième stade, à l'aide du logiciel BMDP2V .

Le fait que le test ne révèle pas l'évolution de ce stade au cours du temps est dû à la signification même de ce stade. En effet, nous avons vu que la distinction entre le stade 2 et 3 était tout à fait arbitraire. Ces deux stades font partie de l'accumulation exogène du vitellus lipidique. Le stade caractérise uniquement le début de ce stade. Ce stade est très fugace car des oocytes de stade supérieur seront considérés comme faisant partie d'un stade 3.

Nous remarquons de ce graphe que chaque station comprend quatre mois où tous les individus possède le stade 2. De septembre à juin pour l'aval et d'avril à juillet pour l'amont. Nous pouvons en conclure que la vitellogénèse débute plus tôt et fini plus tôt en aval.

3.2.3.1.1.3. Le stade 3

Le stade 3, par contre, couvre une grande partie de la vitellogénèse et pratiquement toute la vitellogénèse endogène. La croissance au cours de ce stade est donc importante.

Le test anova reflète d'ailleurs un effet significatif des temps (Fig.2.31). La figure 2.28c révéle le sens de cette évolution. La taille des oocytes passe de $\pm$ 160 um à $\pm$ 240 um sur la période allant de avril à juin.

Aucune autre déduction ne peut être tirée des résultats du test. Il n'y a aucune différence significative entre les stations et l'interaction signale une évolution semblable des deux courbes.

Le premier point isolé de la courbe aval (en septembre) se trouve très bas car tous les individus de ce prélèvement ne possèdent pas le stade 3.

La coordonnée de juillet de la courbe de la station, nous révèle une moyenne fort basse. Cela malgré que tous les individus considérés possédaient le stade 3. Nous avons affaire ici au tout début du stade 3. Ce stade 3 résulte du recrutement oocytaire effectuée entre deux pontes successives. Ces oocytes seront très probablement appelés à disparaître par résorption.

DONNEE RAYON MOYEN STADE 3

ANALYSIS OF VARIANCE FOR 1-ST
DEPENDENT VARIABLE - POISSON

	SOURCE	SUM OF SQUARES	DEGREES OF FREEDOM	MEAN SQUARE	F	TAIL PROB.
	MEAN	1156792.10629	1	1156792.10629	1651.37	0.0000
	MOIS	9163.93742	2	4581.96871	6.54	0.0054
	STATION	6.84496	1	6.84496	0.01	0.9221
	MS	815.11564	2	407.55782	0.58	0.5666
1	ERROR	16812.14233	24	700.50593		

NUMBER OF INTEGER WORDS OF STORAGE USED IN PRECEDING PROBLEM 1654
CPU TIME USED 2.226 SECONDS

Fig. 2.31 : Résultat de l'analyse de variance à deux critères de classification fixes effectuée sur les données des rayons moyens du stade 3, à l'aide du logiciel BMDP2V .

DONNEE RAYON MOYEN STADE 4

ANALYSIS OF VARIANCE FOR 1-ST
DEPENDENT VARIABLE - POISSON

	SOURCE	SUM OF SQUARES	DEGREES OF FREEDOM	MEAN SQUARE	F	TAIL PROB.
	MEAN	2853342.20323	1	2853342.20323	1740.46	0.0000
	MOIS	1299.27195	1	1299.27195	0.79	0.3865
	STATION	203.52202	1	203.52202	0.12	0.7292
	MS	48.36047	1	48.36047	0.03	0.8658
1	ERROR	26230.76174	16	1639.42261		

NUMBER OF INTEGER WORDS OF STORAGE USED IN PRECEDING PROBLEM 1650
CPU TIME USED 2.149 SECONDS

Fig. 2.32 : Résultat de l'analyse de la variance à deux critères de classifiction fixes effectuée sur les données des rayons moyens du stade 4, à l'aide du logiciel

La même remarque est valable pour le stade 2 (voir chapitre précédent). Le rayon moyen est plus petit pour le mois de juillet. Cela révèle l'abondance des oocytes ayant débuté la vitellogénèse à des tailles petites.

3.2.3.1.1.4. Le stade 4

Le stade comprend toute la vitellogénèse endogène. Notre analyse n'a su se porter que sur les mois de mai et juillet pour les mêmes raisons invoquées plus haut (Fig.2.28d).La figure 2.32 montre un effet non significatif des deux effets principaux et de l'interaction.

On remarque que tous les poissons en aval possède le stade 4 en avril alors que ce n'est pas le cas en amont. Ces oocytes sont toujours présents en juillet en amont alors qu'ils ont disparu en aval. Bien que ces graphes ne nous révèle que des évidences observées qualitativement, nous concluons une nouvelle fois à une avance de l'aval sur l'amont.

La taille des oocytes est semblable dans les deux stations et l'évolution est semblable.

En conclusion, ces tests statistiques sur les stades séparés ne nous ont rien apporté de bien neuf. Ils ont été limités par le fait que nous n'avons pu tester tous les mois pour chaque analyse. Même si cela avait été possible et au vu des données présentes, nous concluons que le processus physiologique est identique en amont et en aval. La taille des oocytes d'un stade considéré n'est pas supérieur dans une station ou dans l'autre. Les plus grands stades apparaissent plus tôt en aval qu'en amont.

Le fait d'avoir tester nos résultats pour chaque stade séparément ne pouvait nous révéler que les variations éventuelles du processus physiologique qui lui sont propres.

Nous avons tenté d'approcher de plus près le phénomène global de la reproduction en utilisant ce que nous avons appelé le diamètre moyen maximum.

DONNEE RAYON MOYEN STADE Max

ANALYSIS OF VARIANCE FOR 1-S1
DEPENDENT VARIABLE - POISSON

	SOURCE	SUM OF SQUARES	DEGREES OF FREEDOM	MEAN SQUARE	F	TAIL PROB.
	MEAN	3491834.00855	1	3491834.00855	2390.72	0.0000
	MOIS	81434.09370	2	40717.04685	27.88	0.0000
	STATION	7401.92387	1	7401.92387	5.07	0.0338
	MS	9448.31486	2	4724.15743	3.23	0.0571
1	ERROR	35053.89429	24	1460.57893		

NUMBER OF INTEGER WORDS OF STORAGE USED IN PRECEDING PROBLEM 1654
CPU TIME USED 1.699 SECONDS

Fig. 2.33 : Resultat de l'analyse de la variance à deux critères de classification fixes effectuée sur les données des rayons moyens des stades les plus avancés présents dans chaque ovaire, à l'aide du logiciel BMDP2V .

3.2.3.1.1.5. les stades les plus avancés de chaque ovaire

Nous avons repris dans cette analyse le rayon moyen du stade le plus avancé de chaque ovaire. Des problèmes propres, inhérents à l'homogénéité des variances, nous ont conduit à ne considérer que les mois d'avril, mai et juin.

Nous en avons retiré une évolution au cours du temps très hautement significative (Fig 2.33). L'effet station est significatif. L'interaction ne l'est pas ou presque. Nous n'avons donc pas pu montrer que l'évolution était différente pour les deux courbes.

Le graphe des interactions est exposé fig. 2·34 et est complété de l'écart type de chaque valeur.

L'évolution de ce graphique de septembre à juin rappelle quelque peu une allure sigmoïde. L'allure des deux courbes est semblable d'où interaction non significative enregistrée. Bien que l'évolution du phénomène physiologique ne soit pas manifestement différente pour les deux stations, nous remarquons que la vitellogénèse est plus avancée en septembre et que les tailles des oocytes pour les deux sites convergent en mai-juin.

Le mois de juillet nous révèle aussi un facteur important. La ponte a toujours lieu en amont alors qu'elle est terminée en aval ou encore qu'il existe toujours des oocytes de taille élevée en amont alors qu'en aval la taille se rapproche de celle d'un stade protoplasmique.

Pour conclure, nous constatons que les cycles semblent être décalés. Le cycle en aval commencerait plus tôt et finirait plus tôt. L'aval possède les plus grands oocytes plus tôt et l'amont les possède plus tard.

La dispersion entre les mesures ne fait que s'accroître au cours de l'oogénèse ; cela reflète assez bien le caractère non synchronisé de la maturation des individus entre eux.

Une température basse maintient un développement lent au cours des premiers mois du cycle reproducteur. Ce qui explique un meilleur regroupement des données. La hausse de température provoque une reprise de la maturation et l'expression des variations inter individuelles.

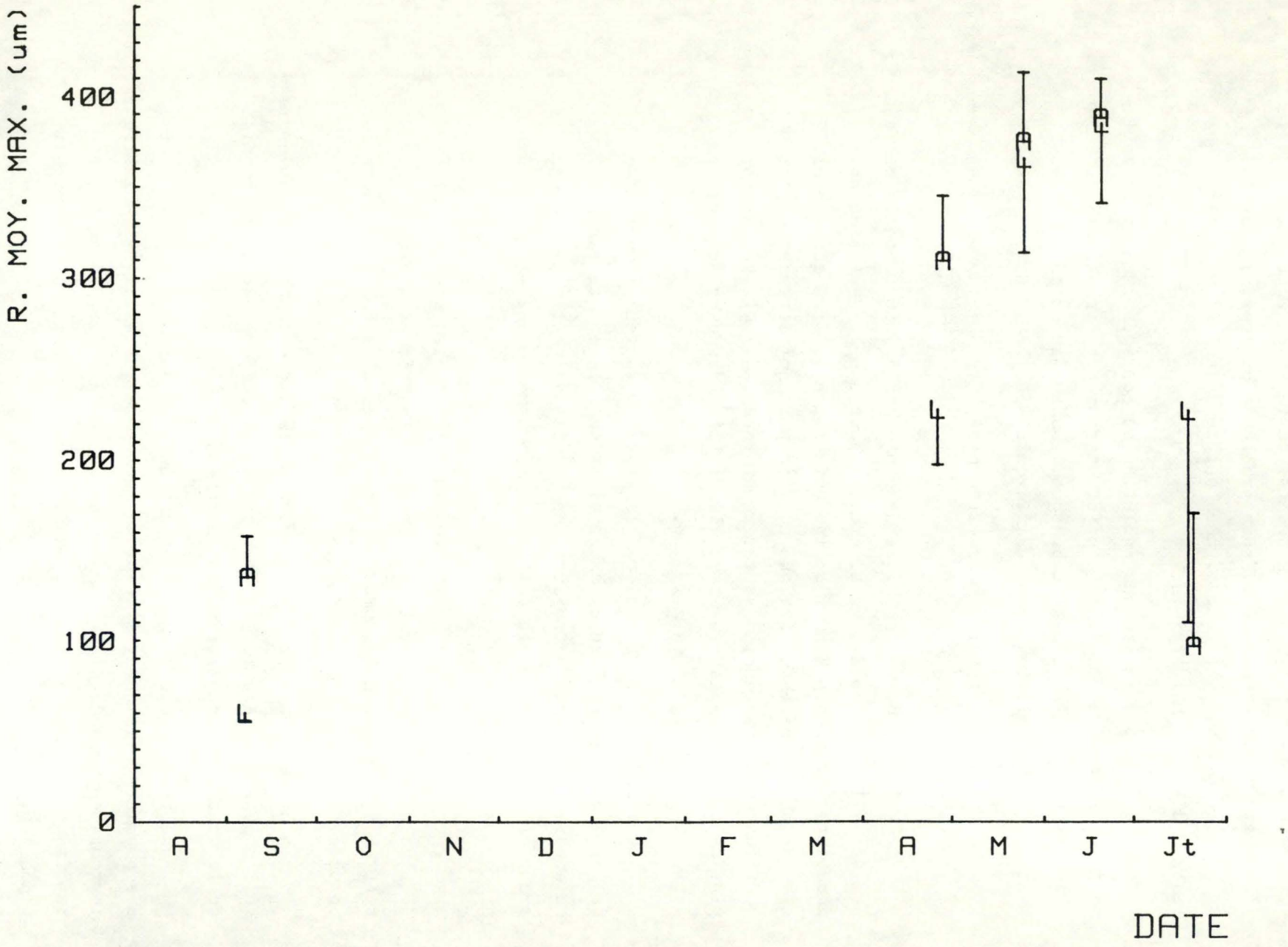


FIG. 2.34 : GRAPHE DES INTERACTIONS POUR LES RAYONS MOYENS MAXIMUM, POUR LES DEUX STATIONS . L'ECART TYPE EST MENTIONNE(T) .

3.2.3.1.2. Les proportions

Nous exposerons ici les résultats de nos comptages en dix graphiques (Fig.1-5). Les moyennes des proportions sont représentées par la hauteur de la colonne. L'écart mentionné sur le graphique correspond à l'écart type enregistré. Ces fig.sont en annexe : A.1-A.5.

Notons que l'écart type très élevé, enregistré dans de nombreux cas, est dû à ce que chaque individu d'un échantillon déterminé ne possédait pas le stade en question. Une valeur nulle a été introduite pour ces individus.
Il en résulte une très grande dispersion des résultats. Aucune inférence ne sera donc possible ici. L'écart type est à prendre en considération avec beaucoup de réserves car il ne reflète pas la variation d'une distribution normale. Néanmoins, pour continuer à travailler, la moyenne des proportions peut être très utile. Dans celle-ci doit transparaitre les résultats de tous les poissons, qu'ils possèdent ou non le stade considéré. Un "écart type" trop élevé, nous renseignera sur la "variabilité" du stade en question.

Nous ne possédons pas assez de cinq poissons pour considérer la présence ou l'absence de ce stade comme une variable binomiale. Le tableau IV cité en annexe, nous renseignera très exactement sur les comptages effectués.

D'autre part, ces proportions sont les résultats de comptages effectués sur une surface. Nous savons que ces résultats ne sont pas extrapolables à 3 dimensions.

Ils ne représentent donc pas l'ovaire (ou les 5 ovaires) en entier. Plus la taille des oocytes considérés est élevée, moins ceux-ci sont représentés en trois dimensions par rapport à une analyse en deux dimensions.

En septembre (Fig.A.1), la station amont ne possède que le stade 1, stade protoplasmique, tandis qu'en aval, tous les individus possèdent le stade 2 et trois d'entre eux le stade trois.

La vitellogénèse a donc commencé depuis un certain temps en aval alors qu'elle n'a pas encore débuté en amont.

En avril (Fig.A.2), le stade 4 est présent dans les deux stations, toutefois trois poissons sur cinq seulement sont au stade 4 pour la station amont.

Une proportion beaucoup plus élevée est donc enregistrée pour le stade 4 en aval. Le stade 3 est mieux représenté en amont qu'en aval, ceci traduit une moins grande proportion des oocytes en stade 4 dans l'ovaire. En aval, le stade 3 a donné suite à toute une série de stade 4 et donc est moins représenté.

On note la présence d'une résorption non négligeable en aval alors qu'elle est absente en amont. Cette résorption est surtout due à la contribution d'un individu sur les cinq. Celui-ci est en fait fort atteint. Ce phénomène se répètera par la suite. Aucune ovulation n'est à noter.

Au mois de mai (Fig.A.3), les deux stations possèdent les quatre premiers stades de façon uniforme. L'évolution jusqu'au quatrième stade est sensiblement la même pour les deux stations. On peut remarquer que le stade trois est moins bien représenté en aval qu'en amont. Cela est imputable à une résorption très élevée en aval et à un recrutement du stade 4. Aucune résorption n'est observée en amont. Cette résorption ne tient plus d'un phénomène normal de l'inhibition hormonale (voir plus haut), mais bien d'une dégénérescence pathologique.

Il y a eu ovulation pour un individu dans la station aval à raison de $\pm$ 7 % des comptages en surface. Il nous est difficile de dire, mis à part ce chiffre, quel peut être la proportion d'oeufs pondus pour cet individu. Le R.G.S. peut nous renseigner à ce sujet ; tableau I en annexe.

En juin (Fig.A.4), la situation est pratiquement équivalente en amont et en aval. L'inhibition hormonale est aussi prononcée dans l'une ou l'autre station.

On note la résorption toujours présente, plus généralisée et en proportion supérieure en aval qu'en amont. Il y a eu ovulation chez un individu en amont à raison de 5,2 % en proportion de surface.

En juillet (Fig.A.5), la situation est très hétérogène pour les deux stations. Cela reflète les descriptions faites dans la partie qualitative.

Tous les individus ont participé à la ponte en amont, et deux pondent toujours. Ils ont tous des gonades avec un taux de résorption élevé. Cette résorption tient essentiellement à la résorption des oocytes non pondus, la plupart de stade 2, voire 3.

L'aval représente comme toujours la station la plus avancée dans le temps. Trois poissons sur cinq sont en stade protoplasmique et reconstituent leurs travées. Les deux autres ont achevé la ponte et résorbent les derniers oocytes non ovulés.

Ces poissons vont donc se trouver dans un avenir proche capable de redémarrer la vitellogénèse avec un nouveau lot d'oocytes pour la ponte de l'année à venir.

En amont, la situation est plus attardée, la vitellogénèse n'a pas encore commencé en septembre comme nous l'avons vu plus haut.

En conclusion, nous réaffirmons un décalage des cycles entre l' amont et l' aval, une résorption plus intense en aval tout au long de l'année. Cette résorption a un caractère plus pathologique que normal.

3.2.3.1.3. Graphiques récapitulatifs

Nous avons essayé de sommer dans les graphiques finaux toute l'information récoltée. Les résultats se présenteront sous forme d'une distribution générale des oocytes pour cinq poissons combinés provenant d'un lieu et d'un temps déterminé.

Cette distribution caractérisera l'état de maturation de la station .

Nous avons donc sommé les distributions de chaque stade pour chaque poisson. L'importance de chaque stade nous est donné par la proportion réelle ou en trois dimensions. Cette proportion est celle mesurée en surface divisée par le diamètre moyen du stade considéré. Nous obtenons ainsi une distribution décrivant tout l'ovaire.

Nous nous sommes rendu compte que nos distributions de la taille des particules,correspondaient en fait à l'évolution d'un phénomène physiologique et non à une distribution aléatoire.

Dès lors, le diamètre moyen risquait de ne plus être représentatif d'un stade considéré. Néanmoins, au vu de nos données, nous avons supposé qu'il était possible, en bonne approximation, d'assimiler la distribution des tailles des stades puis séparément à une distribution normale, ou tout au moins que nos diamètres moyens restaient en bonne représentation de la taille d'un stade choisi (Fig. A.9 en annexe).

Cette distribution est caractérisée par un nombre assez peu élevé de classes de tailles et serait difficile de définir le type d'évolution auquel nous avons affaire, si nous avions désiré utiliser un autre paramètre que le diamètre moyen pour nos transformations morphométriques.

Les graphes finaux nous donnent l'allure de la distribution des oocytes totaux : cette distribution est nettement assymétrique. Nous pouvons néanmoins remarquer que l'allure de chaque stade pris séparément s'approxime à une distribution normale.

Dans le cadre de ce travail, nous nous sommes limités à cette approximation car il aurait été difficile d'utiliser des méthodes d'inférence plus appropriées.

L'ovaire peut donc être entièrement caractérisé par cette distribution si l'on met à part les follicules atrétiques et ovulés.

Cette présentation permet, d'un coup d'oeil de connaître l'état de maturation de l'ovaire, la progression des oocytes, l'état de recrutement des différents stades, leur importance, etc...

Une fois la distribution obtenue pour un poisson, il était intéressant de sommer ces distributions pour avoir une information globale de la station.

Nous nous sommes heurtés à un problème propre à notre méthode de mesure. Voulant tirer le meilleur parti de notre réticule, nous avons chaque fois ajusté le diamètre du plus grand cercle concentrique au diamètre de la plus grande structure observée pour un stade déterminé. Cela implique un grossissement différent pour chaque série de mesures. Nous obtenons donc des distributions avec des intervalles de classe différents.

Pour sommer les histogrammes, il fallait tout ramener au même grossissement. Nous avons donc créé chaque fois pour chaque classe de chaque histogramme une nouvelle ordonnée qui correspondra à la somme des ordonnées qui comprend le nouvel intervalle de classe multiplié par le rapport de la portion de l'abscisse qu'il en occupe.

La nouvelle distribution devra comprendre un même nombre de particules enregistrées. Cette distribution correspond à une distribution qui aurait été effectuée avec le réticule à un grossissement inférieur.

Les dix graphes obtenus sont exposés en annexe : fig.A.6 à A.10 Les échelles de ces graphes ont toutes été ajustées aux dimensions maximales de la distribution, cela dans le but de tirer un maximum d'information de chaque prélèvement.

Une nette différence amont-aval se remarque dès le mois de septembre. Les distributions sont radicalement différentes. La taille maximale atteinte par les oocytes passe du simple au double de l'amont à l'aval (Fig.A.6 en annexe).

Les stades 2 et 3 sont présents en aval alors qu'ils sont absents en amont.

Les distributions correspondantes au stade 1 sont similaires et à apparence bimodale. Cela est beaucoup plus marqué pour l'aval que pour l'amont, le premier sans doute plus avancé.

Cette distribution bimodale reflète probablement le recrutement oocytaire pour la vitellogénèse. Les oocytes faisant partie de la courbe du premier mode constituent la réserve réelle de recrutement pour les pontes suivantes.

Cette distribution est exponentielle décroissante. Cela traduit le caractère continu de la croissance des oocytes. Le recoupement se des stades entre eux est en fait très normal. Un oocyte passe d'un stade à un autre dans une certaine fourchette de taille.

La situation a fortement évolué en avril. Plus de sept mois séparent les prélèvements. La situation est restée en status quo pendant l'hiver entre la période de développement d'automne et de printemps (voir analyse qualitative).

De nouveau, la situation est très différente entre l'amont et l'aval. (Fig. A.7).

L'histogramme de la station amont est assez semblable à celui observé pour la station aval en septembre. Il est toutefois plus évolué, il y a apparition du stade 4, le stade 3 est fort prononcé. Ce stade 3 donnera progressivement suite aux oocytes de stade 4. La courbe est d'allure exponentielle décroissante. Le stade 4 n'est pas encore très important.

Le fait que le stade 3 semble plus abondant que le stade 2 peut résulter du fait qu'il possède une vitesse de croissance inférieure au stade 2. Dès lors, il "s'accumule" et forme un mode dans la distribution. Il faut donc être prudent quant à l'interprétation de l'infériorité numérique du stade 2 comme étant un arrêt de recrutement imposé par une inhibition hormonale.
Nous remarquons d'ailleurs que le stade 1 est toujours l'objet de recrutement, deux modes se dégagent de cette distribution.

En aval, la taille maximale atteinte dépasse de 100 um celle de l'amont. Aucun recrutement, ou presque, d'oocytes n'est plus à remarquer dans la distribution du stade 1. Les stades 2 et 3 sont moins représentés par rapport au stade 4. Celui-ci commence à dominer en proportion.

Nous remarquons ici aussi que la distribution se découpe en plusieurs modes, chaque mode correspondant à un stade. Cette particularité deviendra plus caractéristique encore par la suite. Nous pouvons expliquer cela par une vitesse différente d'accroissement du rayon. Les étapes de transition entre les stades seraient rapides et le stade lui-même constituerait un ralentissement dans la croissance.

Nous aurions un problème similaire à celui des cohortes, problème bien connu en dynamique des populations.

La taille modale du stade 3 s'est déplacée vers la droite. Nous avons maintenant affaire à la distribution complète correspondant au stade 3.

Nous rappelons que les stades 2 et 3 ne doivent pas être considérés comme deux étapes distinctes dans la vitellogénèse. Le stade 2 n'est en fait que le début, stade défini fort arbitrairement, cela va sans dire.

Des deux distributions du mois de mai apparemment similaires, nous pouvons dégager quelques particularités propres aux stations. (Fig.A.8).

Les dernières classes en recrutement du premier stade transparaissent encore en amont, un peu comme elles transparaissent en aval pour le mois précédent.

Le mode du deuxième stade est très légèrement plus élevé en amont qu'en aval et la distribution moins étalée. Nous ne pensons pas que cela soit significativement différent.

L'arrêt de recrutement oocytaire sous intervention hormonale entre les mois d'avril, de mai et de juin se traduit par la nette diminution de la proportion des stades 2 et 3. Cette diminution résulte d'une évolution de ces stades vers les stades 4. Cela est aussi valable pour l'amont entre avril et juin et pour l'aval entre avril et mai.

Une ponte est observée en mai pour la station aval. Cela implique une disparition d'un nombre assez élevé d'oocytes en stade 4. Cette disparition coïncide avec un nouveau recrutement, qu'il y ait relation de cause à effet ou non entre la disparition des oocytes mûrs et la levée de l'inhibition d'une croissance continue.

Au mois de juin en aval, on observe une plus grande présence des stades 2 et 3 qui résulte d'un nouveau recrutement effectué.(Fig.A.9).

Au mois de juillet en amont, on observe une plus grande proportion de ces stades résultant de recrutements successifs des ovaires ayant pondu.

Un autre problème apparaît entre ces deux mois d'avril et de mai. Deux modes apparaissent dans la distribution. Celui du stade 4 et celui des stades 2 et 3 (ces deux stades sont assimilables à une même distribution). Nous pouvons expliquer cela par le fait que les deux modes correspondent à des étapes de la vitellogénèse particulièrement lente.

Le "creux" observé entre ces deux modes serait une étape particulièrement rapide : cette étape correspondrait à la fin de la vitellogénèse exogène, début de la vitellogénèse endogène (bis).

Nous pouvons remarquer que ce schisme entre ces deux distributions ne peut que s'accentuer entre avril et juin, que ce soit pour l'amont ou pour l'aval.

Au vu de ces observations, nous constatons que les différences entre l'amont et l'aval sont visibles pour tous les mois de l'année en dépit de la similitude apparente des mois de mai-juin.

Le mois de septembre ne fait aucune difficulté ; le mois d'avril révèle une proportion plus importante de stade 4 en aval et déjà moins importante des stades 2 et 3. Nous pouvons affirmer que le recrutement a déjà cessé en avril pour la station aval. En amont, le recrutement est toujours effectif. En témoigne la grande proportion des stades 2 et 3 et la distribution bimodale du stade 1.

En mai, on observe une diminution générale des stades 2 et 3 pour les deux stations avec toutefois une diminution certainement plus effective pour l'aval. Notons que la proportion plus faible du stade 4 en aval reflète une ponte.

En juin, une différence entre la hauteur des distributions du stade 4 entre l'amont et l'aval reflète une ponte de l'amont et la reconstitution complète du stock d'oocytes pondus en mai par l'aval. Le stade 2 est très révélateur du recrutement effectué après la ponte en aval, alors qu'en amont, aucun recrutement n'a encore eu lieu. Le stade 2 n'a plus aucune structuration pouvant ressembler à une distribution normale.

En juillet, la situation a fortement évolué. La ponte ou la ponte finale a eu lieu. Il reste très peu d'oocytes matures chez les individus de la station aval (proportion inférieure à la résolution du graphe : 0,03 %). Ceux-ci seront d'ailleurs appelés à disparaître par résorption. La situation se clarifie, les ovaires sont pratiquement prêts à entrer dans une nouvelle phase de vitellogénèse. Un très léger deuxième mode de la distribution du premier stade, traduit un nouveau recrutement d'oocytes pour la ponte de l'année suivante. (Fig.A.10).

En amont, les individus sont en voie de terminer la ponte, certains pondent toujours, d'autres plus. La résorption est inetnse et fait disparaître les oocytes en stade 2 et 3.

La ponte reflète l'aboutissement d'une maturation. C'est un phénomène très brutal, du moins considéré individuellement.

Cela se traduit par la très grande variation observée entre individus dans les graphes précédents (concernant les proportions et les rayons moyens) et par l'allure hétéroclite de la distribution totale.

Pour le même mois, les recrutements successifs font réapparaître une distribution normale pour le stade 2 en amont. Toutefois, la ponte s'achève et les derniers stades 4 vont disparaître. Les stades 4 vont être pondus pour la plupart. Les stades 3 et 2 vont être résorbés.

En aval, la ponte est terminée, la reconstitution des ovaires touche à son terme.

Deux composantes ressortent de l'analyse de ces distributions :

- Le fait qu'il y ait arrêt de recrutement pendant la maturation des oocytes en vitellogénèse endogène et reprise après chaque ponte.
- Les modes des distributions des stades 3 et 4 correspondent probablement à une croissance physiologique plus lente. La zone intermédiaire correspondrait à une croissance plus rapide. A en croire l'accentuation de la différence entre les deux modes des mois d'avril à juin, on en concluerait une accélération de cette croissance déjà rapide. Cette croissance s'accentuerait alors que la température de la Meuse passe de 10 à 25°C sur le même intervalle de temps ?

Nous ne pouvons pas discerner, à partir de ces histogrammes, le nombre des pontes effectuées par les deux populations. Il y en a certainement deux pour l'aval et probablement deux aussi pour l'amont.

Des prélèvements plus nombreux dans cette période de reproduction pourraient éclairer ce point.

Nous serons, de quelque manière que ce soit, toujours limités par le fait qu'il existe une assez grande variabilité entre les individus. La fraie n'est pas massive.

PAPADOPOL (1968) mentionne un nombre de pontes qui irait de 3 à 6. Nous ne possèdons pas d'éléments suffisamment précis pour commenter cette affirmation. Nous pensons néanmoins que pour nos

populations examinées en Meuse, un nombre maximum de trois pontes est à envisager.

3.2.3.1.4. En conclusion de cette partie morphométrique

D'un point de vue méthodologique : le fait que notre problème ne réponde pas à un modèle classique de traitement statistique, a limité les analyses que nous aurions pu en tirer. Nous pensons que les approximations introduites sont suffisamment valables pour permettre de travailler.

Nous avons essayé de tirer le maximum de nos graphiques. Mais, il ne faut pas perdre de vue qu'ils ne sont que le résultat d'investigation sur cinq individus seulement.

Dès lors, nous accorderons une certaine réserve à une interprétation trop poussée des valeurs chiffrées et de l'allure détaillée de la distribution. Ces résultats sont à analyser de manière relative.

Pour les résultats, nous pouvons dire qu'ils confirment les observations microscopiques qualitatives faites plus haut.

Le phénomène d'inhibition hormonale entre chaque ponte semble transparaître sur les distributions, de même que le recrutement survenant après chaque ovulation.

L'analyse globale suggère un décalage des cycles de reproduction amont-aval. L'aval commençant plus tôt et finissant plus tôt.

Une certaine disparité dans les résultats n'est pas à négliger et souligne le caractère asynchrone des poissons dans leur maturation. Tous ne sont pas au même stade de maturation en un moment et un lieu donné. Les différences sont toutefois suffisamment limitées pour rendre les comparaisons entre échantillons et les interprétations possibles.

La résorption semblerait plus importante en aval qu'en amont tout au long de l'année et tiendrait plus d'un processus pathologique que normal.

TABLEAU 2.8 : Fécondité individuelle de l'ablette . Le nombre d'oocytes de chaque stade est repris pour chaque individu, pour les deux stations, pour les mois de mai et juin .

	N°	STADE 1	STADE 2	STADE 3	STADE 4
19/6 LIVES	1	41320.72	2965.671	2150.859	4435.357
	4	67342.11	8791.112	3779.790	9191.516
	8	73145.11	2486.136	5160.813	7501.355
	11	46476.36	1783.113	4532.749	4929.325
	12	77758.51	1460.[illegible]	7857.466	4182.229
19/6 AMPSIN	1	54240.83	3211.055	5040.236	4501.109
	2	50517.[illegible]	1172.234	5130.260	4549.351
	3	78822.[illegible]	1203.[illegible]	7955.396	6261.561
	7	54401.[illegible]	4402.[illegible]	2606.616	5562.293
	8	37557.[illegible]	2783.[illegible]	4217.773	5600.393
24/5 LIVES	6	130741.[illegible]	13464.[illegible]	23152.92	4827.573
	9	19554.[illegible]	3535.[illegible]	1001.101	4417.382
	11	59402.[illegible]	758.[illegible]	9557.264	6585.280
	13	24299.11	1912.461	4435.043	2922.439
	14	170133.[illegible]	5515.[illegible]	5883.979	5982.431
24/5 AMPSIN	3	84766.[illegible]	5601.[illegible]	6[illegible].2112	5155.511
	4	54[illegible].75	4214.081	7074.555	6269.134
	5	12[illegible].[illegible]	7725.[illegible]	3375.545	951.3340
	6	52[illegible].75	6565.[illegible]	6039.267	4710.585
	8	53565.23	2552.[illegible]	6704.427	4709.743

TABLEAU 2.9 : Valeur moyenne et écart type de la fécondité de l'ablette pour chaque stade, chaque station et les mois de mai et juin .

	STADE 2	STADE 2	STADE 3	STADE 4	
19/6 LIVES	51302.30	3476.142	4696.336	6103.196	----- moyenne
	16373.14	3018.709	2034.219	2137.171	----- écart type
19/6 AMPSIN	57140.13	3702.216	4930.752	5295.359	
	15444.77	918.6909	1913.797	755.0245	
24/5 LIVES	36891.50	5063.537	9656.121	4953.021	
	51046.59	5042.648	7891.957	1424.560	
24/5 AMPSIN	79021.17	5363.767	5217.063	4363.961	
	39001.27	2552.195	3155.109	2004.472	

3.2.3.1.5. Calcul de la fécondité

Nous avons extrapolé nos mesures morphométriques au volume total de l'ovaire dans le but d'estimer le nombre d'oocytes de chaque stade contenu dans un ovaire. Le tableau 2.8 reprend ces estimations pour les deux stations au cours des mois de mai et de juin. Le tableau 2.9 mentionne la moyenne et l'écart type de ces valeurs pour chaque prélèvements.

Au vu des approximations introduites au début de la partie morphométrique, nous n'accorderons qu'une importance très relative aux chiffres renseignés pour le premier stade.

BASTL (1977) (in A.SIERRA (1983)) définit la fécondité comme le nombre d'oeufs pondus par une femelle dans sa prochaine période de reproduction.

Cette définition est d'application universelle, mais est beaucoup trop générale pour être pratique. En effet, comment estimer exactement le nombre d'oocytes pondus par une femelle ? Et par une femelle d'une espèce à ponte sériée ?

Cette définition très simple cache un problème fort compliqué. En effet, elle tend à donner à la fécondité un caractère absolu alors que dans les limites pratiques, elle revêt plutôt un caractère relatif.

Au vu de nos résultats, nous pouvons fournir une idée du nombre d'oeufs pondus par l'ablette.

Nous devons toutefois supposer les points suivants :

- Il n'y a ni plus ni moins de deux pontes en amont comme en aval.
- Les deux pontes sont d'importance égale.
- Tous les oocytes de stade 4 ne sont pas pondu en une fois. Certains ont une taille trop faible pour faire partie du lot d'oocytes matures.

Moyennant ces suppositions, nous pouvons très empiriquement admettre que plus ou moins les trois-quart des oeufs en stade 4 seront pondu lors de la première ponte. Cette proportion nous a été suggérée par les valeurs de RGS de poissons ayant pondu.

La deuxième ponte sera constituée du quart restant et de la moitié des oocytes en stade 3.

Tableau 2.10 :Fécondité pour chacune des femelles d'Alburnus alburnus pêchées le 18 mai 1982 en amont et en aval de la centrale de Tihange. (d'après A. SIERRA, 1983).

		Longuer à la fourche	Longueur totale	Age	Poids	Poids des gonades	RGS	Fecondité
AMONT	1	139	154	4+	31,2	2,75	8,82	5.991
	2	118	131	2+	20,8	2,47	11,91	4.497
	3	140	154	5+	28,2	3,76	13,35	7.481
	4	132	148	3+	25,1	1,28	5,12	6.105
	5	126	140	3+	21,4	3,43	16,03	5.453
	6	129	143	3+	18,9	1,26	6,69	3.571
	7	125	138	3+	20,5	1,38	6,73	6.421
	8	130	144	3+	23,2	1,96	8,48	5.099
	9	125	138	3+	21,8	4,01	18,43	4.940
	10	130	142	3+	21,7	1,51	6,99	4.251
	11	121	133	2+	17,0	1,90	11,21	5.058
	12	120	132	2+	19,3	1,36	7,06	4.487
	13	124	137		18,2	1,28	7,06	4.449
	14	120	132	2+	19,5	2,86	14,71	4.953
	15	118	128	2+	16,5	1,40	8,53	3.803
	16	119	130	2+	15,7	0,94	6,01	3.251
	17	126	139	3+	18,7	1,47	7,87	4.668
AVAL	1	141	156	4+	27,6	3,85	13,96	7.132
	2	139	155	4+	30,2	4,83	15,99	7.848
	3	123	138	2+	23,3	3,18	13,66	4.462
	4	132	148	4+	27,2	5,16	18,96	9.079
	5	135	151	4+	26,2	2,75	10,50	5.080
	6	130	143	3+	24,4	3,84	15,73	6.359
	7	142	159	-	30,6	3,64	11,89	5.125
	8	117	130	2+	19,5	2,60	13,36	4.777
	9	130	146	3+	30,2	2,31	7,66	6.561
	10	141	158	-	36,8	2,54	6,9	5.074
	11	126	140	3+	21,8	3,3	15,14	5.530
	12	129	144	-	28,8	4,66	16,18	7.750
	13	142	158	4+	29,9	3,64	12,17	6.156
	14	126	140	2+	23,5	2,85	12,14	6.184
	15	134	150	3+	29,4	3,86	13,14	6.917

Cela donne pour les deux pontes, un nombre égal à l'entiereté des oocytes de stade 4 et d'une partie des oocytes de stade 3, avec une partie qui représenterait ± la moitié de ce lot.

Cela nous amène à considérer la partie de la distribution au-dessus de 250 um de rayon. A. SIERRA (1983) mentionne que BASTL (1977) (in A. SIERRA (1983)) conseille de ne considérer pour la fécondité que les oocytes supérieurs à 0,5 mm de diamètre ; ce qui regroupe nos conclusions.

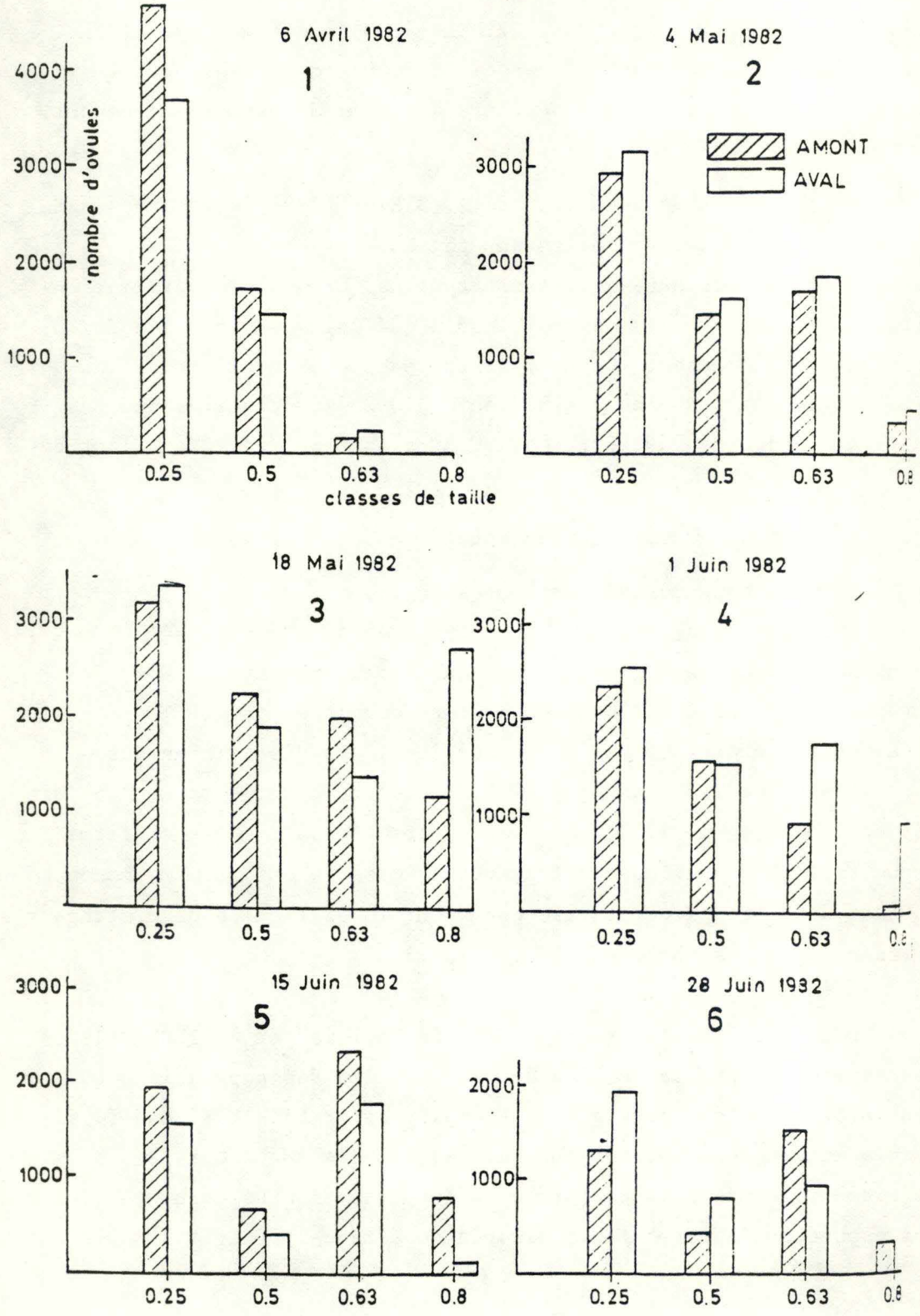
Les résultats de fécondité de A. SIERRA (1983) sont exposés au tableau 2.10et sont comparables aux nôtres.
Ce même auteur regroupe ses résultats sous forme d'histogramme (Fig.2.3 5). Les classes de taille qu'il définit par la trame de ses tamis, comprennent chaque fois une partie de deux stades voisins (Fig.A.9). La classe supérieure à 0,25 mm ne correspond pas en fait aux oocytes de réserves. Ceux-ci ont un diamètre allant de 0 à 100 um de rayon.

De ces histogrammes ressortent les points suivants :

- Il constate deux pontes distinctes en amont, ce qui confirme notre supposition posée sur ce point précis.
- Une seule ponte n'a pu être mise en évidence en aval. Nos résultats suggèrent l'existence d'une deuxième ponte.
- La ponte s'étale sur une longue période. La disparition des oocytes de taille supérieure à 0,8 mm s'étale du 18 mai au 15 juin pour l'aval et du 18 mai au 1 juin pour l'amont. Cela confirme que tous les individus ne frayent pas massivement au même moment. C'est de cette particularité que vient la difficulté de distinguer les différentes pontes de la population.

En conclusion, la limite de taille choisie par A.SIERRA (1983) correspond mieux à la réalité de la fécondité des populations que nous avons étudiée, que la limite employée par MACKAY & MANN (1969) sur la même espèce qui considèrent les oocytes supérieurs à 0,333mm de diamètre comme faisant partie de la ponte. Cette dernière limite correspond au début de la vitellogénèse (Stade 2) (Fig. 2.36).

Figure 2.35: Histogramme des fréquences des ovules de différentes classes de taille pour la période avant, pendant et après la reproduction des A. Alburnus. (d'après A. SIERRA, 1983) .



Nous voyons toutefois que la limite que nous nous sommes choisi, n'est valable que pour l'ablette voire l'ablette de Meuse. Un examen approfondi de ce type serait requis pour établir pour chaque espèce l'importance des oeufs pondus.
C'est seulement dans ces conditions que les résultats de fécondité pourront être comparé d'espèce à espèce et de population à population.

3.3. Etude expérimentale en aquarium

3.3.1. Mise en fonctionnement - les maladies rencontrées

Nous avons empoissonné nos deux premiers aquariums le jeudi 22/3/84. La pêche avait été effectuée à Ampsin. 13 poissons ont été échantillonnés comme contrôle. 18 ont été placé dans l'aquarium contrôle (non réchauffé), 16 dans l'aquarium réchauffé. Quatre jours plus tard, une épidémie de saprolegniose nous a conduit à repeupler nos aquariums avec un nouveau lot des poissons. La pêche a été effectuée à Ampsin. Nous avons gardé le même prélèvement de contrôle.

Leur nourriture se composait de daphnies sèchées et de tetramin, produit complet commercialisé sous forme de pailette. La nourriture donnée n'a pas été quantifiée.

L'accumulation des éléments biogènes (NO_3^-, $PO_4^{\equiv}$,...) résultant de la décomposition des excréments et de l'excès de nourriture a conduit à l'explosion d'une maladie bactérienne.

Cette maladie n'était pas virulente et consistait en l'attaque de l'épiderme de poisson. Cela se traduit par un soulèvement des écailles laissant apparaître un abcès sanguinollant. La bactérie du genre Pseudomonas offre à peu près les mêmes symptômes.(Photo 32).

Nous avons essayé deux traitements pour cette maladie. Chacun préconisé par une procédure différente.

1. S'il s'agissait réellement de Pseudomonas sp., il suffirait de trouver un antibiotique auquel ce germe est sensible. La kanamyéine en est un. La dose de 1 mg/ aquarium de 200 litres en solution permanente n'a donné aucun résultat.

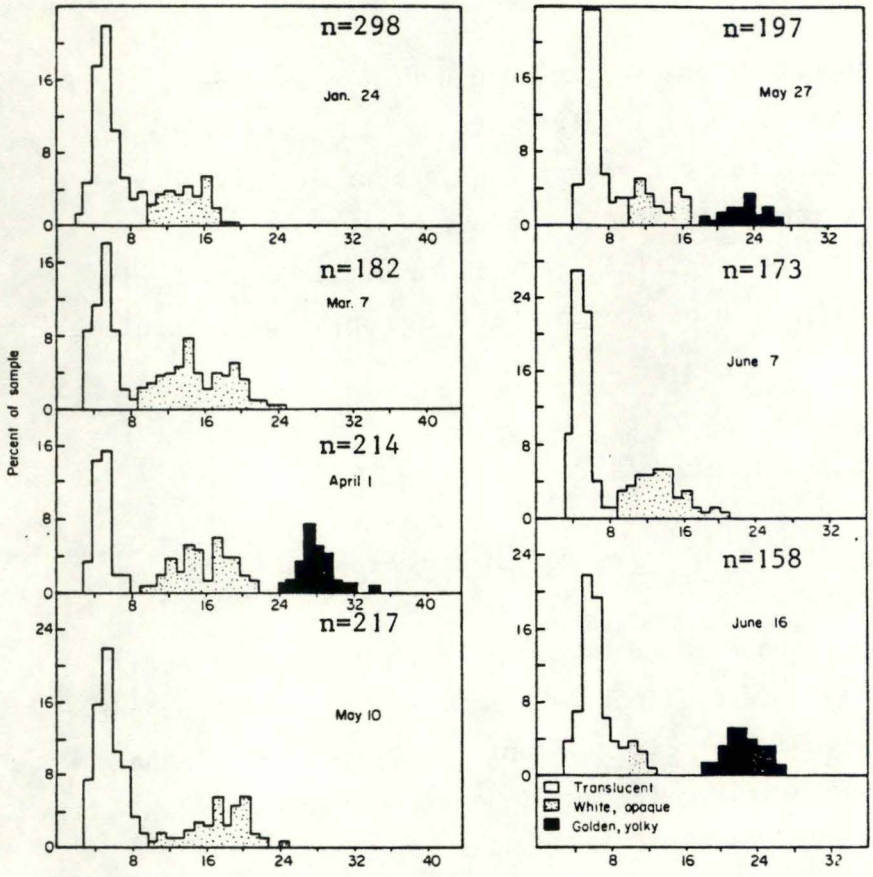


FIG2.36: Histogrammes de fréquence des tailles pour des échantillons d'oocytes à différentes période l'année . La taille des oocytes est donnée en unité correspondant au réticule employé . Une unité = 0.037 mm .
(d'après MACKAY et MANN, 1969) .

Pseudomonas sp. est un germe très courant et très résistant. Il synthétise rapidement des hydroloses qui lui permettent de mieux résister aux antibiotiques. De plus, ce genre n'était pas le seul dans le milieu et les recombinaisons ou transfert de plasmides ne sont pas des hypothèses à écarter.

Nous avons alors décider de procéder d'une manière différente. Nous remercions ici le laboratoire de Monsieur DELPECHIN pour le très aimable service qu'il nous a rendu.

Un frotti d'une plaie de poisson particulièrement infecté a été mise en culture sur milieu complet à 20°C, température normale de ces germes

Un certain nombre de colonies ont été isolées
Les plus abondantes d'entre elles ont fait l'objet d'un test catalase oxydase et d'un antibiogramme. Nous avons ainsi traiter deux colonies dominantes. Celles-ci étaient catalase + .

Les antibiogrammes (Photo 33) ont tous les deux révélés une très nette action de la tétracycline . Cette action était rapide, puissante, et prolongée.

Nous avons donc introduit le 28/4 1mg de tetracycline en solution permanente dans chaque aquarium. Le traitement n'a certainement pas donné une action significative sur la maladie.

Celle-ci n'a d'ailleurs plus évolué à partir du moment où les conditions des milieux sont devenues parfaitement saines. Certains individus se sont d'ailleurs complètement gueris au bout d'une quinzaine de jours.

Nous en avons tiré les conclusions suivantes :

- La pullulation bactérienne observée et l'attaque d'un germe pathogène est très probablement due à l'accumulation d'éléments organiques dans l'aquarium.

- Les traitements appliqués en solution permanente n'ont pas donné d'effets satisfaisants. Il se peut que les antibiotiques ont été absorbé en grande partie par les protéines en présence dans le milieu. Il se peut aussi que le mode d'administration de l'antibiotique n'est pas le bon. Une injection intra-musculaire, une application sur les plaies superficielles ou une introduction d'antibiotiques dans la nourriture sont des solutions à envisager.

- Nous ne devons pas perdre de vue aussi que ces produits coûtent très cher et ne sont certainement pas administrable à grande échelle.

- Des conditions de propreté parfaites ont conduit à la stabilisation de l'épidémie, voire à sa régression.

Ces conditions ont rendu la vie beaucoup moins douce à nos poissons. Leur environnement s'est trouvé complètement modifié et sans plus aucun rapport avec leur milieu naturel.
Il a fallu quelques temps pour qu'ils ne se précipitent plus contre les parois de l'aquarium, s'abîmant ainsi la bouche, provoquant des plaies et l'apparition de la saprolégniose.

Cette épidémie bactérienne, nous a causé quelques mortalités. Nous avons décidé de poursuivre notre expérience avec deux nouveaux aquariums tout en gardant les individus restant du premier lot d'aquarium.

Nous avons prélever ces poissons le 18/4 à Lives-sur- Meuse. Les poissons sont restés 4 jours dans leur nouvel environnement avant de faire l'objet d'un prélèvement de 20 individus en guise de contrôle. Après le contrôle, plus de 30 poissons peuplaient chaque aquarium du nouveau lot.

Ce même jour, le 24/4, nous avons échantillonné 10 poissons de chaque aquarium du premier lot. Les gonades ont été fixées et manipulées histologiquement. Une majorité de mâle peuplaient les aquariums (Tableau I en annexe).

Les individus nouvellement introduits, ont montré les signes d'une maladie appelée new-tank disease. Elle se traduit par l'apparition d'un liseret noir aux extrémités des nageoires. Cela reflète en fait une attaque bactérienne avec nécrose des tissus. Cette maladie est bénigne et sans grand danger pour la vie de l'animal. Toutefois, ces symptômes traduisent le stress imposé dans le nouvel environnement.

Nous mentionneront aussi que nombre d'ablettes ont aussi souffert des maladies suivantes :

- exophtalmie : traduit souvent un déséquilibre osmotique, de régulation interne. Cela entraine une hyperplasie des tissus sous jacent à l'oeil et provoque son extrusion. C'est souvent sans grand

danger pour l'animal, mais c'est aussi le signe d'une mauvaise santé et précède d'autres ennuis.

- attaque par des nématodes : Il est courant de rencontrer en Meuse des individus parasités par des nématodes.
Ceux-ci se placent sous les opercules. Ils détruisent petit à petit les tissus sous jacents. Les poissons n'ont pas l'air d'en être affecté si toutefois le nombre de nématode n'est pas trop important. Il est probable qu'aucun risque de contamination dans un aquarium n'est à craindre. Ces parasites ont peu de chances de trouver l'hôte intermédiaire nécessaire à leur cycle de reproduction.

- Suites à certaines blessures, nous avons souvent observé : une pertrefaction des yeux dans une eau pourtant parfaitement limpide, de même qu'une nécrose de la machoire inférieure
Aucun individu n'a récupéré de ces blessures.

- La maladie la plus virulente que nous ayons à déplorer est certainement celle provoquée par Ichtyopherius sp.
Ce parasite est très virulent pour l'ablette en l'espace d'une journée, le deuxième lot d'aquarium enregistrait une mortalité massive, le réduisant à néant.
Les premiers symptômes de cette maladie atteignait le premier lot d'aquarium (perte d'équilibre, arrêt momentané de la nage). Nous avons traité avec succès cette maladie avec une dose à 1×10^{-6} g/L de bleu de méthylène en solution permanente. La première dose deux fois supérieure (2×10^{-6} g/L) a été mal supportée.

De bons résultats sont obtenus par immsersion momentanée dans une solution hyperconcentrée (jusqu'à 1 ‰).

Cela nous a permis de conduire nos poissons du premier lot d'aquarium jusqu'au 15/5 où ils ont été prélevé pour être fixés et coupés. Ils avaient été introduit deux mois plus tôt, le 27/3.

Ces poissons ont été prélevé parce qu'il nous a semblé que la situation était arrivée à un état stationnaire, voire régressif.

3.3.2. Comportement et maturité sexuelle

L'aspect comportemental de ces poissons et leur apparence extérieure nous a révélé une différence constante entre les deux aquariums.

La vitalité était énormément plus marquée pour l'aquarium réchauffé que pour le refroidi. Ceux-ci mangeaient plus et plus vite. Ils faisaient preuve de comportement plus variés : fouille du substrat lorsqu'il était présent dans l'aquarium, et sucage des pierres le 12/4.

Les premiers comportements agressifs des mâles sont apparus le 29/4 dans l'aquarium réchauffé. Des comportements de ce type apparaîtront peu de temps après dans l'aquarium refroidi.

Le 1/5, plusieurs mâles révèlent un comportement agressif. Ils poursuivent et exitent les femelles de plus en plus fréquemment. Nous avons noter alors que peu de poissons se comportaient comme des femelles et que la proportion du mâle devrait être élevée. Cela s'est confirmé 15 jours plus tard lors des dissections.

Le 2/5, certains mâles révèlent aussi un comportement agressif dans l'aquarium non-réchauffé. Ce comportement est toutefois sporadique et très bref.

L'aquarium réchauffé possédait 8 mâles et 2 femelles. Sur les 8 mâles, deux possèdaient des boutons nuptiaux et une pression légère sur l'abdomen faisait sortir la laitance. Un troisième mâle ne possédait que de petits boutons sur le dessus de la bouche.

L'aquarium refroidi possédait 6 mâles et 7 femelles. Des 6 mâles, un seul avait des boutons nuptiaux et expulsait sa laitance par pression abdominale, un autre possédait de petits boutons.

3.3.3 Résultats histologiques

3.3.3.1. Evolution du premier lot

Le contrôle de ce premier lot est la pêche effectuée le 22/3 à Ampsin. Tous les poissons présentent un état de maturation assez uniforme (Photo 24). Tous les ovaires sont en vitellogénèse exogène.

Celle-ci est fortement avancée. La fusion est fréquemment observée.

La pêche qui a peuplé nos aquariums a été effectuée au même endroit le 27/3.

Les premiers prélèvements ont été effectués le 24/4. Les poissons échantillonnés ont été choisis préférentiellement pour leur mauvais état de santé. Les résultats obtenus devront donc être considéré avec l'état de santé du poisson.

3.3.3.1.1. Le 24/4 : aquarium (1) refroidi

Quatre poissons représentaient le sexe féminin des 10 poissons échantillonnés.

Ces quatres poissons étaient tous dans des états de maturation différents.

Un poisson possédait des gonades très peu avancées. Le stade 2 dominait en abondance sur le stade 3. Cet ovaire n'a donc aucunement évolué, il aurait même régressé. Des follicules vides ont été observées dans cet ovaire. Un début d'inversion sexuelle en fin de gonade est observé simultanément avec ses follicules vides. Ce poisson a très probablement été victime d'un stress important, sa nageoire caudale était en effet presque complètement décomposée. (Ph.34).

Les trois autres poissons possédaient des stades de maturation entre le stade observé pour le contrôle et le stade 4 (vitellogénèse endogène) déjà bien avancé. Ces poissons étaient apparemment en bonne santé. (Photo 35).

3.3.3.1.2. Le 24/4 : aquarium (2) réchauffé

Nous ne possédons que trois femelles pour cet échantillon. Un poisson possède des gonades au stade 4, un autre en stade 3 avec fusion des inclusions lipidiques. Le troisième animal a un ovaire très bouleversé. Celui-ci est en complète résorption. Tous les stades avancés de vitellogénèse disparaissent. Il ne reste plus rien de normal dans cet ovaire. Nos observations de l'animal, nous renseignent que celui-ci possédait une bouche abîmée.
Il serait possible ici aussi d'établir une relation de cause à effet. Le stress que la blessure et son infection peut occasionner sur

l'animal, conduirait à un bouleversement de ses gonades et leur résorption massive.

Le 30/4, dans le même aquarium, un poisson a été prélevé car sa bouche était très abîmée et surinfectée. L'état des gonades est indescriptible : tous les oocytes en stades 2, 3 et 4 sont en résorption.

De ces prélèvements, il ressort que la maturation des gonades n'est pas plus avancée en (1) qu'en (2) mais nous devons tenir compte que ces poissons étaient en partie affectés par des maladies ou blessures infectées. Cela a pour conséquence l'état de maturité très variable des individus.

Il ressort aussi nettement que l'état général de santé de l'animal se répercute très fortement sur la maturation de la gonade. Cela dégénère très vite par résorption ou inversion sexuelle.

3.3.3.1.3. Le 15/5 : aquarium (1) refroidi

Sept femelles ont été récoltées d'un total de 13 poissons restant dans l'aquarium. 3 se trouvent en stade 4, 4 en stade 3. L'ablette n°1 (annexe, tab. I) montre des signes d'inversion sexuelle, de résorption et d'ovulation. Ce poisson avait des vers nématodes dans les opercules et une bouche en putréfaction. (Photo 37).

L'ablette n°4 montre quelques oocytes en résorption alors qu'elle était atteinte par un ulcère au flanc gauche.

L'ablette n°9 avait le bout de la queue légèrement rongé. Nous avons enregistré une légère résorption qui ne montrait, aucune tendance à se généraliser.

Les autres individus possèdent des gonades normales et sont en parfaite santé, en témoigne la couche de mucus recouvrant leurs écailles.

Les stades de maturation s'échelonnent de la fusion de la vitellogénèse lipidique à la vitellogénèse endogène avec vitrification très poussée.

3.3.3.1.4.Le 15/5 : aquarium (2) réchauffé

Seulement deux femelles ont pu être récoltées sur un total de 10 individus.

L'ablette n°5 montre des gondes en résorption généralisée alors qu'elle étaient dans un état de maturation très avancé. Cette ablette était affligée d'une décomposition avancée de l'oeil droit.

L'ablette n°6 bien qu'atteinte d'exophtalmie possédait des gonades remplies d'oocyte hyalin , la vésicule germinale ayant migré au pôle animal. Quelques ovulations sont à répertorier.(Photo 36).

En conclusion, nous soulignerons le caractère sensible des gonades à l'état de santé général . Nous pouvons affirmer que tous les individus en mauvaise santé possédaient des gonades boulversées. Vice-versa, tous les individus sains, dans les expériences ci-présentes, nous ont toujours fourni des gonades en développement normal. Du moins, celles-ci n'étaient pas la victime d'une résorption intense ou d'une inversion sexuelle.

Nous ne pouvons dégager aucune tendance générale de maturation différente entre les deux aquariums. Le stress encouru par les poissons interfèrent avec l'effet éventuel de la température.

Nous pensons que nous pouvons assimiler de la même manière le développement très hétérogène de l'ensemble des poissons aux différences de stress (maladies) subi par chacun d' eux.

Trois inversions sexuelles sur 19 poissons analysés sont à signaler, toutes trois dans les aquariums refroidis.

Les rares follicules vides observés en histologie coïncident avec les quelques très petits ovules trouvés en aquarium.

3.3.3.2. Le contrôle du deuxième lot d'aquarium

3.3.3.2.1. Le 24/4 : aquarium (3) refroidi

Cet aquarium nous a donné quatre femelles pour un prélèvement de 10 individus. Nous notons une inversion sexuelle à son début et aucune résorption. Les gonades sont dans un état de maturité correspondant à celui de la station de pêche (Lives-sur-Meuse, le 18/4).

Cet état de maturité va du stade 4 au stade 3 peu avancé (début de la fusion). Aucune de ces ablettes n'étaient en mauvaise santé.

3.3.3.2.2. Le 24/4 aquarium (4) réchauffé

Ces poissons étaient fortement atteint par le transfert de milieu. Les maladies se sont d'ailleurs déclarées peu de temps après dans cet aquarium ("Pseudomonas" puis "Ichtyophterius sp.). Sept femelles sur 10 individus présentent des gonades dans un état assez catastrophique. Six gonades sont en résorption dont quatre en résorption totale. Un ovaire échappe à la règle et présente un état de maturation peu avancé (début de la fusion du stade 3).

Ceci montre que quatre jours de captivité mal acceptée peut conduire à une résorption généraliése de toute la gonade.(Photo 38).

Nous pensons que la situation de l'aquarium n°4 est dûe à la température trop élevée subie sans trop de transition.
Le choc thermique imposé était d'autant plus considérable que nous avons commis une erreur de réglage d'une résistance destinée à réchauffer l'eau de l'aquarium. L'eau de cet aquarium est monté momentanément (24 heures) à 24°C.

3.3.4. Conclusions

Certaines conclusions générales s'imposent à l'issu de ces expériences en aquarium.

Maintenir et élever des poissons en aquarium sont deux choses différentes ; en effet, nous pouvons maintenir en vie des poissons en aquarium à peu de frais en leur imposant un minimum de sollicitation parasitaire. Garder un environnement propre, dégagé et nourrir peu les poissons, sont les moyens les plus accessibles pour diminuer les risques d'attaques parasitaires. Cependant des conditions de ce type ne sont pas satisfaisantes pour permettre un développement harmonieux du corps et des gonades. Ces individus ne font en fait que survivre et laissent leur problème de reproduction en latence. Nous avons oscillé entre ces deux positions au cours de nos expérimentations. Une position évitait l'essor des maladies mais ne

permettait pas un développement harmonieux des gonades, car les conditions étaient trop draconiennes. L'autre position était plus favorable à une diminution du stress chez le poisson mais encourait le risque de voir apparaître des épidémies dû à un quelconque agent et de ce fait, augmenter le "stress général", limiter le développement des gonades, ou même déclencher leur résorption. Nous pensons que cette expérience peut être poursuivie dans des conditions meilleures.

Un système de renouvellement de l'eau en continu (après déchloration) peut permettre le maintien d'une qualité suffisante d'hygiène. Un système de récolte des excréments et du surplus de nourriture doit être compatible avec la présence d'un substrat dans le fond de l'aquarium. La granulométrie du substrat doit être suffisamment fine pour permettre le siphonnage et suffisamment grosse pour éviter la décomposition anaérobie.

Des substrats de ponte devraient être introduits. Il serait pensable d'introduire des plantes acclimatée à des aquariums qui serviraient de substrat de ponte et "d'absorbeur" d'éléments biogènes tels que nitrates et phosphates. Une lumière adéquate devra être installée pour permettre la survie de la plante.

Le nettoyage du filtre ne devra pas être effectué trop souvent car il détruit toute la flore bactérienne dinitrifiante en place. Un filtre biologique serait d'ailleurs préférable à un filtre à charbon activé.

Le nourrissage des ablettes a énormément d'importance ; les différences, que nous avons ou aurions pu observer, auraient pu être imputables à l'absorption différente de nourriture.

ELLIOTT et al. (1978) mentionnent d'ailleurs l'effet net de la température sur la quantité de nourriture absorbée par la truite et la perche. Il devrait être installé un distributeur automatique de nourriture qui distribue celle-ci le plus souvent possible, en petite quantité, et en proportion égale dans les aquariums étudiés.

Une prophylaxie adéquate pour l'ablette serait très utile. Nous avons, en effet, remarqué que ce poisson ne supporte pas facilement les doses préconisées dans la littérature.

Un certain nombre de problèmes techniques reste donc à résoudre. Ils sont indispensables dans le bon déroulement d'une expérience d'aussi longue haleine sur des individus somme toute peu résistants aux conditions qui leur sont imposées.

En ce qui concerne les résultats obtenus, nous ne pouvons que constater l'extrême sensibilité des gonades femelles de l'ablette aux stress infligés. Ces gonades sont en fait d'énorme réserve énergétique dans lesquelles l'animal n'hésite pas à puiser lorsqu'il est en difficulté.

Le processus de résorption doit être réversible, en témoigne le prélèvement effectué le 24/4 dans l'aquarium 4. Six individus sur 7 montrent des signes de résorption avancée. Il est certain qu'en rétablissant des conditions optimales, l'ensemble des oocytes n'auraient pas été perdu pour la reproduction. Ceux-ci auraient interrompu leur résorption et auraient poursuivit leur maturation.

Si les gonades des individus malades involuaient, celle des individus sains n'évolueraient pas forcément. Il semble que les conditions du milieu ne soient pas tolérées par tous les poissons de la même façon. Certains ont tout de même développé des gonades matures alors que d'autres sont restés dans un état de statu quo impeccable.

Nous avons totalisé cinq inversions sexuelles sur 29 poissons manipulés histologiquement. Ces cinq cas étaient à leur tout début d'inversion sexuelle. Dans chacune de ces gonades, nous avons observé des follicules ovulés. Ceux-ci étaient d'ailleurs souvent le point de départ de cette inversion. Les conditions du milieu auraient apparemment imposé ces inversions. Le lien entre ces observations et celles effectuées sur le terrain sera discuté plus loin.

Nous n'avons jamais observé ici d'inversion sexuelle accompagnée ou provoquée par un nombre élevé (ou non) de corpus atreticum pré-ovulatoire. Nous mettons donc en doute le lien causal qu'il pourrait y avoir entre eux. Le rapport semble évident pour le corpus atreticum postovulationis.
De nombreuses informations seront donc à récolter de futures expériences continuant celles-ci qui ne manqueront d'ailleurs certainement pas de perspectives enthousiasmantes.

4. Discussion

4.1. Cycle de reproduction de l'ablette - partie qualitative

Nous avons décrit et interprété les données que nous avons récoltées lors de nos prélèvements en Meuse. Nous nous sommes attardés à l'ébauche du mécanisme régissant le cycle reproducteur de l'ablette. Le mécansime n'est pas des plus simples car la ponte de l'ablette est particulière. Elle semble s'effectuer en plusieurs fois. Il est intéressant dès lors de connaître quels sont les ovules qui participeront à la ponte prochaine et combien de fois peut pondre une ablette. La réponse à ces questions n'est pas aisée car l'ablette ne possède pas un cycle reproducteur rigoureusement ajusté sur les condition extérieures. Nous rencontrons en période de reproduction des individus qui pondent et d'autres pas.
Si l'on suppose une maturation des oocytes entre chaque ponte, nous arrivons à observer des individus à tout stade de maturation possédant des gonades contenant des oocytes à tout stade de développement.

Un nombre élevé d'individus et un nombre élevé de prélèvements en période de reproduction répondraient à cette question.

Mais les manipulations histologiques sont lentes et fastidieuses, cela augmenterait considérable le travail.

Au vu de nos prélèvments, nous concluerons. Au cours des mois de Septembre à Avril, l'oogénèse se déroule normalement. Nous constatons en recrutement continu des oocytes et une croissance continue jusqu'au stade trois. Les choses commencent à changer avec l'apparition du stade 4. Cette apparition coïncide avec un net arrêt du recrutement. L'allure bimodale du stade 1 disparaît et les stades deux et trois ne font qu'évoluer vers le stade 4, sans nouvel apport d'oocyte de taille inférieure. Il en résulte un approvisionnement progressif des oocytes en vitellogénèse exogène au profit d'une accumulation des oocytes en vitellogénèse endogène. Nous ne savons pas si l'action probablement hormonale imposée aux oocytes en stade 1 pour stopper le recrutement est une action directe ou indirecte des cellules de stade 4. Nous avons constaté un changement de conformation des cellules folliculeuses des oocytes en stade 4.

Nous pouvons donc soit supposer un feed-back négatif de ces cellules sur le recrutement oocytaire, soit l'intervention supérieure du cycle hormonal de l'ablette. Les mécanismes de contrôle endocrinien sont toujours très complexes et interfèrent toujours de façon multiple. Les mécanismes hormonaux de base ne sont pas dominés chez les téléostéens. De nombreuses tentatives ont essayé de créer des liens entre les connaissances établies pour les mammifères et les vertébrés inférieurs. Ces tentatives ne se sont pas toujours révélées fructueuses.

De nombreux points restent à éclaircir comme par exemple les sites de synthèse des stéroïdes.

Néanmoins, tout le monde s'accorde à attribuer aux facteurs extérieurs une importance capitale dans la régulation du cycle. La photopériode et la température sont les deux paramètres les plus souvent impliqués. Il est vrai qu'il existe toujours une synchronisation remarquable entre ces facteurs abiotiques et les cycles de reproduction. Il semblerait que chez les cyprinidae, la température aie un rôle prédominant.

Quoi qu'il en soit, la température a toujours un rôle permissif à jouer. Son action est certainement plus directe que celle de la photopériode. La température a une influence tout à fait générale sur tout l'organisme. Cette influence est d'importance chez les poïkilothermes où toutes les activités enzymatiques en dépendent.

Nous pensons fournir une bonne illustration dans cette étude de l'influcence de la température sur la biologie de l'ablette. Dans la mesure où l'on peut être sûr de l'influence des rejets thermiques sur la biocénose de la Meuse à Ampsin, nous sommes tentés d'établir le lien entre la hausse de température et l'évolution du cycle reproducteur.

Nous avons constaté un net décalage du cycle reproducteur aval par rapport à l'amont. Ce décalage est constant dans tous nos prélèvements et nous pouvons dire qu'il est de l'ordre d'un mois. Cette différence est une action type de l'influence de la température. En effet, nous voyons mal quel autre facteur pourrait provoquer un tel décalage. Une agmentation de nourriture induirait plutôt une augmentation de la fécondité, du nombre de ponte ou encore des tailles somatiques supérieures, quoi que ces observations peuvent être

le résultat d'interférence avec une température supérieure.

Une température supérieure en aval induirait une initiation plus précoce de la vitellogénèse en automne et une reprise plus précoce de la vitellogénèse à la sortie de l'hiver, la terminaison de la période de reproduction toujours en avance sur l'amont. Par contre, l'augmentation de la résorption dans la station aval est sujette à une interprétation plus délicate. En effet, un environnement moins favorable ou des conditions de stress plus élevées peuvent influencer une résorption supérieure dans la station d'Ampsin. Nous savons à quel point les ablettes sont sensibles à un stress quelconque (maladies, environnement trop hostile, choc thermique, ...) lors de nos études en aquarium.

Nous concluerons donc que le décalage du cycle reproducteur observé serait caractéristique d'une hausse de température. L'augmentation de la résorption est plus difficilement attribuable à un facteur précis.

Nous avons rencontré des interprétations similaires dans la littérature. BRAY (1971) constate une ponte plus précoce du gardon et l'attribue à un réchauffement des eaux. WILKONSKA et al (1977) remarquent que la période de fraie chez le brochet commence plus tôt et finit plus tard. EPLER et BIENARZ (1979) constatent un développement plus asynchrone et une augmentation de résorption pour le gardon. Ils constatent une accélération de la vitellogénèse endogène et une inhibition de la vitellogénèse exogène aux trop hautes température. Le nombre de pontes de la tanche (Tinca tinca L.) se verrait augmenté. Le brochet prolongerait sa phase de restitution de l'ovaire.

En général, une température supérieure du biotope semble accélérer la vitellogénèse. Toutefois, une température trop haute aurait l'effet inverse.

Nous ne sommes certainement pas dans le cas d'une inhibition du cycle reproducteur provoqué par une température trop élevée. La hausse de température semble n'affecter en rien la vitellogénèse. Deux pontes sont en effet très distinctes pour la station aval. En amont, nous ne pouvons que deviner la deuxième.

Néanmoins, sans vouloir dramatiser, ni brandir de spectre du danger que constitue les centrales thermonucléaires, nous pouvons

prévoir qu'une température plus élevée encore risque d'affecter la reproduction des espèces les moins thermophiles. La reproduction est certainement la période de la vie d'un animal la plus vulnérable à un facteur à influence générale comme la température.

4.2. Le processus d'inversion sexuelle et signification des corpus atreticum

Le processus d'inversion sexuelle semble être un phénomène assez courant (POLDER, 1971) chez les vertébrés inférieurs. Cette inversion est toujours constituée dans la direction femelle à mâle.

Elle apparaît à première vue spontanément à n'importe quelle période du cycle reproducteur.

POLDER (1971) a remarqué un processus d'inversion sexuelle chez Acquidens protalegrenis (HENSEL). Ce phénomène est d'ampleur assez considérable si l'on en juge par l'expérience effectuée ci-après :

Cet auteur a placé 31 paires de poissons dans un aquarium. Cela nous fait donc un total de 62 individus dans 31 mâles et 31 femelles. Plusieurs mois après, l'examen des gonades a révélé que le groupe était constitué de 60 mâles et de 2 petites femelles.

Dans une expérience ultérieure, il a constaté la présence de 3 intersexes. Ces intersexes possédaient les tissus mâles et femelles. Chez cette espèce, le tissu testiculaire envahi l'ovaire par l'extrémité caudale , pénètre et s'insère entre les oocytes. Ces oocytes montrent des figures de dégénérescence. De par l'apparence que ces gonades montrent, l'auteur en a déduit qu'il s'agissait là bien d'une inversion sexuelle et non d'un intersexe en équilibre.

La raison et les causes de cette inversion sexuelle sont toujours inconnues.

ATZ (1964) (in CHAN et al. (1967)) émetterait l'hypothèse de l'intervention d'un parasite enkysté (Ichthyophonus hoferi) dans le phénomène d'inversion sexuelle. Le rôle de ce parasite n'est pas clairement défini.

CHAN et al. (1967) ont tenté de relier les corpus atreticum aux inversions sexuelles observées chez l'anguille Monopterus albus.

L'inversion sexuelle chez l'anguille semble être un phénomène



FIG 2.37: Les dernières figures de resorption d'un follicule atrétique pré-ovulatoire de type 1 (C.A.1) .
d'après CHAN et al.(1967)
Ce type de follicule est comparable chez l'ablette à la photo 21 .



FIG 2.38: Cette figure montre un cas d'atrésie de type 2., nous voyons nettement la prolifération de cellules correspondant à l'ancienne thèque oocytaire .
d'après CHAN et al.(1967).
cfr photo 27 par comparaison avec l'ablette .

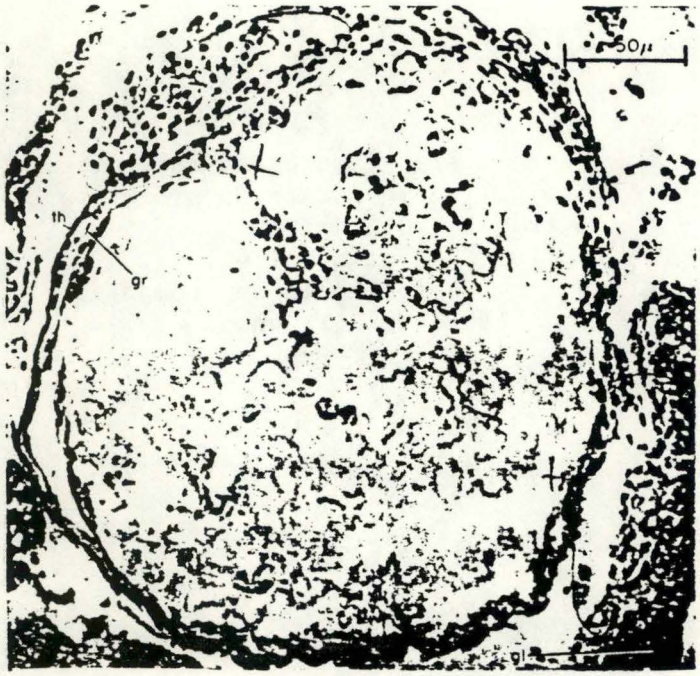


FIG 2.39: Corpus atréticum 3 : celui-ci est de taille inférieure au précédent et la proliferation de cellule est moins importante .
d'après CHAN et al. (1967)

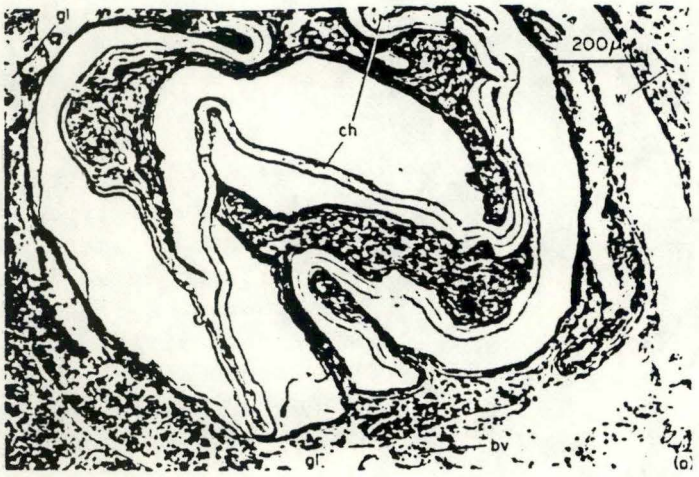


FIG 2.40: Corpus atréticum 4 : celui-ci correspond à la dégénescence d'un oocyte de grande taille .
CHAN et al. 1967 y verraient une ovulation quelque peu bizarre : une éjection de l'oocyte sans sa zona radiata .
cfr photo 25 par comparaison avec l'ablette .

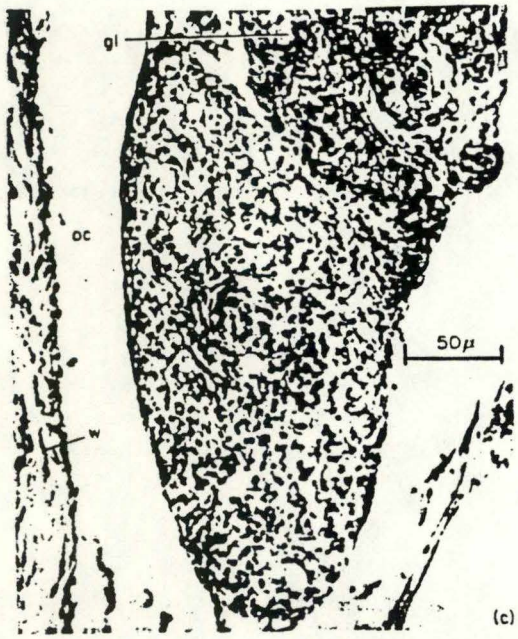


FIG 2.41: Corpus atréticum 5 : celui-ci serait le résultat d'une évolution des c.a. de taille supérieure (c.a.3).
Ces follicules atrétique apparaissent lors d'inverssion sexuelle .
d'après CHAN et al.,1967 .

normal. Les femelles, une fois qu'elles ont atteint une certaine taille, effectuent la ponte et changent de sexe. Certains cas échappent à la règle et recommencent un nouveau cycle femelle. Les causes et le mécanisme de cette inversion sexuellesont toujours inconnus. Les hypothèses tendant à attribuer un avantage évolutif à ce phénomène sont toujours très précaires quand elles existent.

Ces auteurs distinguent cinq types de corpus atreticum (Fig.2.42). Le premier correspond au processus normal de résorption de l'oocyte (Fig.2.37). Les cellules de la granulosa, seules, s'hypertrophient et phagocytent le vitellus de l'oocyte. Ce type de corpus atreticum (c.a.) apparaît toute l'année, pour des oocytes en tout état de maturation. CHAN et al. (1967) feraient jouer un rôle endocrinien à ces c.a. Ceux-ci secréteraient de la progestérone. Nous remarquons encore une fois la disparité des interprétations de la signification des corpus atreticum parmi le nombre croissant de publications à ce sujet.

Pour notre part, nous n'avons jamais observé d'inversion sexuelle simultanément avec une prolifération de ces c.a.1. Nous études en aquarium nous ont révélé que ceux-ci étaient en fait la réponse de l'animal à des conditions hostiles. Ce processus est très rapide et serait réversible.

Il est possible et même plausible que l'observation de tels c.a. chez des poissons vivants dans un milieu naturel (la Meuse en ce qui nous concerne) soit la réponse des individus à un certain stress infligé par des conditions pas toujous optimales.

De par le caractère spontané de l'apparition de ces c.a. et le fait qu'ils ne semblent pas influencer une inversion sexuelle, nous nous garderons de leur faire jouer un rôle hormonal. L'affirmation ou l'infirmation de ce rôle reste toutefois à démontrer.

Le deuxième type de c.a. est caractérié par une prolifération de cellules de la thèque. Celles-ci pénètrent l'oocyte et le phagocytent(Fig.2.38). Néanmoins, la prolifération de cellules est certainement très supérieure à ce qui serait requi pour une simple phagocytose de l'oocyte.

CHAN constate que ce sont toujours de grandes structures, qu'ils n'apparaissent que chez les femelles ayant manqué l'inversion sexuelle normale.

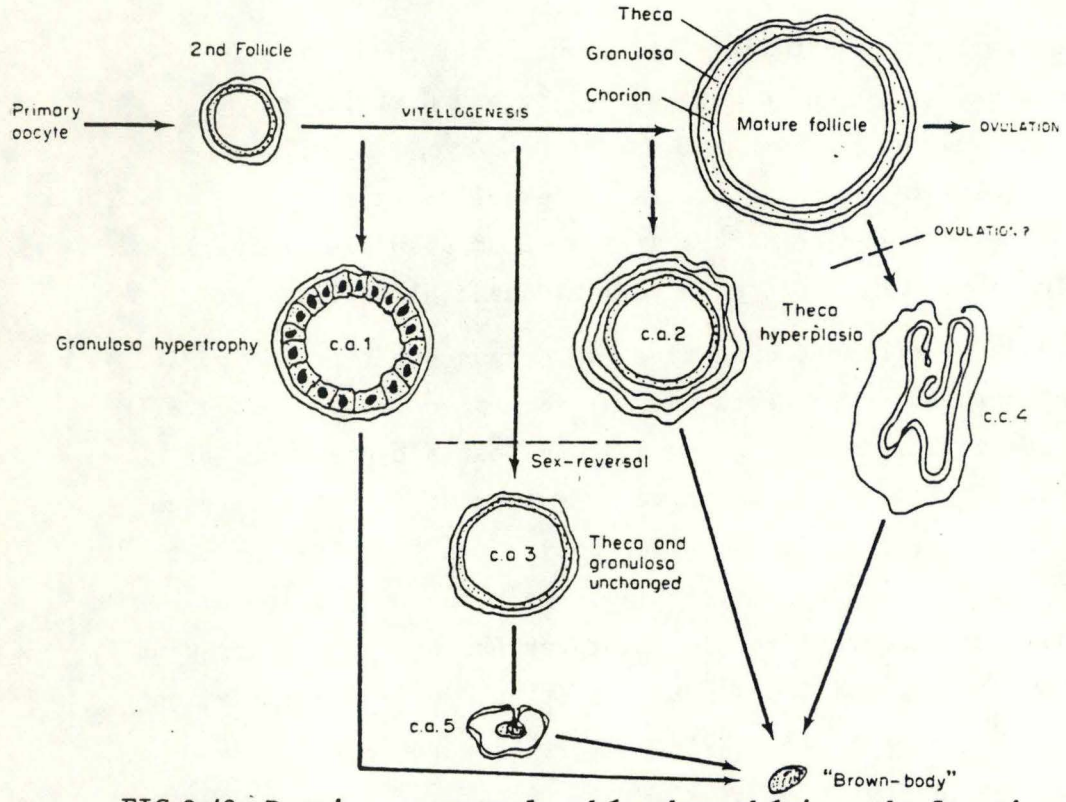


FIG 2.42: Dessin montrant le schéma hypothétique du fonctionnement de l'ovaire chez Monopterus albus . (d'après Chan et al 1967).

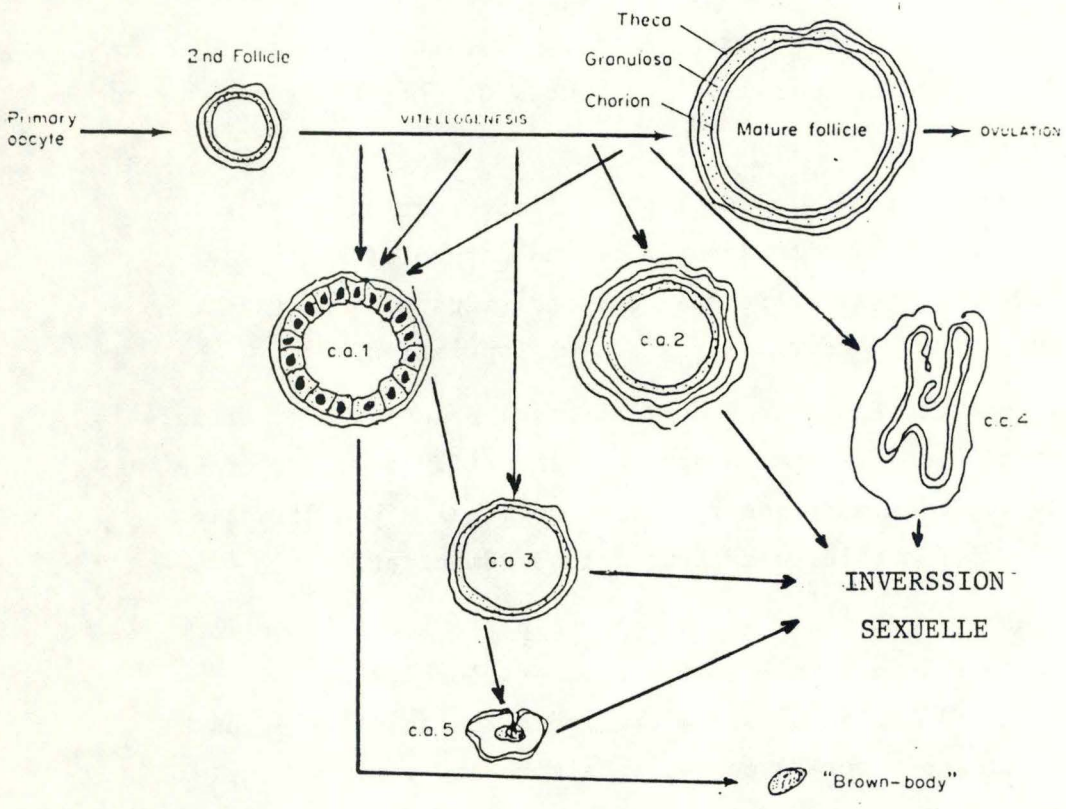


FIG2.43: Dessin montrant leschéma hypothétique du fonctionnement de l'ovaire d'après nos observations sur Alburnus alburnus .

Les c.a. 3 sont très semblables aux c.a. 2 mais on constate une prolifération des cellules de la thèque beaucoup moins importante. Ces c.a. sont de taille plus réduite. Ils sont présents dans tous les intersexes. CHAN et al. (1967) leur assimilent le processus d'inversion sexuelle (Fig. 2.39).

Le c.a. 4 est de nouveau d'apparence similaire. Ceui-ci est toutefois plus grand que le c.a. 2 et présente le reste du chorion (Fig. 2.40) au centre de cette prolifération cellulaire.

Ces auteurs interprètent ce c.a. 4 comme une ovulation abérante où le chorion (Zona radiata) serait resté dans l'ovaire.

Ces trois corpus atreticum nous semblent posséder un lien entre eux. Le c.a. 4 dériverait du même type de dégénérescence que celle des c.a. 2. Le c.a. 4 serait seulement issu d'un oocyte très mûr duquel la zona radiata serait particulièrement bien formée. Nous avons d'ailleurs observé le même type de structure chez un poisson en inversion sexuelle (Photo 25).

Nous ne cernons pas très bien le type de structure mentionné par les auteurs sous le nom de c.a. 3.

Cette structure à notre appréciation, ne serait que le début d'un processus conduisant à l'inversion sexuelle au même titre que les c.a. 2 et 4.

Cependant chez l'anguille apparement seuls les c.a. 3 semble provoquer l'inversion sexuelle. Les c.a. 2 et 4 sont observés chez tous les individus dont les femelles qui n'ont pas réussi l'inversion sexuelle.

Chez l'ablette, il semble que ces trois structure proviennent d'oocytes de tailles différentes dont la dégénération serait provoquée par l'initiation de l'inversion sexuelle. De plus, nous pensons qu'aucune de ces structures ne serait à impliquer plus l'une que l'autre dans le processus d'inversion sexuelle.

Nous pensons au vu des données présentées par les auteurs que ces trois structures ont aussi bien l'une que l'autre la même importance dans le mécanisme d'inversion sexuelle. L'abondance des c.a. 3 dans les gonades des intersexes résultent simplement de l'atrésie généralisée des oocytes les plus représentés dans l'ovaire.

Nous interprétons la présence de c.a. 2 et c.a. 4 dans les gonades d'anguille ayant refusé de changer de sexe comme l'initiation du processus d'inversion sexuelle. Ce processus s'arrêterait en cours, n'aurait pas tendance à se généraliser et pourrait même régresservers la reconstitution normale de la gonade femelle.

Cela est possible si l'on admet que l'inversion sexuelle serait le résultat d'un déséquilibre ou d'une modification du rapport d'hormones mâles et femelles. Ces anguilles auraient subi l'induction normale d'inversion sexuelle et certains c.a. (2 et 4) (voire 3 les auteurs ne mentionnent pas si ces c.a. 3 sont présents ou pas chez les individus femelles n'ayant pas changé de sexe) seraient apparu. Toutefois cette induction n'aurait probablemeent pas été suffisante ou aurait été contrecarrée par des hormones femelles.

En conclusion, nous uniformiserons le schéma présenté par CHAN et al. en assimilant les corpus atreticum 2, 3 et 4 au même phénomène. Nous présentons le schéma modifié suivant (Fig. 2.42).

Les causes de cette inversion sexuelle sont toujours inconnues. Il semble chez l'anguille qu'elle se produise préférentiellement après la ponte. POLDER (1971) a remarqué les mêmes observations.

Pour l'ablette, nous avons aussi constaté à plusieurs reprises une prolifération cellulaire ou voisinage de follicules ovulés. Les inversions sexuelles ne sont pas rares au mois de Juillet après la ponte.
Nous ne savons pas si, chez l'ablette, une fois induite l'inversion sexuelle se poursuit jusqu'à son terme.

L'explication du phénomène devrait s'orienter vers une recherche fine au niveau des récepteurs hormonaux des cellules folliculeuses, et vers les facteurs qui orientent la bipotentialité de ces cellules vers l'un ou l'autre sexe.

Le problème n'est pas près d'être résolu car celui-ci suppose une bonne compréhension du cycle hormonal des téléostéens qui est toujours du domaine des hypothèses. Les sites de sécrétions et les interactions avec les récepteurs ne sont définis et derivent du modèle établi pour les mammifères.

Nous pouvons nous demander quel avantage évolutif constitue l'inversion sexuelle ?

Tableau 2.11 : Données de sex-ratio pour l'ablette Alburnus alburnus de la Thamise. D'après MACKAY & MANN (1969).

Age:	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	Total
No. of fish	30	48	82	94	47	12	1	314
% females	53	45	42	44	42	75	100	

Bien que ce fait est encore loin d'être élucidé, nous pouvons formuler l'hypothèse suivante.

D.E. KIME (1980) a mis en évidence la sensibilité de la glucuronyl transférase à la température ; celle-ci serait inhibée aux températures plus hautes. Son point d'activité est toutefois fort bas car cet enzyme serait inhibée aux températures nécessaires pour le début de la période de reproduction. Cet enzyme intervient dans l'inactivation des androgènes (11-oxotestostérone) et leur excrétion sous forme de dérivés de glucuronides de testostérone. Cela signifie que cet enzyme limite le taux d'androgènes chez les femelles au cours des basses températures du cycle de reproduction mais ne peut plus assurer de fontion aux températures plus hautes. A ce moment, il y aurait rendance à la masculinisation de par la remanance de la testostérone dans la gonade. Si cette tendance est suffisante, l'inversion sexuelle peu se produire.

Nous pouvons remarquer que les inversions sexuelles observées sont toutes cantonnées entre le mois de Mars et le mois de Juillet.

Le mécanisme de déclanchement de cette inversion sexuelle serait alors directement reliée à un fonctionnement normal du cycle reproducteur.

Les individus dont la balance hormonale est déjà plus orientée vers un haut taux de testostérone seraient les premiers enclin à subir l'inversion sexuelle. Il se peut qu'une induction faible déclanche un début d'inversion sexuelle et que le retour aux basses températures fasse revenir la situation en arrière.

Dans un même élan, nous pourrions supposer qu'un milieu réchauffé serait propice à des inversions sexuelles plus nombreuses.

Pourquoi une inversion sexuelle ? Peut être pour compenser l'abondance de femelles dans les classes d'âge 6+ et 7+. MACKAY et MANN (1969) donnent un tableau (Tableau 2.11)où sont repris les pourcentages d'individus femelles. Nous remarquons une légère dominance de mâles dans les classes d'âge qu'ils ont échantillonnées. Cela peut être attribué au processus d'inversion sexuelle.

4.3. Partie quantitative

La partie quantitative de ce travail est certainement celle à laquelle nous avons consacré la plus de temps. La conception de la marche à suivre et les vérifications qui en assuraient la validité ont été nos principales préoccupations.

Nous pensons que la manière dont nous avons structuré nos mesures est valable et vaudrait la peine d'etre amplifiée.

Toutefois nous allons rappeler ici les limites et les suppositions de base inhérentes au problème étudié que nous avons rencontré.

Moyennant les tests effectués sur la répartition des oocytes dans l'ovaire, nous avons supposé une répartition au hasard. Certaines réserves doivent être posées concernant les résultats obtenus pour le premier stade (stade protoplasmique).

Le type de répartition de celui-ci varie au cours du temps avec une tendance à l'homogénisation au cours de la maturation oocytaire. L'ovaire choisi pour le test de répartition était particulièrement caractéristique d'une répartition agrégative du stade 1. Le test X^2 nous a d'ailleurs révélé une répartition significativement différente pour les 10 lames. Toutefois, au vu des résultats obtenus avec les stades en vitellogénèse, nous avons émis l'approximation selon laquelle une lame serait suffisante pour caractérisé l'ovaire. La dispersion toujours relativement faible des proportions enregistrées pour le stade 1 au cours de l'année a confirmé cette hypothèse. Ce test de répartition ne comprenait pas le stade 4. Il nous était d'ailleurs indisponible à l'époque où ces test et ces suppositions de base devaient être posées. L'examen rapide d'une lame ou hasard rassurera n'importe quel expérimentateur. Ce stade ne comprend que de grandes cellules qui se repoussent entre elles et ne répartissent au mieux dans l'ovaire.

Le test de répartition des tailles nous a aussi renseigné sur la variabilité rencontrée pour le stade. Il nous a confirmé qu'il avait avantage à se concentrer sur une lame plutôt que sur plusieurs lames. Cela nous simplifiait évidemment beaucoup le travail histologique. La conformation physiologique de l'ovaire était telle qu'elle nous donnait un F d'autant moins significatif que la variabilité rencontrée à travers l'ovaire était grande.

En effet, nous avions expliqué cela comme suit : nous supposions que la coupe longitudinale couvrait une grande partie de la variabilité de l'ovaire, alors que la vue transversale que représentait l'examen global des coupes longitudinales, ne comprenait chaque fois qu'une partie de la dispersion caractérisant l'ovaire. Nous nous ferons sans doute mieux comprendre si nous expliquons le problème tel qu'il se présente physiologiquement. Les cellules protoplasmiques se développent en fait par travées qui partent toujours de la périphérie de l'ovaire. Il en résulte une plus grande présence des oocytes de stade 1 en périphérie de l'ovaire. Nous comprenons alors d'une coupe longitudinale caractérisera l'ovaire de manière presque aussi satisfaisante que plusieurs lames successives longitudinales. Ces plusieurs lames traverseront chaque fois le même type de répartition des oocytes.

Par la suite, nous avons toujours procédé à des coupes longitudinales similaires.

Une autre manière de procéder, plus statistique sans doute mais certainement désavantageux d'un point de vue physiologique, aurait été de sectionner l'ovaire en plusieurs parties et de couper au hasard dans une des parties choisies.

Un problème assez limitant est provenu du fait que tous les individus d'un même prélèvement ne possédaient pas le stade analysé. Cet échantillon était donc immédiatement perdu pour l'analyse statistique. Introduire une valeur nulle pour un tel individu ou ne pas en tenir compte, nous aurait fait manquer aux conditions de base requises pour les test.

Le premier cas nous déformait notre distribution normale et nous ne pouvions plus vérifier l'égalité des variances, le deuxième cas nous compliquerait le traitement et introduisait un biais dans la signification physiologique de l'échantillon.

Une analyse générale des histogrammes récapitulatifs devrait être possible. Nous n'avons pas abordé dans le cadre de ce mémoire, les avantages que pourrait nous procurer un test de KOLMOGORON-SMIRNOV pour l'interprétation finale. Nous pensons que cela pourrait être très enrichissant pour d'éventuels amateurs.

Nous devons mentionner aussi que nous avions émis l'hypothèse que le diamètre moyen était un paramètre satisfaisant pour caractériser notre distribution de la taille des particules. Cette distribution n'étant pourtant pas aléatoire. Cela peut nous introduire un biais (minimum si l'on considère les objectifs que nous nous sommes fixés) pour la distribution du premier stade qui a une fâcheuse tendance à être bimodale lors du recrutement oocytaire. Nous supposons toutefois ce biais pas trop important, il aurait été plus dans le cas d'une distribution franchement plus asymétrique.

Dans le cadre d'un travail plus important, il serait probablement profitable d'analyser plus de 5 individus par prélèvement. Nous pensons qu'il est très possible d'accélérer grandement le travail en utilisant l'appareil de comptage automatique QUANTIMET 720 avec la méthode que nous avons préconisée. Mme J. NAISSE (comm. pers.) nous a conseillé d'utiliser un enzyme (l'hyaluronidase) pour dissocier la trame conjonctive qui unit les oocytes. Cette méthode garderait les membranes oocytaires (zona radiata) dans un même état impeccable. L'action de cet enzyme laisserait place aux techniques courantes d'histologie. La difficulté rédiderait dans la mise au point de l'appareil pour le problème qui nous concerne. Nous sommes persuadés que ce travail s'avèrera infiniment "payant" et nettement moins fastidieux.

La quantification de la reproduction est un problème d'importance capitale pour un biologiste de terrain. La fécondité est certainement le paramètre le plus accessible et le plus pratique pour caractériser la biologie de la reproduction d'une espèce considérée.

Nombre d'auteurs s'y sont d'ailleurs consacrés dont A. SIERRA (1983), MACKAY et MANN (1969), MIHAI PAPADOPOL (1968) pour l'ablette.

La détermination de la fécondité d'une espèce qui possède un type de ponte asynchrone est un problème. Comment estimer la fécondité totale. Il s'agit de connaître exactement, au début de la période de reproduction quels seront les oocytes qui participeront à la ponte et quels seront ceux qui n'y participeront pas. Cela implique la connaissance exacte du mécanisme de ponte de l'espèce. Les données que nous avons pu receuillir de la littérature

recoupent nos observations.

PAPADOPOL (1968), MACKAY et MANN (1969), BRYLINSKA et BRYLINSKI (1973), NAZAROV (1977), BRYLINSKA et DLUGOSZ (1978) s'accordent à considérer le type de développement suivant pour les poissons étudiés qui correspondaient à un type de ponte fractionnée.

MACKAY et MANN (1969) publie le schéma (Fig.2.36) où les oocytes en première vitellogénèse reconstituent chaque fois l'ensemble des oeufs appelés à être pondus. Il distingue macroscopiquement les deux types de vitellogénèse. Toutefois il mentionne que le schéma qu'il donne ne vaut que pour un individu et que tous les poissons ne se trouvent pas dans le même état de maturité. Nous constatons que ce schéma très approximatif donne une idée du type de ponte de l'ablette.

NAZAROV (1977) travaillant sur (Trachurus trachurus) mentionne que la distribution qu'il a pu établir par histomorphométrie ne lui donne aucune indication sur le nombre de ponte que peut effectuer le poisson, contrairement aux publications de certains auteurs (KOMAROV (1964), OVEKKO (1964 et 1969), in NAZAROV (1977)).

BRYLINSKA et DLUGOSZ (1978) signalent qu'ils ne remarquent aucune discontinuité dans le développement oocytaire de la tanche. Les gonades sont toujours remplies par des oocytes de toutes tailles. Ils supposent un développement continu des oocytes. La distribution établie ne peut leur permettre de différencier les différentes pontes.

Nous voyons que ces auteurs se sont heurtés aux problèmes suivants :

- apparente continuité du développement oocytaire;
- non synchronisation des individus entre eux;
- difficulté d'estimer le nombre d'oeufs pondus et le nombre de pontes.

Mis à part PAPADOPOL (1968) qui signale un nombre de ponte allant de 3 à 6, la première étant la plus importante, MACKAY et MANN (1969) ne signalent que les pontes qu'ils constatent sans pour autant les extrapoler, NAZAROV et al. (1977) et BRYLINSKY et al. (1978) remarquent que ni les distributions de la fréquence de tailles ni les observations histologiques ne laissent prédire le nombre de ponte

qu'effectuera T. trachurus ou Tinca tinca L.

Par comparaison avec ces auteurs nous sommes incapables de dire combien de pontes une ablette peut effectuer. Le nombre de nos prélèvements est trop faible et nous sommes limités par le fait que tous les poissons ne pondent pas en même temps.

Il est difficile aussi d'estimer exactement quels sont les oeufs qui seront pondus, dans un ovaire prélevé avant la période de fraie.

Nous avons relevé deux méthodes d'estimation de la fécondité. Une méthode macroscopique et une méthode histologique.

PAPADOPOL (1968), MACKAY et MANN (1969), BRYLINSKI et DLUGOSZ (1978), A. SIERRA (in prep.) ont utilisé une méthode directe de comptage des oocytes.

NAZAROV (1977) a utilisé la tecnique histomorphométrique pour estimer la fécondité. Cette méthode permet un meilleur contrôle de l'état de maturation des gonades et du type de développement oocytaire de l'espèce considérée.

Celui-ci a échantillonné un morceau d'une gonade sectionnée à plusieurs endroits et a coupé au hasard dans ce morceau. Il ne fait aucune correction de forme, suppose donc les oocytes sphériques et ne tient aucun compte des follicules atretiques ni d'éventuels oocytes qui pourraient arriver à maturation à partir du stade protoplasmique observé lors de l'estimation de la fécondité. Il suppose donc que tous les oocytes en vitellogénèse seront pondus et qu'ils seront seuls pondus.

Nous avons, pour notre part utilisé une méthode histomorphométrique. Nous avons contrôlé l'état de maturité des gonades des individus prélevés, et tenté, au vu de nos distributions, d'estimer le nombre d'oocytes pouvant être amenés à participer à la fraie. Nous ne considérons pas tous les oocytes en vitellogénèse comme devant aboutir à la ponte mais nous nous limiterons à l'ensemble des oocytes en stade 4 et à la moitié des oocytes en stade 3. Cela correspond à une taille minimale de 250 um de rayon. Les oocytes en vitellogénèse non pondus seront résorbés et le matériel énergétique réorienté vers d'autres destinations.

Nous ferons comme remarque générale qu'il est délicat de comparer la fécondité d'un poisson à ponte portionnée à un poisson à ponte unique. Nous pouvons avoir une idée beaucoup plus précise de la fécondité d'un poisson comme le gardon qui possède normalement un mécanisme de ponte unique. Nous pouvons néanmoins supposer que les espèces à ponte portionnée sont plus fécondes ou prolifiques que les autres.

Ces poissons utilisent en fait leur gonades au-delà de leur capacité volumique. Nous pouvons supposer que cela constitue un avantage évolutif. Le poisson possède une fécondité supérieure, tire davantage parti de toute la période favorable à la reproduction et limite l'encombrement de la niche écologique occupée par les alevins.

5. Résumé en quelques lignes...

Le but de cette approche histologique était de tenter d'élucider les mécanismes de la reproduction, qu'il était impossible de définir avec les méthodes macroscopiques classiques RGS et fécondité. Ces méthodes ont apporté de nombreux renseignements et ont soulevé des problèmes que nous avons tenté de résoudre.

A notre tour, nous avons apporté des éléments de réponse et nous avons soulevé d'autres questions.

De nos résultats, nous pouvous toutefois dégager les points suivants :

- Une description de l'oogénèse a été effectuée avec les références récoltées dans la littérature. Cette description compare les stations amont et aval.

- Un modèle de développement des oocytes a été ébauché. Il serait souhaitable à l'avenir, de le mettre en relation avec les mécanismes endocrinien régissant le cycle reproducteur.

- Le phénomène d'inversion sexuelle a été observé, décrit et discuté. Une hypothèse a été émise quant à sa signification biologique.

- Une approche quantitative de la reproduction a été mise sur pieds. Moyennant un matériel très modeste, il est possible de reconstituer la distribution totale des oocytes dans l'ovaire.

Cette distribution relativement fine permet de mettre en évidence les interactions et mécanismes propres à la régulation du cycle de reproduction de l'ablette.

Ces distributions ont permis de prendre conscience de l'importance et de la signification des oocytes comptés dans les calculs de fécondités comme faisant partie du frai à venir...

- Des études sur des poissons en aquarium ne nous ont pas permis de cerner l'effet de la température mais ont révélé d'autres points interessants. La sensibilité des gonades à l'état de santé général est certainement le point le plus interessant et le moins discuté des conclusions que nous avons dressées.

6. Conclusions générales

Le monde plastique des êtres vivants et celui des téléostéens en particulier est mouvant et en perpétuelle évolution. En témoignent des différences évolutives frappantes que l'on peut observer entre certains taxons du groupe de téléostéens ou même des poissons en général.

Nous avons entrepris l'étude de l'un d'entre eux : l'ablette Alburnus alburnus L. Nous nous sommes attardés à l'étude de la reproduction. Nous avons tenté de cerner cette étude entre une série de modèles, de définitions, et de chiffres. D'autres avant nous ont essayé, d'autres après nous essayerons. Les différences et les divergences entre les modèles employés montrent combien il est difficile de définir un phénomène physiologique vivant entre des limites rigides. Et au fur et à mesure que les recherches s'affirment les modèles s'intensifient et se compliquent...

Nous pensons avoir défini et confirmé quelques modestes éléments caractérisant la reproduction de l'ablette. Nous avons vu que cette reproduction était ajustée sur les conditions climatiques extérieures pour une meilleure chance de survie de la progéniture.

Nous avons remarqué aussi combien le système reproducteur était sensible aux conditions extérieures. Le stress ou une élévation de température peuvent modifier le cycle.

Si on en croit EPLER et BIENARZ (1979), des températures trop hautes infligées au milieu affectent la reproduction de poissons toujours plus thermophiles. Les espèces sténoèces comme la truite ou le saumon, ont disparu de nos rivières (ou presque?...). La biocénose s'est modifiée pour un équilibre où des espèces plus résistantes sont apparues. Les espèces moins exigeantes sont à leur tour de plus en plus sollcitée par l'environnement de venir toujours plus hostile. Cette pression continuelle sur le milieu, pollution thermique, chimique, organique ou mécanique, risque de nouveau de déplacer l'équilibre vers une faune et une flore de moins en moins riche et abondante.

Les mouvements et actions pour la sauvegarde de l'environnement s'intensifient. Dans la société de loisir que sera la société de demain, il sera indispensable de conjuguer l'exploitation du milieu

naturel avec son respect et son maintien.

Ce ne sont pas, en général, les solutions qui manquent mais la volonté de les employer.

BIBLIOGRAPHIE

AHERNE, W.A. & DUNNILL, M.S. (1982) - Morphometry. Edward Arnold LTD, London, 205p.

ARNDT , E.A. (1956) - Histologische und histochemische untersuchungen über die oogenese und bipolare differenzierung von sübwasser - Teleosteen. Protoplasma, Bd. XLVII/1-2, 47, 1-36.

BARKER & JORGENSEN (1974) - Mechanisms regulation ovarian cycle in the toad Bufu bufo bufo (L.) : Role of presence of second growth phase oocytes in controlling recruitment from pool of first phase oocytes. General and comparative endocrinology, 23, 170-177.

BASTL, I. (1977) - Notes on reproduction biology of the bleak Alburnus alburnus L. in the volkja system of Danube arms. Biologia (Bratislava), 32, 8, 591-598.

BAUDHUIN, P. (1968) - L'analyse morphologique quantitative des fractions subcellulaires. UCL, thèse présentée en vue de l'obstention du grade d'agrégé de l'Enseignement supérieur, 183p.

BEAMS, W. & KESSEL, R.G. (1973) - Oocyte structure and early vitellogenesis in the trout, Salmo gairdneri. American Journal of Anatomy, 136, 105-122.

BILLARD (1968) - Influence de la température sur la durée et l'efficacité de la spermatogénèse du guppy Poecilia reticulata. C.R. Acad. Sc. Paris, t.266, 2287-2290.

BILLARD & GILLET, C. (1975) - Effets de la température sur la fécondation et la survie des gamètes chez la truite arc-en-ciel, Salmo gairdneri. Bulletin Français de Pisciculture, 48ème année, n°259, 4ème trimestre, 54-65.

BOWERS, A. & HOLLIDAY, F.G.T. (1961) - Histological changes in the gonad associated with the reproductive cycle of the herring (Clupea harengus L.). Marine research N°5, 3-15. Department of agriculture fisheries for Scotland.

BRAY (1971) - Observations on the reproduction cycle of the roach Rutilus rutilus with particular reference to the effects of heated effluents. The fifth british coarse fish conference, 93-99.

BRUMMET, A.R. ; DUMONT, J.N. & LARKIN, J.R. (1982) - The ovary of Fundulus heteroclitus. J. of morphology, 173, 1-16.

BRUSLE, S. ; BRUSLE, J. (1978) - Early sex differentiation in Mugil (Liza) Auratus risso, 1810 (Teleost rugilidae). An ultrastructural study. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 18 (4), 871-875.

BRILINSKA, BRYLINSKY (1973) - Zmiennose plodnosci wzgeldnej leszcaza - Abramis brama L. w wodach polski. Roczniki nauk rolniczych, Tom 95-H-4.

BRYLINSKA, DLUGOSZ (1970) - Rozwoj jajnika leszcza (Albramis brama L.) w cyklu rocynym. Tom 92-H-1.

BRYLINSKA, M. ; DLUGOSZ, M. (1978) - Wahania srednicy jaj lina (Tinca tinca L.) na tle rocynych zmian makro - I microskopowych zachodyacych w jajniku dojrzalcych plciow samie. Roczniki nauk rolniczych, Seria H, t. 99 z.1.

BRYUZGIN, L. (1972) - The relationship of condition, fatness, fecundity, and weight of gonads in fish. Hydrobiol. J. 10 (3). 1974., 76-79.

CAMPBELL (1978) - In vitro stimulation of vitellogenin incorporation into trout oocytes by salmon pituitary extracts.Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 18 (4), 1013-1018.

CAIRNS J. (197) - Heated waste water effects on aquatic ecosystems. Technical inf. center-Thermal Ecology II, 32-38.

CHAN, S.T.H. ; WRIGHT, A. ; PHILLIPS, J.G. (1967) - The atretic structures in the gonads of the rice-field eel (Monopterus albus) during sex-reversal. J. Zool., Lond. 153, 527-539.

CRIM, L.W. (1982) - Environmental modulation of animal and daily rhytmes associated with reproduction in teleost fishes. Can. journal. Fish. Aqua. sc. vol. 39, n°1, 17-21.

CRIM, IDLER (1978) - Plama goandotropin, estradiol and vitellogenin and gonad phostitin levels in relation to the seasonal reproductive cycle of female brown trout. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 18 (4), 1001-1005.

DADZIE, S. (1974) - Oogenesis and the stages of maturation in the femal cichlid fish, Tilapia mossambica. Ghana journal of science, Vol. 14, n°1, 23-31.

DANILENKO, T.P. (1973) - Study of E-phase oocytes in the roach. Hydrobiologie J., 9 (3), 64-68.

DEUCHAR, E.M. (1975) - Cellular interactions in animal development. London chayman and Hall.

ELLIOT, PERSSON (1978) - The estimation of daily rates of food consumption for fish. J. of Animal Ecology 47, 977-991.

ETESSAMI, S. (1982) - L'histologie des gonades chez deux cyprinidés Alburnoïdes bipunctalus eichwaldi (FILLIPI, 1893) et Barbus mursa miliaris (KARAMAN, 1971), avec la description d'un cas d'hémophrodime chez ce dernier. CYBIUM (3e sér.), vol. 6, n°2, 5-13, ISSN 0399-0974.

EPLER, P. ; BIENIARZ, K. (1979) - Sexual maturity of fish in heated waters. Pol. Ecol. Studies 5 (3), 52-63.

FLUGEL, H. (1967) - Licht und elektronen mikroskopische untersuchungen an oozyten und eiern einiger knochenfishe. Zeitschrift für Zellfors. 83, 82-116.

FORBERG, K.G. (1982) - A histological study of development of oocytes in capelin, Mallotus villosus (Müller). J. Fish. Biol. 20, 143-154.

FOSTIER, WEIL, TERQUI, BRETON & JALABERT (1978) - Plasma - estradiol - 17B and gonadotropin during ovulation in rainbow trout (Salmo gairdneri R.). Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 18 (4), 929-936.

GILLET, BRETON & BILLARD (1978) - Seasonal effects of exposure to temperature and photoperiod regims on gonad growth and plasma gonadotropin in goldfish (Carassius auratus). Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 18(4), 1045-1049.

GILLET, A.& MICHA, J-C.& REYDAMS, A.& MEURISSE, M.(1984) - Incidence des repeuplements dans la population de Gardons (Rutilus rutilus(L.)) en Meuse. UNECED, FNDP . (sous presse).

GIRIN & DEVAUCHELLE (1978) - Décalage de la période de reproduction par raccourcissement des cycles photopériodiques et thermiques chez les poissons marins. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 18(4), 1059-1065.

GOKHALE, S.V. (1957) - Seasonal histological changes in the gonads of the whiting (Gaous herlangus L.) and the Norway pont (G. Esmarkii Nilsson). Indian J. of Fisheries, 4, 92-112 + Pl. I-III.

HEMING, T.A. (1982) - Effects of temperature on utilisation of yolk by chinook salmon (Oncorhynichus tshawytsdra) eggs and alevins. J. Canad. Sc. holicutiques aquatiques, 35, N°1, 184-190.

HESTER, J. (1964) - Effects of food supply on fecundity in the female guppy, Lebister regulatus (PETERS). J. Fish. Res. Bd. Can., 21(4), 757-764.

HILGE, L. (1977) - On the determination of the stages of gonad ripeness in female bony fishes. Sonderdruck aus Bd. 25, H.3-4, S. 149-155.

HIROSE, K. (1972) - The ultrastructure of the ovarian follicule of medaka, Oryzias latipes. Z. Zellforsch, 123, 316-329.

HOAR, RANDALL (1969) - Fish physiology III, Chap. I, Reproduction, 1-72.

HOAR, W.S. & NAGAHAMA, Y. (1978) - The cellular sources of sex steroids teleosts gonads. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 18 (4), 893-898.

HTUN-HAN, M. (1978° - The reproductive biolgy of the dab Limanda limanda (L.) in the north sea seasonal changes in the ovary. J. Fish. Biol. 13, 351-359.

HUEBWER, E. & ANDERSON, E. - A cytological study of the ovary of Rhodnius prolixus . J. Morph. 136, 459-494.

JALABERT, BRETON & BRY (1972) - Maturation et ovulation in vitro des oocytes de la truite arc-en-ciel Salmo gairdneri. C.R. Acad. Sc. Paris, t. 275, 1139-1142.

JALABERT, B. (1976) - In vitro oocyte maturation and ovulation in rainbow trout (Salmo gairdneri), northern pike (Esox lucius) and goldfish (Carassius amatus). J. Fish. Res. Bd. Can. 33, 974-988.

JALABERT, B. & BRETON, B. (1973) - Maturation in vitro des ovocytes du brochet, Esox lucius. Conference of European comparative endocrinologists, Budapest.

LAHAYE (1960) - Croissance et maturation des ovocytes chez la forme totalement adaptée aux eaux douces de l'alose marocaine (Alosa Alosa linné). Evolution cytologique : stades sexuels et cycle biologique. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 24(4).

LAMARQUE (1963) - Les réactions du poisson dans la pêche électrique et leur explication neuro-physiologique. Science progrès, mensuel : la nature n°3336, 137-148.

LAMBERT, J.G.D. (1970a) - The ovary of the guppy, Poecilia reticulata. The atretic follicule, a corpus atreticum or a corpus luteum praeovulationis. Z. Zellforsch., 107, 54-67.

LAMBERT, J.G.D. (1970b) - The ovary of the guppy, Poecilia reticulata. The granulosa as sites of steroid biosynthesis. Gen. and Comp. Endocrinology 15, 464-476.

LANGERON (1942) - Precis de microscope technique - expérimentation - diagnostic. Masson et Cie, Editeurs Paris, VIe.

LEYNAUD, ALLARDI (1975) - Incidence d'un rejet thermique en milieu fluvial sur les mouvements des populations ichtyologiques. Environmental Effects of coding systems at nuclear power plants, IAEA - SM - 187/34, 401-408.

LINFIELD (1980) - Ecological changes in a lake fishery and their effects on a stunded roach Rutilus rutilus population. J. Fish. Biol. 16, 123-144.

MACKAY & MANN, K.H. (1969) - Fecundity of two cyprinid fishes in the river Thames, reading, England. J. Fish. Res. Bd. Canada, 26, 2795-2805.

MATHY, P. (1982) - Etude en interaction avec la pollution organique de l'impact thermique de la centrale nucléaire de Tihange, par comparaison des biocénoses benthiques à l'aide de substrats artificiels. Mémoire de Licence en Sciences Zoologiques, Namur, 189p.

MEURISSE-GENIN, M. ; REYDAMS-DETOLLENAERE, A. & MICHA, J.C. (1982) - Etude de l'impact des rejets provenant de centrale nucléaire de type PWR sur la faune aquatique de la Meuse. Vol. VII, 41p.

MICHA, J-C. & RUWET J-C. (1970) - La pêche électrique en rivière et ses utilisations dans la région liègeoise. Les naturalistes belges, t. 51-6.

NAZAROV, N.A. (1977) - A morphohistological description of the ovaries of the Horse mackerel (Trachurus trachurus) from the Celtic Sea. J. of Ichthyology, Vol.17, n°3, 417-423.

NICHOLLS, T.J. ; NAPLE, G. (1972) - Ultrastructural observations on possiblesites of stéroid biosynthesis in the ovarian follicular epithelium of two species of Cichlid Fish Cichlasoma nigrofasciatum, Hapochromis multicolor. Z.Zellforsch 128, 317-335.

PAPADOPOL, M. (1968) - Contribution à l'étude de la biologie d'ablette - Alburnus alburnus L. - dans le bassin inférieur du Danube. Ac. Rer. Natur. Mus. Nat. Slov., Bratislava, Vol. XIV - 1, 113-133.

PENAZ, M. (1974) - Influence of water temperatur on incubation and hatching in Chondrostoma nasus (LINNAEUS, 1758). Zoologiské Listy - 23 (1), 53-59.

PEUTE, GOOS, de BRUYN, OORDT (1978) - Gonadotropic cells of the rainbow trout pituitary during the animal cycle ultrastructure and hormone content. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 18 (4), 905-910.

PIEAU, C. (1975) - Effets des variations thermiques sur la différentiation du sexe chez les vertébrés. Bull. de la Soc. Zool. de France, Tome 100, n°1, 67-76.

POLDER, J.J.W. (1964) - On the occurence and signifiance of atretic follicles ("Pre-ovulatory corporea lutea") in ovaries of the bitter ling, Rhodeus amarus Bloch.Proc. Kon. Ahad. Wet. c, 67, 218-222.

POLDER, J.J.W. (1971) - On gonads an reproductive behaviour in the cichlid fish Acquidus portalogrensis(HENSEL). Nether l. J. of Zool. 21 (3), 265-365.

Mac QUARRIE, MARKERT, VANSTONE (1978) - Photoperiode induced off-season spwaning of coho salmon (Oncorhyndus kisutch). Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 18, (4), 1059-1066.

RAVEN, C.P. (1961) - Oogenesis : The storage of developmental information. Pergamon press Oxford-London-New-York-Paris.

REMACLE, DELAERE, HARRISSON, JACQUET (1977) - Contribution à l'étude de la différentiation des cellules germinales des poissons téléostéens. Inv. Pesq. 41 (1), 39-65.

SALESSE, GARNIER, BRETON (1978) - Intercation of salmon gonadotropin subunits : spectroscopie studies. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 18 (4), 767-772.

SCHREIBMAN, KALLMAN (1978) - The genetic control of sexual maturation in the teleost, Xiphophorus maculatus (Poecileïdae), a Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 18 (4), 957-962.

SCOTT, D.B.C. (1979) - Environmental timing and the control of reproduction in teleost fish. Symp. Zool. Lond., n°44, 105-132.

SEID ; RZAYEV ; ALCHPERAV, A.P. (1974) - Some data on development cycle of the gonads of the Caspian Roach (Rutilus rutilus caspius) of the ural river. J. of Ichthyology, Vol. 14, n°6.

SIERRA, A (1983) - Etude comparée de la reproduction de l'ablette de la Meuse Alburnus alburnus (1758) en amont et en aval de la centrale nucléaire de Tihange. Mémoire I.S.N.A.P. , U.C.L.

SRIVASTAVA, S. (1980) - Seasonal histological changes in the ovary of a freshwater large Mussel, Channa marulius. Zool. Jb. Anat., 104, 492-499.

STOCK (1970) - Atlas de biologie. Librairie STOCK, Librairie Gén. Française.

SUNDARARAJ, VASAL (1976) - Photoperiod and temperature control in the regulation of reproduction in the femal Catfish Heteropneustes fossilis. J. Fish. Res. Board. Can. 33, 959-973.

SUNDARARAJ, I. ; SEHGAL, A. (1970) - Effects of a long or an increasing photoperiod on the initiation of ovarian recrudescence during the preparatory period in the catfish, Heteropneustes fossilis (BLOCH). Biology of reproduction 2, 413-424.

SZÖLLÖSI, JALABERT, BRETON (1978) - Postomlatory changes in the theca folliculi of the trout. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 18 (4), 883-891.

TAN, E.S.P. ; DODD, J.M. (1978) - Immunological relatedness of gonadotropins of various fishes as shown by radioimmunoasseys. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 18 (4), 781-786.

UPADHYAY, BRETON, BILLARD (1978) - Ultrastructural studies on experimentally induced vitellogenesis in juvelule rainbow trout (Salmo gairdneri R.). Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 18 (4), 1019-1025.

VASAL, S. ; SUNDARARAJ, B.I. (1976) - Response of the ovary in the catfish, Heteropneustes fossilis (BLOCH), to various combinations of the photoperiod and Temperature. The Journal of Experimental Zoology, Vol. 197, n°2, 247-264.

VEIDERS, H (1983) - Influence de la pollution thermique sur la croissance de l'ablette Alburnus alburnus (L.) en amont et en aval de la centrale nucleaire de Tihange. Mémoire de Licence en Sciences Zoologiques, Namur, 166p.

VERGHESE (1967) -Preliminary experiments on the modification of the reproduction cycle of an indian carp Cirrhina reba (HAM.) by control of light and temperature. Proc. Hido-Pacific Fish. Coan., 13 (II), 171-184.

De VLAMING, V.L. (1972) - Environmental control of teleost reprod. cycles : a brief review. J. Fish. Biol. 4, 131-140.

WEIBEL, E.R. (1979) - Stereological methods, Vol. I, Academic Press London, 415P.

WEIBEL, E.R. (1980) - Stereological methods, Vol. 2, Academic Press London, 340 P.

WHITEHEAD, BROMAGE, FORSTER, MATTY (1978) - The effects of alterations in photoperiod on ovarian development and spawning Time in the rainbow trout (Salmo gairdneri). Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 18 (4), 1035-1043.

WILKONSKA, H. ; ZUROMSKA, H. (1977) - Observations on reproduction of fish in the konin lakes complex heated by effluent wakes from a power plant. Rocgniki Nauk Rolniczych, Seria H.T. 972.4, 77-89.

WOOTTON, R .J. (1979) - Energy costs of egg production and Environmental determinants of fecundity in teleost fishes. Symp. Zool. Soc. Lond., n°44, 133-159.

YNTEMA, C.C. (1981) - Characteristics of gonads and oviducts in hertchling and Young of chilydia serpentina resulting from three incubation temperature. J. of Morph. 167, 297-304.

ZALEWSKI, M. - The effect of pollution on the fecundity of roach (Rutilus rutilus L.) from river of Barbel region. Depart. of Comparative Anatomy and Ecology of Animals. Univ. of Lodz, Banacha 12, 10-237, Lodz - Poland.

ETUDE HISTOMORPHOMETRIQUE DE LA REPRODUCTION DE L'ABLETTE (*Alburnus alburnus* L.) EN AMONT ET EN AVAL DE LA CENTRALE NUCLEAIRE DE TIHANGE

----- ANNEXES -----

Bernard DEVRESSE

2ème Licence Biologie

88742

PHOTO 1 : Nécrose du tissu due à une fixation tardive . La partie nécrosée est située dans le bas de la photo .

(Gross : 60 X).

PHOTO 2 : Coupe dans un ovaire ayant été congelé avant la fixation .

(Gross : 60 X).

PHOTO 3 : Une mauvaise coupe faisant apparaître les stries du couteau

(Gross : 60 X).

PHOTO 4 : Coupe dans des oocytes fixés par du GILSON . Toutes les membranes sont déchirées . Le vitellus est devenu très difficile à couper, parce que très dur .

(Gross : 60 X).

PHOTO 5 : Dispositif de mesure et d'observation des coupes. Un microscope equipé d'une chambre claire reçoit l'image d'un réticule composé de cercles blancs sur fond noir.

PHOTO 6 : "Pas très bonne photo" montrant le principe utilisé pour les mesures morphométriques .

(Gross : 60 X).

PHOTO 8 : Cordon cellulaire de jeunes oocytes en développement .

(Gross : 600 X).

PHOTO 9 : Ovaire du mois de juillet en aval . Tous les oocytes en vitellogenèse ont été résorbés ; seul reste un stroma abondant résultant de cette résorption . Différents états de maturation protoplamique sont visibles .

(Gross : 60 X).

PHOTO 10 : Oocytes en stade un . Sont visibles, le "yolk nucleus" (1) et les plages périnucleaires (2) .

(Gross : 375 X).

PHOTO 11 : Ovaire du mois de septembre en aval . La vitellogenèse a commencé . Le deuxième stade et le debut du troisième sont visibles .

(Gross : 60 X).

PHOTO 12 : Ovaire du mois d'octobre en aval. La vitellogenèse lipidique se poursuit . Les globules commencent à fusionner. Tous les stades de maturation sont visibles à partir du stade 1 jusqu'au stade 3.

(Gross 60 X).

PHOTO 13 : Stade 4 très avancé . Le vitellus endogène rempli tout l'oocyte . Ces oocytes occupent la majeure partie du volume de l'ovaire .

(Gross : 60 X).

PHOTO 14 : Début de la vitellogenèse endogène . On remarque la progression du vitellus de manière centrifuge .

(Gross : 60 X).

PHOTO 15 : Oocyte dans ses derniers stades de maturation . La vésicule germinale a migré au pôle animal .

(Gross : 150 X).

PHOTO 16 : Ovaire du mois de juillet en amont. Cet individu a achevé la ponte et resorbe tous les oocytes non pondus. Nous pouvons avoir une idée très approximative de la quantité d'oocytes résorbés et de leur taille .

(Gross 60 X).

PHOTO 17 : Bel exemple de follicule atrétique post-ovulatoire . Les cellules de la granulosa sont hypertrophiées et prennent l'apparence d'un corpus luteum . Ce corpus luteum aurait un rôle endocrinien .

(Gross : 375 X).

PHOTO 18 : Follicules atrétiques post-ovulatoires dont les cellules folliculeuses ne s'hypertrophient pas . Ces c.a. s'observent souvent simultanément avec une inversion sexuelle .

(Gross : 375).

PHOTO 19 : Ovaire du mois de septembre en amont . Cet ovaire a complètement récupéré de sa ponte, ni résorption, ni stroma ne sont apparents.
Aucune vitellogenèse n'est en cours . A noter la nette structuration en lamelles ovariennes.

(Gross 60 X).

PHOTO 20 : Ovaire montrant un début de dégénérescence . Un liquide est sécrété par les cellules folliculeuses et s'accumule entre la thèque et l'oocyte lui-même .

(Gross : 60 X).

PHOTO 21 : Ovaire d'un individu ayant pondu. Nous pouvons observer simulatément des corpus atreticum post-ovulatoires et pré-ovulatoires. La distinction entre les deux n'est pas toujours aisée, d'autant plus que les cellules de la granulosa peuvent toujours sécréter après l'ovulation dans la lumière du follicule (POLDER, 1971).
(Gross 60 X).

PHOTO 22 : Stade 3 défini dans le texte . Les inclusions lipidiques occupent les deux-tiers du cytoplasme .

(Gross : 150 X).

PHOTO 23 : La vitellogenèse s'accentue ; les inclusions progressent de la périphérie vers le noyau, cet ovaire a été prélevé en octobre .

(Gross 60 X).

PHOTO 24 : Ovaire d'un individu fixé à la sortie de l'hiver . La vitellogenèse n'a pratiquement pas progressé .

(Gross : 60 X).

PHOTO 25 : Inversion sexuelle chez un individu du mois de juillet
On observe la thèque résiduelle de l'ancien oocyte baignant dans une masse de cellules testiculaires envahissantes .

(Gross : 60 X).

PHOTO 26 : Invasion des cellules testiculaires entre les oocytes .
Celles-ci sont présentes loin en avant de la masse compacte du futur testicule .

(Gross : 150 X).

PHOTO 27 : Anciens oocytes victimes d'une invasion cellulaire .
La propagation de ce type de corpus atréticum peut conduire à l'inversion sexuelle généralisée

(Gross : 375).

PHOTO 28 : Structuration des cellules de la lignée mâle en "cordons".

(Gross : 600 X).

PHOTO 29 : Multiplication de cellules testiculaires et de gonies primordiales de la lignée femelle . Tous les jeunes stades d'oogenèse sont visibles en contiguité avec la prolifération de cellules testiculaires .

(Gross : 60 X).

PHOTO 30 : Inversion sexuelle simultanée à une ponte massive ; follicules atrétiques post-ovulatoires sont confondus dans la prolifération cellulaire envahissante .

(Gross : 60 X).

PHOTO 31 : Un bel exemple d'inversion sexuelle . Le tissu testiculaire envahit l'ovaire en se dirigeant vers les extrémités. Des cas de spermatogenèse avancés ont été observés chez cet individu .

(Gross : 60 X).

PHOTO 32 : Ablette attaquée par une bactérie encore indéterminée. Nous pouvons juste avancer que la bactérie du genre Pseudomonas offre les mêmes symptômes. L'ulcère dont est victime cet individu peut se propager à l'ensemble de la masse musculaire sous-jacente et provoquer la mort.

PHOTO 33 : Antibiogramme (déjà trop avancé) effectué sur les principales colonies bactériennes issues du frottis. La tétracycline est la pastille du centre et montre une très nette action bactéricide.

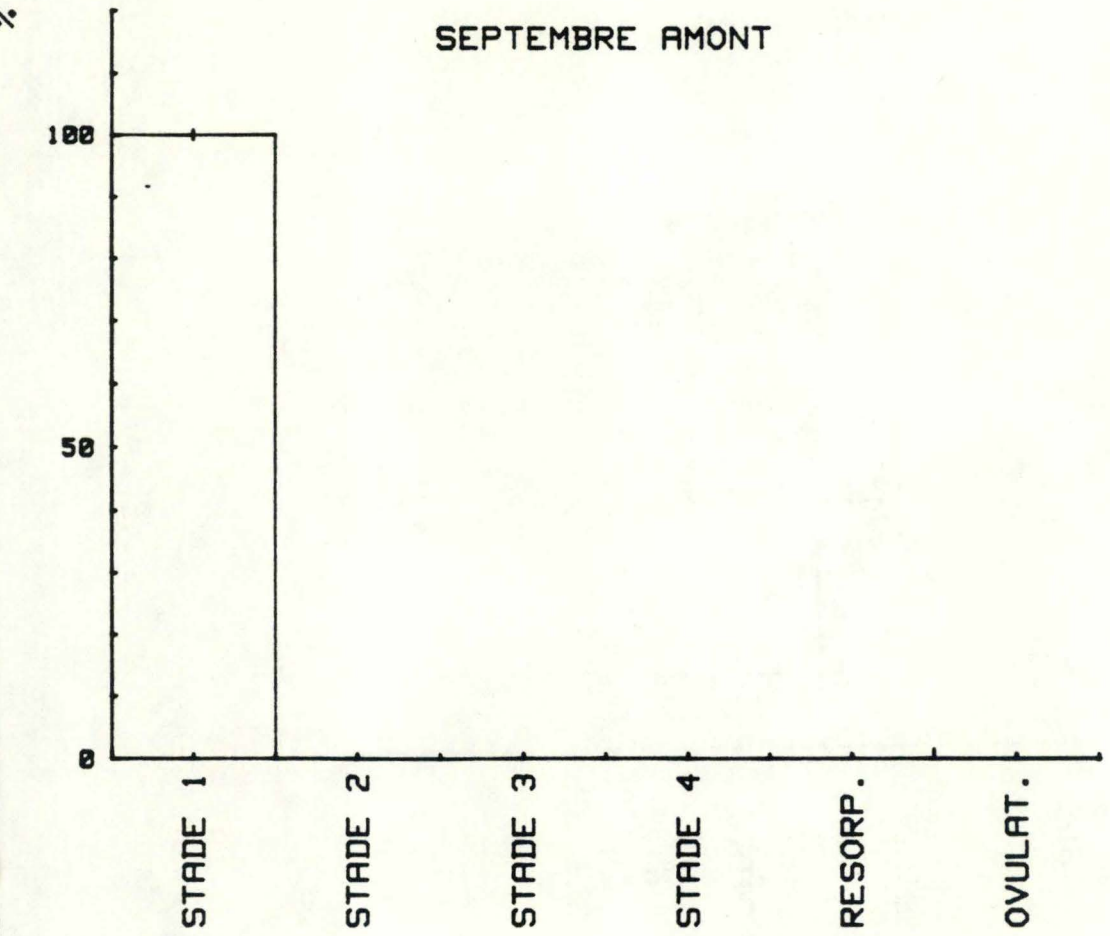
PHOTO 34 : Inversion sexuelle observée chez un individu ayant subi un séjour en aquarium. Quelques petits oocytes sont victimes d'une invasion cellulaire. Cette inversion sexuelle est à son tout début, elle n'ira peut-être pas à son terme. (Gross : 60 X).

PHOTO 35 : Ovaire d'un individu prélevé en aquarium. Nous remarquons que la vitellogenèse s'est bien poursuivie. Elle en est ici au cours de son quatrième stade (Gross : 60 X).

PHOTO 36 : Trois follicules ovulés observés chez un individu ayant séjourné en aquarium. Cet individu a donc pondu ou "larguer" quelques oeufs sans qu'il n'y ait eu ponte à proprement parler. (Gross : 60 X).

PHOTO 37 : Début d'inversion sexuelle chez un individu prélevé en aquarium
Ce processus se limite ici à l'attaque d'un seul oocyte.
Nous pouvons penser que si les conditions qui ont provoqué ce début d'inversion se maintiennent, l'inversion sexuelle se poursuivra jusqu'à son terme.
(Gross : 60 X).

PHOTO 38 : Ovaire d'un individu ayant très mal supporté les conditions qui lui ont été imposées. La gonade est en complète résorption.
L'individu n'hésite pas, lorsqu'il se trouve en difficulté, de puiser dans cette réserve énergétique qu'est l'ovaire.
La résorption peut s'interrompre lorsque les conditions seront devenues meilleures. L'ovaire se trouvera alors à un stade de maturation inférieur à celui qu'il possédait lors de l'introduction en aquarium.
(Gross : 60 X).



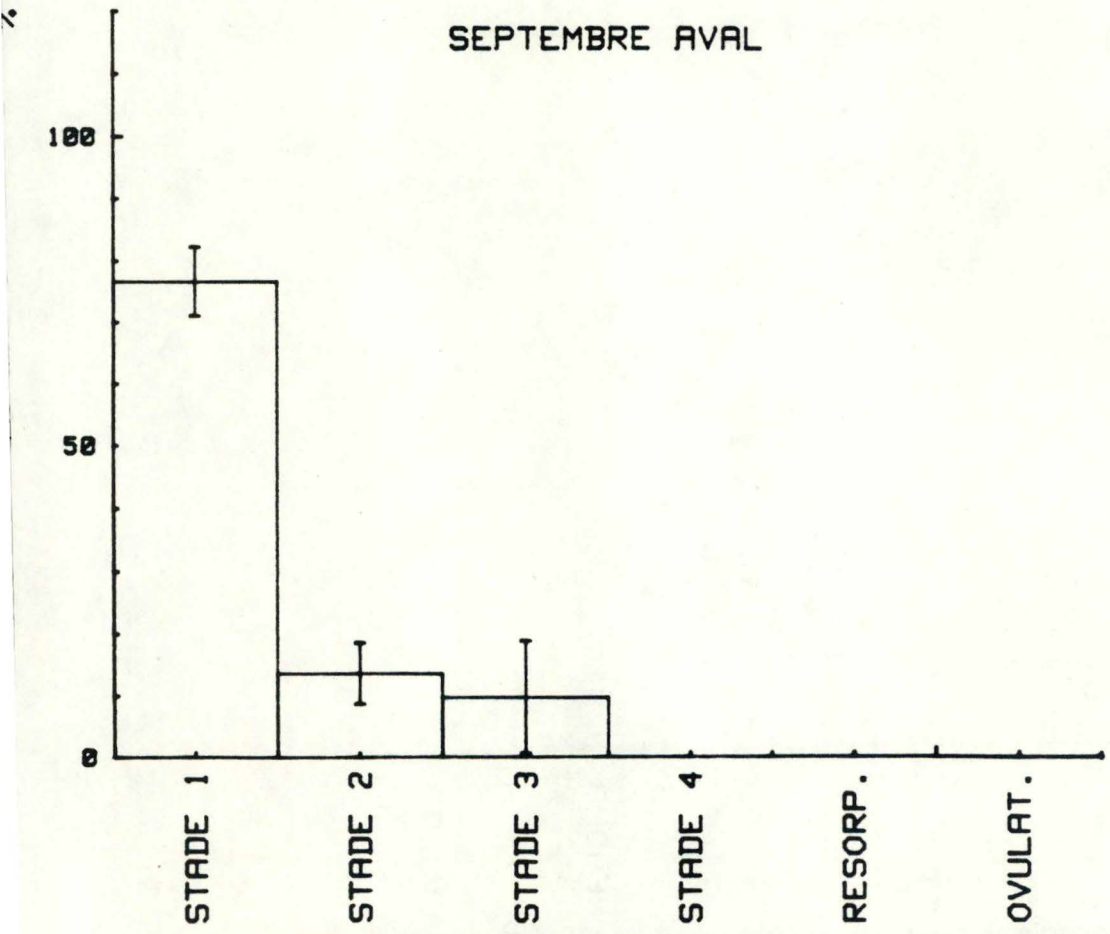
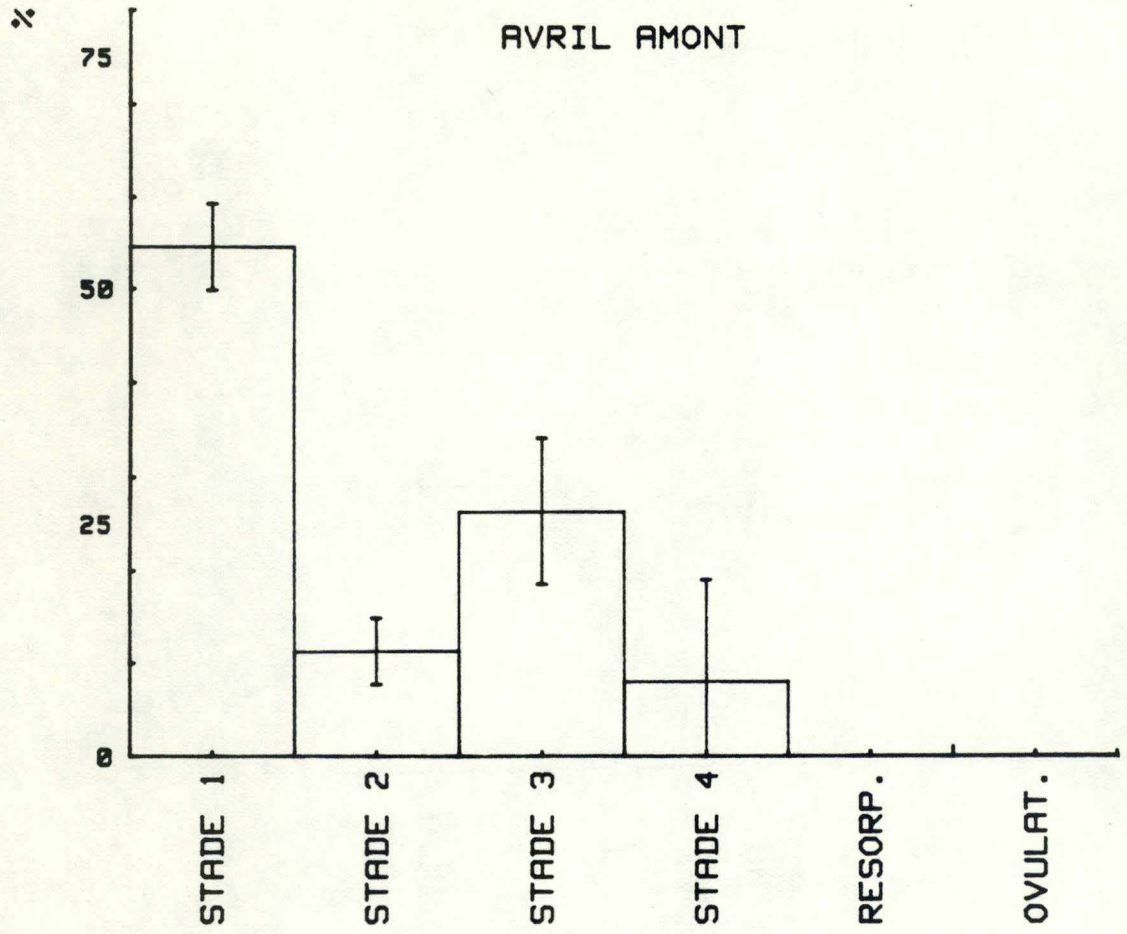


FIG A.1 : PROPORTIONS DES DIFFERENTS STADES EN SEPTEMBRE, AVEC L'ECART TYPE MENTIONNE (T) .



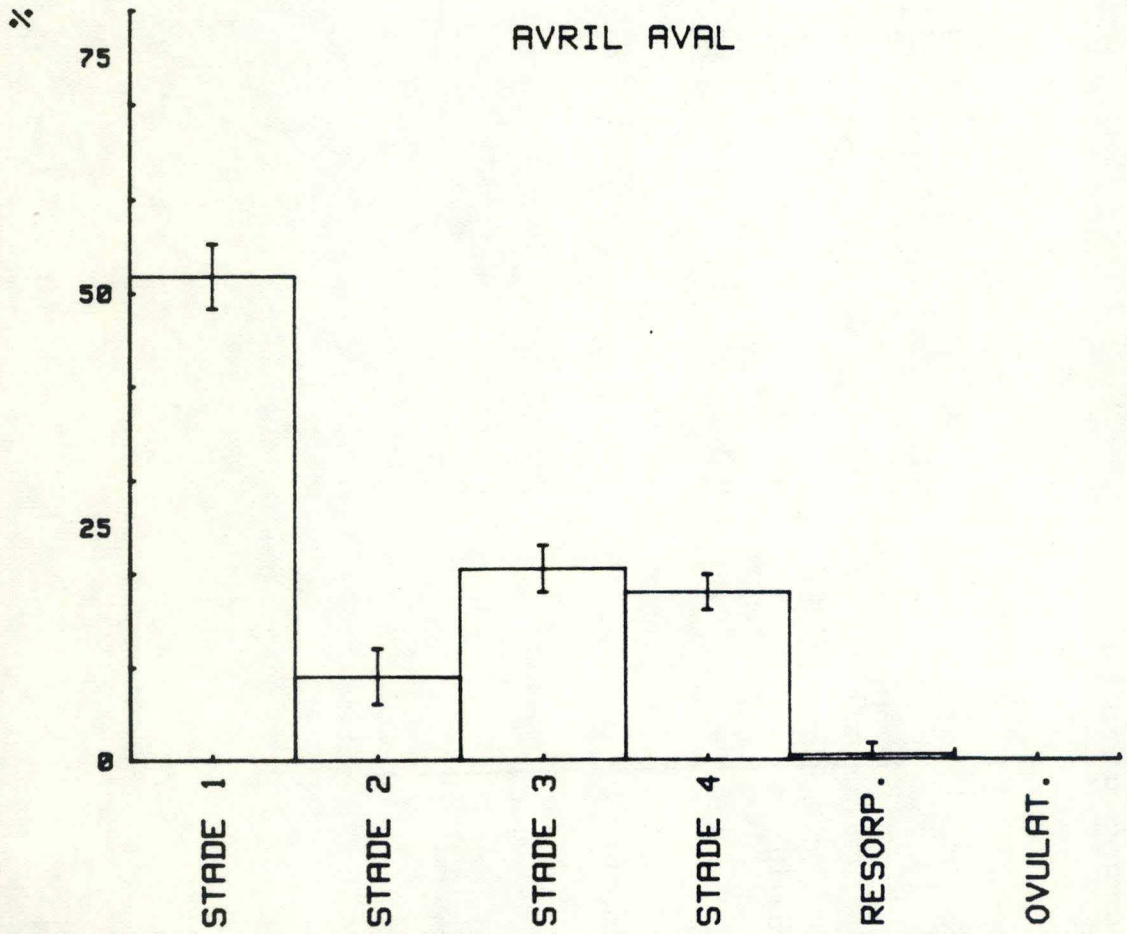
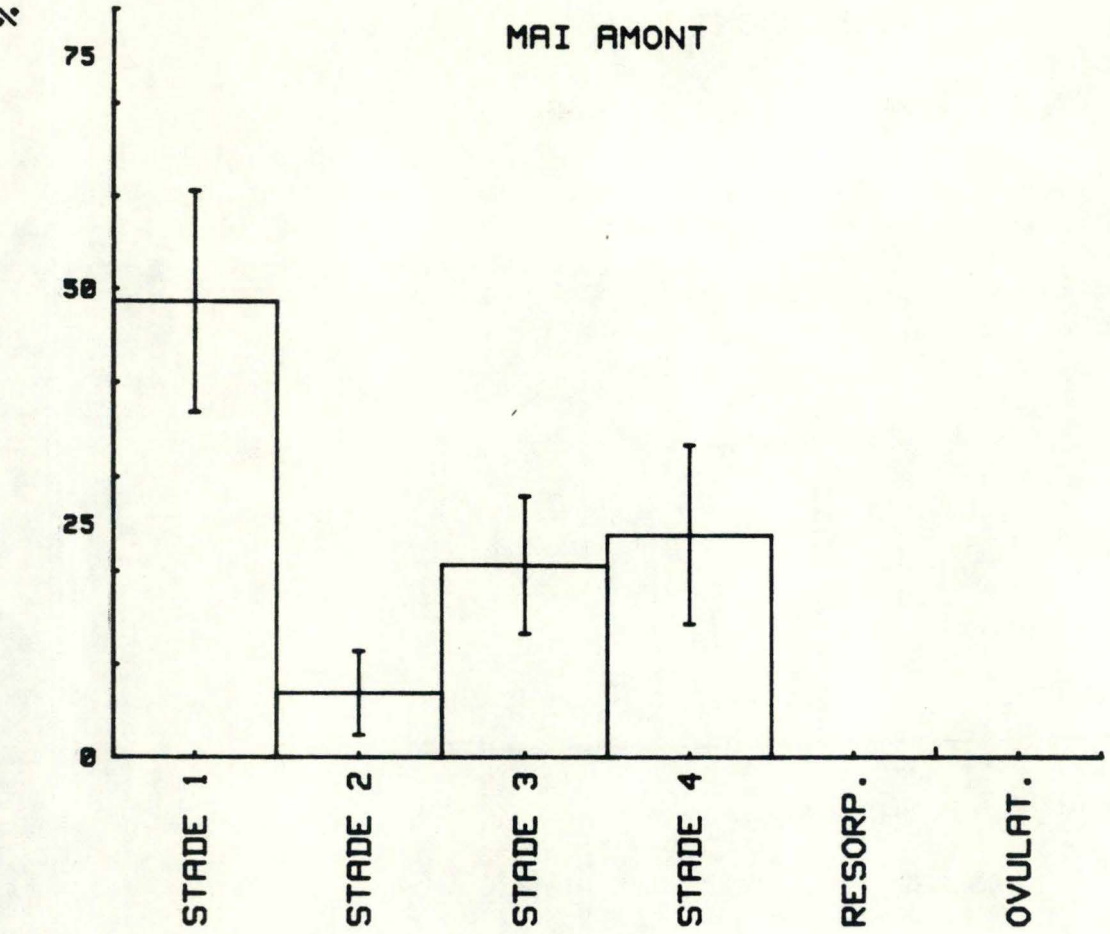


FIG A.2 : PROPORTIONS DES DIFFERENTS STADES EN AVRIL , AVEC L'ECART TYPE .



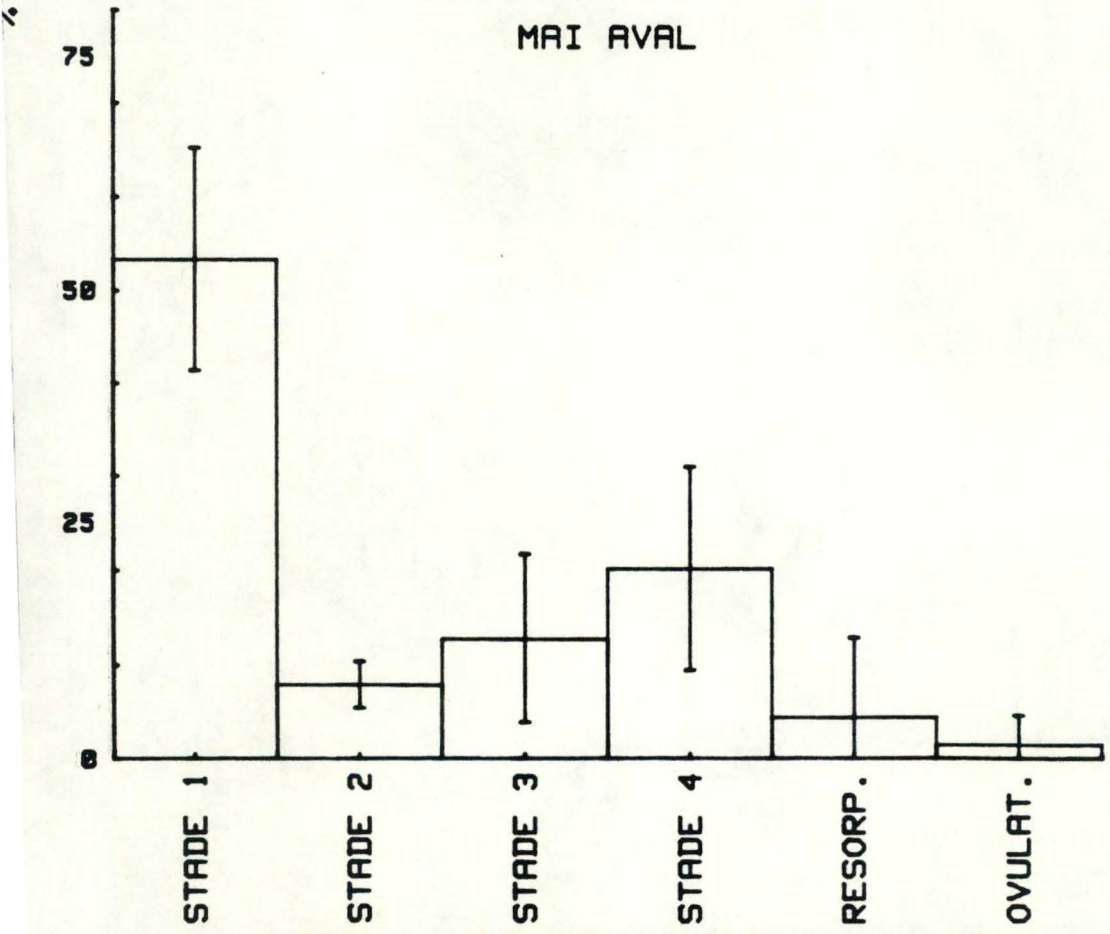
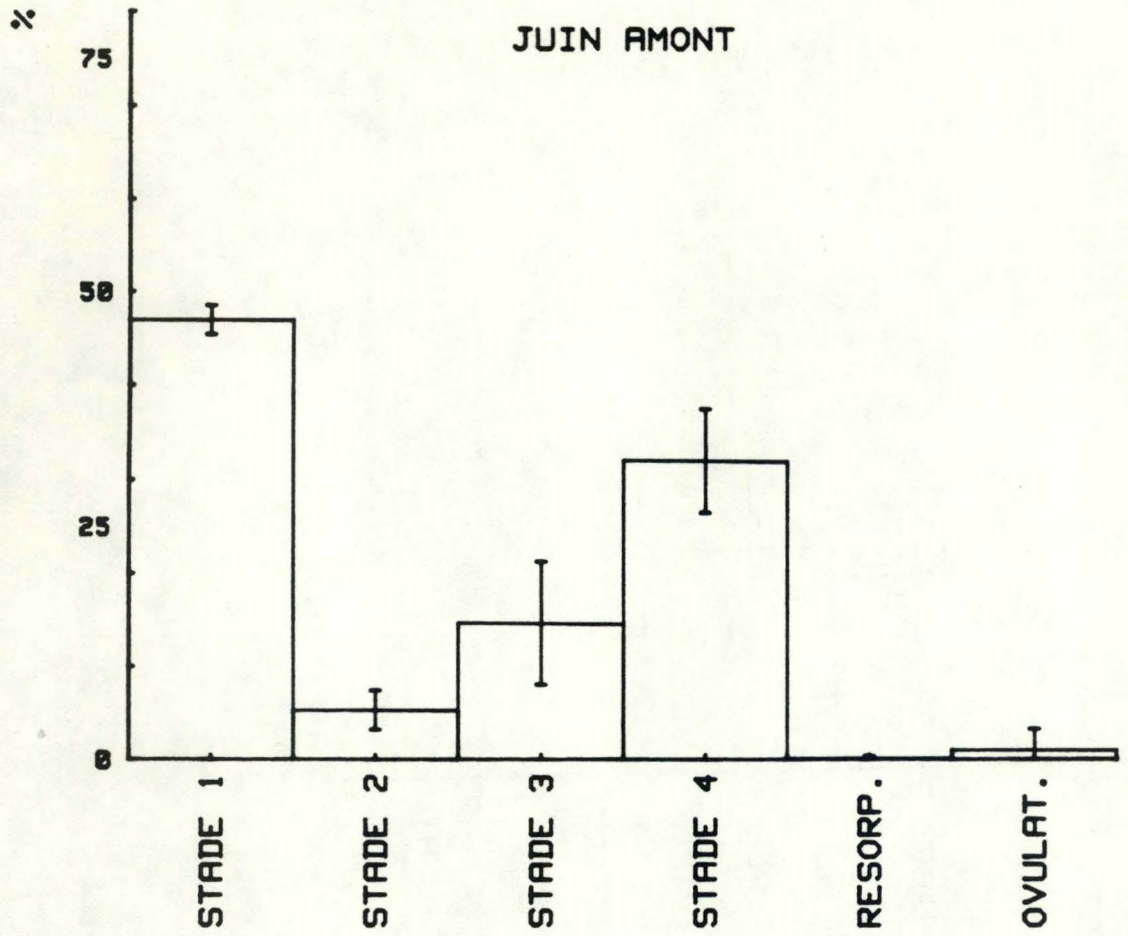


FIG A.3: PROPORTIONS DES DIFFERENTS STADES EN MAI, AVEC L'ECART TYPE .



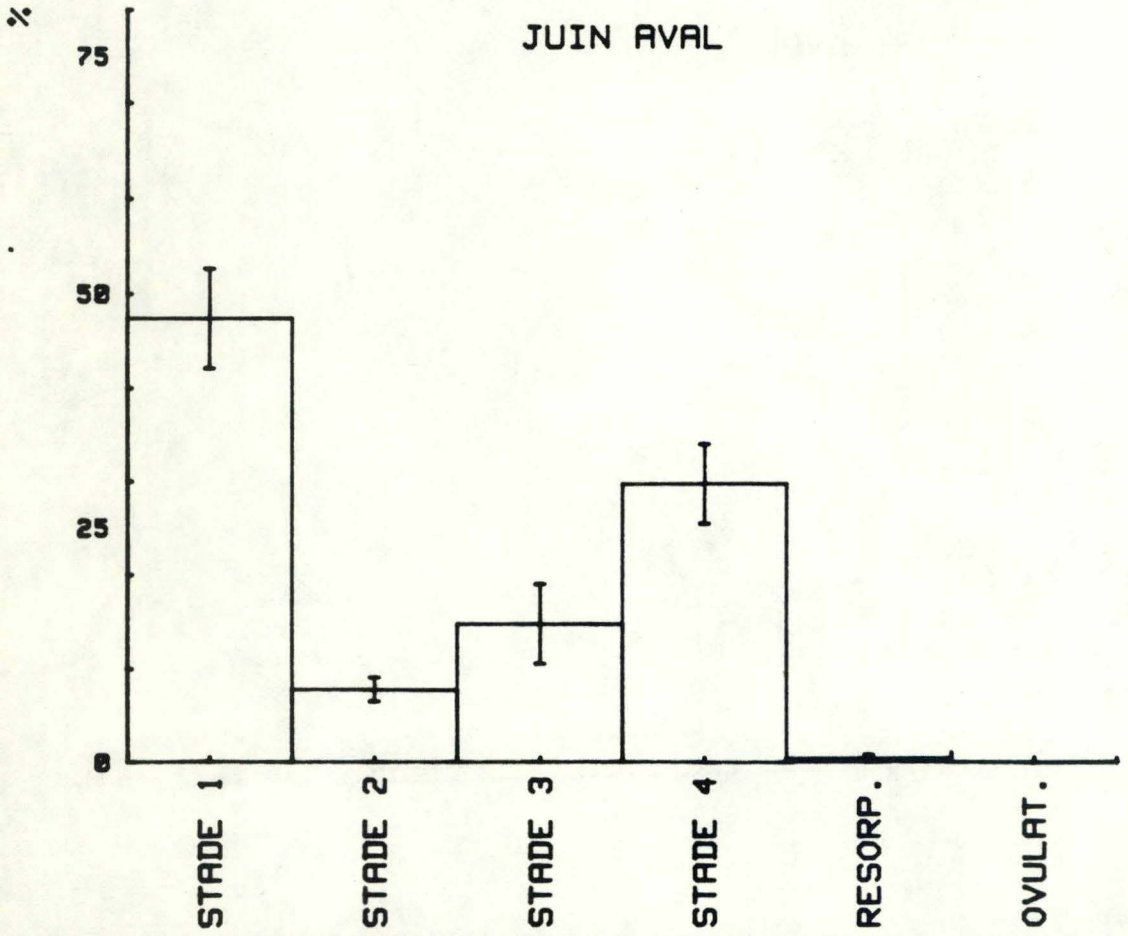
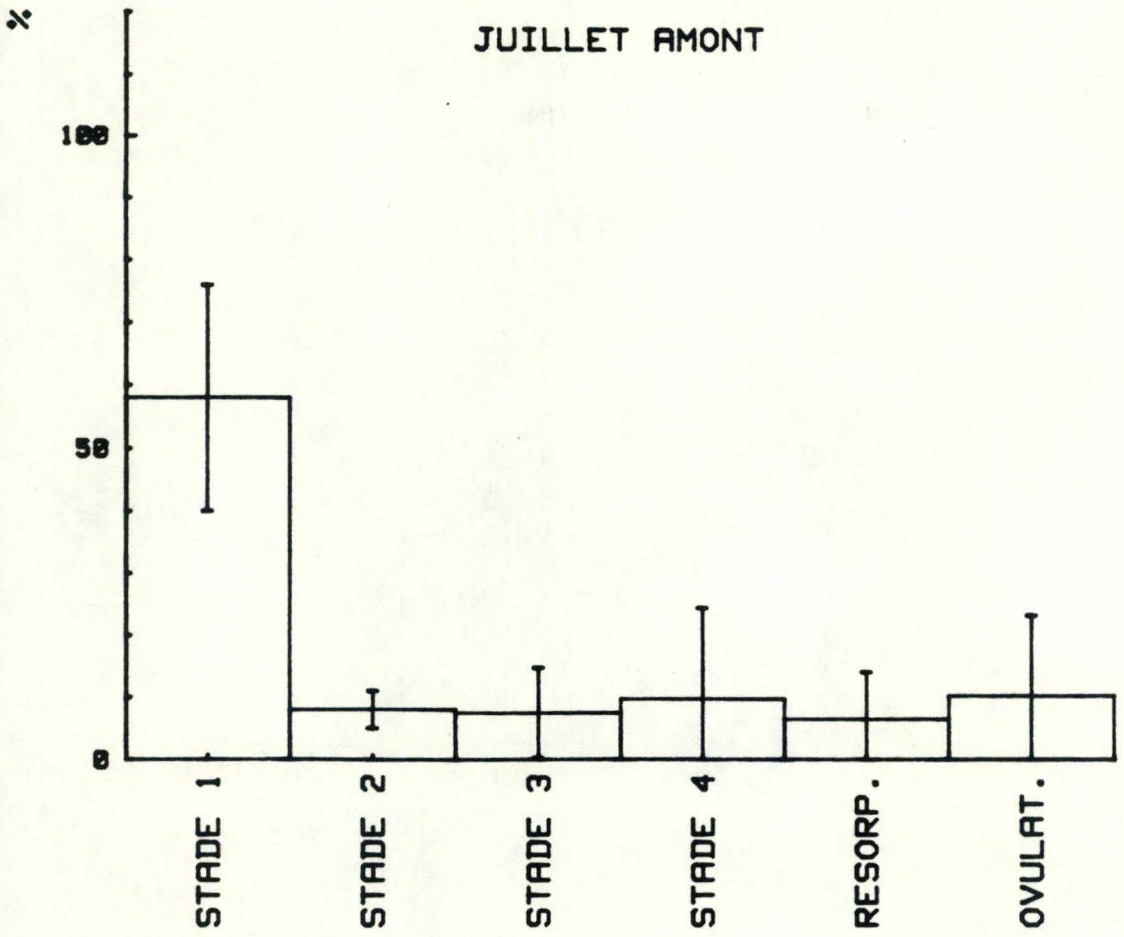


FIG A.4: PROPORTIONS DES DIFFERENTS STADES EN JUIN, AVEC L'ECART TYPE .



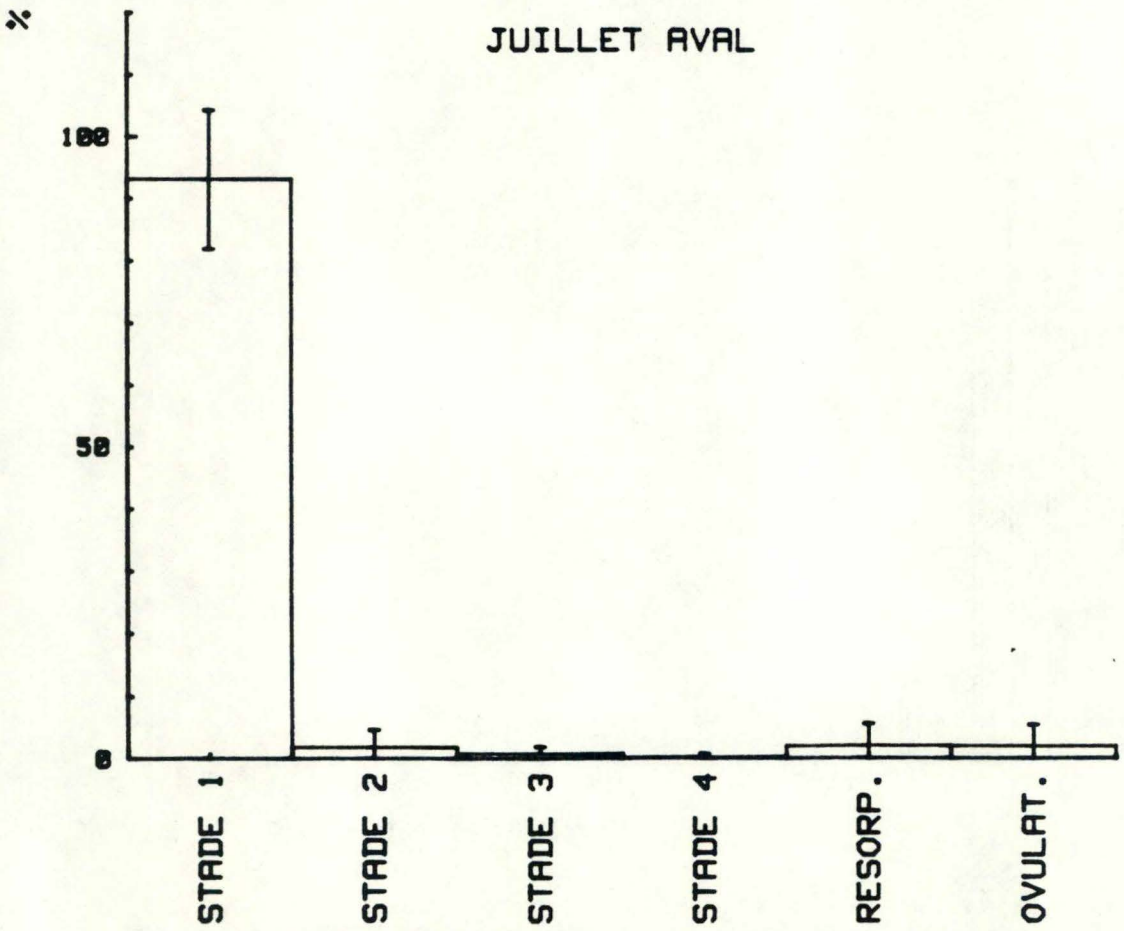
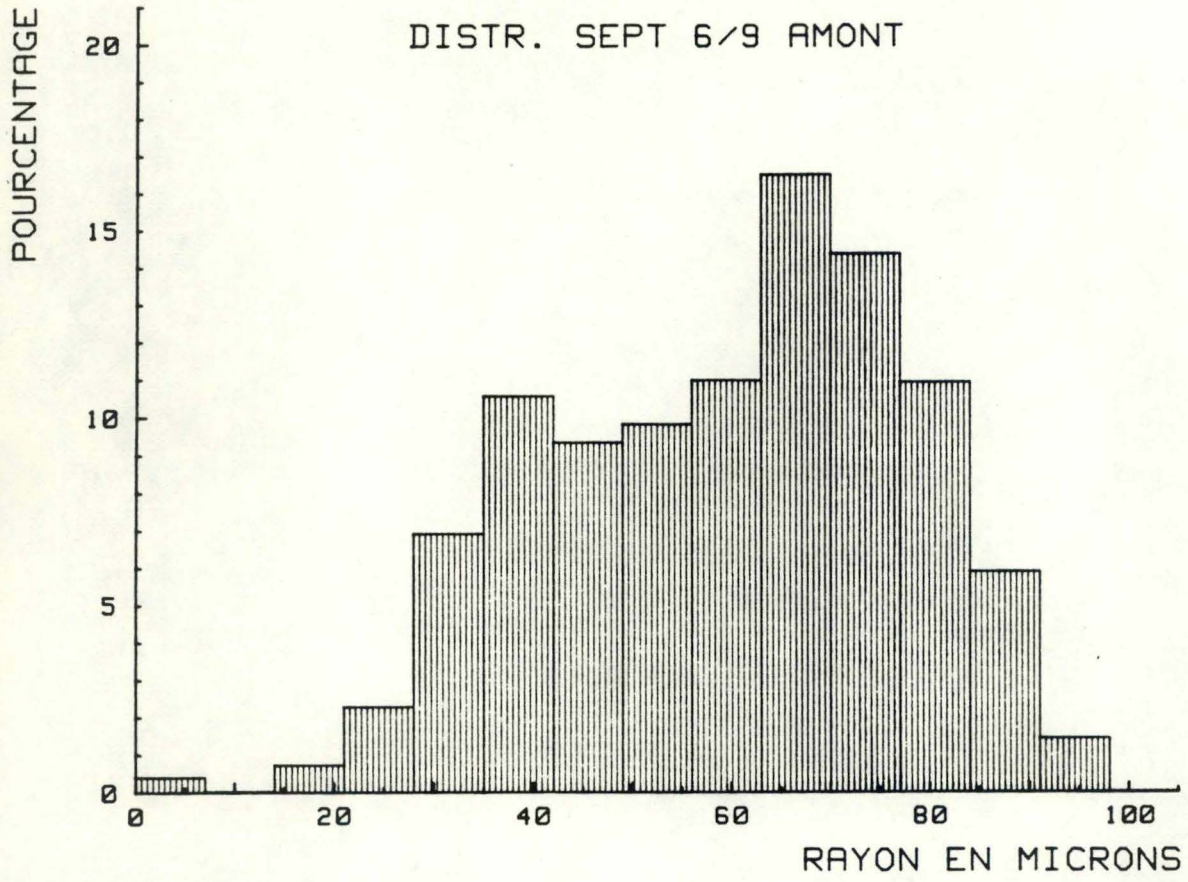


FIG A.5 : PROPORTIONS DES DIFFERENTS STADES EN JUILLET, AVEC L'ECART TYPE .



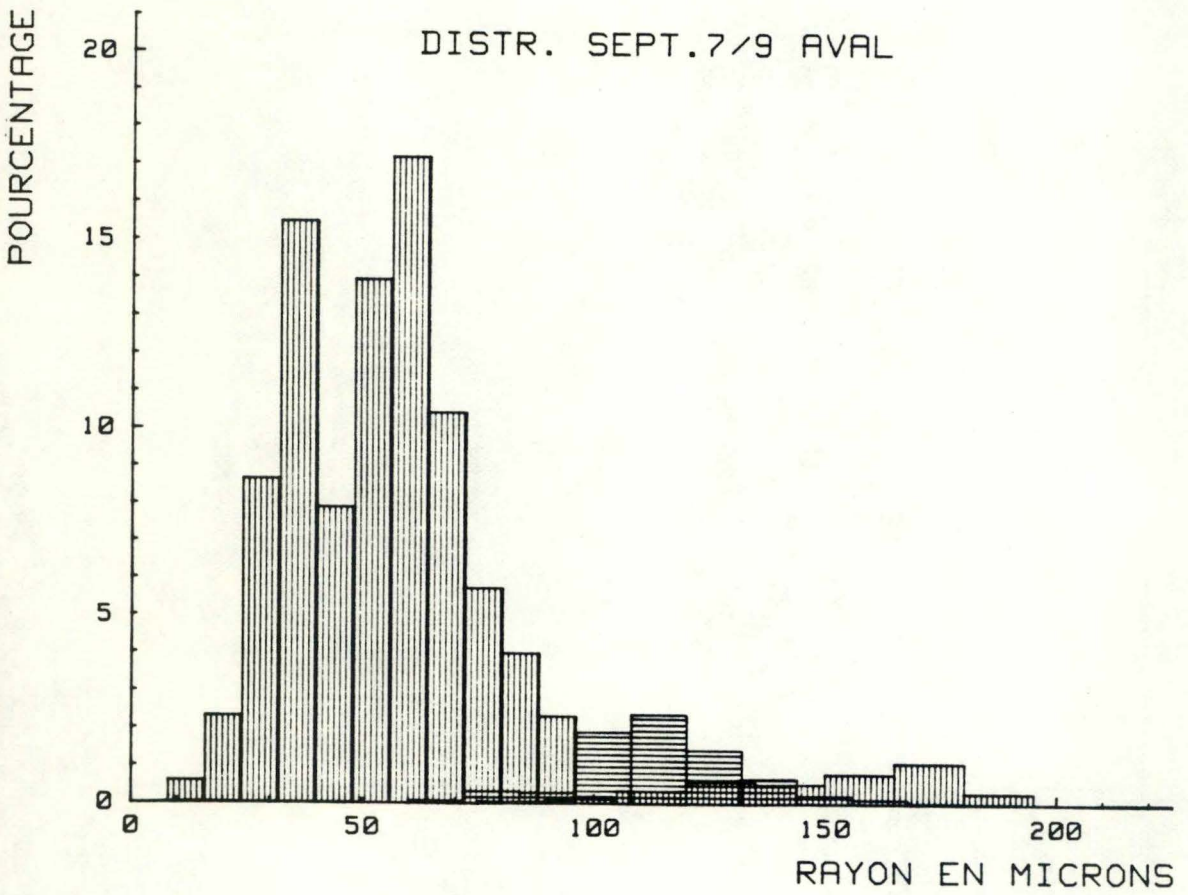
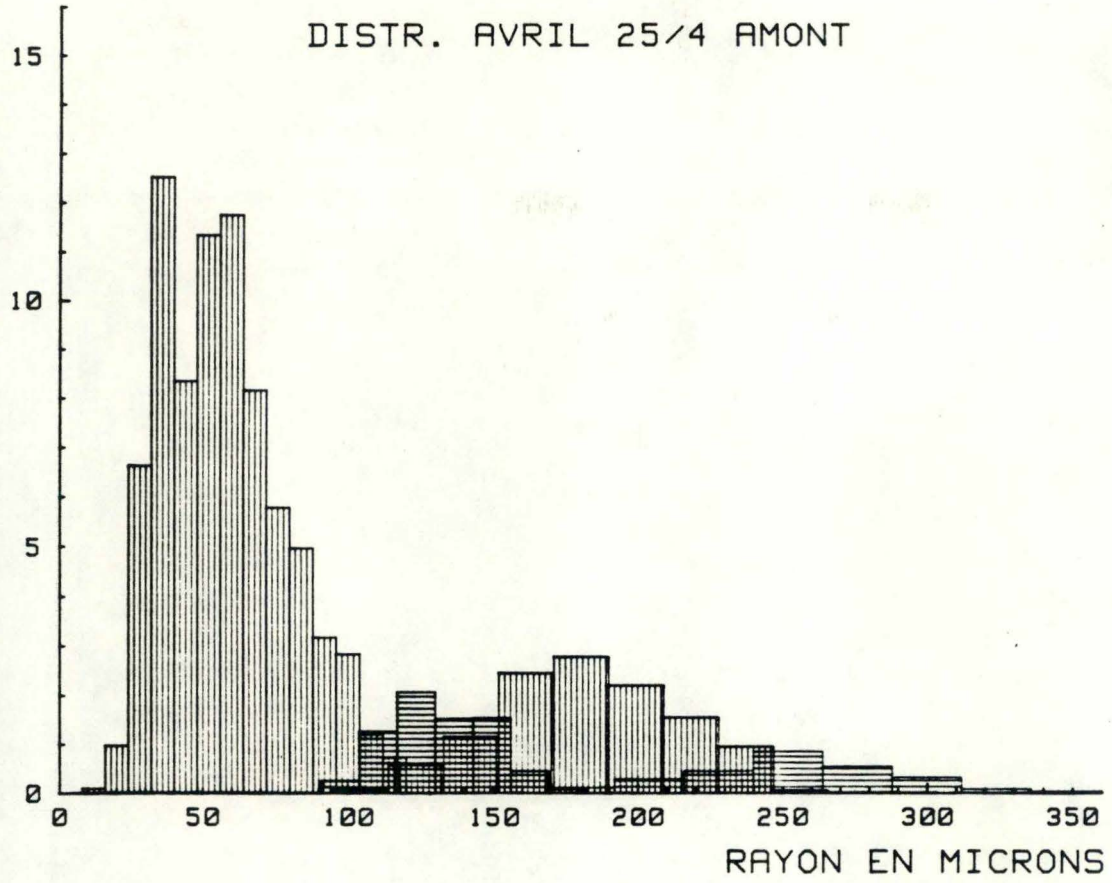


FIGURE A.6: Distribution des tailles des oocytes pour le mois de septembre, pour les deux stations.



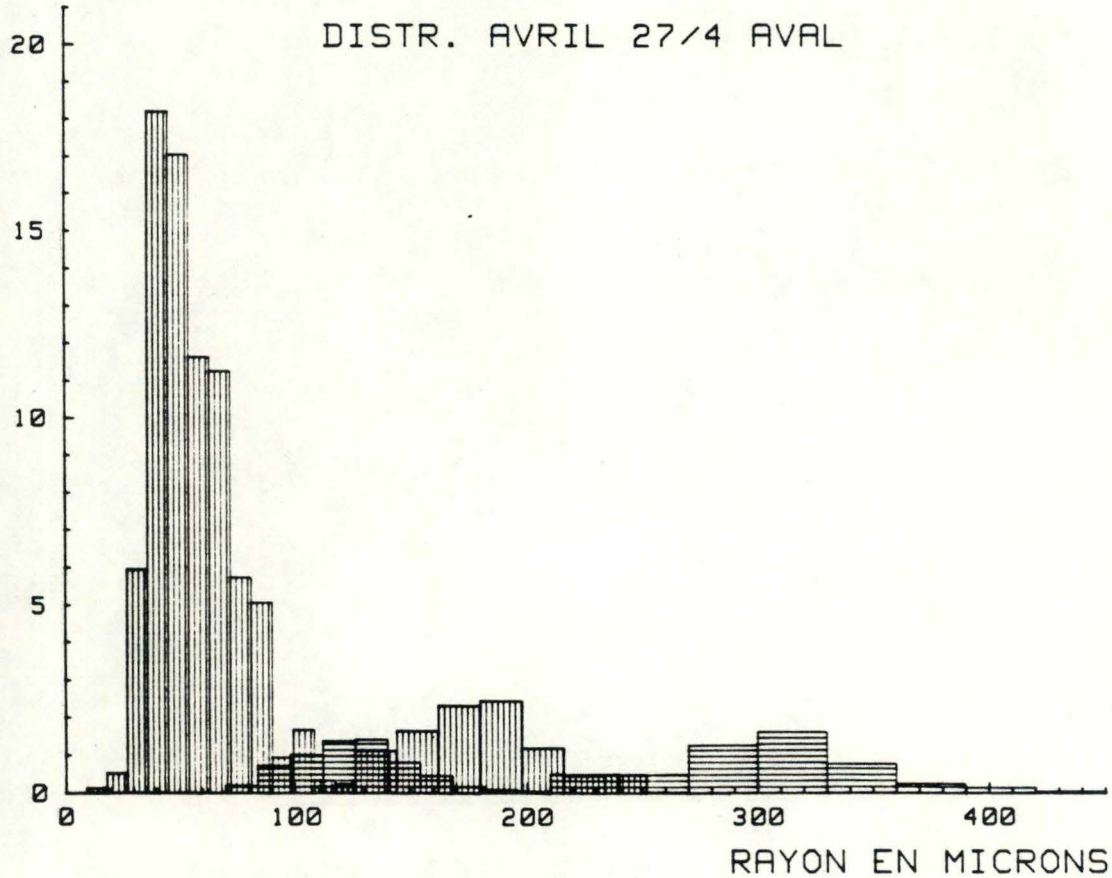
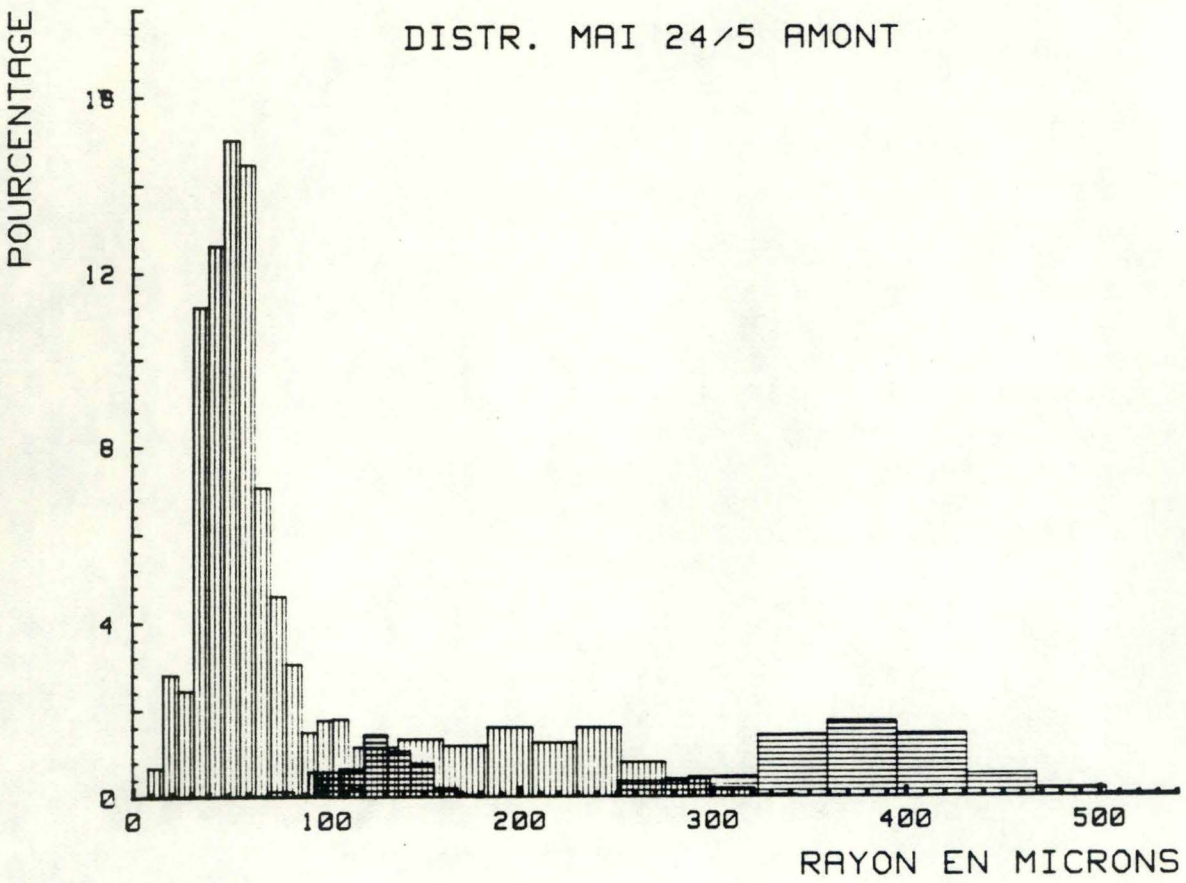


FIGURE A.7: Distribution des tailles des oocytes pour le mois d'avril, pour les deux stations .



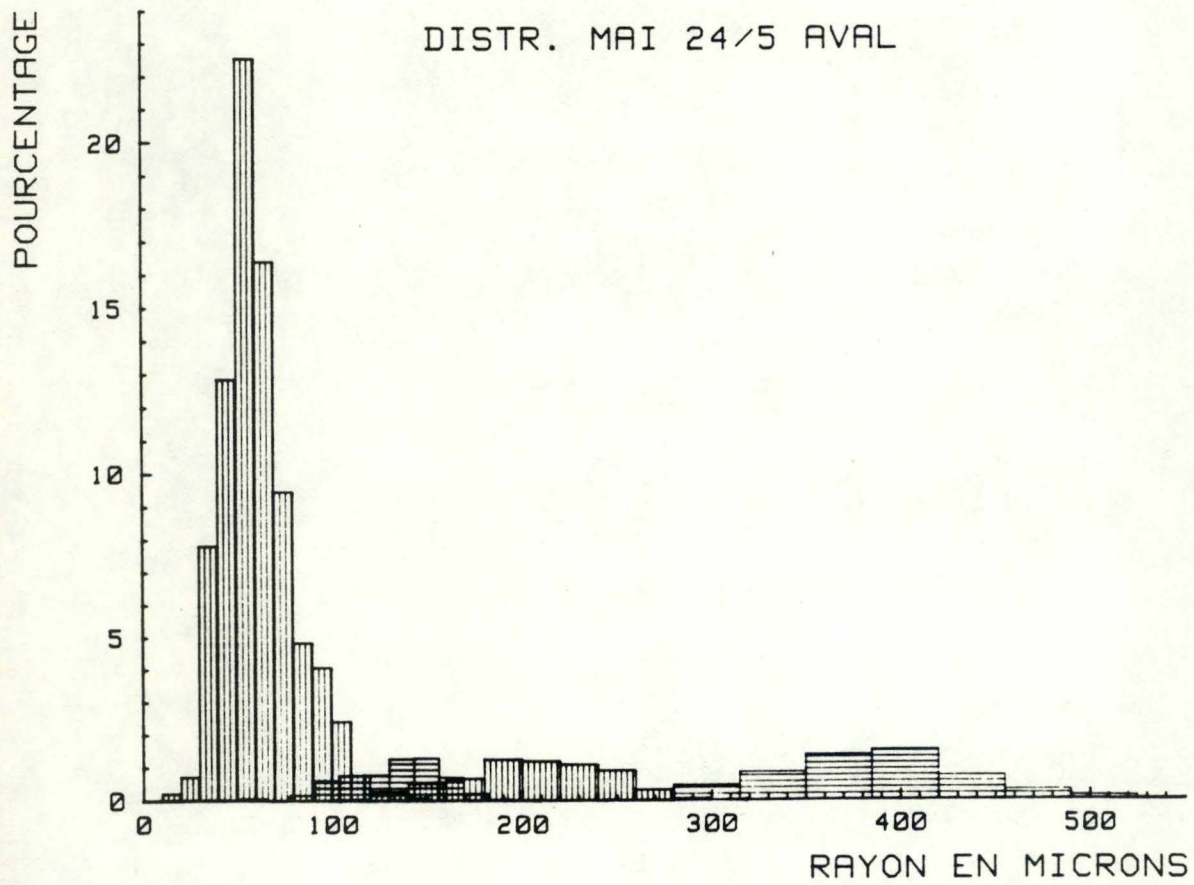
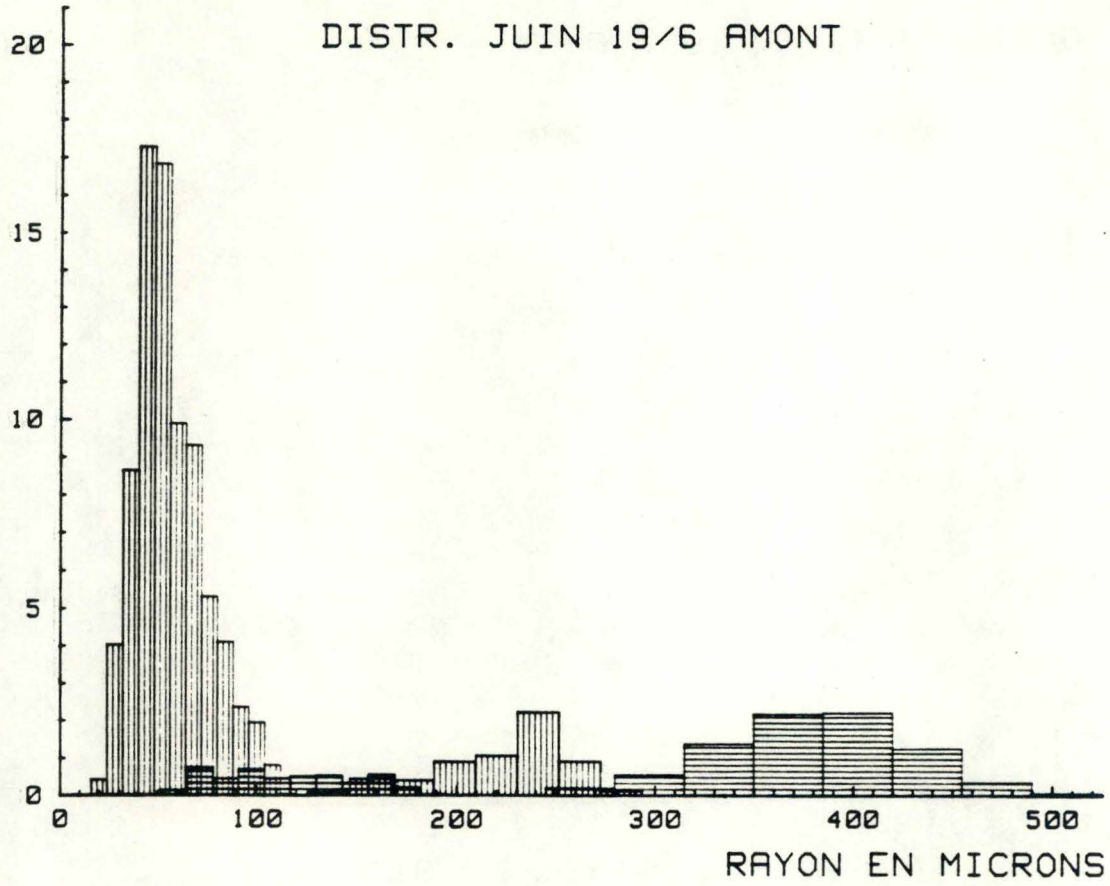


FIGURE A.8: Distribution des tailles des oocytes pour le mois de mai, pour les deux stations .



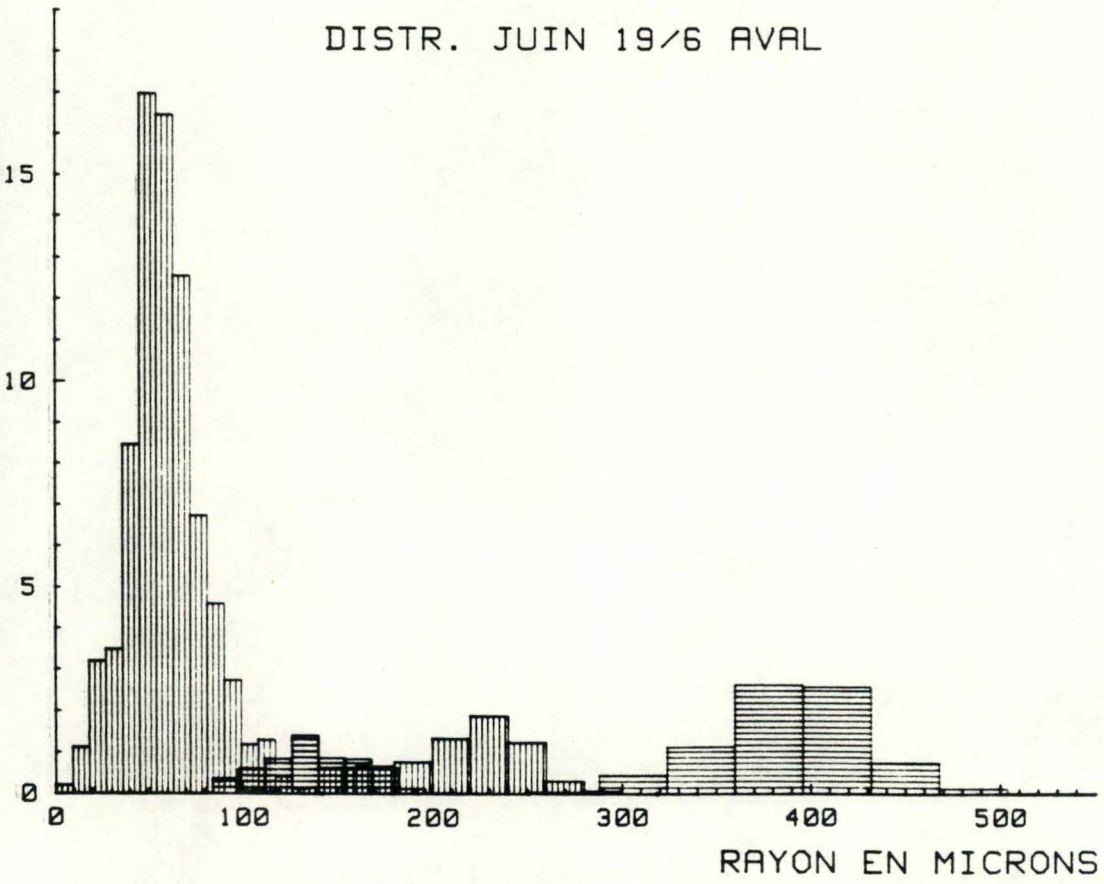
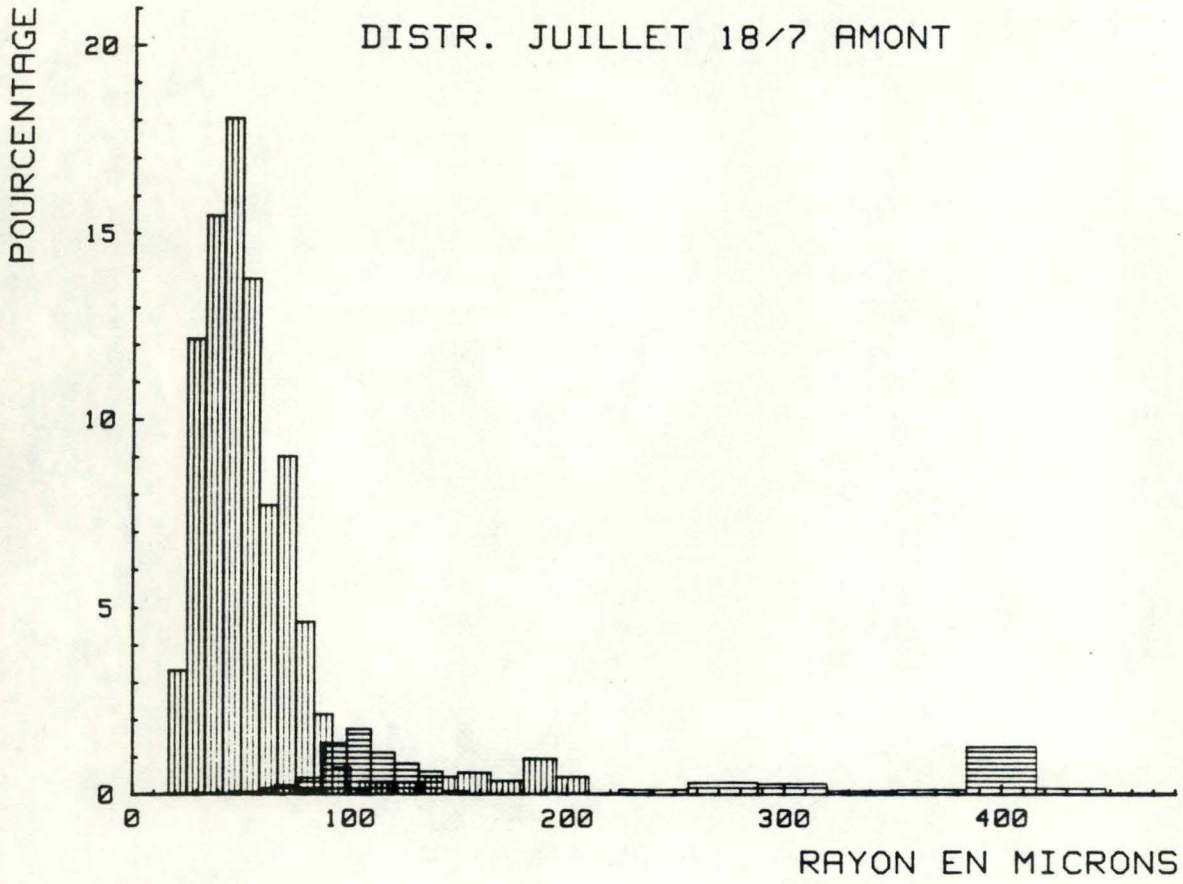


FIGURE A.9: Distribution des tailles des oocytes pour le mois de juin, pour les deux stations .



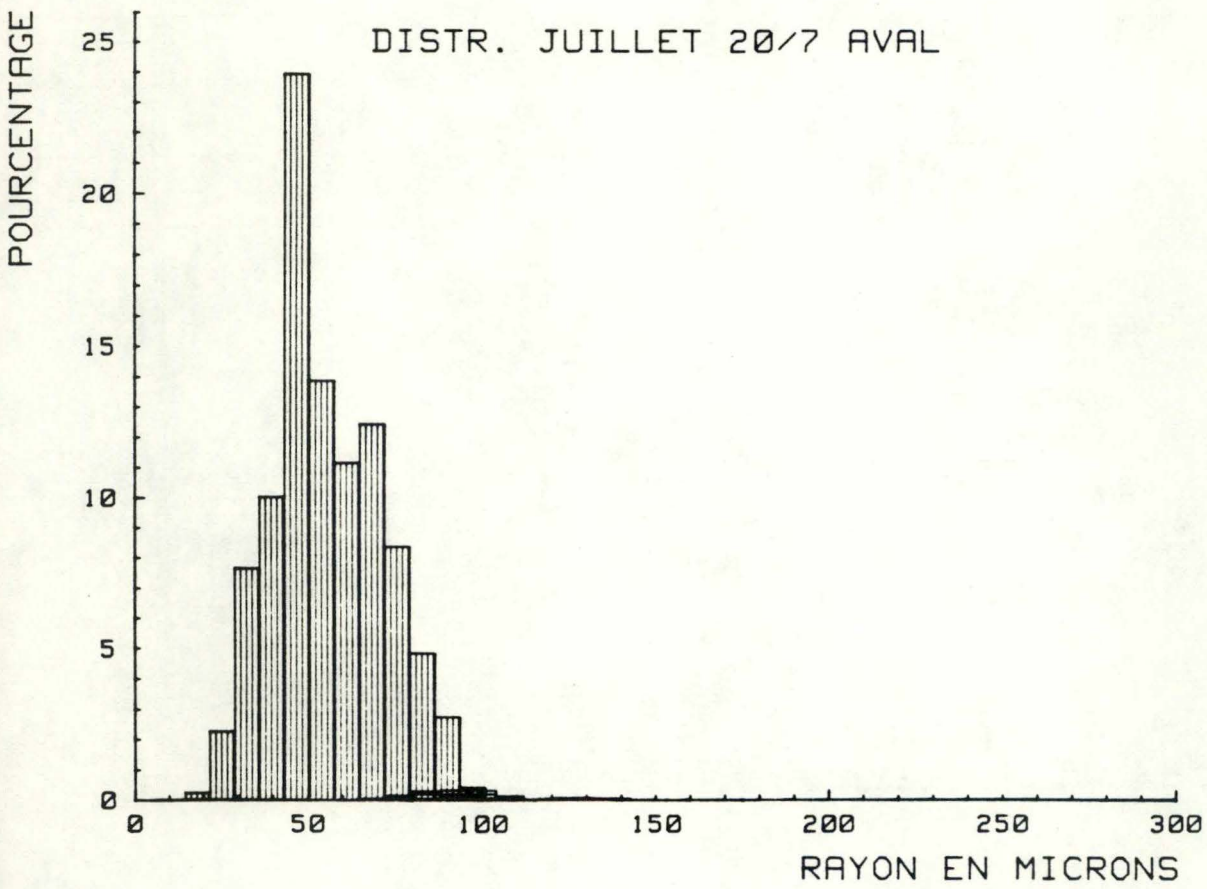


FIGURE A.10: Distribution des tailles des oocytes pour le mois de juillet, pour les deux stations .

TABLEAU I : Références de tous les poissons fixés et manipulés histologiquement. Sont repris les longueurs à la fourche et totale selon RICKER, le poids des gonades et du corps de l'animal, le rapport gonado-somatique, et éventuellement le volume de la gonade . Ces poissons proviennent soit du milieu (la Meuse), soit des aquariums .

ESPECE : A. alburnus		LIEU : AMPSIN		DATE : 17/5/ 83		PECHE : ELECTRIQUE		
n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
17		135	121	18.6	3.087	16.59		
18		132	119	18.4	1.631	8.86		
26		146	133	25.5	3.301	12.94		
35		130	117	19.4	3.224	16.63		
4		121	108	13.5	1.891	14.01		
6		126	114	15.6	2.087	13.38		

ESPECE : A. alburnus		LIEU : LIVES		DATE : 18/7/83		PECHE : ELECTRIQUE		
°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
		138	125	18.8	0.49	2.61		
		150	133	22.4	2.54	11.34		
	INV. SEXUELLE	130	117	15.1	0.37	2.45		
	INV. SEXUELLE	138	125	16.0	0.41	2.56		
		122	110	11.5	0.31	2.70		
		134	119	16.9	0.24	1.42		
		127	113	14.5	1.01	6.97		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : AMPSIN — DATE : 20/7/83 — PECHE : ELECTRIQUE

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
1		131	118	17.8	0.45	2.53		
8		125	111	15.1	0.15	0.99		
10	INV. SEXUELLE	139	124	17.4	0.47	2.70		
22		128	115	14.7	0.28	1.90		
23	INV. SEXUELLE	150	136	20.7	0.26	1.26		
24	INV. SEXUELLE	124	110	12.2	0.41	3.36		
31		125	112	13.5	0.21	1.56		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : LIVES — DATE : 6/9/83 — PECHE : ELECTRIQUE

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
8		125	112	14.1	0.14	0.99		
10		130	116	15.7	0.16	1.02		
15		126	115	14.0	0.16	1.14		
33		134	120	17.9	0.15	0.83		
34		132	119	16.6	0.11	0.66		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : AMPSIN — DATE : 7/9/83 — PECHE : ELECTRIQUE

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
4		136	124	20.1	0.41	2.03		
12		131	118	17.4	0.26	1.49		
13		149	136	25.0	0.48	1.92		
14		125	114	16.0	0.42	2.62		
15		134	119	19.8	0.41	2.07		
17		126	118	14.4	0.29	2.01		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : AMPSIN — DATE : 11/10/83 — PECHE : ELECTRIQUE

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
		118	106	12.8	0.397	3.10		
		145	121	21.5	0.643	2.99		
		122	110	12.5	0.212	1.69		
		123	113	13.7	0.288	2.10		
		121	111	13.2	0.156	1.18		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : AMPSIN — DATE : 27/10/83 — PECHE : ELECTRIQUE

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
		121	111	13.2	0.361	2.73		
		121	109	13.5	0.324	2.4		
		128	117	16.4	0.5	3.05		
		144	130	27.2	0.619	2.27		
0		130	118	17.1	0.546	3.19		
1		123	113	14.8	0.215	1.45		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : LIVES — DATE : 1/12/83 — PECHE : FILET MAILLANT

°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
		126	112	15.2	0.308	2.03		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : LIVES — DATE : 8/12/83 — PECHE : FILET MAILLANT

°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
		109	100	9.8	0.365	3.72		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : AMPSIN — DATE : 13/12/83 — PECHE : FILET MAILLANT

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
1		126	112	15.5	0.584	3.76		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : HUY — DATE : 9/3/84 — PECHE : A LA LIGNE.

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
3		130	118	15	0.45	3.00		
5		122	109	12.5	0.4	3.20		
7		124	111	11.8	0.38	3.22		
10	INV. SEXUELLE	116	105	9.3	0.31	3.33		
11		115	106	9.0	0.3	3.33		
13	INV. SEXUELLE	155	139	24.47	1.79	7.31		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : LIVES — DATE : 20/3/84 — PECHE : ELECTRIQUE

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
2		123	110	12	6.29	2.41		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : AMPSIN — DATE : 22/3/84 — PECHE : ELECTRIQUE

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
1		132	114	12.5	0.635	5.08		
2	INV. SEXUELLE	182	170	47.5	1.53	3.22		
3	INV. SEXUELLE	180	164	43	1.19	2.77		
6		122	112	12	0.37	3.08		
8		130	119	14.5	0.76	5.24		
10		128	118	14.5	0.72	4.96		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : AMPSIN — DATE : 16/4/84 — PECHE : ELECTRIQUE

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
5	INV. SEXUELLE	118	105	11	0.42	3.81		
9		126	112	12	0.50	4.16		
11		124	112	12.2	0.5	4.10		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : LIVES — DATE : 25/4/84 — PECHE : ELECTRIQUE

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
3	INV. SEXUELLE	125	112	14.1	0.624	4.28		
5	INV. SEXUELLE	125	112	14.3	0.89	6.22		
7	INV. SEXUELLE	128	112	15.2	1.007	6.62		
9	INV. SEXUELLE	128	115	15.3	0.709	4.63		
13		127	115	13.6	0.516	3.79		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : AMPSIN — DATE : 27/4/84 — PECHE : ELECTRIQUE

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
1		129	106	14.8	0.467	3.19		
5		128	116	16.9	0.697	4.12		
8		131	118	18.1	1.091	6.02		
11		133	120	16.9	1.924	11.38		
12		128	115	16.6	1.214	7.31		
13		128	115	15.3	0.519	3.39		
16		134	119	18.5	1.405	7.59		
18		126	114	15.1	1.045	6.92		
2		125	112	11.9	0.318	2.67		
3		146	129	26.6	0.922	3.46		
4		135	119	18.3	1.114	6.08		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : LIVES — DATE : 24/5/84 — PECHE : ELECTRIQUE

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
5		145	130	23.52	2.95	12.54		
6		140	122	19.73	1.00	5.06	0.89	
8		143	128	24.62	4.11	16.69		
9		128	115	14.15	1.09	7.70	0.98	
11		126	113	14.63	2.09	14.28	2.39	
13		125	112	13.00	1.12	8.61	1.01	
14		132	118	17.06	1.80	10.55	1.97	

ESPECE : A. alburnus — LIEU : AMPSIN — DATE : 24/5/84 — PECHE : ELECTRIQUE

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
1		162	141	36.69	5.23	14.25		
2		128	115	15.61	0.52	3.33		
3		130	115	15.12	1.36	8.99	1.22	
4		129	115	15.98	1.90	11.89	1.74	
5	INV. SEXUELLE	146	130	22.40	0.58	2.59	0.47	
6		126	116	14.49	2.19	15.11	1.94	
7	INV. SEXUELLE	157	144	30.10	3.58	11.89		
8		137	124	19.74	1.56	7.90	1.44	

ESPECE : A. alburnus | LIEU : LIVES | DATE : 19/6/84 | PECHE : ELECTRIQUE

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
4		139	124	22.18	3.29	14.83	2.84	
6		147	130	22.80	1.35	5.92		
8		135	120	17.04	1.81	10.62	1.69	
11	INV. SEXUELLE	136	121	17.23	1.11	6.44	1.01	
12		130	117	16.58	2.43	14.65	2.13	
1		124	111	14.83	1.35	9.10	1.23	

ESPECE : A. alburnus | LIEU : AMPSIN | DATE : 19/6/84 | PECHE : ELECTRIQUE

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
		130	115	15.32	1.80	11.59	1.67	
		131	117	16.71	1.81	10.83	1.52	
		130	120	15.71	1.82	11.58	1.66	
	INV. SEXUELLE	128	113	14.29	0.96	6.72		
		131	117	15.03	1.04	9.92		
		138	124	19.33	1.40	7.24	1.24	
		131	122	18.82	1.95	10.36	1.73	
0	INV. SEXUELLE	128	115	15.27	1.40	9.17		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : AQUA N°1 — DATE : 24/4/84 — PECHE :

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
1		121	109	12	0.56	4.66		
4		134	123	17	0.71	4.17		
6		130	119	14	0.46	3.28		
9		121	109	11.8	0.83	7.03		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : AQUA N° 2 — DATE : 24/4/84 — PECHE :

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
2		124	113	12.5	0.49	3.92		
3		124	113	12.5	0.51	4.08		
5		132	121	16.5	1.43	8.66		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : AQUA N°3 — DATE : 24/4/84 — PECHE :

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
1		153	139	24.5	1.40	0.71		
2		131	120	16	0.83	5.18		
3		126	115	13	0.44	3.38		
6		115	105	9.5	0.37	3.77		
8		137	123	16	0.86	5.37		
9		144	132	19.5	1.00	5.13		
10		125	113	12	0.35	2.91		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : AQUA N°4 — DATE : 24/4/84 — PECHE :

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
1		132	120	15.5	0.62	4.0		
2		120	110	10.0	0.47	4.7		
4		128	115	13.0	0.37	2.84		
5		129	115	12.5	0.38	3.04		
6		129	117	13.8	0.78	5.65		
7		121	110	10.0	0.39	3.9		
9		125	113	11.2	0.13	1.16		

ESPECE : A. alburnus — LIEU : AQUA N°1 — DATE : 15/5/84 — PECHE :

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
		133	120	16.48	1.24	7.52	0.3	
		127	113	14.80	1.38	9.32	0.3	
		130	118	15.21	1.42	9.33	0.4	
		126	115	15.30	1.21	7.90	0.3	
0		122	109	13.68	1.65	12.06	0.5	
2		119	107	13.40	0.93	6.94	0.2	
3		126	114	14.92	1.60	10.72	0.5	

ESPECE : A. alburnus — LIEU : AQUA N°2 — DATE : 15/5/84 — PECHE : ...

n°	Observations	L_t(mm)	L_f(mm)	Pds(g)	P_{go}(g)	RGS	V_{go}(ml)	Age
		127	114	14.49	1.18	8.14	0.4	
		121	111	14.68	1.89	12.91	0.6	

TABLEAU II : ENSEMBLE DES DONNEES MORPHOMETRIQUES CONCERNANT LA DISTRIBUTION DES TAILLES DES PROFILS DE CHAQUE STADE, POUR LE TEST DE REPARTITION ET POUR LES DONNEES RELATIVES AU PRELEVEMENT DE TERRAIN.

ABL 18/7 5 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
15.90	0	.44	0.00
47.70	0	1.32	0.00
79.50	0	2.23	0.00
111.30	0	3.19	0.00
143.10	1	4.24	0.00
174.90	0	5.41	0.00
206.70	2	6.80	0.00
238.50	7	8.63	0.00
270.30	11	10.91	5.15
302.10	9	11.75	0.00
333.90	11	15.55	0.00
365.70	23	23.93	0.00
397.50	36	34.57	85.02
429.30	4	3.83	9.83
461.10	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 394.08
SURFACE MOYENNE = 1963075.54
VOLUME MOYEN = 260516102.62

ABL 18/7 5 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
4.30	0	.14	0.00
12.90	0	.41	0.00
21.50	0	.69	0.00
30.10	0	1.00	0.00
38.70	0	1.32	0.00
47.30	0	1.69	0.00
55.90	2	2.11	0.00
64.50	2	2.64	0.00
73.10	3	3.38	0.00
81.70	1	4.68	0.00
90.30	7	6.40	31.08
98.90	4	4.46	0.00
107.50	7	6.28	37.34
116.10	3	2.92	4.04
124.70	4	3.47	27.54

RAYON MOYEN = 107.24
SURFACE MOYENNE = 146729.92
VOLUME MOYEN = 5403383.82

ABL 18/7 5 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.65	0	.43	0.00
19.95	0	1.32	0.00
33.25	0	2.28	0.00
46.55	2	3.44	0.00
59.85	5	4.81	4.91
73.15	5	4.92	2.19
86.45	4	5.56	0.00
99.75	7	6.92	2.06
113.05	4	7.87	0.00
126.35	10	9.95	1.19
139.65	13	12.97	.88
152.95	18	17.15	22.41
166.25	13	12.74	6.79
179.55	12	15.95	0.00
192.85	25	22.74	59.57

RAYON MOYEN = 169.78
SURFACE MOYENNE = [illegible]

ABL 18/7 5 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART
3.20	0	1.06	0.00
9.60	0	3.27	0.00
16.00	5	5.86	0.00
22.40	3	9.65	0.00
28.80	17	14.45	22.12
35.20	11	11.43	0.00
41.60	19	16.82	18.90
48.00	16	14.33	14.47
54.40	14	12.54	12.63
60.80	12	10.53	12.76
67.20	8	6.82	10.26
73.60	3	2.79	1.82
80.00	3	2.68	2.79
86.40	2	1.85	1.28
92.80	2	1.66	2.97

RAYON MOYEN = 50.13
[illegible]

ABL 18/7 4 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.60	0	.51	0.00
16.80	0	1.54	0.00
28.00	1	2.61	0.00
39.20	1	3.78	0.00
50.40	0	5.11	0.00
61.60	0	6.74	0.00
72.80	6	9.20	0.00
84.00	13	12.25	15.10
95.20	9	9.83	0.00
106.40	10	13.63	0.00
117.60	20	18.70	25.99
128.80	12	13.88	0.00
140.00	22	20.15	37.00
151.20	9	8.22	15.56
162.40	3	2.68	6.35

RAYON MOYEN = 128.88
SURFACE MOYENNE = 215427.91
VOLUME MOYEN = 9790053.90

ABL 18/7 4 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.65	0	.35	0.00
10.95	0	1.05	0.00
18.25	0	1.77	0.00
25.55	0	2.52	0.00
32.85	1	3.32	0.00
40.15	1	4.20	0.00
47.45	3	5.18	0.00
54.75	5	6.33	0.00
62.05	4	7.74	0.00
69.35	8	9.60	0.00
76.65	7	12.46	0.00
83.95	18	17.65	5.46
91.25	25	22.46	40.13
98.55	15	14.32	10.78
105.85	18	15.24	43.63

RAYON MOYEN = 98.01
SURFACE MOYENNE = 121413.98
VOLUME MOYEN = 4812256.26

ABL 18/7 4 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
2.80	0	.86	0.00
8.40	1	2.66	0.00
14.00	3	4.79	0.00
19.60	8	7.80	1.90
25.20	13	11.18	17.01
30.80	11	10.07	8.68
36.40	12	11.33	6.30
42.00	16	13.91	19.46
47.60	13	11.18	16.95
53.20	9	7.56	13.44
58.80	4	3.79	2.00
64.40	5	4.44	5.26
70.00	4	3.31	6.43
75.60	1	.91	.80
81.20	1	.81	1.78

RAYON MOYEN = 44.13
SURFACE MOYENNE = 27069.68
VOLUME MOYEN = 479723.05

ABL 18/7 9 S1 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.50	0	.29	0.00
19.50	0	.89	0.00
32.50	0	1.56	0.00
45.50	1	2.39	0.00
58.50	0	3.75	0.00
71.50	6	5.45	32.04
84.50	1	2.97	0.00
97.50	3	4.47	0.00
110.50	7	6.38	36.52
123.50	2	2.50	0.00
136.50	4	3.77	13.39
149.50	3	2.63	18.05
162.50	0	0.00	0.00
175.50	0	0.00	0.00
188.50	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 108.53
SURFACE MOYENNE = 156678.87
VOLUME MOYEN = 6507622.19

ABL 18/7 9 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
4.20	0	1.00	0.00
12.60	0	3.16	0.00
21.00	6	5.64	4.62
29.40	7	7.49	0.00
37.80	12	11.29	9.20
46.20	14	13.37	8.19
54.60	18	16.10	24.49
63.00	13	12.17	10.75
71.40	14	12.43	20.28
79.80	8	7.09	11.70
88.20	4	3.57	5.55
96.60	2	1.79	2.67
105.00	1	.94	.75
113.40	1	.86	1.81
121.80	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 62.50
SURFACE MOYENNE = 53515.92
VOLUME MOYEN = 1301633.85

ABL 18/7 9 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
4.80	0	.12	0.00
14.40	0	.38	0.00
24.00	0	.64	0.00
33.60	0	.91	0.00
43.20	0	1.21	0.00
52.80	0	1.57	0.00
62.40	2	1.98	1.31
72.00	1	2.35	0.00
81.60	3	3.00	.21
91.20	1	4.09	0.00
100.80	6	5.58	26.82
110.40	3	4.43	0.00
120.00	7	6.26	47.23
129.60	2	1.98	1.21
139.20	3	2.64	23.23

RAYON MOYEN = 118.59
SURFACE MOYENNE = 179627.00

ABL 18/7 11 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
11.05	0	.09	0.00
33.15	0	.28	0.00
55.25	0	.57	0.00
77.35	1	.92	29.82
99.45	0	.35	0.00
121.55	0	.44	0.00
143.65	0	.56	0.00
165.75	0	.74	0.00
187.85	1	.98	6.29
209.95	1	.98	6.77
232.05	0	.94	0.00
254.15	1	1.35	0.00
276.25	2	1.92	29.55
298.35	1	.98	7.15
320.45	1	.94	20.41

RAYON MOYEN = 217.48
SURFACE MOYENNE = 714607.33
VOLUME MOYEN = 67135483.85

ABL 18/7 11 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.15	0	.47	0.00
15.45	0	1.43	0.00
25.75	0	2.46	0.00
36.05	0	3.61	0.00
46.35	2	4.99	0.00
56.65	3	6.86	0.00
66.95	6	10.14	0.00
77.25	16	14.55	35.90
87.55	10	9.78	5.37
97.85	14	12.74	31.41
108.15	8	7.03	24.18
118.45	1	.87	3.14
128.75	0	0.00	0.00
139.05	0	0.00	0.00
149.35	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 93.04
SURFACE MOYENNE = 110959.29
VOLUME MOYEN = 3576496.10

ABL 18/7 11 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.05	0	.29	0.00
18.15	0	.88	0.00
30.25	0	1.50	0.00
42.35	1	2.17	0.00
54.45	2	2.94	0.00
66.55	2	3.87	0.00
78.65	4	5.11	0.00
90.75	7	7.22	0.00
102.85	11	10.44	23.20
114.95	10	9.34	27.08
127.05	7	6.71	12.08
139.15	7	6.37	25.97
151.25	2	1.92	3.25
163.35	2	1.80	8.43
175.45	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 125.15
SURFACE MOYENNE = 201085.75
VOLUME MOYEN = 8758044.32

ABL 18/7 11 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCEN DE PART
3.05	1	1.03	0.00
9.15	1	3.16	0.00
15.25	5	5.62	0.00
21.35	9	8.87	1.05
27.45	14	12.87	9.25
33.55	16	15.17	6.83
39.65	22	19.07	24.02
45.75	17	14.99	16.51
51.85	14	11.82	17.91
57.95	6	5.91	.73
64.05	9	8.03	7.98
70.15	7	6.30	5.75
76.25	6	4.97	8.46
82.35	1	.82	1.51
88.45	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 48.68
SURFACE MOYENNE = 32482.86

ABL 18/7 22 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
12.05	0	.43	0.00
36.15	0	1.30	0.00
60.25	0	2.21	0.00
84.35	0	3.18	0.00
108.45	1	4.24	0.00
132.55	4	5.49	0.00
156.65	7	6.98	1.18
180.75	5	8.48	0.00
204.85	11	10.96	2.06
228.95	11	14.36	0.00
253.05	21	20.49	24.72
277.15	19	18.50	23.97
301.25	16	15.33	32.47
325.35	6	5.68	15.60
349.45	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 283.63
SURFACE MOYENNE = 1022603.87
VOLUME MOYEN = 98775015.06

ABL 18/7 22 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
4.90	0	.35	0.00
14.70	0	1.05	0.00
24.50	0	1.78	0.00
34.30	0	2.57	0.00
44.10	2	3.45	0.00
53.90	3	4.48	0.00
63.70	5	5.76	0.00
73.50	7	7.56	0.00
83.30	9	10.85	0.00
93.10	17	15.67	35.03
102.90	12	11.06	24.74
112.70	8	7.45	14.53
122.50	6	5.48	13.75
132.30	3	2.78	5.70
142.10	2	1.76	6.25

RAYON MOYEN = 107.71
SURFACE MOYENNE = 148590.50
VOLUME MOYEN = 5547288.91

ABL 18/7 22 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
7.20	0	.59	0.00
21.60	0	1.78	0.00
36.00	0	3.04	0.00
50.40	1	4.42	0.00
64.80	2	6.01	0.00
79.20	5	8.08	0.00
93.60	11	10.80	4.65
108.00	13	12.94	1.48
122.40	18	17.21	18.32
136.80	15	14.53	10.88
151.20	15	14.75	5.76
165.60	19	18.18	19.13
180.00	16	15.02	22.89
194.40	8	7.36	14.92
208.80	1	.92	1.96

RAYON MOYEN = 157.97
SURFACE MOYENNE = 324679.18

ABL 18/7 22 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCE DE PAR
3.05	0	1.18	0.00
9.15	1	3.64	0.00
15.25	4	6.45	0.00
21.35	9	10.22	0.00
27.45	17	16.04	7.14
33.55	24	20.63	25.03
39.65	19	16.77	16.54
45.75	17	14.50	18.57
51.85	10	8.93	7.97
57.95	8	7.15	6.31
64.05	6	5.77	1.72
70.15	8	6.93	7.97
76.25	4	3.59	3.03
82.35	3	2.77	1.73
88.45	3	2.46	3.97

RAYON MOYEN = 47.15
SURFACE MOYENNE = 31140.68

ABL 20/7 10 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.30	0	.98	0.00
9.90	2	3.01	0.00
16.50	1	5.28	0.00
23.10	4	8.23	0.00
29.70	13	12.04	8.47
36.30	13	14.21	0.00
42.90	24	20.77	28.56
49.50	16	14.97	9.12
56.10	19	16.45	22.54
62.70	11	9.79	10.70
69.30	8	7.17	7.37
75.90	6	5.24	6.76
82.50	3	2.68	2.84
89.10	2	1.76	2.16
95.70	1	.83	1.48

RAYON MOYEN = 54.56
SURFACE MOYENNE = 40175.99
VOLUME MOYEN = 838764.38

ABL 20/7 10 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.50	0	.20	0.00
10.50	0	.59	0.00
17.50	1	1.00	0.00
24.50	0	1.44	0.00
31.50	0	1.90	0.00
38.50	1	2.42	0.00
45.50	0	3.02	0.00
52.50	2	3.75	0.00
59.50	1	4.68	0.00
66.50	2	6.04	0.00
73.50	8	8.64	0.00
80.50	14	12.60	40.36
87.50	10	8.71	37.11
94.50	4	3.54	13.35
101.50	2	1.68	9.18

RAYON MOYEN = 86.89
SURFACE MOYENNE = 95437.52
VOLUME MOYEN = 2797341.91

ABL 20/7 10 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.65	0	.37	0.00
10.95	0	1.12	0.00
18.25	0	1.90	0.00
25.55	0	2.74	0.00
32.85	0	3.66	0.00
40.15	1	4.72	0.00
47.45	4	6.02	0.00
54.75	5	7.74	0.00
62.05	4	10.59	0.00
69.35	16	14.95	18.50
76.65	16	14.80	21.12
83.95	15	13.65	23.67
91.25	12	10.23	31.15
98.55	2	1.68	5.57
105.85	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 82.79
SURFACE MOYENNE = 87118.51
VOLUME MOYEN = 2457088.47

ABL 20/7 10 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.15	0	.99	0.00
9.45	3	3.05	0.00
15.75	2	5.47	0.00
22.05	9	8.68	2.86
28.35	13	11.89	9.79
34.65	14	12.81	10.52
40.95	14	14.04	0.00
47.25	24	20.40	31.72
53.55	13	12.09	8.00
59.85	15	12.97	17.85
66.15	9	7.77	10.84
72.45	5	4.04	8.43
78.75	0	0.00	0.00
85.05	0	0.00	0.00
91.35	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 50.28
SURFACE MOYENNE = 34083.22
VOLUME MOYEN = 1161174.86

ABL 20/7 24 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.90	0	.15	0.00
29.70	0	.47	0.00
49.50	0	.79	0.00
69.30	0	1.13	0.00
89.10	0	1.51	0.00
108.90	0	1.95	0.00
128.70	1	2.47	0.00
148.50	2	3.15	0.00
168.30	4	4.21	0.00
188.10	6	5.90	11.29
207.90	7	6.82	20.72
227.70	7	6.74	29.81
247.50	5	4.66	38.17
267.30	0	0.00	0.00
287.10	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 226.68
SURFACE MOYENNE = 650835.55
VOLUME MOYEN = 49932002.79

ABL 20/7 24 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.25	0	.58	0.00
15.75	0	1.77	0.00
26.25	0	3.00	0.00
36.75	0	4.33	0.00
47.25	1	5.82	0.00
57.75	1	7.56	0.00
68.25	8	9.80	0.00
78.75	13	12.90	1.72
89.25	10	17.61	0.00
99.75	27	24.82	36.22
110.25	16	15.42	9.62
120.75	18	17.00	16.59
131.25	16	14.46	25.60
141.75	5	4.49	8.40
152.25	1	.89	1.86

RAYON MOYEN = 116.45
[illegible]

ABL 20/7 24 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.85	0	.19	0.00
11.55	0	.58	0.00
19.25	0	.99	0.00
26.95	0	1.42	0.00
34.65	0	1.88	0.00
42.35	0	2.41	0.00
50.05	1	3.03	0.00
57.75	3	3.82	0.00
65.45	5	5.00	.07
73.15	7	6.74	8.71
80.85	8	7.64	12.11
88.55	9	8.53	15.68
96.25	10	8.90	36.41
103.95	5	4.33	22.15
111.65	1	.85	4.88

RAYON MOYEN = 93.60
SURFACE MOYENNE = 111387.73
VOLUME MOYEN = 3553903.17

ABL 20/7 24 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.55	0	1.18	0.00
10.65	0	3.63	0.00
17.75	1	6.43	0.00
24.85	8	10.27	0.00
31.95	17	15.64	11.67
39.05	19	17.73	10.85
46.15	23	20.03	25.45
53.25	15	13.70	11.18
60.35	14	13.00	8.54
67.45	15	12.75	19.26
74.55	4	4.66	0.00
81.65	8	6.81	10.18
88.75	2	1.66	2.87
95.85	0	0.00	0.00
102.95	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 54.67
SURFACE MOYENNE = 40662.33
VOLUME MOYEN = [illegible]

ABL 20/7 31 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.55	0	.99	0.00
10.65	0	3.02	0.00
17.75	0	5.23	0.00
24.85	4	7.87	0.00
31.95	7	11.52	0.00
39.05	18	17.20	7.18
46.15	24	21.37	23.53
53.25	19	17.20	16.14
60.35	16	15.01	8.87
67.45	18	16.08	17.21
74.55	13	11.50	13.45
81.65	8	6.81	10.62
88.75	2	1.66	3.00
95.85	0	0.00	0.00
102.95	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 60.58
SURFACE MOYENNE = 48580.28
VOLUME MOYEN = 1083065.77

ABL 20/7 22 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.25	0	.88	0.00
9.75	1	2.69	0.00
16.25	1	4.69	0.00
22.75	7	7.17	0.00
29.25	11	10.83	1.54
35.75	17	15.15	17.22
42.25	15	14.39	5.67
48.75	21	17.83	29.43
55.25	10	9.20	7.40
61.75	9	8.71	2.69
68.25	12	11.08	8.56
74.75	12	10.24	16.32
81.25	4	3.91	.83
87.75	6	5.05	8.78
94.25	1	.83	1.57

RAYON MOYEN = 57.00
SURFACE MOYENNE = 44525.54
VOLUME MOYEN = 995872.85

ABL 6/9 33 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.05	0	.91	0.00
9.15	2	2.80	0.00
15.25	5	4.99	.11
21.35	8	7.67	2.82
27.45	7	10.82	0.00
33.55	19	16.13	24.61
39.65	13	11.37	14.01
45.75	9	8.56	3.75
51.85	10	9.41	5.10
57.95	9	10.21	0.00
64.05	16	14.22	15.32
70.15	11	10.40	5.16
76.25	13	11.44	13.38
82.35	8	7.06	8.08
88.45	5	4.11	7.66

RAYON MOYEN = 55.85
SURFACE MOYENNE = 44400.77
VOLUME MOYEN = 1024165.34

ABL 6/9 10 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.05	0	.73	0.00
9.15	0	2.26	0.00
15.25	3	4.10	0.00
21.35	7	6.53	4.97
27.45	9	7.97	10.82
33.55	3	7.68	0.00
39.65	12	10.74	13.28
45.75	10	9.53	4.98
51.85	12	11.01	10.48
57.95	11	10.14	9.07
64.05	9	10.11	0.00
70.15	17	14.91	22.09
76.25	11	9.14	19.66
82.35	2	1.74	2.76
88.45	1	.82	1.88

RAYON MOYEN = 56.69
SURFACE MOYENNE = 44838.29
VOLUME MOYEN = 1004818.01

ABL 6/9 15 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.05	0	.55	0.00
9.15	0	1.66	0.00
15.25	1	2.83	0.00
21.35	2	4.09	0.00
27.45	2	5.54	0.00
33.55	5	7.29	0.00
39.65	9	9.79	0.00
45.75	14	13.09	9.75
51.85	11	13.98	0.00
57.95	22	20.37	17.44
64.05	24	20.91	33.10
70.15	15	12.96	21.84
76.25	8	6.70	13.93
82.35	2	1.63	3.93
88.45	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 64.95
SURFACE MOYENNE = 54025.59

ABL 6/9 8 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCEI DE PAR
3.25	0	.60	0.00
9.75	0	1.83	0.00
16.25	2	3.18	0.00
22.75	3	4.78	0.00
29.25	7	6.83	2.05
35.75	8	9.54	0.00
42.25	16	13.79	27.15
48.75	10	9.15	10.43
55.25	9	8.41	7.31
61.75	9	8.53	5.72
68.25	10	9.05	11.63
74.75	7	7.33	0.00
81.25	12	10.69	16.07
87.75	8	6.91	13.40
94.25	3	2.49	6.24

RAYON MOYEN = 63.36
SURFACE MOYENNE = 55046.94
VOLUME MOYEN = 1360809.17

ABL 7/9 4 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.25	0	.40	0.00
18.75	0	1.21	0.00
31.25	0	2.05	0.00
43.75	0	2.96	0.00
56.25	1	3.98	0.00
68.75	3	5.27	0.00
81.25	7	6.80	5.37
93.75	6	6.86	0.00
106.25	7	8.59	0.00
118.75	11	11.19	0.00
131.25	16	15.83	4.40
143.75	22	20.75	33.16
156.25	16	15.20	21.18
168.75	13	11.84	30.80
181.25	2	1.81	5.08

RAYON MOYEN = 152.09
SURFACE MOYENNE = 296268.81
VOLUME MOYEN = 15514902.39

ABL 7/9 4 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
2.90	0	.79	0.00
8.70	1	2.42	0.00
14.50	2	4.25	0.00
20.30	5	6.53	0.00
26.10	9	10.17	0.00
31.90	18	15.36	25.73
37.70	14	12.07	18.81
43.50	10	9.02	9.59
49.30	9	8.69	2.93
55.10	13	11.19	17.62
60.90	8	6.70	12.68
66.70	1	2.57	0.00
72.50	4	3.58	4.07
78.30	3	2.86	1.34
84.10	4	3.26	7.24

RAYON MOYEN = 48.4
SURFACE MOYENNE = 32610.0
VOLUME MOYEN = 640659.3

ABL 7/9 4 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.70	0	.52	0.00
17.10	0	1.59	0.00
28.50	0	2.71	0.00
39.90	1	3.94	0.00
51.30	4	5.38	0.00
62.70	5	7.28	0.00
74.10	10	9.71	6.28
85.50	6	10.92	0.00
96.90	16	15.47	11.40
108.30	18	16.95	22.42
119.70	15	14.47	11.30
131.10	17	15.40	34.28
142.50	5	4.58	8.92
153.90	2	1.85	3.16
165.30	1	.90	2.23

RAYON MOYEN = 119.72
SURFACE MOYENNE = 185058.49

ABL 6/9 34 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCI DE PAI
3.05	1	.81	1.93
9.15	1	2.10	0.00
15.25	2	3.63	0.00
21.35	5	5.45	0.00
27.45	7	8.08	0.00
33.55	13	11.56	14.25
39.65	11	10.33	6.67
45.75	12	11.71	2.86
51.85	17	15.01	19.69
57.95	12	11.55	4.49
64.05	16	13.91	20.78
70.15	9	8.60	3.98
76.25	12	10.06	19.25
82.35	3	2.55	4.41
88.45	1	.82	1.77

RAYON MOYEN = 57.53
SURFACE MOYENNE = 45327.21

ABL 7/9 15 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.70	0	.75	0.00
17.10	0	2.27	0.00
28.50	0	3.88	0.00
39.90	0	5.63	0.00
51.30	3	7.66	0.00
62.70	8	10.31	0.00
74.10	14	13.63	5.49
85.50	15	15.27	0.00
96.90	19	22.27	0.00
108.30	35	32.35	39.79
119.70	22	20.57	21.44
131.10	16	14.45	23.23
142.50	4	3.90	1.44
153.90	5	4.53	7.05
165.30	1	.90	1.56

RAYON MOYEN = 118.76
SURFACE MOYENNE = 181230.72
VOLUME MOYEN = 7490031.69

ABL 7/9 15 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.45	0	.76	0.00
10.35	0	2.32	0.00
17.25	1	4.04	0.00
24.15	3	6.12	0.00
31.05	6	9.22	0.00
37.95	15	13.34	18.54
44.85	12	11.39	6.79
51.75	14	13.18	9.21
58.65	16	15.13	9.69
65.55	20	17.19	31.44
72.45	9	7.69	14.62
79.35	3	2.88	1.30
86.25	4	3.41	6.56
93.15	1	.83	1.86
100.05	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 60.15
SURFACE MOYENNE = 4015[illegible]

ABL 7/9 14 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
7.15	0	.77	0.00
21.45	0	2.33	0.00
35.75	0	3.97	0.00
50.05	0	5.79	0.00
64.35	3	7.90	0.00
78.65	6	10.60	0.00
92.95	6	14.87	0.00
107.25	22	21.07	17.63
121.55	20	19.07	17.51
135.85	16	15.75	4.64
150.15	21	20.67	6.19
164.45	28	25.72	43.17
178.75	6	5.51	9.21
193.05	1	.91	1.66
207.35	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 146.44
SURFACE MOYENNE = 277725.04
VOLUME MOYEN = 14337363.87

ABL 7/9 14 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.50	0	1.41	0.00
10.50	1	4.65	0.00
17.50	10	8.74	11.76
24.50	11	9.81	11.17
31.50	11	10.38	5.85
38.50	14	12.63	12.86
45.50	13	12.24	7.13
52.50	16	14.15	17.29
59.50	12	10.67	12.45
66.50	9	7.76	11.62
73.50	4	3.50	4.67
80.50	2	1.95	.44
87.50	3	2.49	4.76
94.50	0	0.00	0.00
101.50	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 47.00
SURFACE MOYENNE = 32370.40
VOLUME MOYEN = 654764.79

ABL 7/9 14 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.25	0	.52	0.00
15.75	0	1.58	0.00
26.25	0	2.68	0.00
36.75	0	3.88	0.00
47.25	3	5.22	0.00
57.75	3	6.81	0.00
68.25	8	8.89	0.00
78.75	12	11.89	2.14
89.25	16	15.67	6.25
99.75	21	20.19	15.52
110.25	24	21.86	40.95
120.75	12	11.04	18.30
131.25	7	6.24	14.63
141.75	1	.88	2.21
152.25	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 112.33
SURFACE MOYENNE = 160664.19
VOLUME MOYEN = 6172942.69

ABL 7/9 13 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCEN DE PART
7.45	0	.64	0.00
22.35	0	1.94	0.00
37.25	0	3.31	0.00
52.15	1	4.81	0.00
67.05	3	6.56	0.00
81.95	7	8.79	0.00
96.85	12	11.89	2.58
111.75	16	15.87	3.07
126.65	22	20.68	30.64
141.55	13	12.76	5.49
156.45	16	15.81	4.41
171.35	22	20.52	34.25
186.25	9	8.27	16.96
201.15	1	.97	.70
216.05	1	.92	1.89

RAYON MOYEN = 155.19
SURFACE MOYENNE = 311995.67

ABL 7/9 13 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.70	0	.67	0.00
17.10	0	2.04	0.00
28.50	0	3.47	0.00
39.90	0	5.03	0.00
51.30	1	6.81	0.00
62.70	4	8.97	0.00
74.10	8	11.83	0.00
85.50	11	16.50	0.00
96.90	25	23.95	18.01
108.30	27	25.38	27.63
119.70	23	20.90	35.92
131.10	9	8.03	16.54
142.50	1	.89	1.90
153.90	0	0.00	0.00
165.30	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 114.76
SURFACE MOYENNE = 167225.85
VOLUME MOYEN = 6528747.39

ABL 7/9 12 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
4.80	0	.56	0.00
14.40	0	1.70	0.00
24.00	0	2.88	0.00
33.60	2	4.16	0.00
43.20	0	5.59	0.00
52.80	3	7.28	0.00
62.40	6	9.42	0.00
72.00	9	12.68	0.00
81.60	18	17.15	13.71
91.20	18	17.99	.28
100.80	29	26.96	32.71
110.40	24	20.94	49.28
120.00	2	1.74	4.16
129.60	0	0.00	0.00
139.20	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 103.67
SURFACE MOYENNE = 136355.72
VOLUME MOYEN = 4796829.78

ABL 7/9 13 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.50	0	.94	0.00
10.50	1	2.92	0.00
17.50	3	5.21	0.00
24.50	8	8.59	0.00
31.50	15	12.90	22.05
38.50	10	9.56	4.59
45.50	12	11.90	1.04
52.50	19	17.24	18.42
59.50	18	15.62	24.98
66.50	10	8.79	12.67
73.50	6	5.35	6.84
80.50	4	3.43	5.98
87.50	1	1.17	0.00
94.50	2	1.67	3.44
101.50	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 55.23
SURFACE MOYENNE = 41778.72
VOLUME MOYEN = 898952.97

ABL 7/9 12 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURC DE PA
3.10	0	.89	0.00
9.30	0	2.76	0.00
15.50	3	4.88	0.00
21.70	2	7.76	0.00
27.90	13	11.88	10.30
34.10	15	13.26	16.65
40.30	13	11.77	11.34
46.50	12	11.48	4.80
52.70	16	14.33	15.44
58.90	14	11.80	20.33
65.10	5	4.89	1.05
71.30	7	6.36	5.88
77.50	6	5.23	7.11
83.70	3	2.88	1.15
89.90	4	3.30	6.51

RAYON MOYEN = 52.48
SURFACE MOYENNE = 38542.28

ABL 25/ 4 5 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.40	0	1.27	0.00
10.20	1	3.95	0.00
17.00	6	7.10	0.00
23.80	10	11.77	0.00
30.60	21	18.52	20.37
37.40	20	17.29	22.33
44.20	14	12.90	9.09
51.00	15	13.89	9.16
57.80	17	14.08	24.04
64.60	3	3.77	0.00
71.40	6	5.36	5.29
78.20	4	3.63	3.05
85.00	3	2.68	2.65
91.80	0	1.76	0.00
98.60	3	2.51	4.02

RAYON MOYEN = 49.55
SURFACE MOYENNE = 34694.15
VOLUME MOYEN = 723105.64

ABL 25/4 5 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.40	0	.28	0.00
16.20	0	.86	0.00
27.00	0	1.46	0.00
37.80	0	2.09	0.00
48.60	0	2.79	0.00
59.40	2	3.57	0.00
70.20	1	4.50	0.00
81.00	3	5.68	0.00
91.80	4	7.35	0.00
102.60	7	10.34	0.00
113.40	16	15.10	29.61
124.20	14	12.83	38.27
135.00	7	6.47	17.32
145.80	4	3.55	14.80
156.60	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 126.07
SURFACE MOYENNE = 201235.11
VOLUME MOYEN = [illegible]

ABL 25/4 5 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.45	0	.68	0.00
28.35	0	2.06	0.00
47.25	0	3.56	0.00
66.15	0	5.29	0.00
85.05	1	7.52	0.00
103.95	3	11.18	0.00
122.85	17	16.16	27.33
141.75	12	11.70	9.65
160.65	13	12.64	11.62
179.55	13	12.34	21.58
198.45	7	6.96	1.45
217.35	10	9.55	14.60
236.25	6	5.58	13.77
255.15	0	0.00	0.00
274.05	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 171.80
SURFACE MOYENNE = 391709.85
VOLUME MOYEN = 24881659.10

ABL 25/4 5 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCEI DE PAR
11.55	0	.58	0.00
34.65	0	1.76	0.00
57.75	0	2.98	0.00
80.85	0	4.31	0.00
103.95	1	5.79	0.00
127.05	6	7.55	0.00
150.15	4	9.84	0.00
173.25	10	13.58	0.00
196.35	19	18.40	21.94
219.45	14	14.30	0.00
242.55	21	20.58	15.21
265.65	22	21.30	25.49
288.75	16	15.22	28.51
311.85	4	3.81	6.86
334.95	1	.95	1.99

RAYON MOYEN = 258.06
SURFACE MOYENNE = 855337.32
VOLUME MOYEN = 76655515.03

ABL 25/4 7 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.90	0	.79	0.00
11.70	0	2.45	0.00
19.50	3	4.35	0.00
27.30	7	6.93	1.00
35.10	11	10.29	9.55
42.90	13	11.82	15.79
50.70	12	11.10	12.01
58.50	12	10.84	15.55
66.30	9	8.42	7.72
74.10	9	8.32	9.03
81.90	8	7.31	9.28
89.70	6	5.46	7.25
97.50	4	3.62	5.06
105.30	2	2.40	0.00
113.10	4	3.42	7.77

RAYON MOYEN = 65.21
SURFACE MOYENNE = 59963.87
VOLUME MOYEN = 1614225.67

ABL 25/4 7 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.85	0	.54	0.00
17.55	0	1.63	0.00
29.25	0	2.76	0.00
40.95	0	3.97	0.00
52.65	0	5.31	0.00
64.35	2	6.86	0.00
76.05	5	8.74	0.00
87.75	6	11.27	0.00
99.45	9	15.43	0.00
111.15	23	22.11	17.47
122.85	24	22.45	30.24
134.55	17	16.28	14.06
146.25	17	15.29	33.43
157.95	2	1.86	2.81
169.65	1	.90	1.99

RAYON MOYEN = 132.19
SURFACE MOYENNE = 222316.52
[illegible] MOYEN = 10038889.55

ABL 25/4 7 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
7.90	0	.48	0.00
23.70	0	1.45	0.00
39.50	0	2.45	0.00
55.30	0	3.53	0.00
71.10	0	4.71	0.00
86.90	0	6.06	0.00
102.70	4	7.69	0.00
118.50	9	9.83	0.00
134.30	11	13.20	0.00
150.10	19	18.58	12.25
165.90	22	21.25	21.90
181.70	21	19.75	36.37
197.50	10	9.44	16.35
213.30	5	4.70	8.63
229.10	2	1.85	4.50

RAYON MOYEN = 181.81
SURFACE MOYENNE = 420479.11
VOLUME MOYEN = 26113588.26

ABL 25/4 7 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCE DE PA
9.80	0	.52	0.0
29.40	0	1.56	0.0
49.00	0	2.63	0.0
68.60	0	3.76	0.0
88.20	0	4.99	0.0
107.80	0	6.34	0.0
127.40	0	7.91	0.0
147.00	0	9.79	0.00
166.60	0	12.23	0.00
186.20	7	15.81	0.00
205.80	22	21.87	3.89
225.40	31	30.37	19.25
245.00	34	32.00	61.52
264.60	7	6.63	11.46
284.20	2	1.87	3.89

RAYON MOYEN = 243.48
SURFACE MOYENNE = 747898.92

ABL 25/4 9 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.55	0	.66	0.00
10.65	0	2.01	0.00
17.75	0	3.46	0.00
24.85	1	5.08	0.00
31.95	5	7.11	0.00
39.05	10	9.73	3.08
46.15	12	12.67	0.00
53.25	20	18.11	21.85
60.35	17	15.93	12.43
67.45	19	16.72	26.40
74.55	11	9.74	14.63
81.65	6	5.41	6.81
88.75	0	3.70	0.00
95.85	6	5.51	5.71
102.95	5	4.21	9.09

RAYON MOYEN = 69.44
SURFACE MOYENNE = 63779.50
VOLUME MOYEN = 1634964.51

ABL 25/4 9 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.70	0	.55	0.00
17.10	0	1.68	0.00
28.50	0	2.85	0.00
39.90	0	4.12	0.00
51.30	0	5.54	0.00
62.70	0	7.21	0.00
74.10	3	9.33	0.00
85.50	5	12.56	0.00
96.90	18	17.41	11.33
108.30	20	19.26	14.24
119.70	22	20.93	20.55
131.10	21	19.08	36.80
142.50	7	6.36	12.26
153.90	2	1.85	2.83
165.30	1	.90	2.00

RAYON MOYEN = 124.36
SURFACE MOYENNE = 197393.55
VOLUME MOYEN = 8434724.74

ABL 25/4 9 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
7.90	0	.59	0.00
23.70	0	1.80	0.00
39.50	0	3.07	0.00
55.30	0	4.45	0.00
71.10	3	6.03	0.00
86.90	2	7.97	0.00
102.70	4	10.79	0.00
118.50	15	14.59	10.59
134.30	13	16.00	0.00
150.10	24	22.54	37.46
165.90	12	11.74	6.59
181.70	14	13.68	8.10
197.50	16	14.83	29.82
213.30	3	2.86	3.49
229.10	2	1.85	3.96

RAYON MOYEN = 169.82
SURFACE MOYENNE = 373345.71
VOLUME MOYEN = 22374017.27

ABL 25/4 9 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.50	0	.50	0.00
28.50	0	1.50	0.00
47.50	0	2.54	0.00
66.50	0	3.62	0.00
85.50	0	4.79	0.00
104.50	0	6.07	0.00
123.50	0	7.52	0.00
142.50	2	9.24	0.00
161.50	3	11.38	0.00
180.50	8	14.29	0.00
199.50	12	18.93	0.00
218.50	28	27.76	7.20
237.50	38	36.21	53.38
256.50	19	17.81	35.54
275.50	2	1.87	3.88

RAYON MOYEN = 244.36
SURFACE MOYENNE = 752409.29
VOLUME MOYEN = 51622846.86

ABL 25/4 3 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.65	0	.93	0.00
10.95	1	2.85	0.00
18.25	1	4.98	0.00
25.55	4	7.70	0.00
32.85	12	11.33	6.57
40.15	14	13.23	7.61
47.45	16	15.69	3.09
54.75	24	21.38	25.75
62.05	18	15.91	20.53
69.35	11	10.06	9.28
76.65	9	8.49	5.03
83.95	10	9.01	9.74
91.25	7	5.96	10.26
98.55	1	.94	.63
105.85	1	.85	1.51

RAYON MOYEN = 63.57
SURFACE MOYENNE = 54521.50
VOLUME MOYEN = 1319545.07

ABL 25/4 3 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCEN DE PART
6.40	0	.33	0.00
19.20	0	.99	0.00
32.00	0	1.68	0.00
44.80	0	2.42	0.00
57.60	3	3.24	0.00
70.40	3	4.19	0.00
83.20	2	5.34	0.00
96.00	6	6.90	0.00
108.80	8	9.48	0.00
121.60	14	13.44	19.76
134.40	14	13.44	19.96
147.20	14	12.93	37.77
160.00	6	5.46	19.08
172.80	1	.90	3.43
185.60	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 142.91
SURFACE MOYENNE = 259118.78
[illegible] MOYEN = 12579227.26

ABL 25/4 3 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
8.25	0	.48	0.00
24.75	0	1.46	0.00
41.25	0	2.48	0.00
57.75	0	3.55	0.00
74.25	0	4.71	0.00
90.75	1	6.02	0.00
107.25	6	7.57	0.00
123.75	6	9.52	0.00
140.25	11	12.43	0.00
156.75	17	16.67	9.29
173.25	19	18.72	7.82
189.75	23	21.94	29.43
206.25	15	14.68	8.89
222.75	17	16.29	19.72
239.25	12	11.11	24.84

RAYON MOYEN = 205.66
SURFACE MOYENNE = 540529.36
[illegible] MOYEN = 38272599.05

ABL 25/4 13 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.60	0	2.08	0.00
10.80	4	6.62	0.00
18.00	13	12.61	2.67
25.20	22	20.38	11.15
32.40	31	26.18	33.21
39.60	22	18.36	25.12
46.80	11	9.42	10.89
54.00	6	5.33	4.66
61.20	4	3.66	2.33
68.40	3	3.16	0.00
75.60	5	4.65	2.41
82.80	5	4.28	4.94
90.00	1	1.21	0.00
97.20	2	1.77	1.56
104.40	1	.84	1.07

RAYON MOYEN = 41.58
SURFACE MOYENNE = 25432.11
VOLUME MOYEN = 492652.50

ABL 25/4 13 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.70	0	.58	0.00
17.10	0	1.75	0.00
28.50	0	2.97	0.00
39.90	0	4.30	0.00
51.30	0	5.78	0.00
62.70	0	7.54	0.00
74.10	4	9.77	0.00
85.50	6	13.01	0.00
96.90	19	18.84	3.01
108.30	28	26.09	35.98
119.70	20	18.22	33.39
131.10	8	7.80	3.80
142.50	10	9.16	15.72
153.90	4	3.57	8.09
165.30	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 121.70
SURFACE MOYENNE = 189120.21
VOLUME MOYEN = 7927987.84

ABL 25/4 13 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
8.70	0	.64	0.00
26.10	0	1.95	0.00
43.50	0	3.31	0.00
60.90	0	4.79	0.00
78.30	2	6.46	0.00
95.70	2	8.44	0.00
113.10	5	10.99	0.00
130.50	8	14.90	0.00
147.90	22	21.68	8.18
165.30	28	26.51	38.62
182.70	16	15.48	13.54
200.10	15	14.43	14.80
217.50	12	11.14	22.36
234.90	1	.97	.66
252.30	1	.93	1.84

RAYON MOYEN = 185.11
SURFACE MOYENNE = 438554.41
VOLUME MOYEN = 28072177.45

ABL 27/4 24 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.75	0	.82	0.00
11.25	0	2.52	0.00
18.75	3	4.39	0.00
26.25	5	6.67	0.00
33.75	10	9.89	1.30
41.25	15	14.03	11.17
48.75	17	15.77	14.18
56.25	18	16.07	22.15
63.75	13	12.16	9.60
71.25	14	12.37	18.76
78.75	8	7.43	6.55
86.25	8	6.74	14.52
93.75	0	.59	0.00
101.25	1	.85	1.78
108.75	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 63.38
SURFACE MOYENNE = 53452.12
VOLUME MOYEN = 1258771.87

ABL 27/4 24 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.30	0	.62	0.00
18.90	0	1.89	0.00
31.50	0	3.22	0.00
44.10	0	4.67	0.00
56.70	1	6.34	0.00
69.30	6	8.38	0.00
81.90	5	11.28	0.00
94.50	16	15.67	6.51
107.10	20	19.33	13.44
119.70	22	20.68	26.44
132.30	16	15.22	15.61
144.90	14	13.18	16.30
157.50	10	9.11	17.76
170.10	2	1.80	3.92
182.70	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 131.13
SURFACE MOYENNE = 221290.48

ABL 27/4 24 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
7.25	0	.49	0.00
21.75	0	1.49	0.00
36.25	0	2.51	0.00
50.75	1	3.61	0.00
65.25	0	4.81	0.00
79.75	2	6.17	0.00
94.25	5	7.81	0.00
108.75	2	9.95	0.00
123.25	10	13.42	0.00
137.75	19	18.29	17.80
152.25	17	16.66	8.46
166.75	20	19.24	19.08
181.25	18	17.19	20.20
195.75	14	13.12	21.92
210.25	6	5.50	12.54

RAYON MOYEN = 175.10
SURFACE MOYENNE = 392346.43
VOLUME MOYEN = 23711713.68

ABL 27/4 24 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCEI DE PAR
11.65	0	.57	0.00
34.95	0	1.73	0.00
58.25	0	2.92	0.00
81.55	0	4.19	0.00
104.85	0	5.58	0.00
128.15	0	7.15	0.00
151.45	1	9.03	0.00
174.75	3	11.46	0.00
198.05	6	15.26	0.00
221.35	21	20.56	15.08
244.65	20	19.83	6.01
267.95	26	25.58	14.41
291.25	29	27.67	46.04
314.55	9	8.57	14.75
337.85	2	1.89	3.72

RAYON MOYEN = 279.72
SURFACE MOYENNE = 995476.23
[illegible] MOYEN = 95021704.26

ABL 27/4 18 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.60	0	1.23	0.00
10.80	2	3.83	0.00
18.00	7	6.83	1.52
25.20	9	10.27	0.00
32.40	17	16.08	8.03
39.60	23	20.39	22.88
46.80	20	17.72	19.94
54.00	16	13.78	19.43
61.20	8	7.53	4.13
68.40	9	7.85	10.10
75.60	4	3.77	1.98
82.80	4	3.86	1.19
90.00	5	4.49	4.48
97.20	3	2.90	.88
104.40	4	3.38	5.44

RAYON MOYEN = 54.25
SURFACE MOYENNE = 41633.26
VOLUME MOYEN = 954593.18

ABL 27/4 18 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.65	0	.47	0.00
19.95	0	1.41	0.00
33.25	0	2.39	0.00
46.55	1	3.44	0.00
59.85	0	4.60	0.00
73.15	4	5.93	0.00
86.45	5	7.55	0.00
99.75	6	9.74	0.00
113.05	13	12.87	3.23
126.35	17	17.44	0.00
139.65	27	25.06	49.21
152.95	13	12.34	16.64
166.25	10	9.34	16.72
179.55	5	4.71	7.32
192.85	3	2.73	6.88

RAYON MOYEN = 152.03
SURFACE MOYENNE = 294595.64
VOLUME MOYEN = [illegible]

ABL 27/4 18 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
8.70	0	.51	0.00
26.10	0	1.54	0.00
43.50	0	2.61	0.00
60.90	1	3.77	0.00
78.30	2	5.06	0.00
95.70	3	6.56	0.00
113.10	5	8.47	0.00
130.50	9	11.26	0.00
147.90	16	15.78	6.82
165.30	20	19.27	22.80
182.70	17	16.38	19.42
200.10	14	13.46	16.76
217.50	11	10.61	12.23
234.90	9	8.44	17.56
252.30	2	1.86	4.41

RAYON MOYEN = 195.77
SURFACE MOYENNE = 492565.15
VOLUME MOYEN = 33595271.75

ABL 27/4 18 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCE DE PAR
12.95	0	.53	0.00
38.85	0	1.60	0.00
64.75	0	2.69	0.00
90.65	0	3.85	0.00
116.55	0	5.09	0.00
142.45	1	6.45	0.00
168.35	1	8.00	0.00
194.25	3	9.83	0.00
220.15	4	12.13	0.00
246.05	11	15.27	0.00
271.95	18	20.43	0.00
297.85	30	29.69	12.00
323.75	37	35.83	44.92
349.65	22	20.93	41.21
375.55	1	.95	1.87

RAYON MOYEN = 332.28
SURFACE MOYENNE = 1391671.84

ABL 27/4 12 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.10	0	.99	0.00
9.30	1	3.05	0.00
15.50	3	5.40	0.00
21.70	4	8.52	0.00
27.90	14	13.18	7.20
34.10	19	16.80	19.37
40.30	18	15.88	18.68
46.50	16	13.50	22.00
52.70	8	7.15	7.53
58.90	6	5.79	1.82
65.10	8	7.15	7.53
71.30	6	5.42	5.10
77.50	5	4.39	5.34
83.70	3	2.56	3.87
89.90	1	.82	1.55

RAYON MOYEN = 48.73
SURFACE MOYENNE = 33033.79
VOLUME MOYEN = 655328.89

ABL 27/4 12 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.35	0	.45	0.00
16.05	0	1.36	0.00
26.75	0	2.32	0.00
37.45	0	3.35	0.00
48.15	2	4.52	0.00
58.85	2	5.94	0.00
69.55	3	7.92	0.00
80.25	11	10.65	7.81
90.95	12	11.75	5.60
101.65	15	14.55	9.98
112.35	18	16.84	25.89
123.05	14	12.98	22.69
133.75	9	8.16	18.67
144.45	3	2.80	4.45
155.15	2	1.78	4.91

RAYON MOYEN = 117.53
SURFACE MOYENNE = 177832.95
VOLUME MOYEN = 7294649.87

ABL 27/4 12 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
7.90	0	.62	0.00
23.70	0	1.89	0.00
39.50	0	3.21	0.00
55.30	1	4.64	0.00
71.10	1	6.24	0.00
86.90	3	8.12	0.00
102.70	8	10.49	0.00
118.50	11	13.90	0.00
134.30	20	19.89	2.70
150.10	29	27.74	30.10
165.90	24	22.43	37.60
181.70	10	9.70	7.24
197.50	10	9.28	17.20
213.30	2	1.94	1.35
229.10	2	1.85	3.70

RAYON MOYEN = 169.86
SURFACE MOYENNE = 368363.72
VOLUME MOYEN = 21544309.52

ABL 27/4 12 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCE DE PAR
12.75	0	.52	0.00
38.25	0	1.58	0.00
63.75	0	2.66	0.00
89.25	0	3.81	0.00
114.75	0	5.06	0.00
140.25	0	6.45	0.00
165.75	2	8.06	0.00
191.25	10	10.05	0.00
216.75	9	12.72	0.00
242.25	17	16.97	1.01
267.75	23	22.62	15.28
293.25	25	24.90	4.16
318.75	35	33.35	66.03
344.25	6	5.76	9.56
369.75	2	1.90	3.96

RAYON MOYEN = 313.58
[illegible] 1243494.29

ABL 27/4 11 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
4.35	0	1.49	0.00
13.05	1	4.65	0.00
21.75	4	8.46	0.00
30.45	10	14.40	0.00
39.15	26	23.08	29.00
47.85	22	19.17	28.10
56.55	13	12.11	8.80
65.25	14	12.19	17.96
73.95	6	5.52	4.82
82.65	5	4.42	5.79
91.35	2	1.90	1.04
100.05	2	1.82	1.78
108.75	0	1.21	0.00
117.45	2	1.73	2.71
126.15	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 55.76
SURFACE MOYENNE = 43126.06
VOLUME MOYEN = 987898.58

ABL 27/4 11 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.30	0	.35	0.00
18.90	0	1.07	0.00
31.50	0	1.82	0.00
44.10	1	2.67	0.00
56.70	2	3.66	0.00
69.30	2	4.97	0.00
81.90	7	6.95	2.07
94.50	10	9.72	10.72
107.10	12	11.04	36.59
119.70	6	5.97	1.22
132.30	9	8.36	24.33
144.90	5	4.61	14.83
157.50	2	1.86	5.26
170.10	1	.96	1.37
182.70	1	.90	3.62

RAYON MOYEN = 123.36
SURFACE MOYENNE = 197877.13
VOLUME MOYEN = 8712576.90

ABL 27/4 11 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
8.25	0	.51	0.00
24.75	0	1.54	0.00
41.25	0	2.61	0.00
57.75	0	3.75	0.00
74.25	1	5.02	0.00
90.75	6	6.48	0.00
107.25	7	8.30	0.00
123.75	9	10.96	0.00
140.25	15	14.67	9.33
156.75	16	15.77	6.42
173.25	20	19.58	11.79
189.75	23	21.72	36.39
206.25	11	10.48	14.60
222.75	7	6.91	2.52
239.25	9	8.33	18.96

RAYON MOYEN = 193.70
SURFACE MOYENNE = 482114.76
VOLUME MOYEN = 32503417.28

ABL 27/4 11 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
14.60	0	.53	0.00
43.80	0	1.59	0.00
73.00	0	2.69	0.00
102.20	0	3.86	0.00
131.40	0	5.13	0.00
160.60	1	6.57	0.00
189.80	1	8.28	0.00
219.00	3	10.44	0.00
248.20	13	13.58	0.00
277.40	19	18.91	4.12
306.60	25	24.43	26.63
335.80	20	19.61	18.37
365.00	18	17.63	17.50
394.20	15	14.42	27.29
423.40	3	2.87	6.09

RAYON MOYEN = 351.99
SURFACE MOYENNE = 1577740.51

ABL 27/4 8 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.75	0	1.05	0.00
11.25	0	3.23	0.00
18.75	1	5.68	0.00
26.25	8	8.85	0.00
33.75	14	13.44	5.43
41.25	19	17.40	15.61
48.75	19	17.56	14.06
56.25	20	18.26	16.96
63.75	19	16.36	25.71
71.25	8	7.32	6.60
78.75	7	6.12	8.56
86.25	3	2.64	3.50
93.75	1	1.22	0.00
101.25	2	1.78	2.11
108.75	1	.85	1.46

RAYON MOYEN = 59.25
SURFACE MOYENNE = 47234.90
VOLUME MOYEN = 1068137.21

ABL 27/4 8 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.15	0	.56	0.00
15.45	0	1.71	0.00
25.75	0	2.91	0.00
36.05	0	4.21	0.00
46.35	0	5.69	0.00
56.65	1	7.47	0.00
66.95	1	9.84	0.00
77.25	4	13.87	0.00
87.55	21	19.54	25.46
97.85	16	15.18	14.26
108.15	15	14.44	9.86
118.45	17	15.94	18.46
128.75	14	12.45	27.14
139.05	2	1.84	2.84
149.35	1	.89	1.99

RAYON MOYEN = 110.63
SURFACE MOYENNE = 157721.06

ABL 27/4 8 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
7.55	0	.55	0.00
22.65	0	1.66	0.00
37.75	0	2.82	0.00
52.85	0	4.08	0.00
67.95	0	5.50	0.00
83.05	3	7.19	0.00
98.15	4	9.42	0.00
113.25	8	13.07	0.00
128.35	19	18.19	21.24
143.45	16	15.60	10.36
158.55	18	17.40	15.79
173.65	18	17.02	25.65
188.75	11	10.16	21.91
203.85	2	1.89	2.95
218.95	1	.92	2.10

RAYON MOYEN = 163.67
SURFACE MOYENNE = 343989.39
VOLUME MOYEN = 19566679.09

ABL 27/4 8 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
11.30	0	.61	0.00
33.90	0	1.85	0.00
56.50	0	3.13	0.00
79.10	0	4.49	0.00
101.70	0	5.99	0.00
124.30	0	7.71	0.00
146.90	1	9.77	0.00
169.50	3	12.49	0.00
192.10	9	16.86	0.00
214.70	24	23.51	15.68
237.30	24	23.37	20.24
259.90	21	20.63	11.71
282.50	23	22.14	27.45
305.10	13	12.33	21.38
327.70	2	1.89	3.54

RAYON MOYEN = 266.51
SURFACE MOYENNE = 906602.85

ABL 24/5 L 9 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.45	0	1.02	0.00
10.35	0	3.17	0.00
17.25	2	5.82	0.00
24.15	10	9.14	8.56
31.05	10	11.01	0.00
37.95	19	16.15	28.48
44.85	10	10.66	0.00
51.75	18	15.64	23.62
58.65	11	9.70	12.96
65.55	7	6.70	2.95
72.45	9	7.71	12.85
79.35	3	2.91	.85
86.25	4	3.51	4.89
93.15	1	1.77	0.00
100.05	3	2.52	4.83

RAYON MOYEN = 53.68
SURFACE MOYENNE = 40727.95
VOLUME MOYEN = 908382.64

ABL 24/5 L 9 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.25	0	.24	0.00
15.75	0	.74	0.00
26.25	0	1.25	0.00
36.75	0	1.79	0.00
47.25	0	2.39	0.00
57.75	0	3.05	0.00
68.25	2	3.85	0.00
78.75	3	4.86	0.00
89.25	2	6.43	0.00
99.75	9	8.65	12.67
110.25	9	8.78	7.96
120.75	11	10.58	15.03
131.25	12	11.01	35.25
141.75	6	5.52	17.08
152.25	3	2.66	12.01

RAYON MOYEN = 128.33
SURFACE MOYENNE = 209959.73
VOLUME MOYEN = 9233790.29

ABL 24/5 L 9 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.00	0	.40	0.00
27.00	0	1.21	0.00
45.00	0	2.05	0.00
63.00	0	2.94	0.00
81.00	0	3.92	0.00
99.00	0	5.05	0.00
117.00	3	6.41	0.00
135.00	7	8.21	0.00
153.00	11	11.19	0.00
171.00	16	15.49	19.97
189.00	14	13.64	13.95
207.00	14	13.68	12.54
225.00	15	14.37	24.28
243.00	10	9.38	23.93
261.00	2	1.86	5.37

RAYON MOYEN = 213.16
SURFACE MOYENNE = 581154.92
VOLUME MOYEN = 42721148.73

ABL 24/5 9 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
14.00	0	.46	0.00
42.00	0	1.38	0.00
70.00	0	2.33	0.00
98.00	0	3.33	0.00
126.00	0	4.41	0.00
154.00	0	5.61	0.00
182.00	2	6.99	0.00
210.00	3	8.67	0.00
238.00	9	10.82	0.00
266.00	12	13.93	0.00
294.00	18	19.66	0.00
322.00	30	29.39	30.68
350.00	27	25.82	59.25
378.00	4	3.84	7.81
406.00	1	.95	2.26

RAYON MOYEN = 344.86
SURFACE MOYENNE = 1498882.19
VOLUME MOYEN = 173322536.97

ABL 24/5 L 14 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.80	0	1.21	0.00
11.40	0	3.72	0.00
19.00	5	6.63	0.00
26.60	9	10.71	0.00
34.20	18	16.56	13.34
41.80	20	18.21	16.59
49.40	20	18.17	16.94
57.00	19	16.30	25.04
64.60	8	7.56	4.08
72.20	9	8.08	8.55
79.80	6	5.51	4.50
87.40	5	4.39	5.65
95.00	1	1.84	0.00
102.60	3	2.72	2.56
110.20	2	1.70	2.75

RAYON MOYEN = 57.13
SURFACE MOYENNE = 45371.02
VOLUME MOYEN = 1057588.88

ABL 24/5 L 14 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.85	0	.30	0.00
17.55	0	.91	0.00
29.25	0	1.56	0.00
40.95	0	2.29	0.00
52.65	0	3.20	0.00
64.35	0	4.66	0.00
76.05	7	6.44	22.66
87.75	3	4.03	0.00
99.45	5	5.37	0.00
111.15	8	7.89	4.53
122.85	11	10.04	38.92
134.55	4	3.85	6.13
146.25	4	3.91	3.70
157.95	5	4.61	15.85
169.65	2	1.80	8.20

RAYON MOYEN = 122.70
SURFACE MOYENNE = 200586.17

ABL 24/5 L 14 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
10.15	0	.39	0.00
30.45	0	1.18	0.00
50.75	0	2.00	0.00
71.05	0	2.90	0.00
91.35	1	3.93	0.00
111.65	4	5.24	0.00
131.95	7	6.92	4.05
152.25	8	7.95	2.59
172.55	10	10.22	0.00
192.85	15	14.57	20.9
213.15	14	13.56	21.4
233.45	12	11.46	26.7
253.75	6	5.69	15.1
274.05	2	2.00	.0
294.35	3	2.82	9.02

RAYON MOYEN = 222.99
SURFACE MOYENNE = 641350.76
VOLUME MOYEN = 50087068.59

ABL 24/5 L 14 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCEN DE PART.
14.90	0	.36	0.00
44.70	0	1.09	0.00
74.50	0	1.84	0.00
104.30	0	2.62	0.00
134.10	0	3.46	0.00
163.90	1	4.38	0.00
193.70	1	5.42	0.00
223.50	2	6.63	0.00
253.30	7	8.13	0.00
283.10	10	10.13	0.00
312.90	11	13.22	0.00
342.70	19	18.92	5.13
372.50	26	25.36	40.61
402.30	18	17.35	40.80
432.10	5	4.79	13.46

RAYON MOYEN = 391.15
SURFACE MOYENNE = 1929418.72
VOLUME MOYEN = 253334140.15

ABL 24/5 L 13 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.75	0	1.00	0.00
11.25	2	3.16	0.00
18.75	6	5.67	3.41
26.25	8	7.84	1.61
33.75	12	10.80	12.43
41.25	6	9.97	0.00
48.75	15	14.36	6.67
56.25	19	17.64	14.09
63.75	20	17.65	24.46
71.25	12	10.95	10.88
78.75	10	8.75	13.02
86.25	4	3.69	3.22
93.75	3	2.93	.77
101.25	4	3.84	1.64
108.75	5	4.25	7.80

RAYON MOYEN = 63.68
SURFACE MOYENNE = 56810.21
VOLUME MOYEN = 1460975.33

ABL 24/5 L 13 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCEN DE PART.
5.75	0	.48	0.00
17.25	0	1.44	0.00
28.75	0	2.44	0.00
40.25	0	3.50	0.00
51.75	0	4.67	0.00
63.25	3	6.01	0.00
74.75	6	7.63	0.00
86.25	8	9.76	0.00
97.75	5	13.16	0.00
109.25	19	18.29	15.09
120.75	20	19.28	15.23
132.25	22	20.49	32.14
143.75	14	12.80	25.46
155.25	5	4.53	9.89
166.75	1	.90	2.19

RAYON MOYEN = 132.99
SURFACE MOYENNE = 224906.32
VOLUME MOYEN = 10205446.38

ABL 24/5 L 13 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.55	0	.73	0.00
28.65	0	2.22	0.00
47.75	0	3.78	0.00
66.85	0	5.50	0.00
85.95	0	7.47	0.00
105.05	3	9.93	0.00
124.15	12	13.58	0.00
143.25	19	18.51	12.80
162.35	17	19.57	0.00
181.45	30	28.68	34.38
200.55	20	18.88	29.33
219.65	7	7.77	0.00
238.75	12	11.30	18.24
257.85	3	2.80	5.25
276.95	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 196.62
SURFACE MOYENNE = 498003.72
VOLUME MOYEN = 34256923.57

ABL 24/5 L 13 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCE DE PAR
17.50	0	.63	0.0
52.50	0	1.90	0.0
87.50	0	3.22	0.0
122.50	0	4.63	0.00
157.50	0	6.16	0.00
192.50	0	7.90	0.00
227.50	2	9.96	0.00
262.50	9	12.56	0.00
297.50	8	16.21	0.00
332.50	15	22.66	0.00
367.50	34	33.49	24.80
402.50	33	32.01	47.88
437.50	13	12.60	19.52
472.50	4	3.87	6.05
507.50	1	.96	1.76

RAYON MOYEN = 406.73
SURFACE MOYENNE = 2091634.22
VOLUME MOYEN = [illegible]

ABL 24/5 L 11 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.30	0	.65	0.00
9.90	1	2.07	0.00
16.50	4	3.71	4.48
23.10	5	4.87	2.09
29.70	7	6.79	3.26
36.30	10	9.52	7.47
42.90	14	12.21	27.83
49.50	11	9.57	22.15
56.10	8	6.51	23.09
62.70	1	1.25	0.00
69.30	2	1.75	3.92
75.90	1	.94	.97
82.50	1	.93	1.05
89.10	1	.93	1.11
95.70	1	.83	2.60

RAYON MOYEN = 48.55
SURFACE MOYENNE = 32339.86
VOLUME MOYEN = 621117.74

ABL 24/5 L 11 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
11.25	0	.62	0.00
33.75	0	1.89	0.00
56.25	0	3.21	0.00
78.75	0	4.65	0.00
101.25	1	6.27	0.00
123.75	2	8.25	0.00
146.25	5	11.00	0.
168.75	15	14.78	7.
191.25	17	16.91	3.
213.75	23	22.35	22.
236.25	20	19.47	17.
258.75	18	17.33	22.
281.25	11	10.54	15.
303.75	5	4.75	8.
326.25	1	.94	1.

RAYON MOYEN = 244.
SURFACE MOYENNE = 768775.
VOLUME MOYEN = 65538739.

ABL 24/5 L 11 ST 2 (?...)

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.95	0	.03	0.00
11.85	0	.10	0.00
19.75	0	.17	0.00
27.65	0	.24	0.00
35.55	0	.32	0.00
43.45	0	.40	0.00
51.35	0	.50	0.00
59.25	0	.60	0.00
67.15	0	.72	0.00
75.05	0	.87	0.00
82.95	0	1.06	0.00
90.85	0	1.35	0.00
98.75	0	1.88	0.00
106.65	3	2.82	29.17
114.55	3	2.57	70.83

RAYON MOYEN = 112.25
SURFACE MOYENNE = 158485.59
[illegible] = 5941699.20

ABL 24/5 L 11 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POUR(DE P
17.05	0	.55	0.00
51.15	0	1.67	0.00
85.25	0	2.83	0.00
119.35	0	4.06	0.00
153.45	0	5.41	0.00
187.55	0	6.94	0.00
221.65	1	8.76	0.00
255.75	3	11.06	0.00
289.85	3	14.31	0.00
323.95	16	20.25	0.00
358.05	30	29.39	32.55
392.15	24	23.39	32.48
426.25	14	13.57	22.87
460.35	5	4.88	6.13
494.45	3	2.89	5.97

RAYON MOYEN = 399.14
SURFACE MOYENNE = 2020897.60
[illegible]

ABL 24/5 L 6 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.60	0	1.52	0.00
10.80	0	4.93	0.00
18.00	10	8.84	8.96
25.20	9	9.74	0.00
32.40	11	15.19	0.00
39.60	26	22.84	24.41
46.80	20	18.07	14.91
54.00	18	17.21	6.07
61.20	25	20.85	32.04
68.40	6	5.16	6.50
75.60	2	2.00	.02
82.80	3	2.81	1.44
90.00	3	2.71	2.24
97.20	2	1.87	1.01
104.40	2	1.69	2.40

RAYON MOYEN = 52.30
SURFACE MOYENNE = 38429.01
VOLUME MOYEN = 820834.31

ABL 24/5 L 6 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.40	0	.28	0.00
16.20	0	.86	0.00
27.00	0	1.46	0.00
37.80	0	2.09	0.00
48.60	1	2.77	0.00
59.40	1	3.55	0.00
70.20	1	4.46	0.00
81.00	3	5.61	0.00
91.80	6	7.32	0.00
102.60	10	9.69	9.76
113.40	11	11.00	.01
124.20	17	15.71	40.72
135.00	10	9.49	16.23
145.80	9	8.05	29.84
156.60	1	.89	3.45

RAYON MOYEN = 131.41
SURFACE MOYENNE = 219354.69

ABL 24/5 L 6 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.70	0	.51	0.00
17.10	0	1.54	0.00
28.50	0	2.62	0.00
39.90	0	3.76	0.00
51.30	0	5.02	0.00
62.70	1	6.47	0.00
74.10	5	8.22	0.00
85.50	5	10.55	0.00
96.90	12	14.40	0.00
108.30	21	19.98	19.98
119.70	19	18.35	12.65
131.10	21	19.74	24.52
142.50	16	14.85	22.52
153.90	9	8.17	16.26
165.30	2	1.79	4.07

RAYON MOYEN = 132.77
SURFACE MOYENNE = 225013.03
VOLUME MOYEN = 10268023.24

ABL 24/5 L 6 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCE DE PAR
10.80	0	.36	0.00
32.40	0	1.10	0.00
54.00	0	1.85	0.00
75.60	0	2.64	0.00
97.20	0	3.49	0.00
118.80	0	4.42	0.00
140.40	0	5.46	0.00
162.00	1	6.69	0.00
183.60	0	8.19	0.00
205.20	4	10.17	0.00
226.80	4	13.12	0.00
248.40	15	18.94	0.00
270.00	29	27.97	46.64
291.60	19	17.94	48.10
313.20	2	1.88	5.26

RAYON MOYEN = 282.66
SURFACE MOYENNE = 1006054.90

ABL 24/5 A 6 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.80	0	1.05	0.00
11.40	0	3.27	0.00
19.00	6	5.81	2.00
26.60	7	8.55	0.00
34.20	14	13.01	10.39
41.80	16	14.87	11.89
49.40	18	16.39	16.99
57.00	17	14.92	21.92
64.60	10	9.19	8.53
72.20	9	8.28	7.58
79.80	8	6.94	11.15
87.40	2	2.56	0.00
95.00	4	3.57	4.53
102.60	2	1.97	.34
110.20	3	2.55	4.69

RAYON MOYEN = 59.48
SURFACE MOYENNE = 49483.32
VOLUME MOYEN = 1203991.24

ABL 24/5 A 6 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.30	0	.26	0.00
18.90	0	.78	0.00
31.50	0	1.32	0.00
44.10	0	1.92	0.00
56.70	0	2.61	0.00
69.30	0	3.48	0.00
81.90	3	4.80	0.00
94.50	7	6.73	13.31
107.10	7	6.67	16.25
119.70	6	5.91	4.37
132.30	8	7.74	12.72
144.90	9	8.31	33.50
157.50	4	3.59	19.85
170.10	0	0.00	0.00
182.70	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 131.84
SURFACE MOYENNE = 224465.38
[illegible] MOYEN = [illegible]

ABL 24/5 A 6 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.80	0	.74	0.00
29.40	0	2.26	0.00
49.00	0	3.87	0.00
68.60	0	5.68	0.00
88.20	1	7.87	0.00
107.80	4	11.06	0.00
127.40	16	15.57	11.63
147.00	16	15.54	12.33
166.60	15	14.81	5.12
186.20	18	17.46	14.61
205.80	16	15.79	5.75
225.40	20	19.28	19.57
245.00	15	14.20	21.58
264.60	5	4.72	7.70
284.20	1	.94	1.71

RAYON MOYEN = 202.73
SURFACE MOYENNE = 542148.24
VOLUME MOYEN = 39991391.71

ABL 24/5 A 6 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCEN DE PART
17.05	0	.48	0.00
51.15	0	1.46	0.00
85.25	0	2.47	0.00
119.35	0	3.53	0.00
153.45	0	4.67	0.00
187.55	0	5.93	0.00
221.65	0	7.37	0.00
255.75	2	9.11	0.00
289.85	7	11.34	0.00
323.95	10	14.64	0.00
358.05	20	19.90	5.87
392.15	26	25.76	13.56
426.25	30	29.14	48.04
460.35	13	12.68	17.91
494.45	7	6.74	14.63

RAYON MOYEN = 433.71
SURFACE MOYENNE = 2379633.09
[illegible] = 348615690.09

ABL 24/5 A 8 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
4.80	0	1.32	0.00
14.40	1	4.07	0.00
24.00	2	7.24	0.00
33.60	11	11.58	0.00
43.20	19	18.08	10.05
52.80	24	22.02	21.55
62.40	22	20.09	20.80
72.00	18	16.28	18.79
81.60	12	10.83	12.78
91.20	7	6.35	7.10
100.80	4	3.63	4.04
110.40	2	1.85	1.68
120.00	1	1.25	0.00
129.60	2	1.83	1.89
139.20	1	.88	1.32

RAYON MOYEN = 69.35
SURFACE MOYENNE = 65377.04
VOLUME MOYEN = 1778364.48

ABL 24/5 A 8 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.95	0	.18	0.00
17.85	0	.56	0.00
29.75	0	.94	0.00
41.65	0	1.35	0.00
53.55	0	1.80	0.00
65.45	0	2.30	0.00
77.35	1	2.90	0.00
89.25	2	3.65	0.00
101.15	4	4.71	0.00
113.05	5	6.63	0.00
124.95	10	9.37	34.17
136.85	7	6.72	15.25
148.75	7	6.45	29.82
160.65	3	2.82	9.82
172.55	2	1.80	10.94

RAYON MOYEN = 142.58
SURFACE MOYENNE = 258629.31
VOLUME MOYEN = [illegible]

ABL 24/5 A 8 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.55	0	.68	0.00
28.65	0	2.07	0.00
47.75	0	3.51	0.00
66.85	0	5.06	0.00
85.95	0	6.79	0.00
105.05	6	8.81	0.00
124.15	10	11.42	0.00
143.25	15	14.90	2.64
162.35	16	19.10	0.00
181.45	28	27.18	20.96
200.55	26	25.06	23.84
219.65	21	20.46	13.65
238.75	21	19.67	33.78
257.85	3	2.80	5.13
276.95	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 213.48
SURFACE MOYENNE = 581592.84
VOLUME MOYEN = 42623538.30

ABL 24/5 A 8 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCEN DE PART
16.10	0	.55	0.00
48.30	0	1.65	0.00
80.50	0	2.80	0.00
112.70	0	4.03	0.00
144.90	0	5.39	0.00
177.10	0	6.94	0.00
209.30	3	8.83	0.00
241.50	7	11.33	0.00
273.70	12	15.36	0.00
305.90	22	21.72	14.81
338.10	24	23.56	23.23
370.30	22	21.44	29.38
402.50	14	13.43	29.80
434.70	1	.99	.70
466.90	1	.96	2.08

RAYON MOYEN = 365.34
SURFACE MOYENNE = 1694368.35
[illegible]

ABL 24/5 A 5 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.90	0	.95	0.00
11.70	0	2.89	0.00
19.50	3	5.02	0.00
27.30	3	7.56	0.00
35.10	11	10.83	1.81
42.90	12	15.20	0.00
50.70	25	23.04	20.39
58.50	26	22.66	34.67
66.30	14	12.68	13.69
74.10	11	9.66	13.91
81.90	5	4.69	3.17
89.70	5	4.59	4.21
97.50	4	3.57	4.46
105.30	2	1.79	2.18
113.10	1	.85	1.51

RAYON MOYEN = 65.36
SURFACE MOYENNE = 56657.22
VOLUME MOYEN = 1380953.89

ABL 24/5 A 5 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.70	0	.39	0.00
17.10	0	1.19	0.00
28.50	0	2.02	0.00
39.90	0	2.90	0.00
51.30	0	3.86	0.00
62.70	1	4.95	0.00
74.10	1	6.25	0.00
85.50	5	7.92	0.00
96.90	3	10.47	0.00
108.30	15	14.64	8.68
119.70	18	16.90	26.84
131.10	13	12.62	9.30
142.50	15	14.10	21.88
153.90	11	10.15	20.60
165.30	5	4.48	12.69

RAYON MOYEN = 137.59
SURFACE MOYENNE = 241946.85
[illegible]

ABL 24/5 A 5 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
7.35	0	.30	0.00
22.05	0	.91	0.00
36.75	0	1.54	0.00
51.45	0	2.20	0.00
66.15	1	2.93	0.00
80.85	1	3.75	0.00
95.55	2	4.73	0.00
110.25	3	6.08	0.00
124.95	8	7.84	6.36
139.65	7	8.65	0.00
154.35	12	11.51	19.29
169.05	6	9.42	0.00
183.75	14	13.56	17.43
198.45	14	13.30	27.63
213.15	9	8.26	29.30

RAYON MOYEN = 187.01
SURFACE MOYENNE = 448152.89
VOLUME MOYEN = 28947908.51

ABL 24/5 A 5 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCE DE PAR
12.50	0	.17	0.00
37.50	0	.50	0.00
62.50	0	.85	0.00
87.50	0	1.21	0.00
112.50	0	1.60	0.00
137.50	0	2.03	0.00
162.50	1	2.54	0.00
187.50	0	3.18	0.00
212.50	4	3.97	3.75
237.50	2	4.35	0.00
262.50	5	5.60	0.00
287.50	7	8.10	0.00
312.50	12	11.56	50.78
337.50	6	5.86	16.18
362.50	5	4.75	29.28

RAYON MOYEN = 327.43
SURFACE MOYENNE = 1359660.64
[illegible]

ABL 24/5 A 4 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.30	0	.75	0.00
9.90	0	2.30	0.00
16.50	4	3.99	.08
23.10	4	6.02	0.00
29.70	9	8.85	1.65
36.30	13	12.00	10.97
42.90	13	13.44	0.00
49.50	23	19.91	33.76
56.10	15	13.13	20.45
62.70	10	8.54	15.96
69.30	4	3.83	1.82
75.90	5	4.34	7.22
82.50	2	1.97	.28
89.10	3	2.79	2.35
95.70	3	2.50	5.48

RAYON MOYEN = 56.97
SURFACE MOYENNE = 43567.73
VOLUME MOYEN = 945873.27

ABL 24/5 A 4 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.45	0	.67	0.00
28.35	0	2.03	0.00
47.25	0	3.46	0.00
66.15	0	5.01	0.00
85.05	4	6.78	0.00
103.95	3	8.96	0.00
122.85	6	12.07	0.00
141.75	17	16.73	7.43
160.65	20	19.47	14.32
179.55	20	19.47	14.23
198.45	20	19.30	18.91
217.35	16	15.27	19.76
236.25	9	8.82	4.74
255.15	10	9.50	13.53
274.05	4	3.74	7.09

RAYON MOYEN = 204.69
SURFACE MOYENNE = 544542.27
VOLUME MOYEN = 39654416.23

ABL 24/5 A 4 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.15	0	.26	0.00
18.45	0	.81	0.00
30.75	0	1.39	0.00
43.05	0	2.09	0.00
55.35	3	2.89	5.08
67.65	0	2.99	0.00
79.95	3	3.82	0.00
92.25	4	5.01	0.00
104.55	7	6.90	4.39
116.85	9	8.58	18.90
129.15	8	7.82	7.88
141.45	10	9.33	29.76
153.75	6	5.57	19.04
166.05	3	2.76	10.61
178.35	1	.90	4.34

RAYON MOYEN = 136.39
SURFACE MOYENNE = 242423.38
[illegible] =

ABL 24/5 A 4 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
16.30	0	.72	0.00
48.90	0	2.17	0.00
81.50	0	3.68	0.00
114.10	0	5.28	0.00
146.70	0	7.05	0.00
179.30	2	9.07	0.00
211.90	2	11.51	0.00
244.50	5	14.71	0.00
277.10	15	19.80	0.00
309.70	28	27.64	14.20
342.30	30	29.53	18.69
374.90	30	29.39	24.44
407.50	24	23.10	35.75
440.10	4	3.87	5.37
472.70	1	.96	1.56

RAYON MOYEN = 376.23
SURFACE MOYENNE = 1798338.39
[illegible] MOYEN = [illegible]

ABL 24/5 A 3 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.50	0	.98	0.00
10.50	0	3.03	0.00
17.50	1	5.35	0.00
24.50	7	8.49	0.00
31.50	14	13.04	9.29
38.50	17	15.22	17.19
45.50	15	13.56	13.88
52.50	13	12.55	4.40
59.50	18	15.88	20.46
66.50	12	10.36	15.90
73.50	3	4.92	0.00
80.50	8	6.86	11.02
87.50	2	1.99	.10
94.50	3	2.99	.08
101.50	5	4.20	7.69

RAYON MOYEN = 57.75
SURFACE MOYENNE = 46547.43
VOLUME MOYEN = 1094365.99

ABL 24/5 A 3 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.95	0	.30	0.00
17.85	0	.92	0.00
29.75	0	1.58	0.00
41.65	0	2.30	0.00
53.55	0	3.15	0.00
65.45	0	4.24	0.00
77.35	3	5.94	0.00
89.25	9	8.66	13.75
101.15	10	9.25	30.26
113.05	6	5.68	12.88
124.95	5	5.08	0.00
136.85	8	7.26	30.13
148.75	2	1.92	3.18
160.65	2	1.86	5.74
172.55	1	.90	4.06

RAYON MOYEN = 119.63
SURFACE MOYENNE = 186905.12
VOLUME MOYEN =

ABL 24/5 A 3 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.65	0	.75	0.00
28.95	0	2.27	0.00
48.25	1	3.92	0.00
67.55	1	5.82	0.00
86.85	2	8.41	0.00
106.15	12	11.62	10.82
125.45	11	10.98	.63
144.75	14	15.29	0.00
164.05	23	22.23	21.91
183.35	21	20.18	23.40
202.65	16	15.10	25.49
221.95	6	5.81	5.53
241.25	5	4.79	5.97
260.55	3	2.84	4.43
279.85	1	.94	1.83

RAYON MOYEN = 186.09
SURFACE MOYENNE = 454671.20
VOLUME MOYEN = 30571797.18

ABL 24/5 A 3 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCE DE PART.
15.60	0	.55	0.00
46.80	0	1.66	0.00
78.00	0	2.81	0.00
109.20	0	4.03	0.00
140.40	0	5.36	0.00
171.60	0	6.88	0.00
202.80	0	8.68	0.00
234.00	3	11.01	0.00
265.20	9	14.54	0.00
296.40	20	19.78	10.54
327.60	23	22.83	8.49
358.80	29	28.17	40.53
390.00	16	15.47	25.70
421.20	6	5.86	6.80
452.40	4	3.84	7.94

RAYON MOYEN = 369.28
SURFACE MOYENNE = 1733657.70
VOLUME MOYEN = 218374093.17

ABL 19/6 L 12 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.75	0	1.52	0.00
11.25	1	4.76	0.00
18.75	6	8.95	0.00
26.25	16	14.66	12.11
33.75	19	18.17	7.50
41.25	29	24.44	41.04
48.75	16	13.46	22.87
56.25	7	5.73	11.42
63.75	0	.75	0.00
71.25	0	.95	0.00
78.75	1	1.32	0.00
86.25	2	1.81	1.75
93.75	1	1.22	0.00
101.25	2	1.78	1.96
108.75	1	.85	1.35

RAYON MOYEN = 45.17
SURFACE MOYENNE = 28432.59
VOLUME MOYEN = 542902.65

ABL 19/6 L 12 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.10	0	.09	0.00
18.30	0	.26	0.00
30.50	0	.44	0.00
42.70	0	.63	0.00
54.90	0	.85	0.00
67.10	0	1.11	0.00
79.30	1	1.47	0.00
91.50	2	1.94	7.79
103.70	1	2.06	0.00
115.90	3	2.89	14.05
128.10	3	2.82	22.02
140.30	2	1.93	8.41
152.50	2	1.99	1.18
164.70	3	2.82	22.00
176.90	2	1.80	24.55

RAYON MOYEN = 144.88
SURFACE MOYENNE = 273094.72

ABL 19/6 L 12 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.55	0	.45	0.00
28.65	0	1.35	0.00
47.75	0	2.28	0.00
66.85	0	3.26	0.00
85.95	0	4.32	0.00
105.05	0	5.48	0.00
124.15	1	6.81	0.00
143.25	0	8.41	0.00
162.35	4	10.45	0.00
181.45	13	13.42	0.00
200.55	18	17.81	6.31
219.65	22	23.40	0.00
238.75	36	33.95	69.54
257.85	10	9.42	19.76
276.95	2	1.87	4.40

RAYON MOYEN = 241.79
SURFACE MOYENNE = 737433.33
VOLUME MOYEN = 59871939.01

ABL 19/6 L 12 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCE DE PA
17.05	0	.57	0.00
51.15	0	1.71	0.0
85.25	0	2.88	0.0
119.35	0	4.11	0.0
153.45	0	5.43	0.0
187.55	0	6.87	0.0
221.65	2	8.51	0.00
255.75	1	10.44	0.00
289.85	6	12.81	0.00
323.95	10	15.98	0.00
358.05	14	20.79	0.00
392.15	25	30.69	0.00
426.25	46	44.69	61.24
460.35	20	19.36	30.04
494.45	5	4.81	8.72

RAYON MOYEN = 442.44
SURFACE MOYENNE = 2466122.19
VOLUME MOYEN = 365579846.56

ABL 19/6 L 11 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.75	0	.91	0.00
11.25	0	2.79	0.00
18.75	1	4.86	0.00
26.25	5	7.38	0.00
33.75	7	11.12	0.00
41.25	18	16.56	15.53
48.75	19	17.71	13.87
56.25	22	18.69	35.69
63.75	8	7.67	3.58
71.25	10	8.91	11.74
78.75	6	5.43	6.13
86.25	4	3.94	.60
93.75	6	5.33	7.23
101.25	3	2.63	4.01
108.75	1	.85	1.62

RAYON MOYEN = 61.83
SURFACE MOYENNE = 51865.53
VOLUME MOYEN = 1248339.29

ABL 19/6 L 11 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.30	0	.24	0.00
18.90	0	.73	0.00
31.50	0	1.23	0.00
44.10	0	1.77	0.00
56.70	0	2.37	0.00
69.30	1	3.06	0.00
81.90	1	3.91	0.00
94.50	4	5.10	0.00
107.10	7	6.90	4.78
119.70	9	8.80	9.40
132.30	11	10.30	32.48
144.90	7	6.67	15.46
157.50	6	5.71	13.46
170.10	5	4.57	19.99
182.70	1	.90	4.43

RAYON MOYEN = 145.04
SURFACE MOYENNE = 269278.54
[illegible] 13498243.93

ABL 19/6 L 11 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.55	0	.46	0.00
28.65	0	1.39	0.00
47.75	0	2.35	0.00
66.85	0	3.37	0.00
85.95	0	4.49	0.00
105.05	0	5.77	0.00
124.15	0	7.29	0.00
143.25	8	9.23	0.00
162.35	9	12.08	0.00
181.45	17	16.87	4.65
200.55	23	22.34	23.86
219.65	22	21.06	33.88
238.75	14	13.16	30.32
257.85	3	2.80	7.28
276.95	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 221.89
SURFACE MOYENNE = 623314.59
VOLUME MOYEN = 46781843.01

ABL 19/6 L 11 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
13.75	0	.58	0.00
41.25	0	1.75	0.00
68.75	0	2.96	0.00
96.25	0	4.24	0.00
123.75	0	5.64	0.00
151.25	0	7.21	0.00
178.75	1	9.07	0.00
206.25	1	11.39	0.00
233.75	8	14.68	0.00
261.25	20	19.90	3.99
288.75	26	25.62	15.33
316.25	29	28.56	17.55
343.75	31	29.57	57.41
371.25	3	2.86	5.72
398.75	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 328.78
[illegible] 1366991.69
[illegible]

ABL 19/6 L 8 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.20	0	1.03	0.00
9.60	1	3.17	0.00
16.00	4	5.63	0.00
22.40	9	8.99	.07
28.80	15	13.71	11.31
35.20	17	15.53	12.85
41.60	19	16.86	18.79
48.00	17	14.49	21.98
54.40	9	8.09	8.00
60.80	7	7.08	0.00
67.20	12	10.04	17.18
73.60	3	3.00	.01
80.00	5	4.23	6.80
86.40	1	1.16	0.00
92.80	2	1.66	3.01

RAYON MOYEN = 50.30
SURFACE MOYENNE = 35091.73
VOLUME MOYEN = 712393.60

ABL 19/6 L 8 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
10.25	0	.57	0.00
30.75	0	1.74	0.00
51.25	0	2.96	0.00
71.75	0	4.32	0.00
92.25	2	5.90	0.00
112.75	4	7.91	0.00
133.25	11	11.06	0.00
153.75	16	15.53	17.31
174.25	15	14.73	10.00
194.75	17	16.35	23.88
215.25	12	11.66	12.46
235.75	11	10.70	11.12
256.25	10	9.43	20.64
276.75	2	1.87	4.58
297.25	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 209.17
SURFACE MOYENNE = 568049.15
VOLUME MOYEN = 42166349.02

ABL 19/6 L 8 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.40	0	.31	0.00
19.20	0	.93	0.00
32.00	1	1.58	0.00
44.80	0	2.28	0.00
57.60	1	3.08	0.00
70.40	3	4.04	0.00
83.20	2	5.31	0.00
96.00	2	7.44	0.00
108.80	11	10.41	23.77
121.60	9	8.79	8.58
134.40	11	10.29	28.50
147.20	7	6.60	16.18
160.00	5	4.62	15.14
172.80	2	1.81	7.82
185.60	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 136.17
SURFACE MOYENNE = 238123.88
VOLUME MOYEN [illegible]

ABL 19/6 L 8 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCE DE PAI
15.20	0	.55	0.0
45.60	0	1.65	0.0
76.00	0	2.80	0.00
106.40	0	4.02	0.00
136.80	0	5.37	0.00
167.20	0	6.90	0.00
197.60	1	8.76	0.00
228.00	4	11.27	0.00
258.40	15	14.93	3.38
288.80	19	18.84	7.62
319.20	23	22.66	16.53
349.60	24	23.50	24.17
380.00	20	19.31	33.12
410.40	7	6.73	13.17
440.80	1	.96	2.01

RAYON MOYEN = 356.76
SURFACE MOYENNE = 1619873.21
E[illegible]

ABL 19/6 L 4 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.60	0	.51	0.00
10.80	1	1.56	0.00
18.00	0	2.71	0.00
25.20	4	4.10	0.00
32.40	3	6.18	0.00
39.60	10	8.93	18.36
46.80	8	7.67	5.68
54.00	10	9.36	11.03
61.20	11	9.96	17.93
68.40	9	8.03	16.64
75.60	6	5.68	5.57
82.80	7	5.94	18.24
90.00	1	1.21	0.00
97.20	2	1.77	3.88
104.40	1	.84	2.68

RAYON MOYEN = 64.12
SURFACE MOYENNE = 55430.80
VOLUME MOYEN = 1351446.33

ABL 19/6 L 4 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.55	0	.14	0.00
10.65	0	.42	0.00
17.75	0	.72	0.00
24.85	0	1.03	0.00
31.95	0	1.38	0.00
39.05	0	1.79	0.00
46.15	0	2.30	0.00
53.25	1	3.02	0.00
60.35	3	4.36	0.00
67.45	7	6.08	41.67
74.55	3	2.94	2.90
81.65	4	3.65	15.90
88.75	3	2.90	4.44
95.85	4	3.54	20.78
102.95	2	1.69	14.31

RAYON MOYEN = 81.84
SURFACE MOYENNE = 86613.28
[illegible] MOYEN = 249991.[illegible]

ABL 19/6 L 4 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
10.25	0	.18	0.00
30.75	0	.55	0.00
51.25	0	.93	0.00
71.75	0	1.36	0.00
92.25	0	1.85	0.00
112.75	0	2.49	0.00
133.25	2	3.50	0.00
153.75	5	4.80	22.40
174.25	2	3.52	0.00
194.75	5	4.88	13.50
215.25	5	4.92	9.02
235.75	6	5.77	25.83
256.25	4	3.74	29.24
276.75	0	0.00	0.00
297.25	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 215.9[illegible]
SURFACE MOYENNE = 605128.8[illegible]
VOLUME MOYEN = 46144361.3[illegible]

ABL 19/6 L 4 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POUR DE P
15.90	0	.50	0.
47.70	0	1.52	0.00
79.50	0	2.57	0.00
111.30	0	3.67	0.00
143.10	0	4.85	0.00
174.90	1	6.16	0.00
206.70	2	7.65	0.00
238.50	2	9.43	0.00
270.30	4	11.69	0.00
302.10	10	14.96	0.00
333.90	20	19.89	5.46
365.70	26	25.91	4.55
397.50	36	34.94	52.64
429.30	17	16.41	29.41
461.10	4	3.84	7.94

RAYON MOYEN = 406.98
SURFACE MOYENNE = [illegible]

ABL 19/6 L 1 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.45	0	.87	0.00
10.35	1	2.66	0.00
17.25	2	4.61	0.00
24.15	1	6.91	0.00
31.05	10	9.82	1.69
37.95	13	13.58	0.00
44.85	22	20.28	16.46
51.75	24	20.92	29.49
58.65	15	13.50	14.34
65.55	12	11.28	6.87
72.45	14	11.89	20.20
79.35	4	3.63	3.58
86.25	3	2.79	1.99
93.15	3	2.60	3.83
100.05	1	.84	1.54

RAYON MOYEN = 60.39
SURFACE MOYENNE = 48332.10
VOLUME MOYEN = 1082304.56

ABL 19/6 L 1 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.05	0	.21	0.00
18.15	0	.63	0.00
30.25	0	1.07	0.00
42.35	0	1.55	0.00
54.45	1	2.09	0.00
66.55	1	2.74	0.00
78.65	1	3.65	0.00
90.75	5	4.85	8.12
102.85	5	5.35	0.00
114.95	8	7.60	21.20
127.05	7	6.59	22.10
139.15	5	4.80	10.69
151.25	5	4.80	10.54
163.35	5	4.49	27.35
175.45	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 135.31
SURFACE MOYENNE = 236458.66
E.MOYEN = [illegible]

ABL 19/6 L 1 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
10.00	0	.52	0.00
30.00	0	1.58	0.00
50.00	0	2.69	0.00
70.00	1	3.90	0.00
90.00	1	5.27	0.00
110.00	2	6.93	0.00
130.00	9	9.22	0.00
150.00	13	12.90	3.66
170.00	17	16.40	21.74
190.00	13	12.68	11.63
210.00	12	12.46	0.00
230.00	19	18.36	23.18
250.00	15	14.22	28.20
270.00	5	4.68	11.59
290.00	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 219.65
SURFACE MOYENNE = 623808.94
VOLUME MOYEN = 48159144.12

ABL 19/6 L 1 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCEN DE PART
14.90	0	.44	0.00
44.70	0	1.32	0.00
74.50	0	2.23	0.00
104.30	0	3.18	0.00
134.10	1	4.19	0.00
163.90	2	5.31	0.00
193.70	0	6.58	0.00
223.50	1	8.07	0.00
253.30	2	9.92	0.00
283.10	11	12.38	0.00
312.90	12	16.14	0.00
342.70	22	23.94	0.00
372.50	36	34.78	64.62
402.30	14	13.50	26.38
432.10	4	3.83	9.01

RAYON MOYEN = 385.73
SURFACE MOYENNE = 1874464.33
VOLUME MOYEN [illegible]

ABL 19/6 A 1 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
4.00	0	.82	0.00
12.00	1	2.52	0.00
20.00	0	4.46	0.00
28.00	7	6.79	2.75
36.00	9	8.84	2.06
44.00	11	12.28	0.00
52.00	20	18.49	19.37
60.00	21	18.72	29.32
68.00	15	13.08	24.71
76.00	7	6.32	8.76
84.00	5	4.30	9.06
92.00	1	.95	.67
100.00	1	.94	.73
108.00	1	.94	.75
116.00	1	.86	1.83

RAYON MOYEN = 64.51
SURFACE MOYENNE = 55011.22
VOLUME MOYEN = 1308546.59

ABL 19/6 A 1 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.95	0	.18	0.00
17.85	0	.55	0.00
29.75	0	.93	0.00
41.65	0	1.34	0.00
53.55	0	1.79	0.00
65.45	1	2.32	0.00
77.35	2	3.01	0.00
89.25	4	3.96	2.56
101.15	5	4.90	5.85
113.05	6	5.91	5.11
124.95	8	7.59	23.81
136.85	7	6.58	24.95
148.75	5	4.60	23.51
160.65	2	1.86	8.32
172.55	1	.90	5.89

RAYON MOYEN = 136.37
SURFACE MOYENNE = 238106.80

ABL 19/6 A 1 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.55	0	.36	0.00
28.65	0	1.07	0.00
47.75	0	1.82	0.00
66.85	0	2.60	0.00
85.95	0	3.45	0.00
105.05	0	4.39	0.00
124.15	4	5.48	0.00
143.25	1	6.82	0.00
162.35	3	8.57	0.00
181.45	10	11.26	0.00
200.55	16	15.83	7.51
219.65	21	20.42	25.51
238.75	20	18.83	51.30
257.85	5	4.71	12.83
276.95	1	.94	2.86

RAYON MOYEN = 234.55
SURFACE MOYENNE = 694774.12
VOLUME MOYEN = 54857856.64

ABL 19/6 A 1 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
16.65	0	.59	0.00
49.95	0	1.80	0.00
83.25	0	3.04	0.00
116.55	0	4.34	0.00
149.85	0	5.76	0.00
183.15	0	7.34	0.00
216.45	5	9.18	0.00
249.75	9	11.42	0.00
283.05	8	14.40	0.00
316.35	13	19.11	0.00
349.65	27	26.75	11.54
382.95	32	31.52	22.24
416.25	31	30.03	44.65
449.55	11	10.64	16.31
482.85	3	2.89	5.26

RAYON MOYEN = 410.10
SURFACE MOYENNE =

ABL 19/6 A 2 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
4.30	0	1.66	0.00
12.90	2	5.41	0.00
21.50	11	9.76	11.00
30.10	9	10.18	0.00
38.70	16	15.66	2.97
47.30	24	22.15	16.38
55.90	25	22.46	22.50
64.50	19	16.59	21.28
73.10	8	7.72	2.48
81.70	10	9.39	5.43
90.30	10	8.73	11.20
98.90	2	2.54	0.00
107.50	4	3.61	3.45
116.10	2	1.89	.96
124.70	2	1.73	2.36

RAYON MOYEN = 61.69
SURFACE MOYENNE = 54697.44
VOLUME MOYEN = 1432080.05

ABL 19/6 A 2 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.65	0	.31	0.00
19.95	0	.94	0.00
33.25	0	1.61	0.00
46.55	0	2.35	0.00
59.85	0	3.21	0.00
73.15	3	4.31	0.00
86.45	3	6.10	0.00
99.75	9	8.49	21.54
113.05	7	6.90	4.40
126.35	9	8.41	25.12
139.65	5	4.97	1.33
152.95	7	6.75	10.69
166.25	7	6.63	15.74
179.55	5	4.59	17.34
192.85	1	.91	3.85

RAYON MOYEN = 141.12
SURFACE MOYENNE = [illegible]

ABL 19/6 A 2 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.90	0	.76	0.00
29.70	0	2.32	0.00
49.50	0	3.96	0.00
69.30	0	5.78	0.00
89.10	4	7.90	0.00
108.90	7	10.63	0.00
128.70	9	14.98	0.00
148.50	22	21.30	18.62
168.30	20	19.38	16.32
188.10	18	17.55	11.88
207.90	18	17.40	15.76
227.70	15	14.50	13.29
247.50	12	11.37	16.73
267.30	4	3.78	5.74
287.10	1	.94	1.66

RAYON MOYEN = 202.0[illegible]
SURFACE MOYENNE = 532241.5[illegible]
VOLUME MOYEN = 38494154.4[illegible]

ABL 19/6 A 2 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCE DE PAR
17.05	0	.64	0.00
51.15	0	1.93	0.00
85.25	0	3.27	0.00
119.35	0	4.70	0.00
153.45	0	6.26	0.00
187.55	0	8.04	0.00
221.65	3	10.18	0.00
255.75	6	12.96	0.00
289.85	11	17.40	0.00
323.95	24	23.64	16.47
358.05	23	22.86	6.27
392.15	30	29.50	23.10
426.25	27	26.10	41.20
460.35	7	6.76	11.25
494.45	1	.96	1.72

RAYON MOYEN = 402.25
SURFACE MOYENNE = 2057435.66
[illegible] MOYEN = 282

ABL 19/6 A 3 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.80	0	1.98	0.00
11.40	7	6.14	6.99
19.00	9	8.91	.74
26.60	16	14.38	13.24
34.20	17	15.16	15.04
41.80	15	14.20	6.52
49.40	19	16.86	17.44
57.00	14	12.80	9.80
64.60	13	11.98	8.34
72.20	13	11.01	16.21
79.80	3	2.57	3.48
87.40	0	.67	0.00
95.00	1	.94	.48
102.60	1	.94	.50
110.20	1	.85	1.21

RAYON MOYEN = 48.71
SURFACE MOYENNE = 35161.50
VOLUME MOYEN = 752294.38

ABL 19/6 A 3 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.05	0	.36	0.00
18.15	0	1.10	0.00
30.25	0	1.87	0.00
42.35	0	2.73	0.00
54.45	1	3.71	0.00
66.55	1	4.95	0.00
78.65	3	6.81	0.00
90.75	10	9.66	11.54
102.85	11	10.40	20.34
114.95	9	8.69	10.42
127.05	10	9.71	9.69
139.15	12	10.82	39.68
151.25	2	1.86	4.88
163.35	1	.90	3.43
175.45	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 123.91
SURFACE MOYENNE = 198059.60
VOLUME MOYEN =

ABL 19/6 A 3 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.80	0	.89	0.00
29.40	0	2.70	0.00
49.00	0	4.63	0.00
68.60	3	6.80	0.00
88.20	2	9.47	0.00
107.80	13	12.87	3.02
127.40	15	16.35	0.00
147.00	24	23.47	12.75
166.60	27	26.17	19.88
186.20	26	24.89	26.54
205.80	18	17.00	23.85
225.40	7	6.69	7.45
245.00	4	3.73	6.51
264.60	0	0.00	0.00
284.20	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 186.36
SURFACE MOYENNE = 447612.21
VOLUME MOYEN = 29174367.78

ABL 19/6 A 3 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
17.05	0	.76	0.00
51.15	0	2.30	0.00
85.25	0	3.91	0.00
119.35	0	5.63	0.00
153.45	0	7.55	0.00
187.55	1	9.77	0.00
221.65	3	12.50	0.00
255.75	9	16.22	0.00
289.85	11	22.45	0.00
323.95	33	32.52	19.90
358.05	34	33.23	31.77
392.15	25	24.23	31.71
426.25	10	9.60	16.62
460.35	0	0.00	0.00
494.45	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 373.41
SURFACE MOYENNE = 176
VOLUME MOYEN =

ABL 19/6 A 7 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.85	0	1.02	0.00
11.55	0	3.15	0.00
19.25	0	5.63	0.00
26.95	9	8.76	2.70
34.65	11	12.71	0.00
42.35	22	19.48	27.83
50.05	18	16.00	22.0[illegible]
57.75	14	12.15	20.41
65.45	7	6.33	7.42
73.15	5	4.70	3.3[illegible]
80.85	5	4.68	3.51
88.55	5	4.58	4.60
96.25	4	3.47	5.83
103.95	1	.94	.67
111.65	1	.85	1.62

RAYON MOYEN = 57.68
SURFACE MOYENNE = 45916.24
VOLUME MOYEN = 1068659.91

ABL 19/6 A 7 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.50	0	.26	0.00
19.50	0	.77	0.00
32.50	0	1.31	0.00
45.50	0	1.90	0.00
58.50	0	2.57	0.00
71.50	0	3.36	0.00
84.50	0	4.40	0.00
97.50	3	6.05	0.00
110.50	9	8.71	14.22
123.50	10	9.40	29.42
136.50	7	6.60	19.62
149.50	5	4.81	9.27
162.50	5	4.63	18.11
175.50	2	1.81	9.36
188.50	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 138.55
[illegible] MOYENNE = 246515.40
[illegible]

ABL 19/6 A 7 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.65	0	.73	0.00
28.95	0	2.21	0.00
48.25	0	3.79	0.00
67.55	0	5.57	0.00
86.85	1	7.75	0.00
106.15	4	11.00	0.00
125.45	16	15.50	14.22
144.75	15	14.62	10.63
164.05	15	14.73	7.63
183.35	17	16.69	8.80
202.65	20	19.42	16.45
221.95	19	17.92	30.5[illegible]
241.25	6	5.59	11.6[illegible]
260.55	0	0.00	0.0[illegible]
279.85	0	0.00	0.0[illegible]

RAYON MOYEN = 191.2[illegible]
SURFACE MOYENNE = 478746.4[illegible]
VOLUME MOYEN = 32820845.7[illegible]

ABL 19/6 A 7 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCE DE PA
15.20	0	.72	0.00
45.60	0	2.19	0.00
76.00	0	3.70	0.00
106.40	0	5.31	0.00
136.80	0	7.07	0.00
167.20	0	9.07	0.00
197.60	2	11.43	0.00
228.00	5	14.44	0.00
258.40	14	18.81	0.00
288.80	26	25.86	5.18
319.20	34	33.53	17.05
349.60	37	36.08	33.25
380.00	26	24.95	37.81
410.40	4	3.86	5.19
440.80	1	.96	1.51

RAYON MOYEN = 357.29
SURFACE MOYENNE = 1616[illegible]
VOLUME MOYEN = 1953[illegible]

ABL 19/6 A 8 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.75	0	.82	0.00
11.25	1	2.52	0.00
18.75	3	4.39	0.00
26.25	5	6.65	0.00
33.75	5	9.93	0.00
41.25	16	14.98	11.91
48.75	19	16.86	25.03
56.25	14	12.84	13.59
63.75	13	11.73	14.80
71.25	10	9.19	9.44
78.75	9	7.89	12.96
86.25	4	3.66	4.03
93.75	3	2.72	3.27
101.25	2	1.87	1.46
108.75	2	1.70	3.51

RAYON MOYEN = 62.96
SURFACE MOYENNE = 53582.08
VOLUME MOYEN = 1300322.80

ABL 19/6 A 8 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
6.25	0	.22	0.00
18.75	0	.65	0.00
31.25	0	1.11	0.00
43.75	0	1.60	0.00
56.25	0	2.15	0.00
68.75	0	2.80	0.00
81.25	0	3.71	0.00
93.75	5	4.84	8.16
106.25	3	4.91	0.00
118.75	7	6.96	1.96
131.25	10	9.34	33.77
143.75	6	5.83	8.50
156.25	7	6.67	17.01
168.75	6	5.41	30.60
181.25	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 144.73
SURFACE MOYENNE = 269347.04
VOLUME MOYEN = 13552360.03

ABL 19/6 A 8 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.65	0	.44	0.00
28.95	0	1.34	0.00
48.25	0	2.27	0.00
67.55	0	3.25	0.00
86.85	0	4.33	0.00
106.15	3	5.56	0.00
125.45	7	7.08	0.00
144.75	9	8.93	2.69
164.05	9	10.26	0.00
183.35	11	13.37	0.00
202.65	18	19.54	0.00
221.95	30	28.64	49.72
241.25	17	16.05	34.67
260.55	5	4.71	10.57
279.85	1	.94	2.35

RAYON MOYEN = 232.01
SURFACE MOYENNE = 681759.66
VOLUME MOYEN = 53494942.60

ABL 19/6 A 8 ST 4

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
16.30	0	.62	0.00
48.90	0	1.86	0.00
81.50	0	3.15	0.00
114.10	0	4.51	0.00
146.70	0	5.99	0.00
179.30	0	7.63	0.00
211.90	4	9.54	0.00
244.50	6	11.87	0.00
277.10	11	14.92	0.00
309.70	16	19.42	0.00
342.30	26	28.25	0.00
374.90	43	41.93	46.78
407.50	28	26.91	47.90
440.10	3	2.88	5.33
472.70	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 393.99
SURFACE MOYENNE = 1955287.02
VOLUME MOYEN = 258023941.14

TEST LONG 67 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.55	0	.67	0.00
10.65	0	2.03	0.00
17.75	0	3.50	0.00
24.85	1	5.16	0.00
31.95	3	7.23	0.00
39.05	9	10.29	0.00
46.15	16	15.16	10.20
53.25	20	17.79	26.84
60.35	15	13.42	19.22
67.45	11	10.10	10.95
74.55	10	8.79	14.69
81.65	5	4.67	4.03
88.75	5	4.65	4.22
95.85	5	4.19	9.85
102.95	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 65.41
SURFACE MOYENNE = 56533.66
VOLUME MOYEN = 1363139.65

TEST LONG 67 ST 1 TER

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.55	0	1.18	0.00
10.65	0	3.60	0.00
17.75	0	6.19	0.00
24.85	4	9.14	0.00
31.95	9	12.78	0.00
39.05	18	17.92	.53
46.15	27	26.52	3.37
53.25	42	36.68	36.98
60.35	27	23.77	22.46
67.45	17	15.04	13.59
74.55	10	9.14	5.96
81.65	8	7.68	2.24
88.75	10	8.65	9.41
95.85	1	2.96	0.00
102.95	5	4.21	5.46

RAYON MOYEN = 64.42
SURFACE MOYENNE = 54853.06
VOLUME MOYEN = 1310113.83

TEST LONG 67 ST 1 BIS

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.55	0	.69	0.00
10.65	0	2.08	0.00
17.75	2	3.58	0.00
24.85	1	5.25	0.00
31.95	2	7.28	0.00
39.05	6	10.07	0.00
46.15	15	14.69	3.52
53.25	22	19.56	27.79
60.35	16	14.91	12.42
67.45	17	15.00	22.81
74.55	10	9.19	9.25
81.65	9	8.07	10.64
88.75	6	5.12	9.99
95.85	1	1.18	0.00
102.95	2	1.69	3.58

RAYON MOYEN = 67.44
SURFACE MOYENNE = 59606.44
VOLUME MOYEN = 1457347.17

TEST LONG 23 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.55	0	.92	0.00
10.65	0	2.82	0.00
17.75	0	4.92	0.00
24.85	2	7.46	0.00
31.95	4	11.21	0.00
39.05	18	16.32	17.10
46.15	17	16.78	2.25
53.25	28	23.59	44.79
60.35	11	10.00	10.12
67.45	10	8.69	13.34
74.55	5	4.42	5.86
81.65	3	2.59	4.20
88.75	1	.93	.71
95.85	1	.84	1.65
102.95	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 56.67
SURFACE MOYENNE = 42306.21
VOLUME MOYEN = 878722.66

TEST LONG 23 ST 1 TER

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.55	0	1.12	0.00
10.65	0	3.42	0.00
17.75	0	5.97	0.00
24.85	0	9.06	0.00
31.95	5	13.53	0.00
39.05	22	20.89	9.47
46.15	30	25.81	35.67
53.25	18	15.94	17.57
60.35	13	11.96	8.85
67.45	13	11.16	15.66
74.55	5	4.46	4.64
81.65	2	2.98	0.00
88.75	5	4.27	6.24
95.85	1	.93	.56
102.95	1	.84	1.34

RAYON MOYEN = 56.34
SURFACE MOYENNE = 42477.38

TEST LONG 23 ST 1 BIS

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.55	0	.99	0.00
10.65	0	3.04	0.00
17.75	1	5.33	0.00
24.85	2	8.15	0.00
31.95	5	12.51	0.00
39.05	21	18.88	20.70
46.15	20	18.16	17.92
53.25	20	17.15	27.81
60.35	10	8.76	12.11
67.45	4	5.47	0.00
74.55	9	7.73	12.40
81.65	2	2.97	0.00
88.75	5	4.23	7.54
95.85	0	.59	0.00
102.95	1	.84	1.53

RAYON MOYEN = 55.98
SURFACE MOYENNE = 42375.38

TEST LONG 20 ST 1

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.55	0	1.01	0.00
10.65	0	3.09	0.00
17.75	0	5.41	0.00
24.85	1	8.26	0.00
31.95	6	12.59	0.00
39.05	21	19.22	17.14
46.15	23	20.29	26.08
53.25	18	15.37	25.35
60.35	7	8.14	0.00
67.45	14	11.74	21.77
74.55	3	2.80	1.93
81.65	3	2.79	1.99
88.75	3	2.56	4.23
95.85	0	.59	0.00
102.95	1	.84	1.52

RAYON MOYEN = 55.29
SURFACE MOYENNE = 40961.58
VOLUME MOYEN = 862225.22

TEST LONG 20 ST 1 TER

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.55	0	.79	0.00
10.65	0	2.42	0.00
17.75	1	4.19	0.00
24.85	3	6.28	0.00
31.95	9	9.13	0.00
39.05	14	13.46	5.99
46.15	19	17.45	17.23
53.25	20	17.73	25.22
60.35	15	12.96	22.67
67.45	7	6.63	4.16
74.55	8	7.32	7.60
81.65	7	6.19	8.97
88.75	4	3.43	6.37
95.85	1	.84	1.80
102.95	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 60.57
SURFACE MOYENNE = 48697.69
VOLUME MOYEN = 1006748.44

TEST LONG 20 ST 1 BIS

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
3.55	0	1.69	0.00
10.65	0	5.17	0.00
17.75	0	9.00	0.00
24.85	5	13.60	0.00
31.95	13	20.09	0.00
39.05	32	30.67	7.31
46.15	45	39.27	31.37
53.25	31	27.32	20.15
60.35	21	19.88	6.12
67.45	26	22.09	21.41
74.55	8	7.35	3.55
81.65	7	6.51	2.68
88.75	7	6.03	5.31
95.85	2	1.77	1.25
102.95	1	.84	.86

RAYON MOYEN = 57.82
SURFACE MOYENNE = 44582.97
VOLUME MOYEN = 1000000.00

TEST LONG 74 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.15	0	.47	0.00
15.45	0	1.43	0.00
25.75	0	2.41	0.00
36.05	0	3.46	0.00
46.35	0	4.59	0.00
56.65	0	5.86	0.00
66.95	3	7.35	0.00
77.25	3	9.20	0.00
87.55	6	11.72	0.00
97.85	6	16.09	0.00
108.15	24	22.68	23.72
118.45	21	19.74	22.69
128.75	17	16.15	15.35
139.05	16	14.56	25.95
149.35	6	5.32	12.29

RAYON MOYEN = 126.73
SURFACE MOYENNE = 204342.11
VOLUME MOYEN = 8845907.53

TEST LONG 74 ST 2 TER

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.15	0	.43	0.00
15.45	0	1.29	0.00
25.75	0	2.18	0.00
36.05	0	3.13	0.00
46.35	0	4.15	0.00
56.65	0	5.29	0.00
66.95	0	6.62	0.00
77.25	5	8.27	0.00
87.55	6	10.51	0.00
97.85	12	14.40	0.00
108.15	21	19.62	27.08
118.45	15	14.88	2.43
128.75	22	20.68	25.81
139.05	18	16.17	35.75
149.35	4	3.54	8.93

RAYON MOYEN = 128.44
SURFACE MOYENNE = 209743.63
VOLUME MOYEN = 9183566.18

TEST LONG 74 ST 2 BIS

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCEN DE PART
5.15	0	.45	0.00
15.45	0	1.37	0.00
25.75	0	2.32	0.00
36.05	0	3.33	0.00
46.35	0	4.43	0.00
56.65	0	5.68	0.00
66.95	0	7.16	0.00
77.25	4	9.06	0.00
87.55	6	11.99	0.00
97.85	17	16.39	11.60
108.15	18	17.14	16.22
118.45	17	16.62	7.28
128.75	22	20.31	32.05
139.05	13	11.84	22.06
149.35	5	4.43	10.80

RAYON MOYEN = 125.57
SURFACE MOYENNE = 201248.32
VOLUME MOYEN = 8677281.74

TEST LONG 50 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.15	0	.52	0.00
15.45	0	1.58	0.00
25.75	0	2.69	0.00
36.05	1	3.90	0.00
46.35	1	5.27	0.00
56.65	4	6.93	0.00
66.95	4	9.25	0.00
77.25	13	12.71	5.49
87.55	16	15.24	14.56
97.85	16	15.86	2.68
108.15	24	21.76	42.77
118.45	11	10.09	17.40
128.75	6	5.50	9.59
139.05	3	2.72	5.33
149.35	1	.89	2.17

RAYON MOYEN = 119.49
SURFACE MOYENNE = 153937.26
VOLUME MOYEN = 5859233.09

TEST LONG 50 ST 2 TER

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.15	0	.43	0.00
15.45	0	1.29	0.00
25.75	0	2.18	0.00
36.05	0	3.12	0.00
46.35	0	4.14	0.00
56.65	1	5.29	0.00
66.95	2	6.64	0.00
77.25	5	8.33	0.00
87.55	10	10.75	0.00
97.85	15	14.82	3.50
108.15	20	18.65	26.78
118.45	13	14.03	0.00
128.75	22	20.39	32.09
139.05	14	12.79	24.04
149.35	6	5.32	13.60

RAYON MOYEN = 127.43
[illegible] MOYENNE = 206925.40

TEST LONG 50 ST 2 BIS

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCEN DE PART.
5.15	0	1.04	0.00
15.45	0	3.16	0.00
25.75	0	5.37	0.00
36.05	2	7.76	0.00
46.35	3	10.45	0.00
56.65	7	13.64	0.00
66.95	6	17.75	0.00
77.25	24	24.10	0.00
87.55	35	33.63	12.97
97.85	39	37.72	12.06
108.15	48	43.65	41.15
118.45	24	21.53	23.39
128.75	7	6.53	4.49
139.05	5	4.48	4.87
149.35	1	.89	1.08

RAYON MOYEN = 119.52
SURFACE MOYENNE = 152921.78
VOLUME MOYEN = [illegible]

TEST LONG 22 ST 2

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.15	0	.34	0.00
15.45	0	1.03	0.00
25.75	0	1.74	0.00
36.05	0	2.48	0.00
46.35	0	3.29	0.00
56.65	2	4.18	0.00
66.95	1	5.21	0.00
77.25	6	6.48	0.00
87.55	7	8.28	0.00
97.85	11	10.65	8.14
108.15	11	10.89	2.56
118.45	13	14.23	0.00
128.75	22	20.77	29.01
139.05	19	17.35	38.84
149.35	8	7.09	21.45

RAYON MOYEN = 134.13
SURFACE MOYENNE = 228478.94
VOLUME MOYEN = 10415654.80

TEST LONG 22 ST 2 TER

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.15	0	.42	0.00
15.45	0	1.27	0.00
25.75	0	2.15	0.00
36.05	0	3.08	0.00
46.35	0	4.08	0.00
56.65	0	5.20	0.00
66.95	1	6.51	0.00
77.25	3	8.13	0.00
87.55	4	10.42	0.00
97.85	14	13.68	6.30
108.15	16	15.65	6.90
118.45	20	19.77	4.62
128.75	29	26.30	53.35
139.05	11	10.00	19.82
149.35	4	3.54	9.02

RAYON MOYEN = 128.81
SURFACE MOYENNE = 210418.30
VOLUME MOYEN = 9193705.65

TEST LONG 22 ST 2 BIS

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
5.15	0	.37	0.00
15.45	0	1.12	0.00
25.75	0	1.90	0.00
36.05	0	2.72	0.00
46.35	0	3.61	0.00
56.65	3	4.61	0.00
66.95	3	5.79	0.00
77.25	5	7.25	0.00
87.55	9	9.32	0.00
97.85	13	12.90	2.21
108.15	18	16.71	29.23
118.45	11	11.56	0.00
128.75	18	16.95	23.90
139.05	15	13.60	31.74
149.35	5	4.43	12.92

RAYON MOYEN = 127.98
SURFACE MOYENNE = 208736.77
VOLUME MOYEN = 9149287.49

TEST LONG 75 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.55	0	.59	0.00
28.65	0	1.79	0.00
47.75	0	3.04	0.00
66.85	0	4.40	0.00
85.95	0	5.93	0.00
105.05	1	7.79	0.00
124.15	1	10.36	0.00
143.25	14	13.75	7.84
162.35	15	15.28	0.00
181.45	23	22.61	12.06
200.55	28	26.57	44.46
219.65	14	13.22	24.18
238.75	5	4.70	9.39
257.85	1	.93	2.08
276.95	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 203.15
SURFACE MOYENNE = 526018.48
VOLUME MOYEN = 36582377.81

TEST LONG 75 ST 3 BIS

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.35	0	.98	0.00
28.05	0	2.95	0.00
46.75	0	5.02	0.00
65.45	0	7.23	0.00
84.15	6	9.70	0.00
102.85	12	12.58	0.00
121.55	12	16.16	0.00
140.25	19	21.07	0.00
158.95	24	29.47	0.00
177.65	45	43.84	20.72
196.35	47	44.19	50.33
215.05	16	15.49	9.18
233.75	14	13.24	13.65
252.45	5	4.66	6.12
271.15	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 202.73
SURFACE MOYENNE = 522099.90

TEST LONG 75 ST 3 TER

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.55	0	.57	0.00
28.65	0	1.71	0.00
47.75	0	2.91	0.00
66.85	0	4.19	0.00
85.95	0	5.60	0.00
105.05	0	7.24	0.00
124.15	2	9.24	0.00
143.25	5	11.91	0.00
162.35	13	16.28	0.00
181.45	24	23.50	15.39
200.55	27	25.94	32.59
219.65	20	18.97	31.48
238.75	9	8.46	16.43
257.85	2	1.87	4.12
276.95	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 212.26
SURFACE MOYENNE = 571283.40

TEST LONG 47 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
12.05	0	.89	0.00
36.15	0	2.73	0.00
60.25	3	4.78	0.00
84.35	6	7.31	0.00
108.45	11	10.94	2.05
132.55	16	15.69	11.14
156.65	19	18.31	24.96
180.75	15	14.44	20.47
204.85	11	10.87	4.78
228.95	14	13.27	26.44
253.05	4	3.84	5.94
277.15	2	1.88	4.22
301.25	0	0.00	0.00
325.35	0	0.00	0.00
349.45	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 190.14
SURFACE MOYENNE = 476546.27
VOLUME MOYEN = 33087556.29

TEST LONG 47 ST 3 TER

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.55	0	.75	0.00
28.65	0	2.28	0.00
47.75	0	3.87	0.00
66.85	0	5.58	0.00
85.95	0	7.50	0.00
105.05	0	9.75	0.00
124.15	1	12.57	0.00
143.25	7	16.54	0.00
162.35	12	23.86	0.00
181.45	36	34.42	37.83
200.55	24	23.06	22.38
219.65	18	17.40	14.33
238.75	15	14.00	23.86
257.85	1	.93	1.60
276.95	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 206.09
SURFACE MOYENNE = 540790.89
VOLUME MOYEN = 38140253.56

TEST LONG 47 ST 3 BIS

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART
12.05	0	1.92	0.00
36.15	0	5.88	0.00
60.25	4	10.27	0.00
84.35	10	15.65	0.00
108.45	21	23.68	0.00
132.55	37	36.13	14.92
156.65	41	39.33	28.49
180.75	29	28.07	15.98
204.85	25	24.49	8.79
228.95	27	25.48	25.97
253.05	5	4.78	3.85
277.15	2	1.88	1.99
301.25	0	0.00	0.00
325.35	0	0.00	0.00
349.45	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 186.03
SURFACE MOYENNE = 454031.29
VOLUME MOYEN = 30604535.91

TEST LONG 32 ST 3

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.55	0	.62	0.00
28.65	0	1.89	0.00
47.75	0	3.21	0.00
66.85	0	4.63	0.00
85.95	0	6.22	0.00
105.05	0	8.09	0.00
124.15	4	10.44	0.00
143.25	7	13.74	0.00
162.35	17	19.80	0.00
181.45	30	28.72	36.88
200.55	21	20.10	26.02
219.65	14	13.46	15.74
238.75	10	9.39	17.48
257.85	2	1.87	3.88
276.95	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 205.41
SURFACE MOYENNE = 537154.11
VOLUME MOYEN = 37758380.64

TEST LONG 32 ST 3 TER

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.55	0	.60	0.00
28.65	0	1.80	0.00
47.75	0	3.06	0.00
66.85	0	4.40	0.00
85.95	0	5.90	0.00
105.05	1	7.63	0.00
124.15	3	9.76	0.00
143.25	10	12.63	0.00
162.35	16	17.39	0.00
181.45	26	25.44	16.52
200.55	29	27.63	40.40
219.65	17	16.24	22.52
238.75	10	9.30	20.57
257.85	0	0.00	0.00
276.95	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 209.55
SURFACE MOYENNE = 556367.22
VOLUME MOYEN = 39503402.45

TEST LONG 32 ST 3 BIS

RAYON	Nobs	Ncorr	POURCENT DE PART.
9.55	0	1.14	0.00
28.65	0	3.46	0.00
47.75	0	5.91	0.00
66.85	0	8.59	0.00
85.95	4	11.68	0.00
105.05	10	15.54	0.00
124.15	21	20.97	.47
143.25	30	29.79	3.60
162.35	41	39.21	30.44
181.45	29	28.40	10.24
200.55	33	31.67	22.60
219.65	24	22.64	23.17
238.75	8	7.44	9.47
257.85	0	0.00	0.00
276.95	0	0.00	0.00

RAYON MOYEN = 192.59
SURFACE MOYENNE = 475965.38
VOLUME MOYEN = [illegible]

TABLEAU III : Données des rayons moyens
pour les prélèvements de terrain, pour chaque stade.

	N°	STADE I Rayon Moyen	STADE II Rayon Moyen	STADE III Rayon Moyen	STADE IV Rayon Moyen
19/6 LIVES	1	60,39	135,31	219,65	385,73
	4	64,12	81,84	215,99	406,98
	8	50,30	136,17	209,17	356,76
	11	61,83	145,04	221,89	328,78
	12	45,17	144,88	241,79	442,44
19/6 AMPSIN	1	64,51	136,37	234,55	410,10
	2	61,69	141,12	202,01	402,25
	3	48,71	123,91	186,36	373,41
	7	57,68	138,55	191,28	357,29
	8	62,96	144,73	232,01	393,99
24/5 LIVES	6	52,30	131,41	132,77	282,66
	9	53,68	128,33	213,16	344,86
	11	48,45	112,25	244,43	399,14
	13	63,68	132,99	196,62	406,73
	14	53,13	122,70	222,99	391,15
24/5 AMPSIN	3	57,75	119,63	186,09	369,28
	4	56,97	136,39	204,69	376,23
	5	65,36	137,59	187,01	327,43
	6	59,48	131,84	202,73	433,71
	8	69,35	142,58	213,48	365,34

	N°	STADE I Rayon Moyen	STADE II Rayon Moyen	STADE III Rayon Moyen	STADE IV Rayon Moyen
25/4 LIVES	3	63,57	142,91	205,66	-
	5	49,55	126,07	171,80	258,06
	7	65,4	132,19	181,81	243,48
	9	69,44	124,36	169,82	244,36
	13	41,58	121,70	185,11	-
27/4 AMPSIN	11	57,76	123,36	193,70	351,99
	18	54,25	152,03	195,77	332,28
	12	48,73	117,53	169,88	313,58
	24	63,38	131,13	175,10	279,72
	8	59,25	110,63	163,67	266,51

6/9 LIVES	8	63,36	-	-	-
	10	56,69	-	-	-
	15	64,95	-	-	-
	33	55,85	-	-	-
	34	57,53	-	-	-
7/9 AMPSIN	4	48,43	119,72	152,09	-
	12	52,48	103,67	-	-
	13	55,23	114,76	155,19	-
	14	47,00	112,33	146,44	-
	15	60,15	118,76	-	-

	N°	STADE I Rayon Moyen	STADE II Rayon Moyen	STADE III Rayon Moyen	STADE IV Rayon Moyen
18/7 LIVES	4	44,13	98,01	128,88	-
	5	50,13	107,24	169,78	394,08
	9	62,50	118,59	108,53	-
	11	48,68	93,04	125,15	217,48
	22	47,15	107,71	155,97	283,63
20/7 AMPSIN	7	54,56	-	-	-
	10	50,28	86,89	82,79	-
	22	57,00	-	-	-
	24	54,67	93,60	116,45	226,68
	31	60,58	-	-	-

TABLEAU IV : Résultats des comptages effectués sur les échantillons des mois de septembre à juillet, pour les quatres stades, les follicules en résorption et les follicules ovulés.

PROPORTIONS

JUILLET

		N°	STADE 1	STADE 2	STADE 3	STADE 4	Résorption	Ovulation
18/7		22	513	42	120	125	15	20
	A	9	289	87	9	0	131	248
	M	5	234	26	90	184	4	11
	O	4	892	102	35	0	11	40
	N	11	401	56	16	1	73	65
	T							
20/7		24	798	67	28	13	87	82
	A	31	1000	-	-	-	-	-
	V	22	1000	-	-	-	-	-
	A	7	1000	-	-	-	-	-
	L	10	912	30	14	-	22	24

SEPTEMBRE

		N°	STADE 1	STADE 2	STADE 3	STADE 4	Résorption	Ovulation
6/9		34	1000	-	-	-	-	-
	A	33	1000	-	-	-	-	-
	M	15	1000	-	-	-	-	-
	O	10	1000	-	-	-	-	-
	N	8	1000	-	-	-	-	-
	T							
7/9		15	810	223	-	-	-	-
	A	14	725	82	202			
	V	13	751	123	146	-	-	-
	A	12	854	143	-	-	-	-
	L	4	834	136	164	-	-	-

AVRIL

		N°	STADE 1	STADE 2	STADE 3	STADE 4	Résorption	Ovulation
25/4		3	490	149	225	-	-	-
	A	5	360	55	105	191	-	-
	M	7	513	121	325	75	-	-
	O	9	628	95	242	59	-	-
	N T	13	487	92	317	-	-	-
27/4		11	572	46	241	156	-	-
	A	18	548	89	171	187	1	-
	V	12	509	139	197	194	-	-
	A	24	494	89	213	205	-	-
	L	8	531	101	231	180	30	-

MAI

		N°	STADE 1	STADE 2	STADE 3	STADE 4	Résorption	Ovulation
24/5		6	456	118	205	91	-	-
	A	9	342	58	109	196	-	-
	M	11	237	7	198	216	-	-
	O	13	298	49	168	229	-	-
	N T	14	483	37	82	125	-	-
			1816	269	762	857		
24/5		3	526	72	16	205	200	-
	A	4	419	77	194	316	-	-
	V	5	747	95	56	28	23	72
	A	6	498	117	163	272	-	-
	L	8	533	44	227	208	1	-
			2723	405	656	1029	224	72

JUIN

		N°	STADE 1	STADE 2	STADE 3	STADE 4	Résorption	Ovulation
19/6	AMONT	1	560	87	106	384	-	-
		4	357	59	67	307	1	-
		8	576	53	169	419	-	-
		11	500	45	175	282	-	55
		12	464	28	251	262	6	-
19/6	AVAL	1	427	55	144	225	2	-
		2	424	86	141	249	3	-
		3	453	73	175	276	9	-
		7	529	87	71	283	7	-
		8	361	61	149	336	-	-