

**LA REPRODUCTION DE L'ATHERINE
ATHRINA BOYERI RISSO, 1810
EN MILIEUX MARIN ET LAGUNAIRE**

par
Monia TRABELSI ** et Fredj KARTAS **

Accepté : Juin 1989

ملخص

تمت دراسة تناسل مجموعتين من سمك «الشركاوا» واحدة متأتية من سواحل المنستير والأخرى من بحيرة الإشكل . واحتوت هذه الدراسة من ناحية على تحليل التغيرات النسبية . العددية بين الجنسين في الزمن وحسب قامة السمكة ومن ناحية أخرى على تحديد الدورة الجنسية وعلى أول نضج جنسي . وفي جميع المجالات تبين وجود فوارق بين المجموعتين البحرية والبحيرية .

RESUME

Les auteurs ont étudié la sexualité et la reproduction de deux populations d'athérines, l'une provenant du secteur marin de Monastir et l'autre du lac Ichkeul. Les variations du sex-ratio dans le temps et en fonction de la taille des poissons ont été analysées. La taille de première maturité sexuelle a été déterminée et le déroulement du cycle sexuel a été décrit. Des divergences ont été mises en évidence entre les athérines marines et lagunaires.

ABSTRACT

The authors have studied the sexuality and the reproduction of two sand smelt populations. The first originates from the marine sector of Monastir and the second from the Ichkeul Lake. The sex-ratio variation in relation to time and fish size have been analysed. The size of first sexual maturity has been determined and the process of the sexual cycle has been described. Some divergences have been noticed between marine and lagoonal sand smelts.

Mots clés : Athérine / reproduction / Monastir / Lac Ichkeul.

I — INTRODUCTION

Jusqu'aux années soixante, les travaux sur la reproduction de l'athérine *Atherine boyeri* se limitaient à des observations générales sur la saison de fraie. Depuis, des études qualitatives et quantitatives suivies dans le temps, portant sur les gonades mais associant aussi le foie et l'embonpoint ont vu le jour : lagune de Venise (Boscolo, 1970), étang du Prévost (Kohler, 1976), bassin d'Arcachon

** Laboratoire de Biologie et d'Ecologie littorale, Faculté des Sciences de Tunis. Campus Universitaire 1060 Tunis.

(Castel *et al.*, 1977), étangs de Canet et Leucate (Siokou, 1977; Marfin 1981), étang du Bourdigou (Marfin, 1981), lagune de Bardaouil (Gon et Ben Tuvia, 1983) et côtes sud de la Grande Bretagne (Henderson et Bamber, 1987).

En Tunisie aucune étude n'a été réalisée sur ce thème et ce malgré l'abondance de cette espèce sur le littoral marin et dans les lagunes. Dans le présent travail, l'accent sera mis sur les variations du sex-ratio dans le temps et en fonction de la taille, la première maturité sexuelle et le cycle reproducteur des athérines marines et lagunaires.

Pour cela 2400 individus, de longueur totale comprise entre 35 et 108 mm ont été examinés. La moitié d'entre eux provient du secteur marin de Monastir et l'autre du lac Ichkeul. Ils ont été pêchés durant l'année 1985-1986 et conservés dans une solution de formol à 10 %.

II — PROPORTIONS NUMERIQUES DES SEXES

Chez l'athérine, les sexes sont séparés et aucun cas d'hermaphrodisme n'a été signalé dans la littérature ichthyologique ni rencontré par nous-mêmes lors de nos observations.

La reconnaissance des sexes qui n'est possible avec certitude qu'après dissection de l'animal peut se faire aisément à l'œil nu durant l'époque de reproduction mais nécessite l'emploi d'une loupe binoculaire en dehors de cette période.

Les proportions numériques des sexes ou sex-ratios sont exprimées de deux manières : le rapport du nombre de mâles sur celui des femelles ($Sr 1 = M/F$) et le rapport en pourcentage du nombre des mâles sur le nombre total des mâles et des femelles ($Sr 2 = M.100/M + F$).

Nous analysons dans les paragraphes suivants les valeurs du sex-ratio dans les échantillons pris globalement dans chacun des milieux. Nous procédons ensuite à l'étude des variations du sex-ratio en fonction de la taille des individus et des saisons et nous replaçons enfin nos propres résultats dans le cadre biogéographique de l'espèce.

1 — Valeurs du sex-ratio sur l'ensemble des captures

Sur un total de 1200 individus provenant des côtes de Monastir, nous avons dénombré 611 femelles et 589 mâles, ce qui correspond respectivement à 50,92 % et 49,08 %. Cette apparente supériorité des femelles n'est pas significative comme l'indique la valeur du $X^2 = 0,40$.

Quant aux 1200 individus du lac Ichkeul, ils se répartissent en 977 femelles et 223 mâles soit en pourcentages respectifs 81,42 % et 18,58 %. L'écart entre ces deux valeurs, hautement significatif ($X^2 = 473,76$), met en évidence une écrasante dominance des femelles sur les mâles.

Les résultats obtenus pour les deux milieux sont incomparables et aucune interprétation plausible ne pourrait être avancée en l'état actuel de nos connaissances pour expliquer une telle disparité dans la répartition numérique globale des sexes des athérines marines et lagunaires.

2 — Variations saisonnières du sex-ratio

Si l'on considère l'athérine de Monastir (Tabl. 1, Fig. 1), on constate que seules les valeurs du X_2 des mois d'août (10,24), d'octobre (4,84) et de

TABLEAU N° 1
Variations des proportions numériques des sexes
de l'athérine marine en fonction des mois

| Mois | ♀ | ♂ | X_2 | Sr_1 | Sr_2 |
|-------|-----|-----|-------|--------|--------|
| J | 50 | 50 | 0 | 1,00 | 50 |
| F | 56 | 44 | 1,44 | 0,79 | 44 |
| M | 47 | 53 | 0,36 | 1,13 | 53 |
| A | 46 | 54 | 0,64 | 1,17 | 54 |
| M | 42 | 58 | 2,56 | 1,38 | 58 |
| J | 46 | 54 | 0,64 | 1,17 | 54 |
| J | 55 | 45 | 1,00 | 0,82 | 45 |
| A | 66 | 34 | 10,24 | 0,52 | 34 |
| S | 47 | 53 | 0,36 | 1,13 | 53 |
| O | 61 | 39 | 4,84 | 0,64 | 39 |
| N | 59 | 41 | 3,24 | 0,69 | 41 |
| D | 36 | 64 | 7,84 | 1,78 | 64 |
| Total | 611 | 589 | 0,40 | 0,96 | 49,08 |

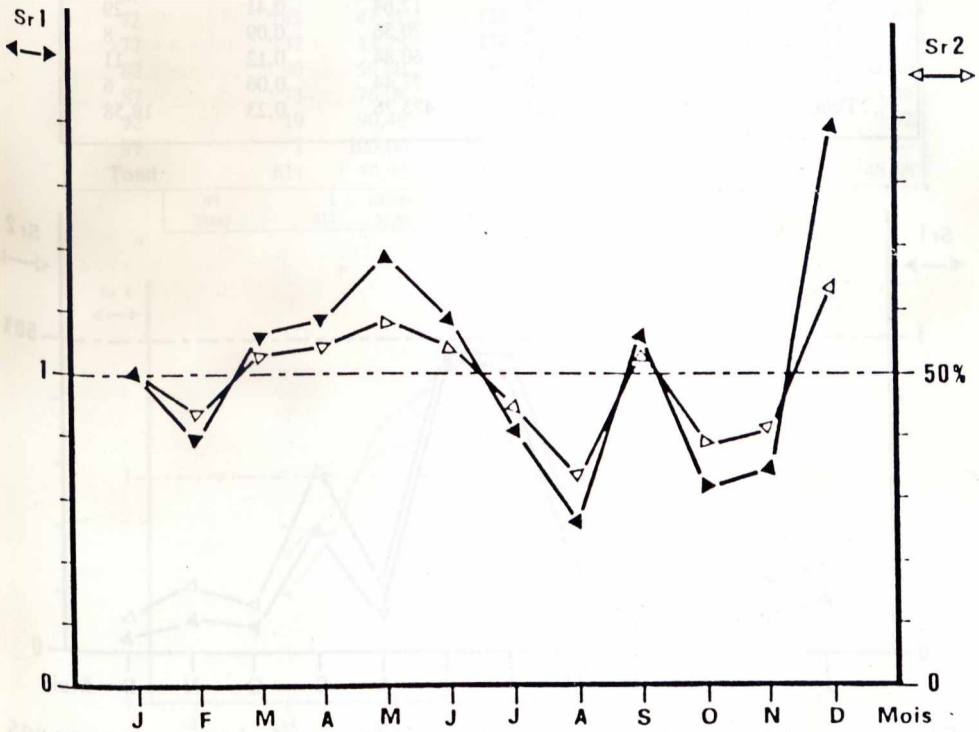


Fig. 1 - Variations des proportions numériques des sexes de l'athérine marine en fonction des mois.

décembre (7,84) montrent une différence significative entre le nombre des mâles et des femelles. Ces dernières l'emportent sur les mâles durant août et octobre. L'inverse se produit en décembre. Pendant le reste de l'année, les valeurs du X^2 sont inférieures à la valeur limite de signification.

Chez l'athérine de l'Ichkeul (Tabl. 2, Fig. 2), il existe une dominance constante des femelles sur les mâles exception faite de juin et juillet durant

TABLEAU N° 2
Variations des proportions numériques des sexes
de l'athérine lagunaire en fonction des mois

| Mois | ♀ | ♂ | X^2 | Sr_1 | Sr_2 |
|-------|-----|-----|--------|--------|--------|
| J | 85 | 15 | 49,00 | 0,18 | 15 |
| F | 89 | 11 | 60,84 | 0,12 | 11 |
| M | 93 | 7 | 73,96 | 0,08 | 7 |
| A | 91 | 9 | 67,24 | 0,10 | 9 |
| M | 79 | 21 | 33,64 | 0,27 | 21 |
| J | 53 | 47 | 0,36 | 0,89 | 47 |
| J | 52 | 48 | 0,16 | 0,92 | 48 |
| A | 89 | 11 | 60,84 | 0,12 | 11 |
| S | 71 | 29 | 17,64 | 0,41 | 29 |
| O | 92 | 8 | 70,56 | 0,09 | 8 |
| N | 89 | 11 | 60,84 | 0,12 | 11 |
| D | 94 | 6 | 77,44 | 0,06 | 6 |
| Total | 977 | 223 | 473,76 | 0,23 | 18,58 |

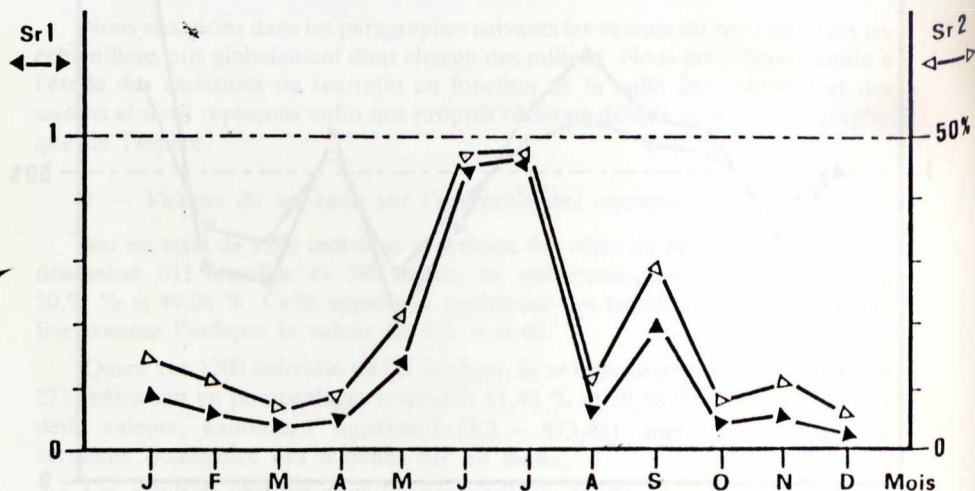


Fig. 2 - Variations des proportions numériques des sexes de l'athérine lagunaire en fonction des mois.

lesquels nous assistons à une égalité numérique des sexes; le nombre des femelles restant quand même au-dessus de 50 %. Au cours des autres mois, le pourcentage des femelles varie entre 71 et 94 %.

3 — Variations du sex-ratio en fonction de la taille des individus

Dans le domaine marin (Tabl. 3, Fig. 3), les athérines mâles dominent en nombre dans les petites classes de taille, les femelles étant proportionnellement

TABLEAU N° 3

Variations des proportions numériques des sexes de l'athérine marine en fonction de la taille du poisson (LT en mm).

| Classes de tailles (mm) | ♀ | | ♂ | | X ₂ | Sr ₁ | Sr ₂ |
|-------------------------|-----|--------|-----|--------|----------------|-----------------|-----------------|
| | N | % | N | % | | | |
| 42 | — | — | 2 | 100,00 | 2,00 | — | 100,00 |
| 47 | 2 | 66,67 | 1 | 33,33 | 0,33 | 0,50 | 33,33 |
| 52 | 4 | 57,14 | 3 | 42,86 | 0,14 | 0,75 | 42,86 |
| 57 | 18 | 45,00 | 22 | 55,00 | 0,40 | 1,22 | 55,00 |
| 62 | 40 | 42,11 | 55 | 57,89 | 2,37 | 1,38 | 57,89 |
| 67 | 84 | 38,18 | 136 | 61,82 | 12,29 | 1,62 | 61,82 |
| 72 | 143 | 47,51 | 158 | 52,49 | 0,75 | 1,10 | 52,49 |
| 77 | 137 | 53,73 | 118 | 46,27 | 1,42 | 0,86 | 46,27 |
| 82 | 90 | 56,60 | 69 | 43,40 | 2,77 | 0,77 | 43,40 |
| 87 | 73 | 76,04 | 23 | 23,96 | 26,04 | 0,32 | 23,96 |
| 92 | 19 | 90,48 | 2 | 9,52 | 13,76 | 0,11 | 9,52 |
| 97 | 1 | 100,00 | — | — | 1,00 | — | — |
| Total | 611 | 50,92 | 589 | 49,08 | 0,40 | 0,96 | 49,08 |

| | | | | | | | |
|-------|-----|--------|-----|-------|------|------|-------|
| 97 | 1 | 100,00 | — | — | 1,00 | — | — |
| Total | 611 | 50,92 | 589 | 49,08 | 0,40 | 0,96 | 49,08 |

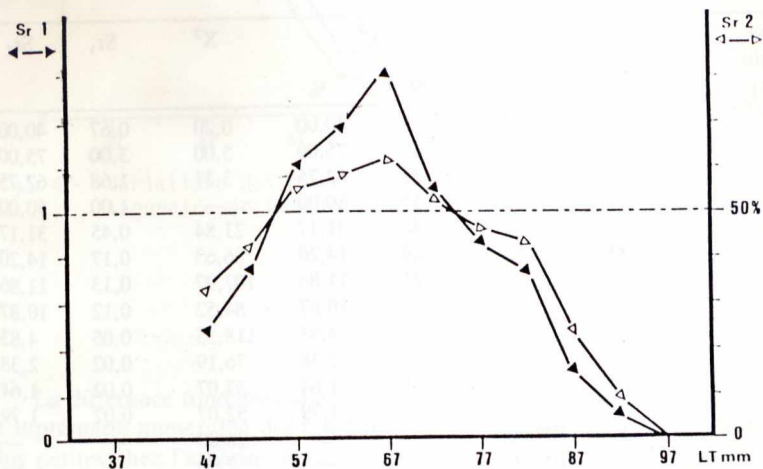


Fig. 3 - Variations des proportions numériques des sexes de l'athérine marine en fonction de la taille du poisson (LT en mm).

plus nombreuses dans les plus grandes classes. Ainsi dans la tranche de taille comprise entre 42 et 72 mm nous dénombrons 668 individus répartis en 377 mâles et 291 femelles soit respectivement 56,44 % et 43,56 % avec un $X^2 = 11,07$. Dans l'intervalle de taille 77-97 mm, on compte sur un total de 532 athérines, 320 femelles et 212 mâles soit 60,15 % et 39,85 % avec un $X^2 = 21,92$ mettant en évidence une nette dominance des femelles. En fait dans cet intervalle considéré, le nombre des femelles ne cesse de croître régulièrement aux dépens de celui des mâles passant successivement de 57,65 % à 71,03 % puis à 81,48 % et enfin 100 % pour la classe de taille 97 mm.

Cette répartition numérique des sexes en fonction de la taille pourrait être attribuée à deux causes essentielles : une croissance plus rapide et une longévité plus grande des femelles. Ceci explique que le gros de l'effectif de ces dernières se trouve décalé vers les grandes classes de taille. Les mâles en revanche, du fait de leur faible croissance, se trouvent groupés dans les petites classes.

Les mêmes observations peuvent être faites pour l'athérine de l'Ichkeul (Tabl. 4, Fig. 4) chez laquelle on observe un tassement des individus mâles dans les petites classes de taille, les femelles se trouvant en nombre plus élevé dans les grandes classes. En effet entre 37 et 52 mm nous comptons 186 individus qui se répartissent en 104 mâles et 82 femelles soit respectivement 55,91 % et 44,09 % avec un $X^2 = 2,60$. Dans l'intervalle de taille compris entre 57 et 107 mm, l'effectif qui atteint 1014, est composé de 895 femelles et 119 mâles, ce qui donne respectivement 88,26 % et 11,74 %. Le test de $X^2 = 593,86$ met en évidence une dominance très nette des femelles. En fait les mâles ne semblent pas dépasser une longueur moyenne de 92 mm. Les trente individus dont la taille est comprise entre 97 et 107 mm sont toutes des femelles.

TABLEAU N° 4

Variations des proportions numériques des sexes de l'athérine lagunaire en fonction de la taille du poisson (LT en mm)

| Classe de taille (mm) | ♀ | | ♂ | | X ² | Sr ₁ | Sr ₂ |
|-----------------------|-----|--------|-----|-------|----------------|-----------------|-----------------|
| | N | % | N | % | | | |
| 37 | 3 | 60,00 | 2 | 40,00 | 0,20 | 0,67 | 40,00 |
| 42 | 5 | 25,00 | 15 | 75,00 | 5,00 | 3,00 | 75,00 |
| 47 | 19 | 37,25 | 32 | 62,75 | 3,31 | 1,68 | 62,75 |
| 52 | 55 | 50,00 | 55 | 50,00 | — | 1,00 | 50,00 |
| 57 | 106 | 68,83 | 48 | 31,17 | 21,84 | 0,45 | 31,17 |
| 62 | 145 | 85,80 | 24 | 14,20 | 86,63 | 0,17 | 14,20 |
| 67 | 156 | 88,14 | 21 | 11,86 | 102,97 | 0,13 | 11,86 |
| 72 | 123 | 89,13 | 15 | 10,87 | 84,52 | 0,12 | 10,87 |
| 77 | 138 | 95,17 | 7 | 4,83 | 118,35 | 0,05 | 4,83 |
| 82 | 82 | 97,82 | 2 | 2,38 | 76,19 | 0,02 | 2,38 |
| 87 | 60 | 98,36 | 1 | 1,64 | 57,07 | 0,02 | 1,64 |
| 92 | 55 | 98,21 | 1 | 1,79 | 52,07 | 0,02 | 1,79 |
| 97 | 26 | 100,00 | — | — | 26,00 | — | — |
| 102 | 2 | 100,00 | — | — | 2,00 | — | — |
| 107 | 2 | 100,00 | — | — | 2,00 | — | — |
| Total | 977 | 81,42 | 223 | 18,58 | 473,76 | 0,23 | 18,58 |

La différence fondamentale entre les athérines marines et lagunaires est que la suprématie numérique des femelles est plus accusée et se produit à des tailles plus petites chez l'athérine lagunaire. En effet, dans le milieu lagunaire, dès la classe 57 mm, le pourcentage des mâles ne cesse de décroître graduellement pour atteindre des valeurs nulles à 97 mm.

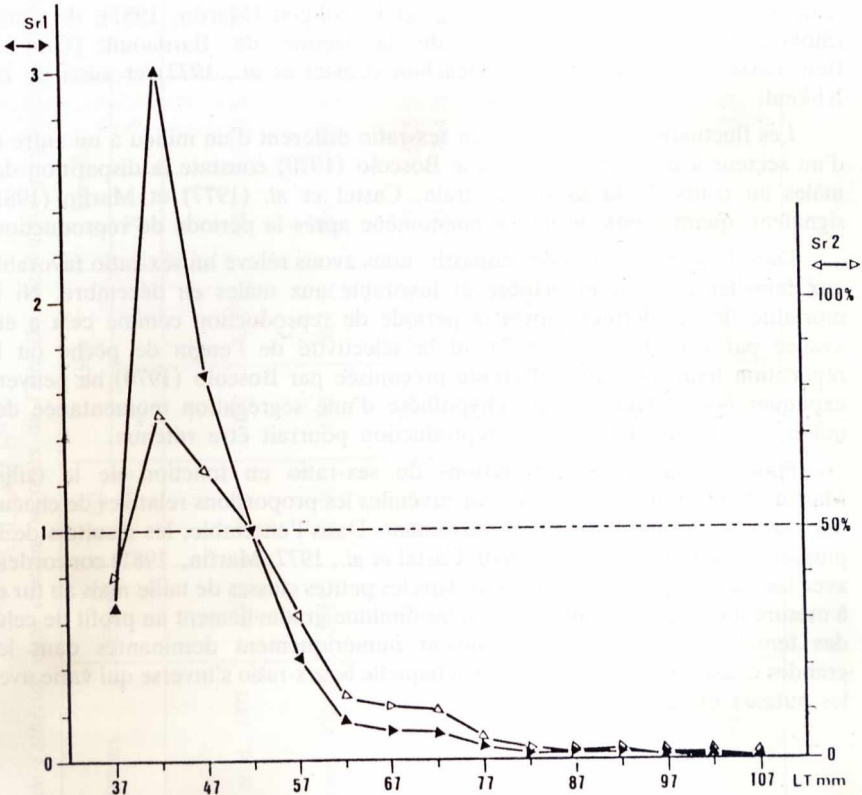


Fig. 4 - Variations des proportions numériques des sexes de l'athérine lagunaire en fonction de la taille du poisson (LT en mm).

La différence fondamentale entre les athérines marines et lagunaires est que la suprématie numérique des femelles est plus accusée et se produit à des tailles plus petites chez l'athérine lagunaire. En effet, dans le milieu lagunaire, dès la classe 57 mm, le pourcentage des mâles ne cesse de décroître graduellement pour atteindre des valeurs nulles à 97 mm.

4 — Comparaison Biogéographique

Les valeurs du sex-ratio de l'athérine fournies pour différents secteurs méditerranéens et atlantiques et que nous avons récapitulées dans le tableau 5, sont très hétérogènes mais se résument soit en une égalité numérique des sexes, c'est le cas de l'athérine de la lagune de Venise (Boscolo, 1970), de l'étang du Prévost (Kohler, 1976), de l'étang de Leucate (Siokou, 1977 et Marfin, 1981) et rappelons-le, du secteur de Monastir, soit en une supériorité numérique des femelles et c'est l'exemple de l'étang du Bourdigou (Marfin, 1981), de Canet (Siokou, 1977 et Marfin, 1981), de la lagune de Bardaouil (Gon et Ben Tuvia, 1983), du bassin d'Arcachon (Castel *et al.*, 1977) et aussi du lac Ichkeul.

Les fluctuations saisonnières du sex-ratio diffèrent d'un milieu à un autre et d'un secteur à un autre. Tandis que Boscolo (1970) constate la disparition des mâles au cours de la saison de fraie, Castel *et al.* (1977) et Marfin (1981) signalent, quant à eux, le même phénomène après la période de reproduction.

Dans le secteur marin de Monastir, nous avons relevé un sex-ratio favorable aux femelles en août et octobre et favorable aux mâles en décembre. Ni la mortalité de ces derniers après la période de reproduction comme cela a été avancé par Castel *et al.* (1977), ni la sélectivité de l'engin de pêche ou la répartition bathymétrique différente préconisée par Boscolo (1970) ne peuvent expliquer nos résultats. Seule l'hypothèse d'une ségrégation momentanée des mâles et des femelles après la reproduction pourrait être retenue.

Pour ce qui est des variations du sex-ratio en fonction de la taille, Marfin (1981) a montré que chez les juvéniles les proportions relatives de chacun des sexes ne diffèrent pas significativement. Dans l'ensemble, les résultats de la plupart des auteurs (Boscolo, 1970; Castel *et al.*, 1977; Marfin, 1981) concordent avec les nôtres : les mâles dominent dans les petites classes de taille mais au fur et à mesure qu'ils grandissent leur nombre diminue graduellement au profit de celui des femelles, lesquelles se retrouvent numériquement dominantes dans les grandes classes. C'est plutôt la taille à laquelle le sex-ratio s'inverse qui varie avec les auteurs et les milieux.

III — TAILLE DE PREMIERE MATURETE SEXUELLE

Cette taille est déterminée d'après l'observation macroscopique de la gonade. Généralement on considère comme mûrs les ovaires bien développés qui occupent la quasi totalité de la cavité abdominale et dont les ovules, visibles à l'œil nu, sont expulsés par simple pression sur les flancs du poisson, et les testicules, d'un blanc laiteux, dont le volume remplit la majeure partie de l'abdomen.

Le traitement statistique des observations biologiques permet de définir une taille moyenne de première maturité sexuelle. Celle-ci pouvant être la longueur à laquelle 50 % des individus sont mûrs (Conand, 1977) ou bien la taille à laquelle 100 % des individus sont mûrs (Fontana et Pianet, 1973 et Stequert, 1976).

Pour ce qui concerne les échantillons d'athérines des côtes tunisiennes analysés, nous n'avons pas eu l'occasion d'observer au sein d'une classe de taille

TABLEAU N° 5

Variations du sex-ratio de l'athérine dans certains secteurs de l'aire de distribution géographique de l'espèce

| Secteurs | Auteurs | Effectif | T. ext. (LT mm) | Mâles | | Femelles | | M / F | X ² | Ecart à 50 % |
|--|-----------------------|----------|--------------------|-------|--------|----------|--------|-------|----------------|-----------------|
| | | | | N | % | N | % | | | |
| — Golfe de Gascogne Etangs du Bassin d'Arcachon | Castel et al., 1977 | 2539 | 40-85 | 1092 | 43,0% | 1447 | 57,0 % | 0,75 | 49,64 | ++ |
| — Haute Adriatique Lagune de Venise | Boscolo, 1970 | 8642 | 32-118 | 4346 | 50,3 % | 4296 | 49,7 % | 1,01 | 0,29 | N.S. |
| — Médit. nord-occidentale Etang de Canet | Marfin, 1981 | 805 | 34-67 | 326 | 40,5 % | 479 | 59,5 % | 0,68 | 29,08 | ++ |
| Etang du Bourdigou | Marfin, 1981 | 3692 | 34-87 | 1092 | 29,6 % | 2600 | 70,4 % | 0,42 | 615,94 | ++ |
| Etang de Leucate | Marfin, 1981 | 1147 | 23-80 | 544 | 47,4 % | 603 | 52,6 % | 0,90 | 3,03 | N.S. |
| Etang du Prévost | Kohler, 1976 | 1153 | 40-100 | 605 | 52,3 % | 548 | 47,5 % | 1,10 | 2,82 | N.S. |
| — Médit. sud-orientale Lagune de Bardaouil | Gon et Ben Tuvia 1983 | 430 | 29-65 | 158 | 36,8 % | 272 | 63,2 % | 0,58 | 30,22 | ++ |
| — Médit. sud-centrale Lac Ichkeul (Tunisie) | Présent travail | 1200 | 37-107 | 223 | 18,6 % | 977 | 81,4 % | 0,23 | 473,76 | ++ |
| Secteur marin de Monastir (Tunisie) | Présent travail | 1200 | 42-97 | 589 | 49,1 % | 611 | 50,9 % | 0,96 | 0,40 | N.S. |

ou dans un intervalle de taille donné des individus mûrs et d'autres qui ne l'étaient pas. Tous les spécimens étaient mûrs au moment de la période de reproduction. Celle-ci, comme nous le verrons plus tard, varie selon qu'il s'agit du milieu marin ou lagunaire.

En milieu marin, nous avons rencontré des femelles mûres de mars à juillet. La plus petite femelle mature a été capturée en mai, elle mesurait 63 mm (LT), pesait 1,68 g et avait un ovaire de 0,18 g. Le plus petit mâle mûr mesurait 55 mm (LT), il pesait 1,20 g et avait un testicule de 0,05 g.

En milieu lagunaire, nous avons trouvé des femelles à ovaire développé de janvier à fin août. La plus petite femelle mature rencontrée a été pêchée en juillet; elle mesurait 39 mm de longueur totale, pesait 0,25 g et possédait un ovaire de 0,03 g. Le plus petit mâle, récolté également en juillet, mesurait 35 mm, pesait 0,33 g et avait un testicule de 0,01 g.

Malgré l'absence dans nos échantillons d'individus immatures durant la période de reproduction — ce qui nous empêche de nous prononcer avec certitude — il est très vraisemblable que toutes les valeurs que nous avons rapportées ci-dessus soient bien celles des véritables tailles de première maturité ou du moins ne s'en écartent pas beaucoup. A ces tailles, les individus sont âgés d'un an environ. Ainsi l'athérine se reproduit au cours de la saison de ponte qui suit juste celle qui l'a vu naître.

Dans un même milieu la taille de première maturité est plus élevée chez les femelles que chez les mâles et est toujours, quel que soit le sexe, plus faible en milieu lagunaire qu'en milieu marin. Ce phénomène n'est pas propre aux athérines. Kartas (1981) a montré chez l'alose, que les individus des populations lagunaires se reproduisent pour la première fois à une taille beaucoup plus petite que celle des aloses migratrices.

Pour les populations d'athérines du Roussillon, Marfin (1981) qui retient comme critère la taille à laquelle 50 % des individus sont mûrs, trouve des valeurs comprises entre 46 et 55 mm LS (53-64 mm LT) pour les mâles et entre 48 et 58 mm LS (56-67 mm LT) pour les femelles. Ces données mettent en évidence une légère différence entre les sexes et sont dans l'ensemble très proches de celles que nous avons obtenues en milieu marin. La valeur de la taille de première maturité sexuelle que citent Gon et Ben Tuvia (1983) pour l'athérine de la lagune de Bardaouil est égale à 34 mm LS (39,5 mm LT) et est comparable à ce que nous avons trouvé pour l'athérine de l'Ichkeul.

IV — CYCLE DE REPRODUCTION

Pour appréhender le cycle sexuel de l'athérine, suivre les processus de maturation des gonades et délimiter la période de ponte, nous avons analysé en fonction du temps l'évolution du rapport gonadosomatique ($R.G.S. = Wg. 100/Wv$) du rapport hépatosomatique ($R.H.S. = Wf. 100/Wv$) et du coefficient de condition ($Kcv = Wv. 100/LT^3$). Wg = poids des gonades en gramme, Wf = poids du foie en gramme, Wv = poids vide du corps en gramme et LT = longueur totale du poisson en mm.

1 — Les gonades

La glande sexuelle de l'athérine est unique. Seul l'ovaire droit se développe et devient fonctionnel. Selon Aru (1968), le gauche, qui se présente sous forme de crête génitale chez l'embryon de 5 mm, s'atrophie en raison de l'extension de l'intestin. Cette glande est localisée, chez les deux sexes, dans la moitié postérieure de la cavité abdominale mais peut s'étendre antérieurement atteignant le foie pendant l'époque de maturité.

Chez la femelle adulte, l'ovaire se présente, à la loupe, sous forme d'une masse cylindrique d'aspect granuleux dû à la présence d'ovocytes enrobés dans une enveloppe ovarienne transparente tachetée de points noirs. En pleine période de maturation, il devient volumineux suite au développement des ovocytes et sa paroi acquiert une couleur noire intense. Après la ponte, il apparaît flasque tout en gardant sa forme et sa couleur.

Le testicule, de couleur blanchâtre, a une forme caractéristique de rognon lobulé et profondément échancré, il est plus ou moins aplati et épouse la forme de l'intestin. Sa morphologie varie peu au cours du cycle sexuel, seul son volume augmente mais reste dans tous les cas inférieur, pour les individus d'une même taille, à celui de l'ovaire.

2 — Variations du R.G.S.

Le suivi dans le temps du rapport gonadosomatique permet de mettre en évidence au cours du cycle sexuel les phases d'inactivité de la gonade et d'élaboration et d'émission des produits sexuels.

— Milieu marin

Chez les femelles de la population marine de Monastir, la période de maturation se caractérise par un important et régulier accroissement du R.G.S. qui débute en février et surtout en mars et se poursuit jusqu'à juin. Au cours de cette période de quatre à cinq mois, le R.G.S. passe de 0,506 pour atteindre son maximum 8,826 (Tab. 6, Fig. 5).

La période de ponte s'étale sur trois mois au plus; elle débute en juin et semble se poursuivre jusqu'en août ou le R.G.S. chute brutalement à 0,518. La plus forte intensité d'émission des ovocytes a lieu en juillet.

Enfin succède la phase de restauration de la gonade et de repos sexuel qui s'étend sur une longue période de six mois allant d'août à janvier, durant laquelle le R.G.S. est au plus bas, sa valeur oscillant entre 0,518 et 0,020.

Les mâles (Tabl. 6, Fig. 5) suivent une évolution cyclique approximativement identique à celle des femelles. Toutefois le plein développement du testicule précède d'un mois celui de l'ovaire. Il en résulte que la période de maturation sexuelle se trouve ramenée à trois-quatre mois, débutant en février (R.G.S. = 0,204) et surtout en mars et s'achevant en mai avec un R.G.S. maximum de 4,306.

Mais contrairement aux femelles, la période d'émission des spermatozoïdes est plus précoce et plus étalée d'un mois environ, puisqu'elle débute en mai et s'achève comme pour les femelles en juillet (R.G.S. = 0,998) et août

TABLEAU N° 6
*Evolution du rapport gonadosomatique (R.G.S.)
 en fonction des mois chez l'athérine marine*
n : effectif; \bar{x} : moyenne; s : écart type

| Mois | | J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D |
|----------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Femelles | n | 50 | 56 | 47 | 46 | 42 | 46 | 55 | 66 | 47 | 61 | 59 | 36 |
| | \bar{x} | 0,261 | 0,506 | 3,567 | 4,697 | 6,933 | 8,826 | 2,943 | 0,518 | 0,198 | 0,020 | 0,087 | 0,087 |
| | s | 0,300 | 0,253 | 1,459 | 2,021 | 3,141 | 3,146 | 2,441 | 0,191 | 0,214 | 0,076 | 0,168 | 0,203 |
| Mâles | n | 50 | 44 | 53 | 54 | 48 | 54 | 45 | 34 | 53 | 39 | 41 | 64 |
| | \bar{x} | 0,021 | 0,204 | 2,835 | 3,657 | 4,306 | 2,924 | 0,998 | 0,102 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,012 |
| | s | 0,084 | 0,264 | 0,902 | 1,068 | 1,163 | 1,216 | 0,573 | 0,186 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,068 |

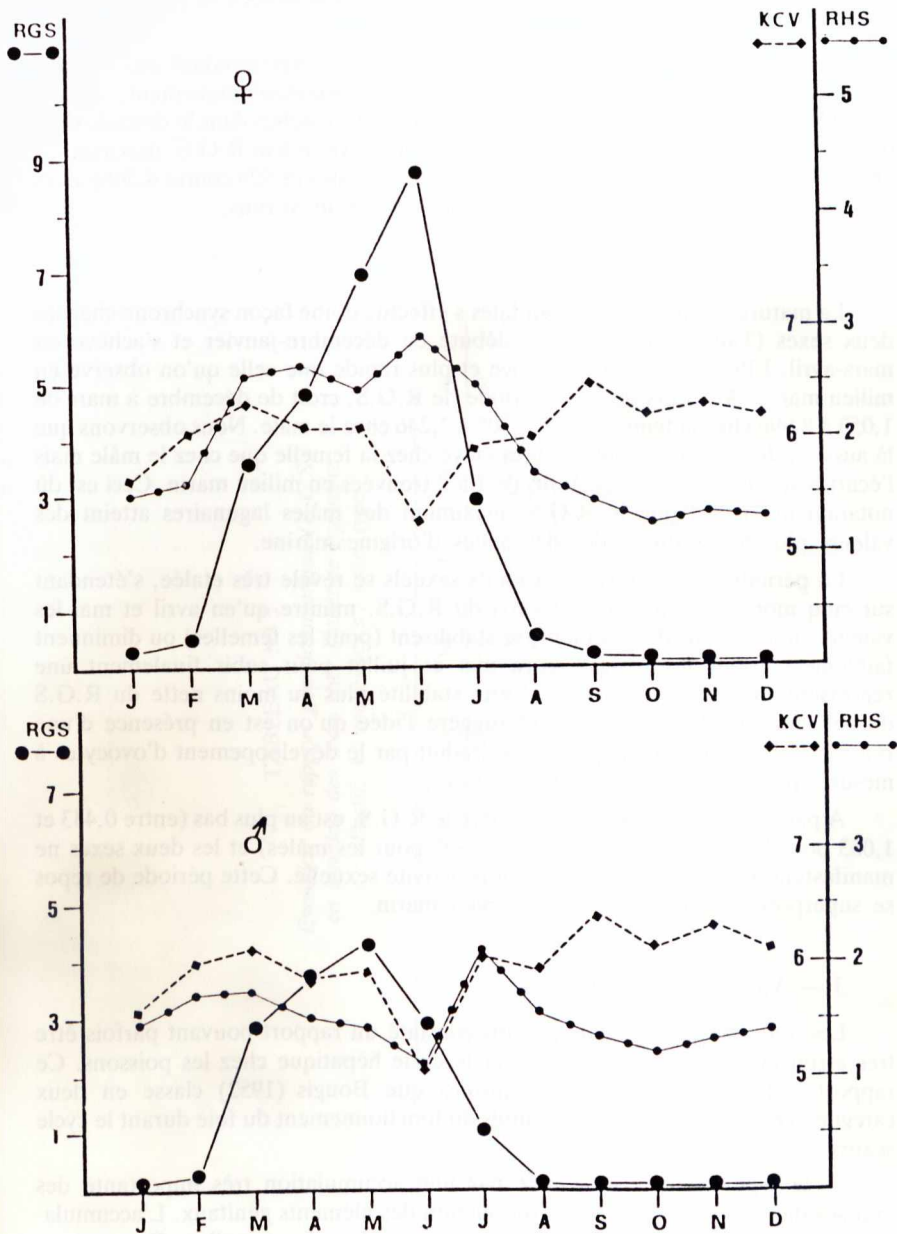


Fig. 5 - Evolution du rapport gonadosomatique (R.G.S.), du rapport hépatosomatique (R.H.S.) et du facteur de condition (Kcv) chez l'athérine marine.

(R.G.S. = 0,102). L'intensité d'émission des spermatozoïdes se produit essentiellement en juin.

Au cours des six mois suivants (août-janvier) correspondant aux saisons automnale et hivernale, les testicules ne font voir, macroscopiquement, aucune activité. Outre ces légères différences entre mâles et femelles dans le déroulement des principales phases d'activité gonadique, on relève que le R.G.S. maximal est deux fois plus élevé chez les femelles que chez les mâles (8,826 contre 4,306) alors que les R.G.S. minimums en période de repos sont voisins.

— Milieu lagunaire

La maturation des glandes génitales s'effectue d'une façon synchrone chez les deux sexes (Tabl. 7, Fig. 6); elle débute en décembre-janvier et s'achève en mars-avril. Elle est donc plus précoce et plus rapide que celle qu'on observe en milieu marin. Au cours de cette période, le R.G.S. croît de décembre à mars de 1,053 à 8,996 chez la femelle et de 0,305 à 7,246 chez le mâle. Nous observons que là aussi, le R.G.S. maximum est plus élevé chez la femelle que chez le mâle mais l'écart n'atteint pas les proportions de 1 à 2 trouvées en milieu marin. Ceci est dû notamment au fait que le R.G.S. maximum des mâles lagunaires atteint des valeurs plus fortes que celles des mâles d'origine marine.

La période d'émission des produits sexuels se révèle très étalée, s'étendant sur cinq mois (mars-juillet). Le suivi du R.G.S. montre qu'en avril et mai les valeurs chutent considérablement, se stabilisent (pour les femelles) ou diminuent faiblement (pour les mâles) entre mai et juillet pour subir finalement une régression spectaculaire en août. Cette stabilité plus ou moins nette du R.G.S. durant les mois de mai-juin-juillet suggère l'idée qu'on est en présence d'une reprise de l'activité gonadique qui se traduit par le développement d'ovocytes à mesure que ceux plus mûrs sont expulsés.

A partir d'août et jusqu'en décembre le R.G.S. est au plus bas (entre 0,443 et 1,053 pour les femelles et inférieur à 0,305 pour les mâles) et les deux sexes ne manifestent macroscopiquement aucune activité sexuelle. Cette période de repos se superpose à celle observée en milieu marin.

3 — Variations du R.H.S.

Les auteurs ont depuis longtemps constaté un rapport pouvant parfois être très étroit entre le cycle gonadique et le cycle hépatique chez les poissons. Ce rapport s'effectue selon des mécanismes que Bougis (1952) classe en deux catégories extrêmes liées aux modalités du fonctionnement du foie durant le cycle sexuel.

— le type *Gadus* «caractérisé par une accumulation très importante des graisses dans le foie précédant la production des éléments génitaux. L'accumulation se produit aussi bien dans les mâles que dans les femelles. Ces graisses accumulées sont ensuite mobilisées et transférées aux gonades au cours de la maturation»;

— le type *Mullus* «où le foie des femelles ne fonctionne que comme un transformateur des graisses, qu'il mobilise et rend aptes à l'édification du vitellus.

TABLEAU N° 7
 Evolution du rapport gonadosomatique (R.G.S.)
 en fonction des mois chez l'athérine lagunaire
 n : effectif; \bar{x} : moyenne; s : écart type

| Mois | | J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D |
|----------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Femelles | n | 85 | 89 | 93 | 91 | 79 | 53 | 52 | 89 | 71 | 92 | 89 | 94 |
| | \bar{x} | 3,300 | 5,728 | 8,996 | 7,465 | 4,565 | 4,807 | 4,970 | 0,788 | 0,443 | 0,837 | 0,884 | 1,053 |
| | s | 1,853 | 2,477 | 2,943 | 2,484 | 3,055 | 3,003 | 2,365 | 0,781 | 0,527 | 0,266 | 0,323 | 0,341 |
| Mâles | n | 15 | 11 | 7 | 9 | 21 | 47 | 48 | 11 | 29 | 8 | 11 | 6 |
| | \bar{x} | 3,253 | 3,726 | 7,246 | 5,122 | 3,219 | 2,863 | 2,771 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,305 |
| | s | 1,842 | 0,939 | 1,663 | 1,309 | 0,911 | 1,341 | 1,215 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,346 |

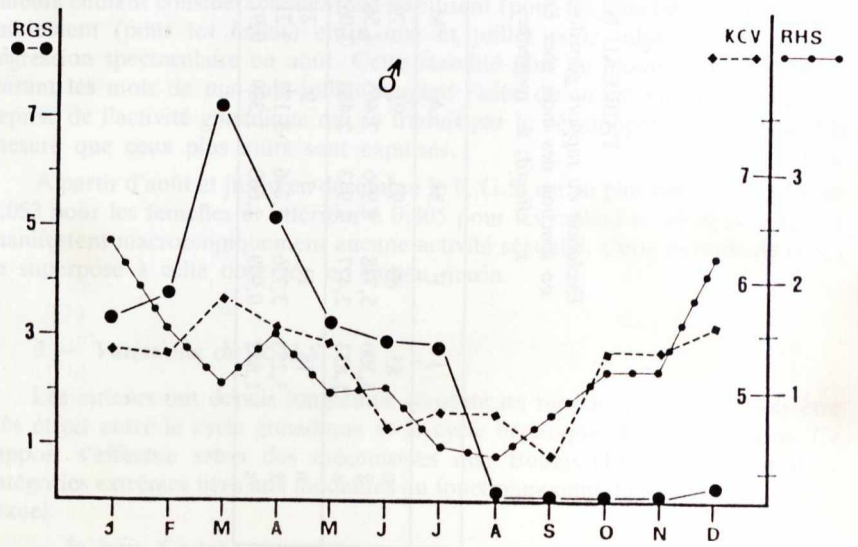
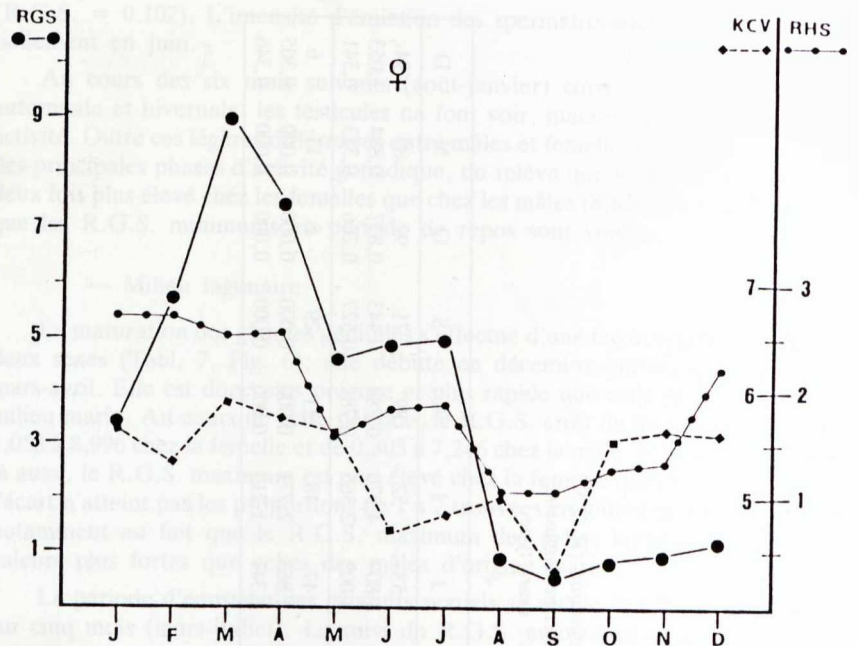


Fig. 6 - Evolution du rapport gonadosomatique (R.G.S.), du rapport hépatosomatique (R.H.S.) et du facteur de condition (Kcv) chez l'athérine lagunaire.

Les mâles se comportant bien différemment des femelles, leur foie montrant une sorte d'antagonisme avec les testicules».

— Milieu marin

Les variations saisonnières du R.H.S. chez les athérines femelles (Tabl. 8, Fig. 5) sont de grande amplitude oscillant du simple au double entre un maximum (2,923) enregistré en juin et un minimum (1,253) en octobre. Elles permettent de distinguer deux grandes périodes dans l'année. L'une, allant de mars à juillet est caractérisée par des valeurs élevées du R.H.S. toujours supérieures à 2,4 et correspondant à la période de maturation et de ponte. L'autre s'étend sur le reste de l'année (août-février) avec des valeurs du R.H.S. toujours inférieures à 1,7 et correspond à la période de repos sexuel. L'observation du graphique (Fig. 5) fait apparaître que l'évolution d'un mois à l'autre des valeurs du R.G.S et R.H.S. est presque synchrone.

Chez les mâles (Tabl. 8, Fig. 5), les R.H.S. mensuels, si l'on excepte celui de juillet dont la valeur dépasse 2, sont très proches les uns des autres et varient dans un intervalle étroit compris entre 1,12 et 1,71. De février à juin, le R.H.S. montre une diminution régulière au moment où se produit la maturation rapide des testicules et l'émission des spermatozoïdes. Il y aurait donc au cours de cette période une sorte d'antagonisme entre le R.G.S et le R.H.S. Par la suite, le foie reconstitue rapidement ses réserves, car un mois plus tard, le R.H.S. atteint son maximum. D'août à janvier, période de repos sexuel, le R.H.S. se maintient à des valeurs gravitant autour de 1,3 et évolue sensiblement de la même manière que le R.G.S.

— Milieu lagunaire

Dans ce milieu, le R.H.S. des athérines femelles (Tabl. 9, Fig. 6) présente de grandes variations annuelles marquées par un minimum en août et un maximum en février. Son évolution se fait en deux étapes : une étape de diminution située entre février et août, coïncidant avec la période de maturation et de ponte et une étape d'accroissement régulier s'étendant entre août et janvier et correspondant à la phase de repos sexuel et de développement lent des gonades.

Le R.H.S. des mâles (Tabl. 9, Fig. 6) évolue au cours de l'année pratiquement de la même manière que celui des femelles, avec une phase de régression qui va de janvier à août et qui accompagne les phénomènes d'accroissement des gonades et d'émission des spermatozoïdes et une phase d'augmentation du R.H.S. qui couvre l'intervalle de temps compris entre août et décembre et qui correspond au repos sexuel. L'écart particulièrement grand entre les deux valeurs extrêmes du R.H.S. traduit les grandes variations qu'il subit le long des saisons. Entre janvier et mars, alors que les testicules se développent, le R.H.S. subit une diminution très nette, ce qui laisse penser que les réserves hépatiques s'épuisent à mesure que s'élaborent les spermatozoïdes. Durant le repos sexuel, le foie procède à un stockage intense et accéléré de ses réserves.

TABLEAU N° 8

*Evolution du rapport hépatosomatique (R.H.S.)
en fonction des mois chez l'athérine marine*
n : effectif; \bar{x} : moyenne; s : écart type

| Mois | | J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D |
|----------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Femelles | n | 50 | 56 | 47 | 46 | 42 | 46 | 55 | 66 | 47 | 61 | 59 | 56 |
| | \bar{x} | 1,501 | 1,633 | 2,577 | 2,654 | 2,476 | 2,923 | 2,502 | 1,690 | 1,476 | 1,253 | 1,378 | 1,321 |
| | s | 0,350 | 0,380 | 0,558 | 0,650 | 0,692 | 0,668 | 0,547 | 0,462 | 0,589 | 0,356 | 0,271 | 0,354 |
| Mâles | n | 50 | 44 | 53 | 54 | 58 | 54 | 45 | 34 | 53 | 39 | 41 | 64 |
| | \bar{x} | 1,470 | 1,677 | 1,712 | 1,501 | 1,437 | 1,117 | 2,114 | 1,545 | 1,334 | 1,193 | 1,303 | 0,431 |
| | s | 0,589 | 0,492 | 0,448 | 0,426 | 0,519 | 0,472 | 0,378 | 0,339 | 0,419 | 0,396 | 0,372 | 0,554 |

TABLEAU N° 9

*Evolution du rapport hépatosomatique (R.H.S.)
en fonction des mois chez l'athérine lagunaire*
n : effectif; \bar{x} : moyenne; s : écart type

| Mois | | J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D |
|----------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Femelles | n | 85 | 89 | 93 | 91 | 79 | 53 | 52 | 89 | 71 | 92 | 89 | 94 |
| | \bar{x} | 2,669 | 2,682 | 2,511 | 2,546 | 1,527 | 1,811 | 1,861 | 1,030 | 1,038 | 1,294 | 1,303 | 2,194 |
| | s | 0,653 | 0,654 | 0,724 | 0,785 | 0,489 | 0,933 | 0,703 | 0,511 | 0,685 | 0,351 | 0,417 | 0,627 |
| Mâles | n | 15 | 11 | 7 | 9 | 21 | 47 | 48 | 11 | 29 | 8 | 11 | 6 |
| | \bar{x} | 2,337 | 1,528 | 1,056 | 1,513 | 0,967 | 1,014 | 0,461 | 0,386 | 0,733 | 1,170 | 1,159 | 2,210 |
| | s | 0,768 | 0,571 | 0,583 | 0,618 | 0,509 | 0,792 | 0,762 | 0,467 | 0,849 | 0,383 | 0,321 | 0,856 |

4 — Coefficient de condition et R.G.S.

Les éventuelles répercussions que peut avoir l'embonpoint sur le déroulement du cycle sexuel et sur la maturation des gonades peuvent être mises en évidence grâce au suivi mensuel des variations du facteur de condition. Dans le calcul de ce dernier, le poids vide du poisson a été pris en considération et ce afin d'éliminer l'effet du poids des viscères et de la graisse mésentérique sur la condition.

— Milieu marin

La condition des athérines mâles et femelles (Tabl. 10, Fig. 5) évolue de la même manière au cours de l'année. Les valeurs du Kcv sont relativement proches et oscillent autour de 6, si l'on excepte celle du mois de juin qui est faible (5,15). L'évolution de l'embonpoint révèle un certain antagonisme avec le cycle reproducteur. En effet, on assiste à un léger amaigrissement du poisson au moment même où il commence à mûrir ses gonades. Cette diminution d'abord lente (mars-avril), devient appréciable en juin où le rapport gonadosomatique est à son maximum. Une restauration marquée de l'embonpoint se réalise en période de ponte et les valeurs élevées du coefficient de condition se maintiennent durant le repos sexuel du poisson.

— Milieu lagunaire

Contrairement à l'athérine marine, celle peuplant la lagune (Tabl. 11, Fig. 6) présente de grandes variations annuelles du Kcv passant d'un maximum en novembre-décembre (5,59) à un minimum en septembre (4,30). La détérioration du Kcv suit dans ses grandes lignes la diminution du rapport gonadosomatique. Au terme de la ponte, on assiste à une amélioration rapide de l'embonpoint qui se maintient à des valeurs élevées tout le long de la période de repos sexuel.

5 — Comparaison biogéographique

Nous avons mis en évidence que l'activité sexuelle de l'athérine lagunaire et marine des côtes tunisiennes est très étalée et qu'elle s'étend de janvier à juillet. Ces observations coïncident, à un ou deux mois près, selon les années et les lieux, avec la plupart de celles rapportées par les auteurs ayant étudié l'athérine de Haute Adriatique (Boscolo, 1970), des étangs languedociens (Kohler, 1976; Berrebi, 1978) et roussillonnais (Marfin, 1981) et des côtes sud de la Grande Bretagne (Henderson et Bamber, 1987). Sur les côtes égyptiennes, El Zarka (1968) indique que l'athérine du lac Karoun présente des gonades mûres en hiver et au printemps. Celle du lac Bardaouil se reproduit, d'après Gon et Ben Tuvia (1983), de mars à septembre. En Atlantique, dans les étangs du bassin d'Arcachon, l'athérine émet ses produits génitaux au cours de deux saisons, la première entre mars et avril et la deuxième, moins importante, en septembre (Castel *et al.* 1977).

L'analyse du rapport hépatosomatique effectuée par Kohler (1976) et Marfin (1981) montre, comme celle que nous avons réalisée, une différence assez prononcée entre le poids relatif du foie des deux sexes, la femelle possède en général un foie plus volumineux et plus lourd que celui du mâle. Cette différence pourrait être corrélée, d'après Marfin (1981) avec les fonctionnements différents des foies des poissons des deux sexes en période de reproduction, les mâles appartiendraient au type «Gadus» et les femelles au type «Mullus» définis par Bougis (1952).

TABLEAU N° 10
 Evolution du coefficient de condition (K_{cv})
 en fonction des mois chez l'athérine marine
 n : effectif; \bar{x} : moyenne; s : écart type

| Mois | | J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D |
|-----------------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Femelles | n | 50 | 56 | 47 | 46 | 42 | 46 | 55 | 66 | 47 | 61 | 59 | 36 |
| | \bar{x} | 5,606 | 6,049 | 6,329 | 6,079 | 6,086 | 5,253 | 5,896 | 6,024 | 6,503 | 6,231 | 6,342 | 6,199 |
| | s | 0,514 | 0,449 | 0,382 | 0,408 | 0,286 | 0,367 | 0,385 | 0,325 | 0,405 | 0,454 | 0,470 | 0,274 |
| Mâles | n | 50 | 44 | 53 | 54 | 58 | 54 | 45 | 34 | 53 | 39 | 41 | 64 |
| | \bar{x} | 5,569 | 5,946 | 6,113 | 5,813 | 5,917 | 5,067 | 6,055 | 5,930 | 6,407 | 6,112 | 6,341 | 6,096 |
| | s | 0,538 | 0,469 | 0,377 | 0,378 | 0,299 | 0,316 | 0,350 | 0,229 | 0,540 | 0,452 | 0,545 | 0,427 |
| Femelles + Mâles | n | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| | \bar{x} | 5,587 | 6,004 | 6,205 | 5,935 | 5,988 | 5,152 | 5,968 | 5,992 | 6,453 | 6,185 | 6,342 | 6,133 |
| | s | 0,524 | 0,459 | 0,394 | 0,412 | 0,304 | 0,351 | 0,376 | 0,298 | 0,482 | 0,454 | 0,499 | 0,381 |

TABLEAU N° 11

Evolution du coefficient de condition (Kcv)
 en fonction des mois chez l'athérine lagunaire
 n : effectif; \bar{x} : moyenne; s : écart type

| Mois | | J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D |
|---------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Femelles | n | 85 | 89 | 93 | 91 | 79 | 53 | 52 | 89 | 71 | 92 | 89 | 94 |
| | \bar{x} | 5,623 | 5,316 | 5,878 | 5,704 | 5,581 | 4,679 | 4,800 | 4,981 | 4,313 | 5,507 | 5,625 | 5,590 |
| | s | 0,449 | 0,570 | 0,501 | 0,603 | 0,515 | 0,457 | 0,398 | 0,656 | 0,570 | 0,521 | 0,473 | 0,419 |
| Mâles | n | 15 | 11 | 7 | 9 | 21 | 47 | 48 | 11 | 29 | 8 | 11 | 6 |
| | \bar{x} | 5,376 | 5,333 | 5,824 | 5,544 | 5,441 | 4,581 | 4,795 | 4,759 | 4,377 | 5,330 | 5,324 | 5,561 |
| | s | 0,569 | 0,456 | 0,689 | 0,392 | 0,439 | 0,416 | 0,362 | 0,279 | 0,864 | 0,673 | 0,409 | 0,404 |
| Femelles + Mâles | n | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| | \bar{x} | 5,586 | 5,318 | 5,875 | 5,690 | 5,552 | 4,633 | 4,798 | 4,957 | 4,302 | 5,493 | 5,592 | 5,598 |
| | s | 0,474 | 0,557 | 0,512 | 0,588 | 0,502 | 0,438 | 0,379 | 0,629 | 0,570 | 0,532 | 0,474 | 0,413 |

V — CONCLUSION

L'étude de la biologie de l'athérine a été effectuée dans deux secteurs, l'un représentant le milieu marin (secteur de Monastir) et l'autre, le milieu lagunaire (lac Ichkeul).

Sur le plan de la sexualité, les résultats obtenus ont montré que le sex-ratio est égal à 1 en milieu marin et est très favorable aux femelles en milieu lagunaire. Son évolution en fonction de la taille est cependant la même avec une dominance des mâles dans les petites classes, relayée par celle des femelles dans les grandes classes.

La taille de première maturité est plus grande chez les femelles que chez les mâles quel que soit le milieu ; elle est plus faible en milieu lagunaire qu'en milieu marin quel que soit le sexe.

La période de ponte se révèle plus étalée en lagune qu'en mer; elle s'étend sur cinq mois (mars-juillet) dans le premier milieu et sur trois seulement (juin-août) dans le second.

Le R.G.S. est dans les deux cas nettement plus élevé chez les femelles que chez les mâles.

Les valeurs mensuelles du R.H.S. laissent apparaître une différence assez appréciable entre les sexes. D'une façon générale, à taille égale, une femelle a un foie plus lourd que celui du mâle. Quant aux modalités de fonctionnement du foie, elles semblent varier selon les sexes et les lieux.

BIBLIOGRAPHIE

- ARU A., 1968. — Formazione della gonade unica et modalita del differenziamento sessale in *Atherina mochon* Cuv. *Boll. Zool.*, 35 : 421-441.
- BOSCOLO L., 1970. — Osservazioni sulla biologia e sulla pesca dell '*Atherina boyeri* Risso, 1810 (Osteichthyes, Atherinidae) vivente nelle acque dell'alto adriatico. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, 25 (1) : 61-79.
- BOUGIS P., 1952. — Recherches biométriques sur les rougets *Mullus barbatus* L. et *Mullus surmeletus* L. *Arch. Zool. exp. gén.*, 88 : 57-174.
- CASTEL J., CASSIFOUR P., et LABOURG, P.-J., 1977. — Croissance et modifications du régime alimentaire d'un téléostéen mugiliforme : *Atherina boyeri* Risso, 1810 dans les étangs saumâtres du bassin d'Arcachon. *Vie et Milieu*, 27 (3) A : 385-410.
- CONAND C., 1977. — Contribution à l'étude du cycle sexuel et de la fécondité de la sardinelle ronde, *Sardinella aurita* : Pêche sardinière dakaroise en 1975 et premier semestre 1976. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 15 (4) : 301-312.
- EL ZARKA S., 1968. — Rehabilitation of the fisheries of an inland saline lake in the United Arab Republic. *Stud. Rev. gen. Fish. Coun. Medit.* 35 : 21-43.
- FONTANA A., et PIANET R., 1973. — Biologie des sardinelles, *Sardinella eba* (Val.) et *Sardinella aurita* (Val.) des côtes du Congo et du Gabon. *Doc. Centre Orstom, Pointe-Noire*, 31 : 40 p.

- GON O., et BEN TUVIA A., 1983. — The biology of Boyer's sand smelt, *Atherina boyeri* Risso in the Bardawil lagoon on the Mediterranean coast of Sinai. *J. Fish Biol.* 22 : 537-547.
- HENDERSON P.A. et R.N. et BAMBER, 1987. — On the reproductive biology of the sand smelt *Atherina boyeri* Risso (Pisces : Atherinidae) and its evolutionary potential. *Biol. Jour. Linn. Soc.*, 32 : 395-415.
- KARTAS F., 1981. — Les clupéidés de Tunisie. Caractéristiques biométriques et biologiques. Etude comparée des populations de l'Atlantique est et de la Méditerranée. Thèse d'Etat, Université de Tunis, 608 p.
- KOHLER A., 1976. — Observations biologiques et biométriques sur *Atherina boyeri* dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault). *Vie et Milieu*, 26 (1) A : 157-174.
- MARFIN J.P., 1981. — Biologie de l'athérine : *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Poisson-Téléostéen) dans trois milieux saumâtres du Roussillon (Leucate, Canet, Bourdigou). Thèse 3ème Cycle, Université de Perpignan, 236 p.
- SIOKOU J., 1977. — Comparaison par classes d'âges des athérines (*Atherina boyeri*) dans les étangs de Canet et de Salses-Leucate (Roussillon). Rapport DEA Océanogr. Biol. Univ. Paris VI : 29 p.
- STEQUERT B., 1976. — Etude de la maturité sexuelle, de la ponte et de la fécondité du listao *Katsuwonus pelamis* de la côte nord-ouest de Madagascar. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.* 14 (3) : 227-247.