

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**IMPACT DE LA TEMPÉRATURE ET DE LA RATION ALIMENTAIRE SUR LA
DYNAMIQUE SAISONNIÈRE DE LA RÉPARTITION DE L'ÉNERGIE CHEZ LA
MORUE FRANCHE (*GADUS MORHUA*)**

MÉMOIRE DE MAÎTRISE

PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

comme exigence partielle

du programme d'Océanographie

PAR

FRANCINE FORTIN

JUIN 2005

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

A ma petite Jade d'amour,
belle perle d'orient
qui me permet de survivre...

REMERCIEMENTS

Après le retour à la terre, ce fut le retour aux études... Faire une maîtrise en biologie était un vieux rêve que je caressais depuis longtemps. A trois reprises j'ai entrepris les démarches: d'abord en lutte biologique il y a 15 ans, ensuite en écotoxicologie il y a 6 ans et enfin il y a presque 3 ans en océanographie. Seule la dernière sera finalement complétée. Plusieurs éléments ont contribué à favoriser les conditions afin que je puisse enfin atteindre ce but. D'abord, du côté abiotique, il y a eu le magnifique paysage; le grand fleuve avec ses glaces en hiver, ses moutons au printemps et à l'automne, ses profonds bleus, verts, gris et les bateaux qui passent... passent... Ensuite, du côté biotique, à part les algues et les animaux marins... il y a eu des humains sans qui tout ça n'aurait pu être vécu.

Premièrement, je tiens à remercier celui qui a accepté, malgré mon parcours scientifique hors de l'ordinaire, de m'aider à me remettre à jour en devenant mon directeur de recherche; Dr. Yvan Lambert. Remerciements profonds pour la grande patience, les bons conseils et pour tout ce temps qui m'a été alloué. Merci aussi de m'avoir fait participer aux petites missions à bord du super Calanus II. J'en garde de très beaux souvenirs.

Ensuite, je veux remercier, celle qui a fait en sorte que j'ai entrepris les démarches pour cette maîtrise; Dr Céline Audet. C'est elle qui m'a permis de croire que malgré mon bacc. lointain, mon âge et mon bébé c'était encore possible. C'est une personne

impressionnante, chercheure remarquable, super femme qui mariant famille, perfectionnement, enseignement, encadrement et activités de plein air trouve le temps et l'énergie de recevoir ses étudiants chez elle et de répondre rapidement aux nombreux courriels, même nocturnes... Merci pour les petits contrats de travail et pour l'expérience du congrès à Wolfville.

Je ressens une profonde reconnaissance pour Sophie Brillon qui m'a montré les rudiments du monde scientifique moderne; les secrets des divers logiciels informatiques, EXCEL, WORD, AXUM et SAS. En plus de répondre à mes 3200 questions en statistiques c'est elle qui m'a montré les techniques de dosage des protéines et des lipides et qui m'a continuellement encouragé à continuer.

Un merci particulier à Mario Péloquin pour son aide technique lors de l'élevage de mes morues et lors des échantillonnages, mais aussi simplement pour sa présence pendant les 8 mois passés dans la froide et humide salle des bassins. Merci à Amélie Boudreau pour son aide au début de mon expérimentation et à tous les autres pour leurs coups de main occasionnels surtout lors des nombreuses dissections : Sophie, Hélène, David, Élodie, Odile, Marie-Michelle, Mélanie, Sonia et la bella Dounia.

J'ai beaucoup de gratitude pour plusieurs personnes qui m'ont aidé à garder la tête hors de l'eau, malgré les vagues, la houle et la tempête... Profonds remerciements à Bernard pour avoir parcouru beau temps mauvais temps, presque à tous les mois pendant 3 ans, les 600 km qui nous séparaient. Merci d'avoir amené réconfort et renfort parental. Remerciements à ma sœur Denise pour ses courriels quotidiens, au restant de la famille pour les appels hebdomadaires et les encouragements. Aux vieilles chums qui, malgré la

distance, ont continué d'entretenir le lien. A Dounia et Elodie pour les petits placotages dans les corridors de l'IML... et de nouveau à Yvan qui malgré mes sautes d'humeurs m'a toujours laissé sa porte ouverte...

RÉSUMÉ

L'objectif de cette étude était de mesurer, en conditions contrôlées, les effets de la température et de la ration alimentaire sur la dynamique saisonnière de la répartition de l'énergie entre la croissance, l'accumulation de réserves et la production de gonades chez la morue. Des expériences identiques effectuées à 3 périodes différentes de l'année ont démontré l'existence d'importants changements dans la dynamique de croissance en longueur et en masse de la morue selon les périodes de l'année. Des différences significatives dans les effets de la température et de la ration alimentaire entre les expériences ont également été observées.

Pendant la période de reproduction (mai à juillet), les taux de croissance en longueur et en masse ainsi que le taux d'alimentation étaient très faibles. Les variations de température et de ration alimentaire pendant cette période ont eu un effet beaucoup moins prononcé que pendant les 2 autres périodes. Les différences observées dans la croissance en longueur et en masse pendant les expériences débutant en octobre et en décembre ont montré une modification du patron de répartition de l'énergie entre ces périodes. Les taux de croissance en masse étaient similaires entre les deux périodes expérimentales alors qu'une diminution du taux de croissance en longueur était observée pendant l'expérience de décembre. Ces différences de croissance en longueur et en masse sont associées à des taux d'alimentation plus faibles et des taux de conversion de la nourriture plus élevés pendant l'expérience de décembre. L'énergie provenant de l'alimentation a principalement été utilisée pour la croissance en longueur et l'augmentation de la masse musculaire pendant l'expérience d'octobre. La diminution du gain en énergie dans le muscle ainsi que l'augmentation du gain en énergie dans le foie entre les expériences d'octobre à décembre et de décembre à mars indiquent clairement que pendant cette dernière expérience, l'énergie disponible a été utilisée de façon plus importante à l'accumulation de réserves énergétiques.

L'effet de la température sur le facteur de condition et les différents indices de la masse relative des tissus a été différent selon les expériences et le sexe. Le décalage temporel dans la maturation des mâles et des femelles pourrait être en partie responsable de ces différences.

Ces patrons saisonniers de répartition de l'énergie sont importants pour la dynamique de croissance de la morue dans le golfe du Saint-Laurent qui en raison de son cycle annuel de migration sera soumise à des variations marquées de la température et de la disponibilité de nourriture.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	iii
RÉSUMÉ	vi
TABLE DES MATIÈRES	vii
LISTE DES TABLEAUX	x
LISTE DES FIGURES	xi
LISTE DES ANNEXES	xiv
 CHAPITRE I	
INTRODUCTION	1
1.1 Facteurs influençant la croissance	2
1.2 Les variations saisonnières du taux de croissance	4
1.3 Condition énergétique des morues	5
1.4 Répartition de l'énergie selon les saisons	7
 CHAPITRE II	
MATÉRIELS ET MÉTHODES	10
2.1 Capture et conditions de captivité	10
2.2 Conditions expérimentales	11
2.3 Échantillonnage des morues	14
2.4 Taux de croissance spécifique	14

2.5	Indices de la masse relative des organes et des tissus	14
2.6	Consommation de nourriture et taux de conversion	16
2.7	Le contenu en eau et la valeur énergétique des tissus	16
2.8	La composition biochimique des tissus	17
2.9	Contenu énergétique total des différents tissus et organes	18
2.10	Les analyses statistiques	19
CHAPITRE III		
	RÉSULTATS	21
3.1	Caractéristiques de taille, de masse et de niveau énergétique en début d'expérience	21
3.1.1	Longueurs et masses totales dans les différents traitements expérimentaux	21
3.1.2	Indices de la masse relative des tissus et organes en début d'expérience.....	23
3.1.3	Contenu en eau et en énergie des différents tissus en début d'expérience	23
3.2	Variations saisonnières de la croissance, de la condition énergétique et de la masse relative des organes et des tissus des morues nourries à satiété	25
3.2.1	Taux de croissance spécifique des morues	25
3.2.2	Consommation et taux de conversion de nourriture pour les morues nourries à satiété	28
3.2.3	Condition et indices de la masse relative des organes et tissus de la morue	30
3.3	Le rationnement alimentaire	35
3.3.1	Taux d'alimentation moyens observés pour les différentes rations alimentaires....	35
3.3.2	L'effet des rations alimentaires sur les variations saisonnières de la croissance, de la condition et des indices de la masse relative des organes et des tissus.....	35
3.3.2.1	Taux de croissance.....	37
3.3.2.2	Condition somatique et indices de la masse relative des organes et des tissus.....	40

3.4	Variations dans les contenus en eau et en énergie des différents organes et tissus pour les morues soumises aux différents traitements expérimentaux.....	44
3.5	Composition en lipides et en protéines et valeur énergétique des organes et tissus	49
3.6	Gains et pertes en masse et en énergie dans les différents tissus et organes pour les morues nourries à satiété.....	53
3.7	Effet du rationnement sur les gains et les pertes en masse et en énergie des différents tissus et organes	57
CHAPITRE IV		
	DISCUSSION	62
4.1	Effets des saisons sur le taux de croissance	62
4.2	Différences saisonnières de l'effet de la température sur la croissance.....	65
4.3	Effet des saisons sur les taux d'alimentation et les taux de conversion de la nourriture	66
4.4	Répartition saisonnière des gains en masse et en énergie	68
4.5	Contenu spécifique en énergie des tissus et valeur énergétique totale des tissus et organes	71
4.6	Effet de la diminution de la ration alimentaire.....	73
4.7	Laboratoire versus terrain.....	76
CHAPITRE V		
	CONCLUSION	80
	BIBLIOGRAPHIE	83
	ANNEXES	94

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Taux d'alimentation moyen calculé pour chacune des températures à la fin de la période d'acclimatation de chaque expérience	12
Tableau 2. Longueur, masse totale et facteur de condition (K_t de Fulton) moyens au début de chacune des expériences	22
Tableau 3. Facteur de condition K_s et indices de la masse relative du foie (IHS), des gonades (IGS), du muscle (IMS), des caeca pyloriques (ICS) et de l'estomac (IES) et écart-types pour les morues mâles et femelles sacrifiées au début de chacune des expériences.....	24
Tableau 4. Contenu énergétique (kJ/g poids frais) et écart-types des différents tissus pour les mâles et les femelles sacrifiés au début de chaque expérience	26
Tableau 5. Taux d'alimentation moyen observé pour les températures et rations visées au cours des 3 expériences. Les taux sont exprimés en % de la masse/jour et en % de la ration à satiété	36
Tableau 6. Paramètres des droites de régression décrivant la relation qui existe entre la valeur énergétique des tissus (kJ/g poids frais) et leur composition en protéines et en lipides (% du poids frais).....	51

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Taux de croissance spécifique en longueur et en masse des morues mâles et femelles nourries à satiété à 2°C et à 6°C dans chacune des expériences27
- Figure 2. Taux d'alimentation (% de la masse des morues par jour) et efficacité de la conversion de la nourriture (%) chez les morues nourries à satiété à 2°C et 6°C lors de chacune des expériences29
- Figure 3. Condition somatique (K_s), indice de la masse musculaire (IMS) et indice hépatosomatique (IHS) des morues mâles et femelles nourries à satiété à 2°C et à 6°C dans chacune des expériences31
- Figure 4. Indice gonadosomatique (IGS) des morues mâles (M) et femelles (F) nourries à satiété à 2°C et à 6°C dans chacune des expériences.....34
- Figure 5. Indice gonadosomatique (IGS) des morues mâles et femelles soumises aux 3 différentes rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences38
- Figure 6. Taux de croissance spécifique en longueur et en masse des morues mâles (M) et femelles (F) soumises aux 3 différentes rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences39
- Figure 7. Condition somatique (K_s), indice de la masse musculaire (IMS) et indice hépatosomatique (IHS) des morues mâles (M) et femelles (F) soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures pour la période d'octobre à décembre.....41

- Figure 8. Condition somatique (K_s), indice de la masse musculaire (IMS) et indice hépatosomatique (IHS) des morues mâles (M) et femelles (F) soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures pour la période de décembre à mars42
- Figure 9. Condition somatique (K_s), indice de la masse musculaire (IMS) et indice hépatosomatique (IHS) des morues mâles et femelles soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures pour la période de mai à juillet43
- Figure 10. Contenu en eau et contenu énergétique du muscle, du foie et des gonades des morues mâles (M) et femelles (F) nourries à satiété à 2°C et à 6°C dans chacune des expériences.....45
- Figure 11. Contenu en eau du muscle, du foie et des gonades des morues mâles (M) et femelles (F) soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences48
- Figure 12. Relation entre la composition en protéines et en lipides (% du poids frais) et le contenu énergétique des tissus des morues soumises aux différents traitements52
- Figure 13. Variation de la masse totale des différents organes et tissus pour les morues mâles et femelles nourries à satiété à 2°C et à 6°C dans chacune des expériences.....54
- Figure 14. Variation de la valeur énergétique totale des différents organes et tissus pour les morues mâles et femelles nourries à satiété à 2°C et à 6°C dans chacune des expériences.....55
- Figure 15. Variation de la masse totale des différents organes et tissus des morues femelles soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences.....58

- Figure 16. Variation de la valeur énergétique totale des différents organes et tissus des morues femelles soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences59
- Figure 17. Variation de la masse totale des différents organes et tissus des morues mâles soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences.....60
- Figure 18. Variation de la valeur énergétique totale des différents organes et tissus des morues mâles soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences61

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1. Montage expérimental utilisé pour chacune des 3 expériences	94
Annexe 2. Températures et salinités moyennes observées lors du suivi quotidien dans chacune des expériences	95
Annexe 3. Relation linéaire entre le contenu en eau (%) et en énergie (kJ/g poids frais) pour les caeca pyloriques, l'estomac et les gonades des morues mâles et femelles	96
Annexe 4. Indices de la masse relative des caeca pyloriques (ICS) et de l'estomac (IES) des morues mâles et femelles soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures pour chacune des expériences	97
Annexe 5. Contenu en eau des caeca pyloriques et de l'estomac des morues mâles et femelles soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences.....	98
Annexe 6. Valeurs énergétiques moyennes (kJ/g tissu frais) et écart-types des différents tissus selon les saisons, la température et la ration alimentaire chez les morues femelles.....	99
Annexe 7. Valeurs énergétiques moyennes (kJ/g tissu frais) et écart-types des différents tissus selon les saisons, la température et la ration alimentaire chez les morues mâles	100

CHAPITRE I

INTRODUCTION

La morue franche (*Gadus morhua*) est présente sur toutes les marges de l'Atlantique nord. La productivité des différentes populations de morues qui occupent ces régions géographiques varie en fonction des caractéristiques environnementales de celles-ci (Dutil et Brander 2003). La productivité sera déterminée par le recrutement, la croissance somatique, la mortalité naturelle et la mortalité occasionnée par la pêche (Dutil et al. 1999). En moyenne, pour ces différentes populations, la croissance annuelle per capita est de 724g. Cependant, la croissance annuelle moyenne chez les populations les plus productives est de 7.2 fois supérieure à celle observée chez les populations les moins productives (Dutil et Brander 2003).

De fortes variations interannuelles de la masse à l'âge sont observées dans toutes les populations de l'Atlantique et un déclin de la masse à l'âge a été observé dans les années '80 chez plusieurs stocks du nord-ouest Atlantique (Campana et al. 1995; Lilly et al. 1998). Les stocks du nord et du sud du golfe du St-Laurent, qui font partie des stocks les moins productifs de l'Atlantique (Dutil et Brander 2003), ont montré dans les années '90 une diminution de la masse à l'âge variant de 40% à 50% par rapport aux années '70 (Hanson et Chouinard 1992; Chouinard et Fréchet 1994; Dutil et al. 1999). Ainsi, la masse moyenne

d'une morue de 7 ans est passée de 2.5 kg au milieu des années '60 à 1.2 kg en 1992 (Chouinard et Fréchet, 1994).

Les mécanismes impliqués dans la régulation de la croissance de la morue auront donc une influence marquée sur la productivité de cette espèce.

1.1. Facteurs influençant la croissance

La température et la disponibilité de nourriture (tant qualitative que quantitative) ont une influence déterminante sur la croissance et la condition énergétique des morues (Brander 1995; Purchase et Brown 2001; Dutil et Brander 2003; Pálsson et Thorsteinsson 2003; Rätz et Lloret 2003). Les températures moyennes où se retrouvent les morues varient entre 2°C et 11°C (Brander 1994). La masse moyenne d'une morue de 4 ans se retrouvant dans des eaux d'une température moyenne de 2°C peut y être jusqu'à 8,85 fois plus faible que celle d'une morue du même âge vivant à une température moyenne de 10°C (Rätz et Lloret 2003). Dutil et Brander (2003) ont observé que les stocks les plus productifs se retrouvaient dans des régions où les températures et les salinités au fond étaient les plus élevées. Cependant, les taux de croissance observés aux différentes températures en milieu naturel sont toujours inférieurs à ceux observés chez des morues nourries à satiété en captivité (Dutil et Brander 2003). Ces différences pourraient être en partie imputables au degré d'activité plus élevé en milieu naturel, mais elles pourraient également indiquer que l'alimentation serait un facteur limitant la croissance en milieu naturel. Brett et al. (1969) et Jobling (1994) ont observé une diminution de la température optimale de croissance avec l'augmentation de la restriction alimentaire. La quantité de nourriture requise pour

maintenir la masse corporelle constante (ration de maintenance) est plus faible lorsque la température est basse (métabolisme basal plus faible) que lorsque la température est élevée (Jobling 1994). Des cycles saisonniers d'alimentation ont été décrits chez plusieurs populations de morues (Schwalme et Chouinard 1999; Dutil et al. 2003).

L'effet de la température sur la croissance de la morue varie grandement selon les saisons. Pendant les périodes intenses d'alimentation, l'augmentation de la température a un effet positif sur le taux de croissance alors que pendant les périodes de jeûne, l'augmentation de la température entraîne une perte en masse plus importante en raison de l'accroissement du métabolisme basal (Krohn et al. 1997).

L'effet de la température sur le taux de croissance est également influencé par la taille des poissons. Pour une même température, une relation négative existe entre le taux de croissance et la taille (Björnsson et al. 2001). La température optimale de croissance diminue également avec l'accroissement de la taille des individus (Pederson et Jobling 1989; Björnsson et al. 2001).

Les populations de morues vivant dans le golfe du Saint-Laurent effectuent des migrations au printemps et à l'automne (McKenzie 1956; Martin et Jean 1964; Swain et al. 1998; Campana et al. 1999; Castonguay et al. 1999). On les retrouve en zones profondes (>200m) à des températures de 4-5°C pendant la période hivernale et en eau plus froide (1-2°C) mais moins profonde (~50m pour les morues du sud du golfe et ~140m pour celles du nord) pendant la saison estivale (Castonguay et al. 1999). En été, la distribution semble liée à la profondeur et à l'abondance en proies, alors qu'en hiver elle serait fonction des conditions de température (Swain et al. 1998). Les changements d'habitat correspondent

également à des modifications de l'activité alimentaire. L'activité alimentaire est plus élevée en été, alors que de janvier à mai elle est très réduite, certains individus cessant même de s'alimenter (Lambert et Dutil 1997b; 2001; Schwalme et Chouinard 1999). Dans l'étude de Schwalme et Chouinard (1999) le pourcentage de morues capturées ayant l'estomac vide en saison estivale n'était que de 3% alors qu'il était de 64 % pour les morues capturées en hiver (décembre à avril). La réduction de l'activité alimentaire peut être attribuée à plusieurs facteurs dont la disponibilité de la nourriture et la maturation sexuelle. Cette dernière engendre une modification des concentrations hormonales plasmatiques et une diminution de l'espace disponible dans la cavité abdominale (développement des gonades) provoquant une diminution de l'appétit (Hoar et al. 1983; Fordham et Trippel 1999; Yaragina et Marshall 2000).

1.2. Les variations saisonnières du taux de croissance

Les variations saisonnières de la température, le niveau d'alimentation et la condition énergétique des poissons vont structurer et influencer la répartition de leur énergie. Les modèles décrivant la croissance de la morue ne tiennent pas compte de cette répartition saisonnière et, conséquemment, n'intègrent pas les variations du taux de croissance en fonction des périodes de l'année.

La variation saisonnière de la croissance est associée à une fluctuation de la quantité d'énergie disponible dans le milieu et de la quantité d'énergie accumulée (Lambert et Dutil 1997a). Elle est le résultat d'interactions entre les périodes intenses d'alimentation, la maturation sexuelle, la reproduction, la migration et l'hivernage (Lambert et Dutil 1997b).

Les changements dans les conditions environnementales vont affecter de façon significative la proportion de l'énergie investie dans la croissance à différentes périodes de l'année.

L'été et l'automne représentent les saisons où les morues vont croître et accumuler l'énergie qui leur permettra de subvenir à leurs besoins énergétiques pendant l'hiver et la période de la reproduction. Le taux de croissance sera négatif pendant la période de reproduction; les poissons ne s'alimentant presque plus et dirigeant une partie de leur énergie somatique vers l'effort reproducteur (Holdway et Beamish 1984; Pederson et Jobling 1989; Kjesbu et al., 1991; Lambert et Dutil 1997b; Fordham et Trippel 1999; Schwalme et Chouinard 1999). Le taux de croissance sera à son maximum juste après la reproduction, pendant la période de croissance compensatoire (Pederson et Jobling 1989; Lambert et Dutil 2001). La période de croissance compensatoire est caractérisée par une augmentation rapide du taux de croissance pendant une courte période de temps. Cette situation est généralement observée chez des poissons avec un niveau de condition énergétique plus faible suite à une période de jeûne (Pederson et Jobling 1989).

1.3. Condition énergétique des morues

La variabilité dans la prise alimentaire et dans la température se traduit par une variation de la condition énergétique. Des patrons saisonniers de variation dans la composition biochimique et le contenu énergétique ont été observés chez la morue (Damberg 1964; Eliassen et Vahl 1982a; Holdway et Beamish 1984; Hawkins et al. 1985; Lambert et Dutil 1997a; 1997b; Schwalme et Chouinard 1999; Dutil et al. 2003). De façon générale, les niveaux énergétiques les plus élevés sont observés à la fin de l'été et les

niveaux les plus bas au printemps après la reproduction (Lambert et Dutil 1997b; Schwalmé et Chouinard 1999). Il existe une relation positive entre le taux de croissance et la condition énergétique des morues (Holdway et Beamish 1984; Pederson et Jobling 1989; Rätz et Lloret 2003). D'après Rätz et Lloret (2003), qui ont mis en relation la masse moyenne des poissons âgés de 4 ans et l'indice de condition de Fulton, 79% de la variation entre les masses moyennes des différents stocks de morues de l'Atlantique s'expliquerait par le facteur de condition moyen des morues de ces stocks.

Des expériences en laboratoire ont révélé que des morues femelles dont le niveau de réserves énergétiques était élevé avant le frai ont une fécondité plus élevée et terminent la reproduction en meilleure condition que les femelles dont le niveau énergétique de départ est faible (Lambert et Dutil 2000). De plus, il a également été observé qu'une mauvaise condition énergétique pendant la période correspondant au début de la maturation sexuelle pouvait empêcher le déclenchement du processus de maturation sexuelle (Lambert et Dutil 2000). Ceci est moins marqué chez le mâle qui commence le processus de maturation sexuelle avant la femelle, pendant la période d'alimentation intense, et chez qui la demande énergétique pour la croissance des gonades est moins élevée que chez les morues femelles (Karlsen et al. 1995; Rideout et Burton 2000).

De très bonnes relations existent entre des indicateurs de la condition des poissons, leur composition biochimique et leur contenu énergétique. Malgré l'existence d'un biais potentiel lié aux variations dans la taille des poissons (Bolger et Connolly 1989), le facteur de condition (K de Fulton) et l'indice hépatosomatique (IHS) ont été identifiés comme d'excellentes mesures du contenu énergétique chez la plie européenne (*Pleuronectes*

platessa), la goberge (*Pollachius virens*) et la morue (Jensen 1979; Costopoulos et Fonds 1989; Dos Santos et al. 1993; Lambert et Dutil 1997a).

Chez la morue franche, la masse musculaire, dont la composition est largement associée au contenu en protéines, peut représenter de 50% à 60% de la masse totale. Les variations dans la masse musculaire auront donc une influence marquée sur le facteur de condition. Une mobilisation des protéines du muscle entraînera une modification du facteur de condition. De la même façon, des modifications de l'indice hépatosomatique reflèteront une mobilisation ou une accumulation de lipides dans le foie, les variations de la masse du foie étant essentiellement associées aux variations du contenu en lipides (Lambert et Dutil 1997a).

1.4. Répartition de l'énergie selon les saisons

L'énergie totale des poissons est distribuée de façon différente dans le muscle, le foie ou les gonades selon les saisons. Chez la morue, les réserves d'énergie contenues dans le muscle ou le foie représentent la majeure partie des réserves énergétiques disponibles (Holdway et Beamish 1984; Lambert et Dutil 1997a). Contrairement à plusieurs espèces de salmonidés, aucune réserve d'énergie sous forme de lipides n'est accumulée autour des viscères chez la morue (Lambert et Dodson 1990). Plus de 80% de l'énergie contenue dans le muscle est associée aux protéines (Holdway et Beamish 1984; Lambert et Dutil 1997a). Le contenu en lipides du muscle est inférieur à 1% et seulement 9% de ces lipides sont des triacylglycérols pouvant être utilisés comme réserves lipidiques. (Damberg 1964; Eliassen et Vahl 1982b; Jobling 1988; Kjesbu et al. 1991). Les réserves lipidiques sont accumulées

dans le foie où leur contenu peut varier de 2% à 75% (Eliassen et Vahl 1982a; Holdway et Beamish 1984; Black et Love 1986; Jobling et al. 1991; Kjesbu et al. 1991; Dos Santos et al. 1993; Lambert et Dutil 1997a) et les triacylglycérols y représentent de 75% à 95% des lipides totaux (Dos Santos et al. 1993).

Une forte relation inverse existe entre le contenu énergétique et le contenu en eau du muscle et du foie (Lambert et Dutil 1997a). La détermination du contenu en eau peut donc être facilement utilisée pour évaluer les changements saisonniers du contenu énergétique de ces tissus. La valeur énergétique du muscle se situe entre 1.5 kJ/g et 5 kJ/g pour des contenus en eau variant entre 78 et 90%, alors que celle du foie se situe entre 5 kJ/g et 30 kJ/g pour des contenus en eau variant entre 20% et 80% (Lambert et Dutil 1997a). Une morue est considérée comme étant en bonne condition énergétique si le contenu en eau du muscle est près de 80% et si la composition en lipides du foie est supérieure à 25%. Une mauvaise condition sera par contre caractérisée par un contenu en eau du muscle supérieur à 84% et un contenu hépatique en lipides inférieur à 2% (Black et Love 1986).

Les différences dans les indices de condition sont attribuables à la température de l'eau mais aussi à la disponibilité de nourriture (Love 1974). De façon générale, les poissons pélagiques sont des proies de prédilection pour la morue mais l'espèce spécifique favorisée varie selon son abondance dans la zone géographique du stock. Pour des poissons de taille similaire à celles utilisées dans la présente étude le capelan (*Mallotus villosus*) est la proie préférée des morues vivant dans les eaux au large de Terre-Neuve, le lançon (*Ammodytes spp*) celle des morues du Plateau néo-écossais et le hareng (*Clupea harengus*) celle des morues du sud du Golfe du St-Laurent (Lilly 1987; Hanson et Chouinard 2002).

La disponibilité du capelan est sujette à des fluctuations drastiques (Kjesbu et al. 1998) et le hareng se retrouve à des profondeurs plus faibles (100 à 150m) et dans des eaux plus froides (1°C) que celles où séjourne la morue pendant la période d'hivernage (Chouinard 1994, Schwalme et Chouinard 1999).

Dans le golfe du St-Laurent, la répartition saisonnière de l'énergie peut être représentée par trois périodes distinctes. De façon générale, de juin à septembre, l'énergie est utilisée pour la croissance compensatoire et l'accroissement en longueur et en masse. Du mois d'octobre au mois de janvier, la croissance va diminuer et les morues vont accumuler des réserves. Pendant la même période, la maturation sexuelle va débiter. Enfin, de février à mai, l'énergie sera utilisée pour les besoins métaboliques de base, la maturation sexuelle et la reproduction.

L'objectif de cette recherche était de mesurer, en conditions contrôlées, les effets de la température et de la ration alimentaire sur la dynamique saisonnière de la répartition de l'énergie entre la croissance, l'accumulation de réserves et la production de gonades chez la morue franche. Trois expériences identiques ont été réalisées à différents mois de l'année, correspondant à des périodes distinctes du cycle annuel de croissance, d'accumulation d'énergie et de maturation sexuelle des morues. Chacune des expériences a été effectuée à 2 températures (2°C et 6°C) et trois rations alimentaires (à satiété, à 50% et à 25% de la ration à satiété).

CHAPITRE II

MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Capture et conditions de captivité

Les morues franches ont été capturées en août 2002 au large de Grande-Rivière (48°12.82'N, 64°21.16'W) dans la baie des Chaleurs et en juin 2003 au large de Matane (48°53.68'N, 67°33.54'W) dans l'estuaire du Saint-Laurent. Les individus utilisés font partie du stock de morue du sud du golfe du Saint-Laurent (OPANO, division 4TVn). Les morues ont été capturées par chalutage à des profondeurs variant de 60 à 120 mètres. Elles ont ensuite été transférées à l'Institut Maurice-Lamontagne, Mont-Joli, Qc, dans des bassins circulaires de 7.5 m³ sous des conditions de photopériode naturelle (latitude 49°45'N), de salinité (28 psu) et de température ambiante (4°C à 9°C). Les morues ont été gardées dans ces bassins pendant une période minimale d'un mois après leur capture avant d'être utilisées dans les expériences. Les morues utilisées lors de l'expérience de décembre 2002 ont été nourries 3 fois par semaine du mois d'août au mois de décembre 2002. Les morues utilisées lors de l'expérience de mai 2003 ont été nourries 3 fois par semaine d'août à décembre 2002 et 2 fois par semaine de janvier à mai 2003. Enfin, celles utilisées pour l'expérience d'octobre 2003 ont été nourries 3 fois par semaine du mois de juin au mois d'octobre 2003.

2.2. Conditions expérimentales

Trois expériences en conditions contrôlées ont été réalisées afin de mesurer l'effet de la température et du niveau de ration alimentaire sur la répartition saisonnière de l'énergie chez la morue. L'effet saisonnier a été évalué en réalisant les expériences aux périodes suivantes de l'année: décembre 2002 à mars 2003, mai 2003 à juillet 2003 et octobre 2003 à décembre 2003. À chacune des expériences une période d'acclimatation de 2 semaines était suivie d'une période expérimentale de 10 semaines. Chaque expérience a été effectuée à 2 températures (2°C et 6°C) et 3 niveaux de ration alimentaire : alimentation à satiété (C_{\max}), la moitié de la ration à satiété ($C_{50\%}$) et le quart de la ration à satiété ($C_{25\%}$). Tous les traitements ont été effectués en duplicata (Annexe 1). La détermination des rations à satiété s'est effectuée pendant la période d'acclimatation de 2 semaines. Les morues étaient nourries à volonté pendant une heure avec une quantité connue de capelan décongelé. Après le repas, la quantité de nourriture non consommée était récupérée et pesée afin de déterminer la quantité exacte de nourriture consommée dans chaque bassin. La quantité de nourriture consommée et la biomasse par bassin ont été utilisées pour calculer le taux d'alimentation quotidien pour chacun des bassins. Les taux d'alimentation moyens pour les bassins à 2°C et pour les bassins à 6°C ont servi à établir les rations alimentaires dans chacun des bassins pour la période d'expérimentation (Tableau 1). L'attribution des rations (C_{\max} , $C_{50\%}$, $C_{25\%}$) aux différents bassins s'est faite de façon aléatoire pour chacune des expériences.

Tableau 1. Taux d'alimentation moyen calculé pour chacune des températures à la fin de la période d'acclimatation de chaque expérience. Ces taux ont servi à déterminer les quantités de nourriture à distribuer pour les différentes rations alimentaires.

période expérimentale	taux d'alimentation initial (% masse/jour)	
	2°C	6°C
octobre à décembre	1.04	2.48
décembre à mars	1.06	2.17
mai à juillet	0.60	0.66

Au début de chacune des expériences, 144 morues ont été distribuées dans 12 bassins circulaires. Afin de minimiser les problèmes potentiels liés aux différences de taille dans l'utilisation du facteur de condition (K de Fulton), des morues de taille similaire (45 cm à 55 cm) ont été utilisées (Bolger et Connoly 1989). Chacun des bassins de 1,2 m³ était alimenté par de l'eau de mer en système semi-ouvert. Dans ce système, le débit était de 13 litres/min par bassin et le temps de renouvellement complet de l'eau était de 3 à 7 h. Chaque bassin possédait un bulleur qui assurait une saturation en oxygène de 100%.

Au début de chacune des expériences, chaque morue a été anesthésiée (5 mg/l d'hypochlorure de métomidate, Laboratoire Syndell, Canada) afin de déterminer son sexe par échographie et de l'identifier à l'aide d'une étiquette magnétique. Les morues ont ensuite été distribuées au hasard tout en maintenant cependant, un rapport des sexes identique dans chaque bassin.

Suite à la période d'acclimatation de 2 semaines, les morues ont été anesthésiées, mesurées (longueur à la fourche, ± 1 mm) et pesées (± 0.1 g). Deux morues par bassin ont été sacrifiées et disséquées afin de déterminer la répartition initiale de la masse et de l'énergie entre les différents tissus à 2°C et 6°C (12 morues par température). Les morues ont été soumises aux différentes conditions de température et rations alimentaires pendant 10 semaines. La ration totale, calculée sur une base hebdomadaire, a été divisée en trois repas par semaine pour la ration C_{max}, 2 repas par semaine pour la ration C_{50%} et 1 repas par semaine pour les morues soumises à la ration C_{25%}. Les quantités de nourriture consommée ont été notées et un suivi quotidien de la température et de la salinité a été effectué au cours des expériences (Annexe 2).

2.3. Échantillonnage des morues

Pour chaque morue sacrifiée en début et fin d'expérience, la longueur à la fourche (± 1 mm), la masse totale (± 0.1 g) et la masse éviscérée (± 0.1 g) ont été notées. Le sexe et la maturité des poissons ont été déterminés ainsi que la masse du foie, des gonades, du système digestif entier, des caeca pyloriques et de l'estomac (± 0.001 g). La masse musculaire a été déterminée en multipliant par deux, la masse du filet prélevé d'un coté du poisson.

Des échantillons de 1g à 2g de chacun des tissus ont été prélevés et congelés (-80°C) afin de déterminer leur composition biochimique. Des échantillons de ces mêmes tissus (5g à 10g) ont également été prélevés afin de déterminer leur contenu en eau et en énergie.

2.4. Taux de croissance spécifique

Le calcul de la croissance en masse a été effectué selon l'expression :

$$\text{SGR} = 100 (\ln W_T - \ln W_t) / (T - t),$$

W_T étant la masse (g) à la fin de l'expérience, W_t la masse au début de l'expérience, et $(T - t)$ la durée (jours) de l'expérience (Jobling 1988). La croissance en longueur a été calculée à l'aide de la même expression en remplaçant les masses par les longueurs en début (L_t) et fin d'expérience (L_T).

2.5. Indices de la masse relative des organes et des tissus

La condition générale de chacune des morues a été déterminée à l'aide du facteur de condition de Fulton (K) alors que la répartition de la masse entre les différents organes et

tissus a été calculée à partir d'indices de la masse relative du foie (IHS), des gonades (IGS), de l'estomac (IES) des caeca pyloriques (ICS) et de la masse musculaire (IMS).

Le facteur de condition de Fulton en début d'expérience (K_t) a été calculé à partir de la formule suivante :

$$K_t = 100 (W_t / L^3),$$

où L représente la longueur à la fourche (cm) et W_t la masse totale (g). Le facteur de condition somatique suite à la période d'acclimatation (morues sacrifiées en début d'expérience) et à la fin de l'expérience (K_s) a été calculé à partir de la formule qui suit :

$$K_s = 100 (W_s / L^3),$$

où L représente la longueur à la fourche (cm) et W_s la masse somatique (g, masse somatique évaluée par la masse totale moins la masse des gonades et du contenu stomacal).

L'indice de la masse musculaire a été calculé de façon similaire par :

$$IMS = 100 (MM/L^3),$$

où MM représente la masse musculaire et L la longueur à la fourche.

Les indices de la masse relative du foie, des gonades, des caeca pyloriques et de l'estomac ont été calculés de façon semblable en utilisant la formule :

$$= 100 (W_x/W),$$

où W_x représente la masse de l'organe et W la masse somatique.

Des régressions linéaires entre les indices et la taille des poissons ont indiqué qu'il n'y avait pas de relation entre ces variables chez les poissons utilisés dans les expériences.

2.6. Consommation de nourriture et taux de conversion

Les taux d'alimentation et de conversion de la nourriture ont été calculés pour chaque bassin. Les taux d'alimentation ont été calculés à partir de la nourriture consommée dans chaque bassin sur une base hebdomadaire et exprimés sous la forme de consommation quotidienne de nourriture par gramme de morue. Le taux de conversion de la nourriture a été déterminé pour chacune des températures à l'aide du rapport entre la quantité totale de nourriture consommée pendant l'expérience et le gain en masse des poissons dans chacun des bassins. Dans les cas de mortalités, les masses corrigées par bassin (en tenant compte de la perte d'individus) ont été utilisées pour calculer les taux de consommation et de conversion de la nourriture.

2.7. Le contenu en eau et la valeur énergétique des tissus

Le contenu en eau de chaque tissu a été déterminé par le séchage d'échantillons prélevés lors de la dissection des poissons. Les échantillons analysés en duplicata ont été séchés dans une étuve à 65°C pendant environ 48 heures, jusqu'à l'obtention d'une masse constante du tissu séché (± 0.001 g). Les tissus séchés ont été broyés mécaniquement à l'aide d'un pilon et d'un mortier et congelés à -20°C pour l'analyse ultérieure de leur contenu énergétique. Le contenu énergétique n'a pas été analysé pour tous les échantillons. Les contenus énergétiques pour le foie et le muscle ont été déterminés à l'aide des relations établies par Lambert et Dutil (1997a);

$$\text{Énergie foie (kJ/g)} = 36.6 - 0.39 (\text{eau foie (\%)})$$

$$\text{Énergie muscle (kJ/g)} = 23.45 - 0.24 (\text{eau muscle (\%)})$$

Le même type de relation a été développé afin de déterminer les valeurs énergétiques des caeca pyloriques, de l'estomac et des gonades. Une cinquantaine d'échantillons par tissu (en duplicata) couvrant l'étendue des divers pourcentages du contenu en eau ont été utilisés afin d'établir la relation entre le contenu énergétique et le contenu en eau de ceux-ci. Le contenu en énergie a été déterminé par la combustion des échantillons dans un calorimètre (Parr, model 1261). Des capsules d'acide benzoïque d'une équivalence énergétique de 26,453 kJ/g ont été utilisées comme standard pour la détermination de la valeur énergétique des tissus. La masse des échantillons de tissu sec variait de 0.3g à 1g. Les résultats obtenus ont été exprimés en kJ/g de tissu frais.

2.8. La composition biochimique des tissus

La composition en protéines et en lipides des différents tissus a été étudiée lors des expériences réalisées de mai à juillet et d'octobre à décembre 2003 afin d'associer la valeur énergétique de ces tissus à leur composition biochimique. Les échantillons de tissus prélevés sur les morues sacrifiées au début de chacune des expériences ainsi que sur 30 morues sélectionnées au hasard pour chaque sexe et chaque condition de température à la fin des expériences ont été analysés.

Le contenu protéinique des différents tissus a été déterminé à l'aide d'une méthode micro-quantitative (Holland and Gabbott 1971; Meyer and Walther 1988). Les échantillons de tissu ont été décongelés et manipulés sur de la glace broyée. Ils ont été homogénéisés en trois étapes d'une durée totale de 2.5 min dans une solution de NaCl 0.9%. Les homogénats ont immédiatement été recongelés dans l'azote liquide et entreposés à -80°C. Des aliquotes

de ces homogénats ont été utilisées pour l'estimation du contenu en protéines. Le contenu protéinique a été déterminé à l'aide d'une trousse analytique d'acide bicinchoninique (TPRO-562, Sigma Aldrich). Une aliquote de 150 μ l d'homogénat a été transférée dans un tube en verre pour l'extraction des protéines à l'aide d'une solution d'urée 10 M d'acide acétique glacial (29/1 v/v) pendant 30 minutes (Somero et Childress 1990). Suite à l'extraction, la concentration en protéines a été déterminée selon le protocole décrit dans la trousse analytique. Les aliquotes ont été analysées en triplicata.

Le procédé pour l'extraction des lipides totaux était basé sur le protocole de Bligh et Dyer (1959). Pour le foie, le tissu frais (congelé) a été utilisé, alors que pour les autres tissus, des échantillons préalablement séchés ont été utilisés. Les rapports eau-méthanol-chloroforme tel que décrit dans Bligh et Dyer (1959) ont été respectés. Après filtration et évaporation du solvant la quantité de lipides a été déterminée par gravimétrie. Chaque échantillon a été analysé en duplicata.

2.9. Contenu énergétique total des différents tissus et organes

Les variations saisonnières dans la répartition de l'énergie ont été évaluées, pour chacun des sexes, en comparant les changements en masse et en énergie des différents tissus et organes (muscle, caeca pyloriques, estomac, gonades et foie), au cours de chacune des expériences et entre chacune de celles-ci. Les valeurs énergétiques des différents organes et tissus en début d'expérience ont été établies à partir des valeurs moyennes des indices de la masse relative des organes et tissus et la valeur moyenne de leur contenu en eau et en énergie. Les valeurs énergétiques finales des organes et tissus ont été établies

selon le même procédé mais pour chacun des traitements. La valeur énergétique totale de chaque organe ou tissu a été calculée en multipliant sa masse totale par son contenu spécifique en énergie (kJ/g tissu). La variation de la valeur énergétique totale et de la masse de l'organe ou tissu pendant la période d'expérimentation a été évaluée par la différence entre les valeurs énergétiques et les masses des débuts et fins des 3 expériences.

2.10. Les analyses statistiques

Des ANOVAs nichées à deux facteurs ont été utilisées afin d'établir les effets de la ration et de la température pour les différents réplicats à l'intérieur de chacune des expériences. Les comparaisons entre les périodes expérimentales ont été réalisées à l'aide d'ANOVAs à 3 facteurs examinant les effets de la période expérimentale, de la température et du sexe sur les taux de croissance en longueur et en masse, les différents indices de condition et de masse relative des tissus et organes et les contenus en eau de ces organes et tissus. Dans les cas où des interactions significatives entre les facteurs ont été observées, des ANOVAs à 2 facteurs ont été utilisées pour analyser ces interactions. Le test de Scheffé a été employé comme test pour les comparaisons multiples lorsque des différences significatives ont été détectées. Ces tests ont été utilisés dans les cas où les conditions de normalité (test de Wilcoxon) et d'homogénéité des variances (test de Levene) étaient respectées.

Des tests non paramétriques, Kruskal-Wallis, Friedman et Sheirer-Ray-Hare ont été utilisés pour les variables qui ne répondaient aux conditions d'homogénéité des variances et de normalité (Sokal et Rolf, 1995). Le test de Sheirer-Ray-Hare a été utilisé aux mêmes fins

que l'ANOVA nichée. Le test de Friedman a été utilisé pour déterminer s'il existait des différences significatives entre le sexe et la période expérimentale et entre le sexe et la température pour les différentes expériences. Dans les cas d'interaction entre 2 facteurs (expérience, sexe, ration, température) des tests de Kruskal-Wallis ont été utilisés. Ces différents tests ont été utilisés pour les contenus en eau initiaux du muscle, des gonades et de l'estomac et le taux de croissance en longueur, le facteur de condition final, l'indice de la masse musculaire finale ainsi que les contenus en eau finaux des tissus à l'exception du muscle.

Des régressions linéaires ont été utilisées pour examiner les variations dans les contenus en protéines et en lipides dans les différents tissus.

Pour toutes les analyses statistiques, un seuil de probabilité de 0.05 fut considéré comme étant significatif. L'ensemble des tests statistiques a été fait avec le logiciel SAS (procédures GLM, NPAR1WAY et MIXED, Statistical Analysis Systems, Cary, N.C.).

CHAPITRE III

RÉSULTATS

3.1. Caractéristiques de taille, de masse et de niveau énergétique en début d'expérience

3.1.1. Longueurs et masses totales dans les différents traitements expérimentaux

A l'intérieur de chacune des expériences, aucune différence significative ($P > 0.1$) n'a été observée entre les longueurs et les masses totales moyennes initiales dans chacun des traitements (Tableau 2). La condition moyenne des morues (K_t de Fulton) par traitement était identique ($P > 0.2$) pour les expériences débutant en mai 2003 et en décembre 2002. Des différences significatives ($P < 0.001$) ont été observées entre les traitements au début de l'expérience d'octobre 2003, l'indice de condition étant généralement plus élevé à 6°C qu'à 2°C.

Des différences significatives ($P < 0.0001$) de longueur, de masse totale et de condition (K_t) ont été observées entre chacune des expériences. Les valeurs initiales les plus faibles ont été observées au début de l'expérience de décembre 2002 et les plus élevées au début de l'expérience de mai 2003 (Tableau 2).

Tableau 2. Longueur, masse totale et facteur de condition (K_t de Fulton) moyens au début de chacune des expériences. Les effectifs (n), les valeurs moyennes et les écart-types sont présentés pour chacun des traitements de température et de ration alimentaire. Les lettres en caractère régulier indiquent des différences entre les moyennes des variables pour chaque période expérimentale et les lettres soulignées en caractère gras les différences entre les traitements pour une même période expérimentale.

expérience	traitement		n	longueur (mm)	masse (g)	K_t
	Temp.	Ration				
octobre à décembre	2°C	25%	22	507 ± 39	1169.2 ± 294.4	0.88 ± 0.12 ^a
	2°C	50%	24	493 ± 37	1102.1 ± 291.0	0.90 ± 0.07 ^a
	2°C	100%	24	500 ± 35	1137.1 ± 295.3	0.89 ± 0.09 ^a
	6°C	25%	24	502 ± 39	1266.8 ± 328.0	0.98 ± 0.09 ^{ab}
	6°C	50%	24	522 ± 37	1359.7 ± 306.4	0.95 ± 0.09 ^b
	6°C	100%	24	504 ± 42 504 ± 39 ^b	1290.3 ± 360.7 1220.7 ± 320.7 ^b	0.99 ± 0.09 ^b 0.93 ± 0.10 ^b
décembre à mars	2°C	25%	30	493 ± 36	1089.3 ± 264.0	0.90 ± 0.12
	2°C	50%	25	491 ± 28	1052.1 ± 219.8	0.88 ± 0.11
	2°C	100%	27	487 ± 34	1017.9 ± 234.0	0.87 ± 0.12
	6°C	25%	26	483 ± 40	1083.3 ± 317.3	0.94 ± 0.12
	6°C	50%	26	502 ± 31	1124.7 ± 262.7	0.88 ± 0.14
	6°C	100%	28	486 ± 33 490 ± 34 ^a	1017.6 ± 229.4 1063.9 ± 255.0 ^a	0.88 ± 0.10 0.89 ± 0.12 ^a
mai à juillet	2°C	25%	19	534 ± 41	1528.1 ± 415.3	0.98 ± 0.12
	2°C	50%	18	518 ± 43	1437.4 ± 375.8	1.01 ± 0.11
	2°C	100%	18	514 ± 32	1326.6 ± 285.6	0.96 ± 0.12
	6°C	25%	20	502 ± 40	1246.7 ± 354.5	0.96 ± 0.08
	6°C	50%	20	514 ± 40	1382.0 ± 417.9	1.00 ± 0.16
	6°C	100%	18	510 ± 45 515 ± 41 ^c	1376.4 ± 487.6 1381.8 ± 392.0 ^c	1.00 ± 0.13 0.99 ± 0.12 ^c

3.1.2. Indices de la masse relative des tissus et organes en début d'expérience

La condition, exprimée par le facteur de condition somatique, des morues mâles et femelles sacrifiées au début de chacune des expériences était similaire, aucune différence significative ($P > 0.57$) n'ayant été détectée entre les facteurs de condition (K_s) moyens des morues pour chacune de ces expériences (Tableau 3).

Des différences significatives ($P < 0.009$) dans les indices gonadosomatique (IGS) et hépatosomatique (IHS) ont été observées entre les femelles sacrifiées en début d'expérience, les valeurs moyennes les plus élevées étant observées au début de l'expérience de mai à juillet. Chez les mâles, des différences significatives ($P < 0.02$) entre les expériences ont été observées pour tous les indices de la masse relative des tissus et organes à l'exception de l'indice hépatosomatique ($P > 0.05$). Cependant, les différences dans les valeurs des différents indices n'étaient pas associées à une expérience en particulier.

De façon générale, le facteur de condition somatique et les indices des tissus et organes étaient supérieurs chez les femelles sacrifiées en début d'expérience que chez les mâles.

3.1.3. Contenu en eau et en énergie des différents tissus en début d'expérience

Les contenus en eau des tissus pour les mâles et les femelles sacrifiés au début des expériences étaient similaires. Étant donné les fortes corrélations observées entre le contenu en eau et la valeur énergétique des tissus (Lambert et Dutil 1997a, Annexe 3), les valeurs

Tableau 3. Facteur de condition K_s et indices de la masse relative du foie (IHS), des gonades (IGS), du muscle (IMS), des caeca pyloriques (ICS) et de l'estomac (IES) et écart-types pour les morues mâles et femelles sacrifiées au début de chacune des expériences. Les lettres différentes indiquent les différences significatives ($P < 0.05$) entre les expériences pour chaque sexe.

sexe	expérience	n	K	IHS	IGS	IMS	ICS	IES
femelle	oct.-déc.	11	0.89± 0.05	4.98± 1.28 ^a	1.53± 0.64 ^a	0.46± 0.04	1.72± 0.26	1.67± 0.21
	déc.-mars	4	0.93± 0.08	7.08± 1.60 ^{ab}	3.11± 0.47 ^a	0.39± 0.04	1.72± 0.22	1.40± 0.13
	mai-juillet	10	0.90± 0.13	7.52± 2.19 ^b	14.33± 8.79 ^b	0.44± 0.07	1.42± 0.31	1.49± 0.23
mâle	oct.-déc.	13	0.81± 0.11	3.69± 1.73	0.83± 0.78 ^a	0.40± 0.08 ^{ab}	1.59± 0.29 ^{ab}	1.63± 0.24 ^a
	déc.-mars	16	0.93± 0.08	5.36± 2.11	5.04± 2.76 ^b	0.37± 0.04 ^a	1.67± 0.29 ^a	1.39± 0.12 ^b
	mai-juillet	14	0.86± 0.11	4.78± 1.35	6.97± 3.79 ^b	0.43± 0.05 ^b	1.32± 0.26 ^b	1.51± 0.17 ^{ab}

énergétiques des tissus en début d'expérience étaient donc similaires (Tableau 4). Seuls les contenus en énergie des gonades chez les 2 sexes ainsi que les contenus en énergie du muscle chez les femelles étaient significativement différents ($P < 0.04$) au début de chacune des expériences.

Aucune différence ($P > 0.05$) dans les contenus en énergie du foie, du muscle et des caeca pyloriques n'a été observée entre les sexes pour les différentes expériences. Cependant les mâles et les femelles présentaient des différences dans la valeur énergétique des gonades et de l'estomac ($P < 0.03$).

3.2. Variations saisonnières de la croissance, de la condition énergétique et de la masse relative des organes et des tissus des morues nourries à satiété

3.2.1. Taux de croissance spécifique des morues

Des différences significatives ($P < 0.0001$) dans les taux de croissance en longueur et en masse ont été observées entre les périodes expérimentales et les températures chez les morues nourries à satiété. Cependant, aucune différence ($P > 0.4$) reliée au sexe n'a été observée dans les taux de croissance (Figure 1). En l'absence de différence significative ($P > 0.05$) entre les réplicats à l'intérieur de chacune des expériences, ceux-ci ont été regroupés pour les comparaisons entre les expériences.

Les taux de croissance en longueur les plus élevés ont été observés pendant l'expérience réalisée d'octobre à décembre 2003. Des taux de croissance similaires ($P > 0.3$) ont été observés pour les expériences qui ont débuté en mai et en décembre. Le taux de croissance spécifique (SGR) en longueur à 6°C lors de l'expérience d'octobre était plus du

Tableau 4. Contenu énergétique (kJ/g poids frais) et écart-types des différents tissus pour les mâles et les femelles sacrifiés au début de chaque expérience. Les contenus en énergie ont été calculés à partir des régressions entre le contenu en eau et en énergie pour chacun des tissus. Les lettres différentes indiquent les différences significatives entre les expériences pour chaque sexe.

sexe	expérience	effectif	tissus				
			foie	gonade	muscle	caeca pyloriques	estomac
femelle	oct.-déc.	11	25.87 ± 1.98	3.54 ± 0.43 ^a	4.23 ± 0.27 ^a	4.50 ± 0.28	4.18 ± 0.15
	déc.-mars	4	26.24 ± 2.40	3.74 ± 0.20 ^{ab}	4.05 ± 0.17 ^{ab}	4.27 ± 0.15	3.95 ± 0.14
	mai-juillet	10	25.14 ± 2.27	5.62 ± 1.95 ^b	3.85 ± 0.22 ^b	4.43 ± 0.25	4.09 ± 0.17
mâle	oct.-déc.	13	21.53 ± 7.75	3.63 ± 0.48 ^b	4.02 ± 0.39	4.51 ± 0.35	3.99 ± 0.31
	déc.-mars	16	24.75 ± 3.89	3.17 ± 0.11 ^a	4.01 ± 0.15	4.34 ± 0.17	3.93 ± 0.15
	mai-juillet	14	26.35 ± 3.87	2.87 ± 0.35 ^a	4.02 ± 0.21	4.41 ± 0.48	3.95 ± 0.20

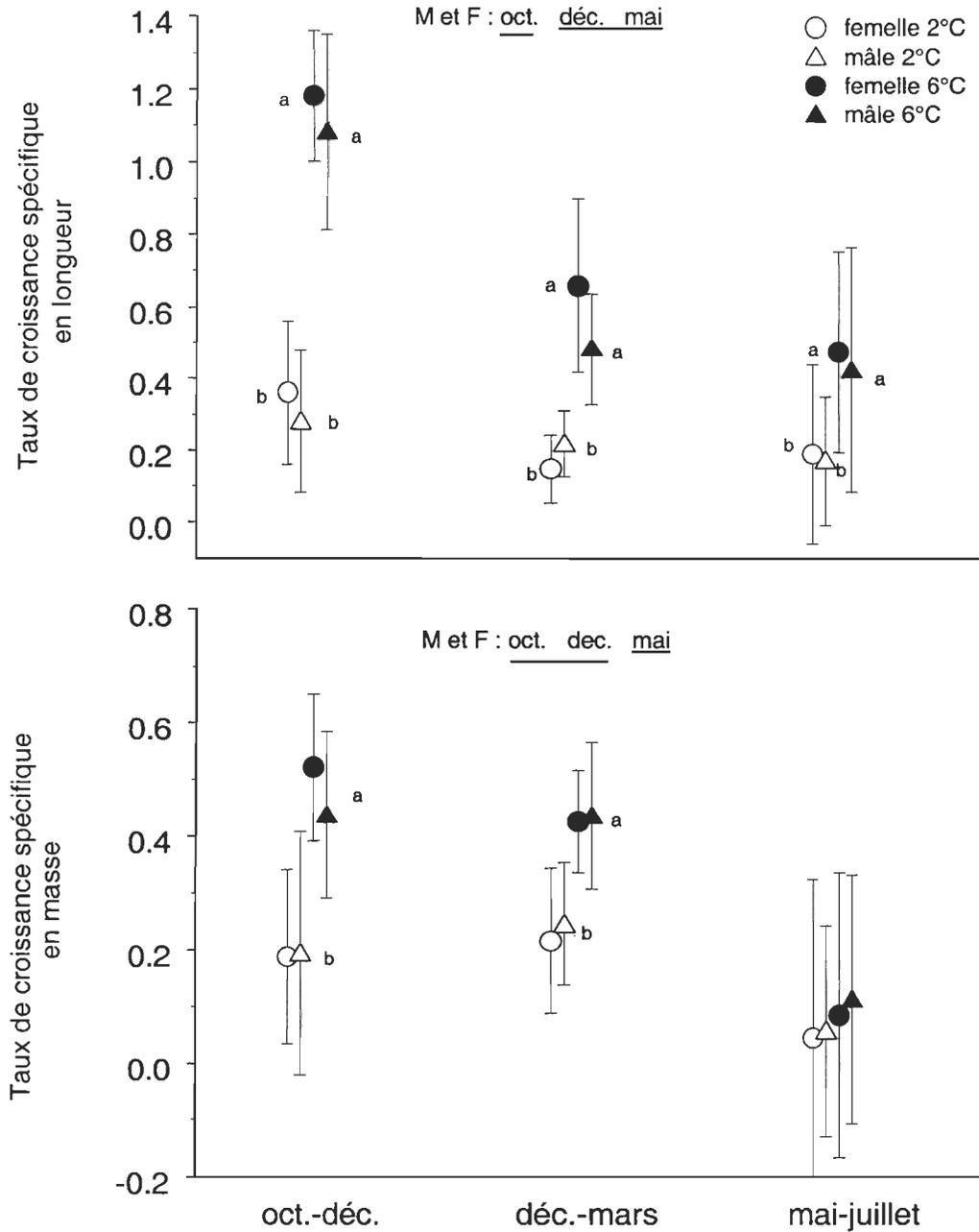


Figure 1. Taux de croissance spécifique en longueur et en masse des morues mâles (M) et femelles (F) nourries à satiété à 2°C et à 6°C dans chacune des expériences. Les valeurs moyennes et les écart-types par sexe et température sont présentés. Les traits sous les mois indiquent des différences significatives entre les expériences et les lettres des différences significatives entre les températures à l'intérieur de chacune des expériences. Les comparaisons sont faites pour chacun des sexes dans le cas de la croissance en longueur et pour les sexes combinés dans le cas de la croissance en masse.

double de celui des expériences de décembre et mai. A 2°C, il était 1.7 fois plus élevé pendant l'expérience d'octobre que pendant les 2 autres expériences. Pour chacune des périodes expérimentales, les taux de croissance en longueur étaient significativement ($P < 0.017$) plus élevés à 6°C qu'à 2°C. Cependant, le taux moyen de croissance spécifique en longueur lors de l'expérience d'octobre était 3.8 fois supérieur à 6°C qu'à 2°C comparativement à 2.8 fois pour les 2 autres expériences.

Les taux moyens de croissance spécifique en masse étaient très faibles pendant l'expérience de mai 2003. Des taux de croissance négatifs ont même été observés chez certains individus. Aucune différence ($P > 0.05$) n'a été observée entre les expériences réalisées en octobre et en décembre. Les taux moyens de croissance en masse à 2°C et à 6°C pendant ces périodes étaient, respectivement, 3.1 et 6.6 fois plus élevés que ceux observés pendant l'expérience de mai.

Les taux de croissance en masse aux 2 températures étaient identiques ($P > 0.05$) pendant l'expérience de mai alors que ceux-ci étaient plus du double à 6°C qu'à 2°C lors des 2 autres expériences ($P < 0.0001$).

3.2.2. Consommation et taux de conversion de nourriture pour les morues nourries à satiété

Chez les morues nourries à satiété, une diminution significative ($P < 0.0001$) de la consommation en nourriture a été observée entre les expériences débutant en octobre, décembre et mai, respectivement (Figure 2). Pour chacune des expériences, les taux d'alimentation étaient également plus faibles à 2°C qu'à 6°C ($P < 0.04$). Le taux

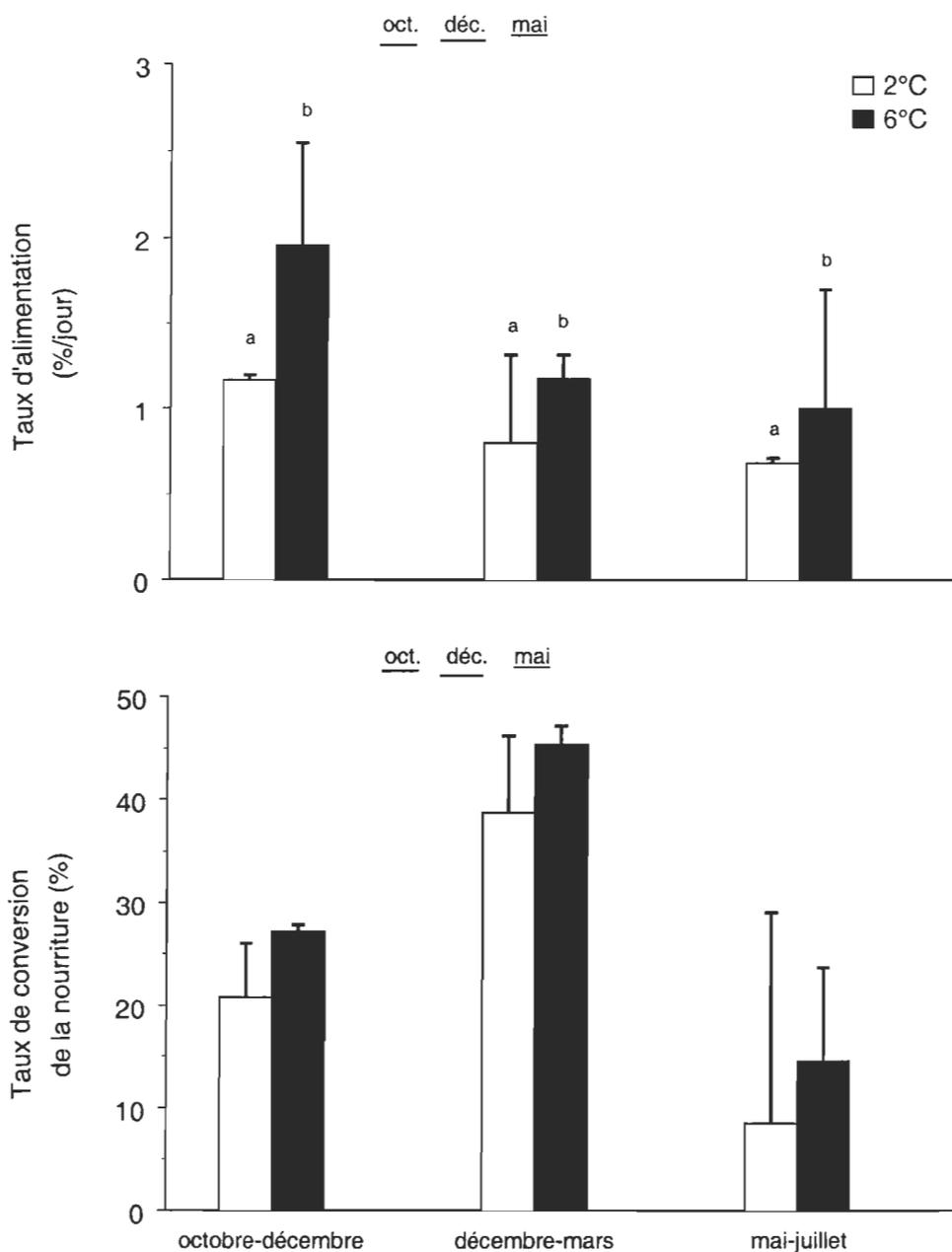


Figure 2. Taux d'alimentation (% de la masse des morues par jour) et efficacité de la conversion de la nourriture (%) chez les morues nourries à satiété à 2°C et 6°C lors de chacune des expériences. Les valeurs moyennes et les écart-types sont présentés. Les traits sous les mois indiquent des différences significatives entre les expériences et les lettres des différences significatives entre les températures à l'intérieur de chacune des expériences.

d'alimentation à 6°C pendant l'expérience d'octobre était près du double de celui observé pendant l'expérience de mai alors qu'à 2°C le taux d'alimentation est passé de 1.17% par jour à 0.68% par jour. De plus, les différences dans les taux d'alimentation à 2°C et 6°C n'étaient pas identiques entre les expériences. La consommation de nourriture à 2°C représentait 60%, 68% et 69% de la consommation de nourriture à 6°C lors des expériences d'octobre, de décembre et de mai, respectivement.

Le taux de conversion de la nourriture a aussi varié de façon significative ($P > 0.01$) entre les expériences (Figure 2). Cependant, aucune différence significative ($P > 0.1$) entre les températures n'a été observée pour chacune des périodes expérimentales. Contrairement au taux d'alimentation, l'efficacité maximale de la conversion de nourriture a été observée lors de l'expérience réalisée entre décembre 2002 et mars 2003. Les taux de conversion moyens de l'expérience de décembre étaient 1.75 fois plus élevés que ceux de l'expérience d'octobre. L'efficacité de conversion de la nourriture pendant l'expérience de mai était beaucoup plus faible (3.5 fois) que pendant l'expérience de décembre (Figure 2).

3.2.3. Condition et indices de la masse relative des organes et tissus de la morue

Aucune différence significative ($P > 0.11$) n'a été observée dans la condition finale moyenne des morues entre les périodes expérimentales (Figure 3). Cependant des différences liées à la température et au sexe ont été observées à l'intérieur de certaines des expériences ($P < 0.015$). Le facteur de condition somatique (K_s) était plus élevé à 6°C qu'à 2°C ($P < 0.0012$) chez les 2 sexes lors de l'expérience débutant en octobre. Pour le mois de décembre, le facteur de condition était significativement plus élevé ($P < 0.005$) à

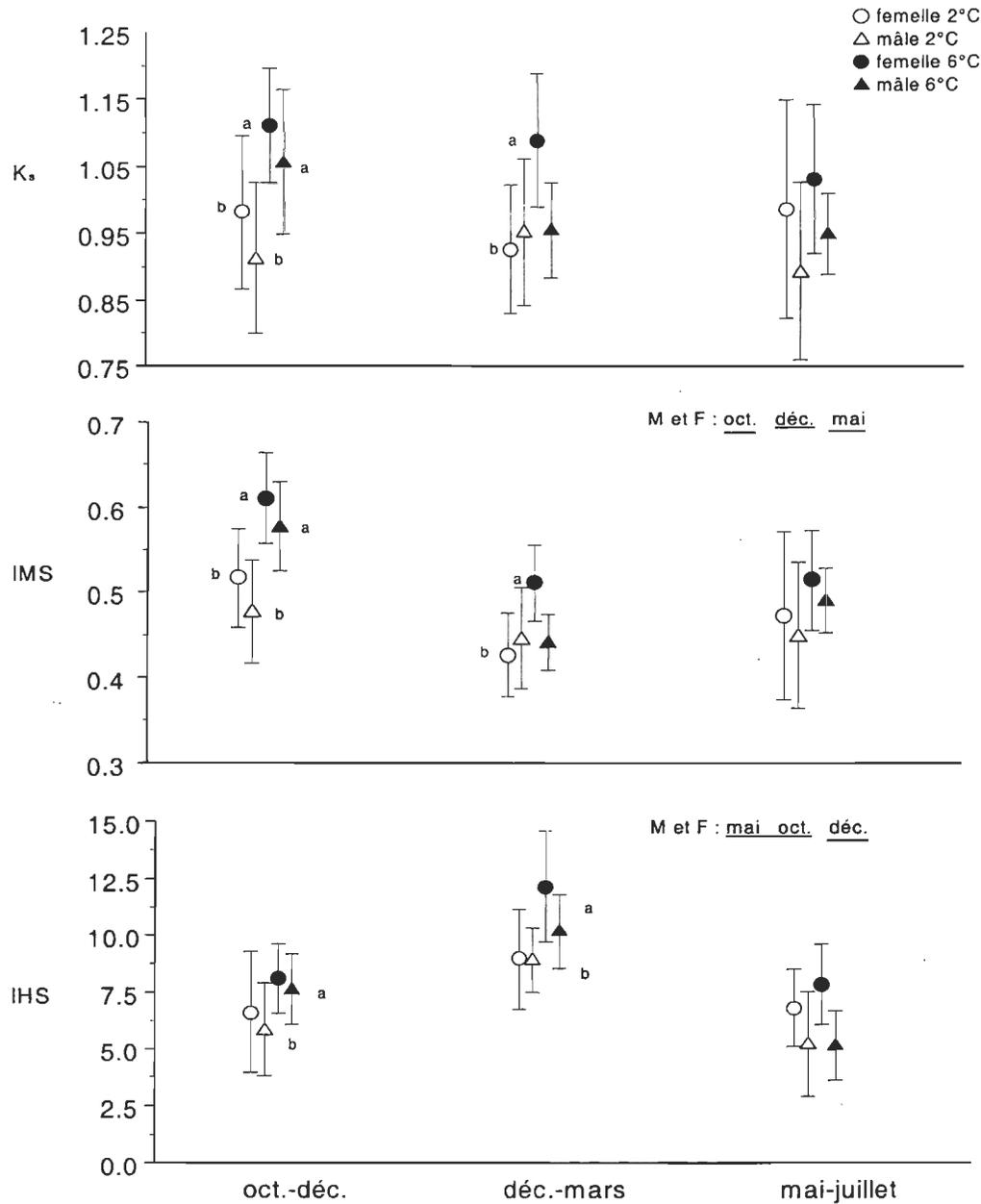


Figure 3. Condition somatique (K_s), indice de la masse musculaire (IMS) et indice hépatosomatique (IHS) des morues mâles (M) et femelles (F) nourries à satiété à 2°C et à 6°C dans chacune des expériences. Les valeurs moyennes et les écart-types par sexe et température sont présentés. Les traits sous les mois indiquent des différences significatives entre les expériences et les lettres des différences significatives entre les températures à l'intérieur de chacune des expériences. Les comparaisons sont faites pour chacun des sexes pour K_s et IMS et pour les sexes combinés pour l'IHS.

6°C qu'à 2°C chez les femelles alors que chez les mâles aucune différence significative n'a été observée entre les températures (interaction sexe * température: $P < 0.02$). Aucune différence reliée au sexe ou à la température n'a été observée lors de l'expérience réalisée entre mai et juillet 2003 (Figure 3).

Des différences significatives dans les indices de la masse relative du foie, du muscle et des gonades ont été observées bien que le facteur de condition moyen entre les expériences ait été similaire (Figures 3 et 4). De plus, les patrons de variation des différents indices n'étaient pas identiques, les valeurs minimales et maximales des différents indices n'étant pas toutes observées au cours des mêmes périodes d'expérimentation.

L'indice de la masse musculaire (IMS) était significativement plus élevé ($P < 0.0001$) lors de l'expérience d'octobre à décembre (Figure 3) et significativement plus élevé ($P < 0.0001$) à 6°C qu'à 2°C pendant cette même expérience. Pendant l'expérience de décembre à mars, l'IMS était significativement plus élevé ($P < 0.003$) à 6°C chez les femelles seulement (interaction sexe * température : $P < 0.01$). Aucune différence ($P > 0.08$) reliée à la température n'a été observée pendant l'expérience de mai à juillet et aucune différence ($P > 0.05$) entre les sexes n'a été détectée pour les expériences débutant en octobre et en mai.

L'indice hépatosomatique (IHS) était significativement plus élevé ($P < 0.0001$) à la fin de l'expérience réalisée entre décembre et mars (Figure 3). Des IHS similaires ($P > 0.05$) ont été observés pour les expériences d'octobre et de mai. L'IHS était significativement ($P < 0.03$) plus élevé à 6°C qu'à 2°C lors des expériences d'octobre et de décembre mais identique ($P > 0.4$) entre les températures lors de l'expérience de mai.

Aucune différence significative ($P > 0.09$) entre les sexes n'a été détectée lors des expériences débutant en octobre et en décembre. Cependant, l'IHS moyen des femelles (7.3) lors de l'expérience de mai à juillet était plus élevé ($P < 0.004$) que celui des mâles (5.3).

Des différences significatives ($P < 0.0001$) ont été observées dans l'indice gonadosomatique entre les périodes expérimentales (Figure 4). Les mâles et les femelles ont montré des différences dans leur patron de variation de l'IGS (interaction expérience * sexe, $P > 0.0001$). L'IGS des mâles était plus élevé pendant l'expérience de décembre alors que les indices étaient faibles et similaires ($P > 0.05$) pour les 2 autres périodes. Chez les femelles, l'IGS était significativement plus faible pendant l'expérience d'octobre et les indices étaient plus élevés et similaires ($P < 0.05$) lors des expériences de décembre et de mai (Figure 4). L'IGS des mâles était significativement différent ($P < 0.04$) entre les températures pour les expériences de décembre et de mai. L'indice était plus élevé à 6°C qu'à 2°C lors de l'expérience de décembre alors que l'inverse a été observé lors l'expérience de mai. L'IGS des femelles était significativement plus élevés ($P < 0.04$) à 2°C qu'à 6°C pendant l'expérience d'octobre. En mai, aucune différence entre les températures n'a été détectée ($P > 0.1$) (Figure 4). Cependant, l'analyse de l'état de maturité des femelles indiquait un pourcentage plus élevé d'individus post-frai à 6°C (86%) qu'à 2°C (41%).

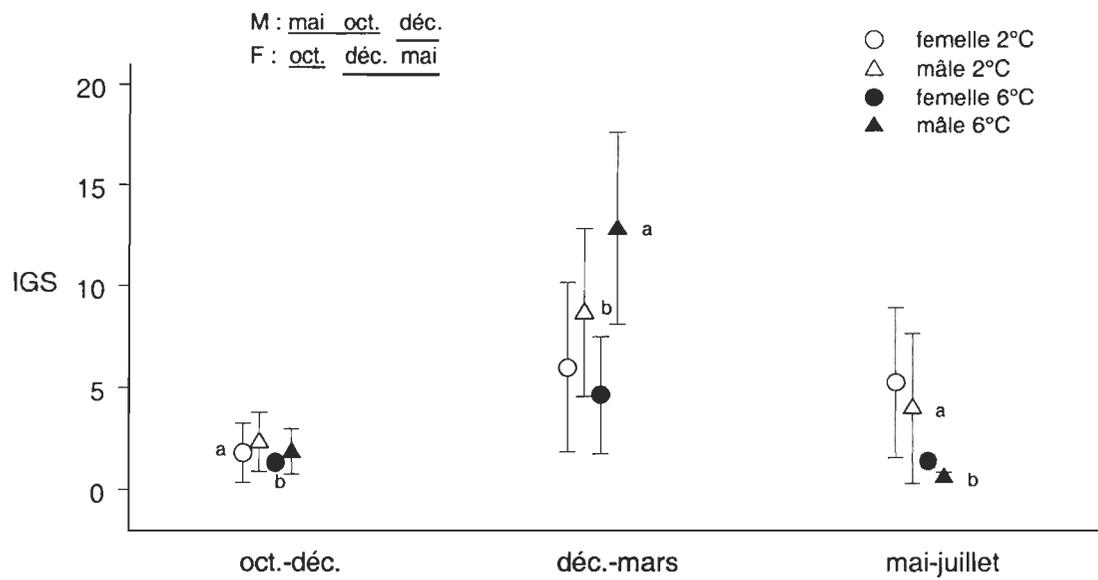


Figure 4. Indice gonadosomatique (IGS) des morues mâles (M) et femelles (F) nourries à satiété à 2°C et à 6°C dans chacune des expériences. Les valeurs moyennes et les écart-types par sexe et température sont présentés. Les traits sous les mois indiquent des différences significatives entre les expériences et les lettres des différences significatives entre les températures à l'intérieur de chacune des expériences. Les comparaisons sont faites pour chacun des sexes.

3.3. Le rationnement alimentaire

3.3.1. Taux d'alimentation moyens observés pour les différentes rations alimentaires

Les taux d'alimentation calculés en début d'expérience afin d'établir les rations alimentaires correspondant à 25% ($C_{25\%}$) et à 50% ($C_{50\%}$) de la ration à satiété se sont avérés différents des taux moyens d'alimentation obtenus au cours des différentes périodes d'expérimentation (Tableau 5). Au cours de la période de décembre à mars, les taux d'alimentation moyens étaient plus faibles que les taux initiaux ce qui a entraîné un taux d'alimentation moyen plus élevé que prévu pour les rations $C_{25\%}$ et $C_{50\%}$ (Tableau 5). A l'inverse, les taux d'alimentation moyens observés aux rations $C_{25\%}$ et $C_{50\%}$ au cours de l'expérience de mai à juillet étaient plus faibles que les taux visés. Des différences de l'ordre de 3% à 13% entre les taux d'alimentation visés et obtenus à $C_{25\%}$ et $C_{50\%}$ ont été observées pour l'expérience d'octobre.

3.3.2. L'effet des rations alimentaires sur les variations saisonnières de la croissance, de la condition et des indices de la masse relative des organes et des tissus

Pour chacune des expériences, la réduction de la ration alimentaire a eu des effets significatifs sur les taux de croissance, la condition somatique et les indices de la masse relative des organes et tissus. Cependant, la diminution de la ration alimentaire n'a eu aucun effet ($P > 0.07$) sur le taux de croissance en longueur pendant l'expérience de mai à juillet. De plus, la réduction de la ration alimentaire n'a eu aucun effet ($P > 0.3$) sur l'indice

Tableau 5. Taux d'alimentation moyen observé pour les températures et rations visées au cours des 3 expériences. Les taux sont exprimés en pourcentage de la masse/jour et en % de la ration à satiété.

période expérimentale	taux moyen d'alimentation observé (% masse/jour)					
	2°C			6°C		
	C _{25%}	C _{50%}	C _{max}	C _{25%}	C _{50%}	C _{max}
octobre à décembre	0.26 (22%)	0.52 (44%)	1.17 (100%)	0.62 (31%)	1.24 (63%)	1.96 (100%)
décembre à mars	0.26 (33%)	0.53 (66%)	0.80 (100%)	0.54 (46%)	1.09 (92%)	1.18 (100%)
mai à juillet	0.15 (22%)	0.3 (44%)	0.68 (100%)	0.16 (16%)	0.33 (33%)	0.99 (100%)

gonadosomatique (Figure 5). Seules des différences ($P < 0.04$) entre l'IGS moyen à 2°C et 6°C chez les mâles ont été observées dans les expériences (Figure 5).

3.3.2.1. Taux de croissance

Les effets négatifs du rationnement étaient plus importants pendant la période où le taux de croissance pour la ration à satiété était plus élevé soit d'octobre à décembre et il était plus prononcé à 6°C qu'à 2°C (Figure 6). Aucune différence ($P > 0.08$) dans le taux de croissance en longueur n'a été observée pendant l'expérience débutant en mai, les taux pour la ration à satiété étant faibles et les taux moyens pour les rations C₂₅ et C₅₀ étant pratiquement nuls. Les taux de croissance en masse pendant cette période étaient significativement plus faibles ($P < 0.032$) et négatifs pour les rations C_{25%} et C_{50%} (Figure 6). Les taux de croissance en longueur et en masse n'ont pas été influencés par la température ($P > 0.3$) pendant cette expérience. La température a eu un effet significatif ($P < 0.01$) sur les taux de croissance pendant les expériences débutant en octobre et en décembre; ceux-ci étant plus élevés à 6°C qu'à 2°C chez les 2 sexes pour l'ensemble des rations. Cependant, les femelles ont montré un taux de croissance en masse similaire à 2°C et 6°C pour les rations C_{25%} et différents entre les 2 températures pour les autres rations lors de l'expérience d'octobre à décembre (interaction température * ration : $P < 0.009$) (Figure 6).

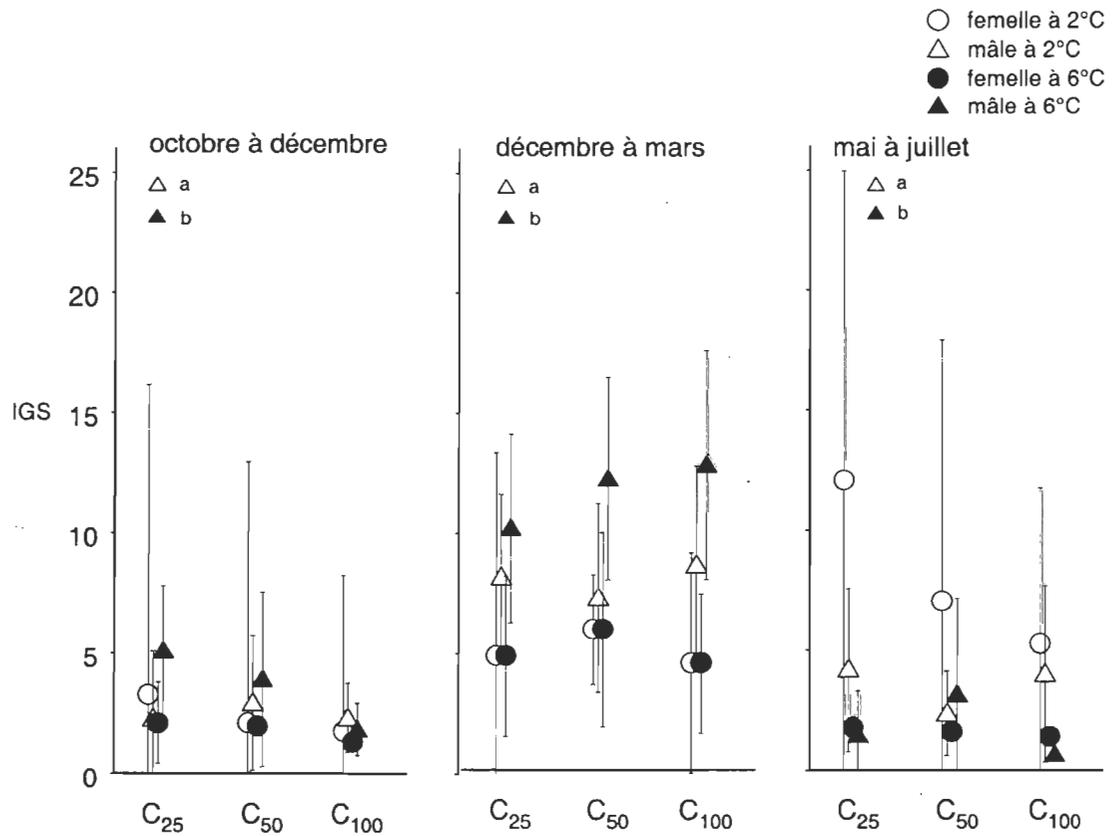


Figure 5. Indice gonadosomatique (IGS) des morues mâles et femelles soumises aux 3 différentes rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences. Les valeurs moyennes et les écart-types par sexe, température et ration sont présentés. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les températures chez les mâles (Δ) à l'intérieur de chaque expérience.

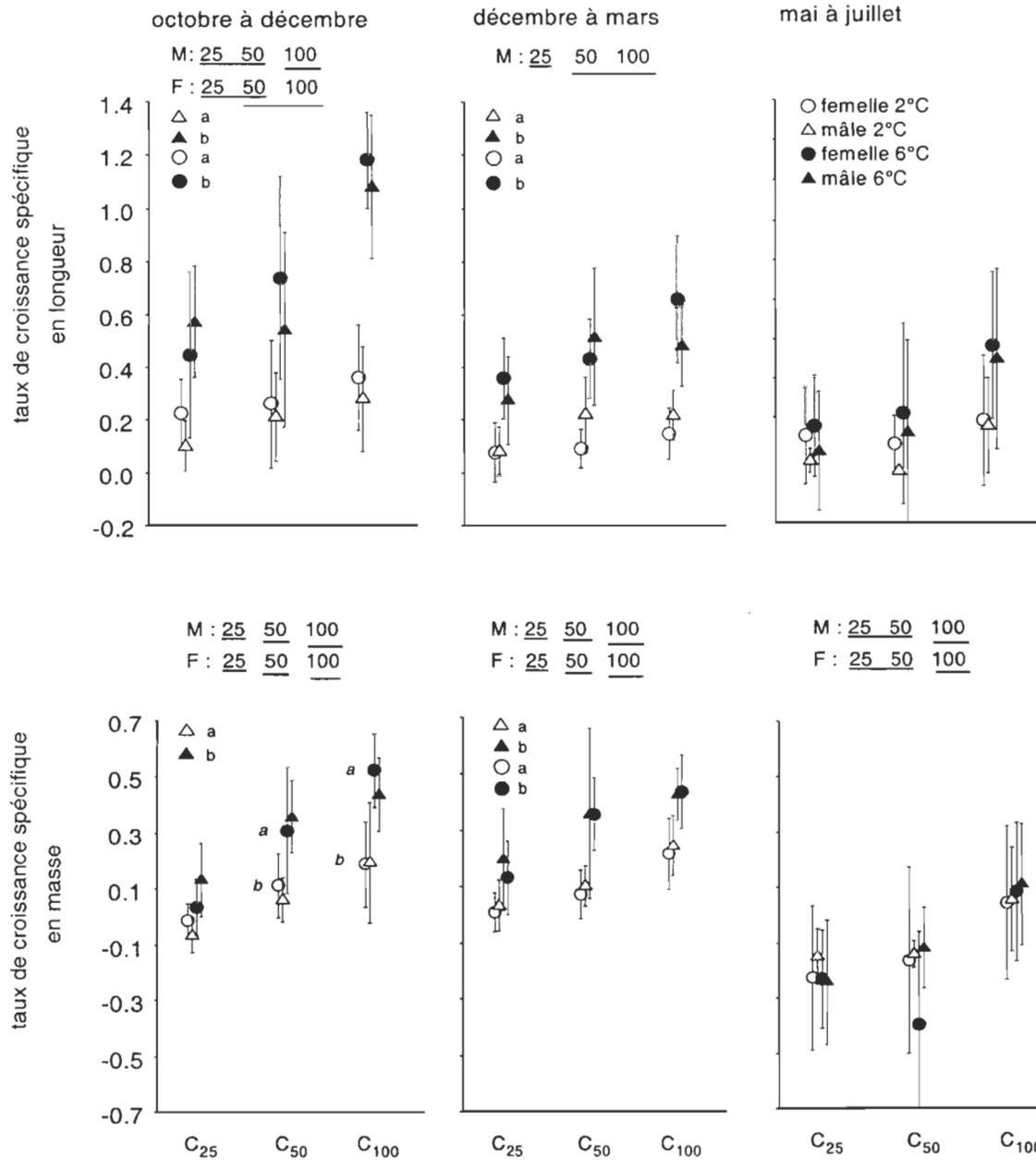


Figure 6. Taux de croissance spécifique en longueur et en masse des morues mâles (M) et femelles (F) soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences. Les valeurs moyennes et les écart-types par sexe, température et ration sont présentés. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les températures chez les mâles (Δ) et les femelles (O) pour l'ensemble des rations à l'intérieur de chaque expérience. Les traits sous les rations indiquent des différences significatives entre les rations et les lettres en italiques des différences significatives entre les températures chez les femelles pour une ration donnée.

3.3.2.2. Condition somatique et indices de la masse relative des organes et des tissus

Lors de la période expérimentale d'octobre à décembre, la diminution de la ration alimentaire a eu un effet négatif ($P < 0.02$) sur la condition somatique, l'IMS et l'IHS des mâles et des femelles (Figure 7). La condition somatique et l'IMS chez les 2 sexes pour l'ensemble des rations étaient plus élevés ($P < 0.04$) à 6°C qu'à 2°C alors que l'IHS était similaire ($P > 0.1$) entre les températures (Figure 7). Pendant la période de décembre à mars, la ration alimentaire et la température ont eu une influence significative sur la condition somatique ($P < 0.05$) et l'indice hépatosomatique ($P < 0.002$) des morues des 2 sexes (Figure 8). Chez les femelles, la diminution de la ration et de la température ont eu des effets négatifs ($P < 0.02$ et $P < 0.04$, respectivement) sur l'IMS alors que chez les mâles, aucun effet n'a été détecté ($P < 0.09$) (Figure 8). Au cours de la période expérimentale de mai à juillet, seuls le facteur de condition somatique et l'IMS des femelles ont diminué de façon significative ($P < 0.006$) avec la diminution de la ration alimentaire pour l'ensemble des températures (Figure 9). La température n'a eu aucun effet ($P > 0.2$) sur la condition somatique et l'IMS des mâles pour l'ensemble des rations. Finalement, seul l'IHS des morues femelles élevées à 6°C a été affecté significativement ($P < 0.0001$) par la diminution de la ration alimentaire (interaction température * ration : $P < 0.045$). Une diminution de 49% de la valeur de l'IHS des morues soumises aux rations C_{25%} et C_{50%} a été observée par rapport à celles nourries à satiété.

Très peu de variations ont été observées dans les indices de la masse des caeca pyloriques (ICS) et de l'estomac (IES). Les valeurs moyennes ont varié entre 1.2 et 2.2 pour l'ICS et entre 1 et 2 pour l'IES. (Annexe 4).

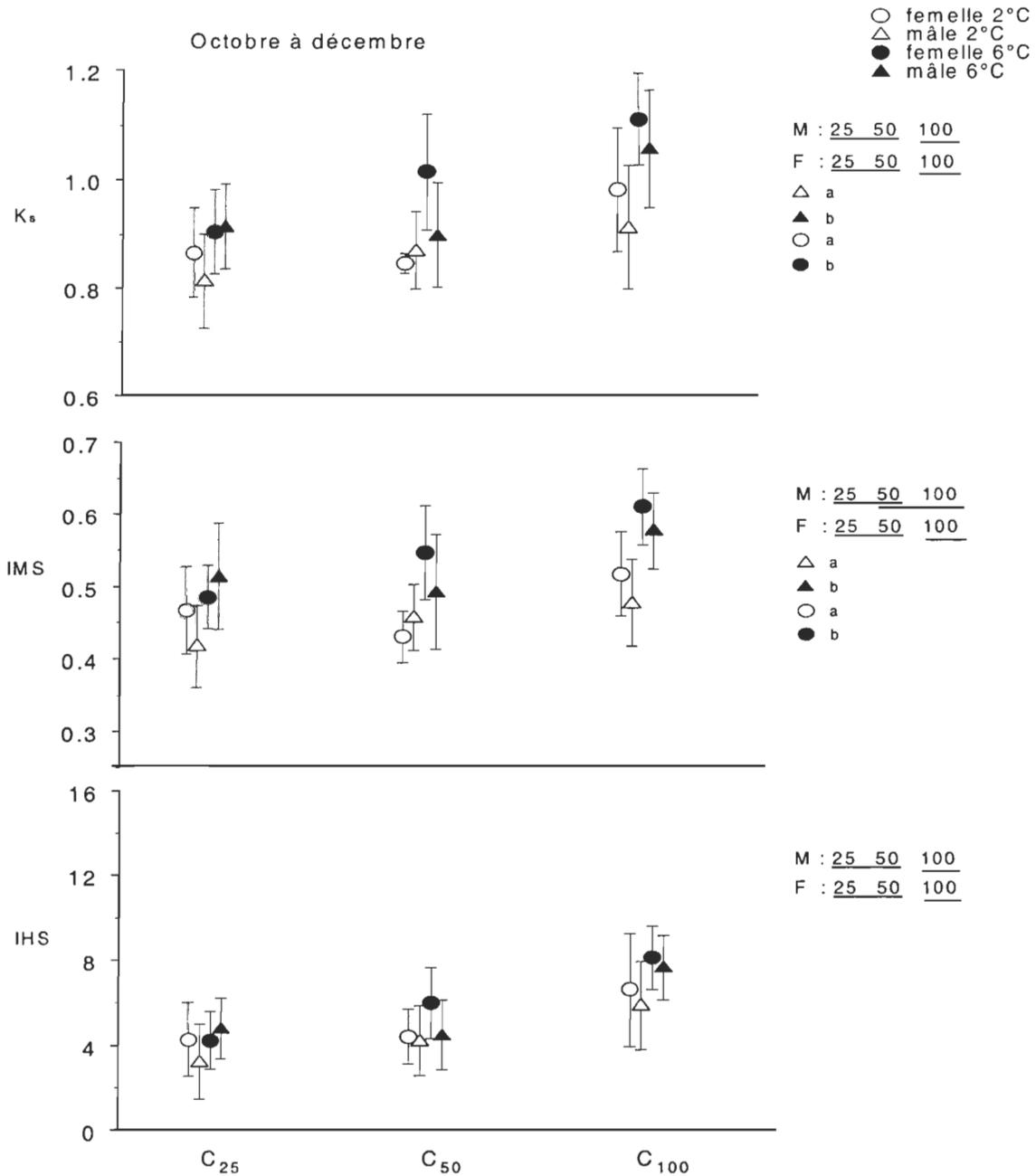


Figure 7. Condition somatique (K_s), indice de la masse musculaire (IMS) et indice hépatosomatique (IHS) des morues mâles (M) et femelles (F) soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures pour la période d'octobre à décembre. Les valeurs moyennes et les écart-types par sexe, température et ration sont présentés. Les traits sous les rations indiquent des différences significatives entre les rations et les lettres indiquent des différences significatives entre les températures chez les mâles (Δ) et les femelles (O) pour l'ensemble des rations à l'intérieur de chaque expérience.

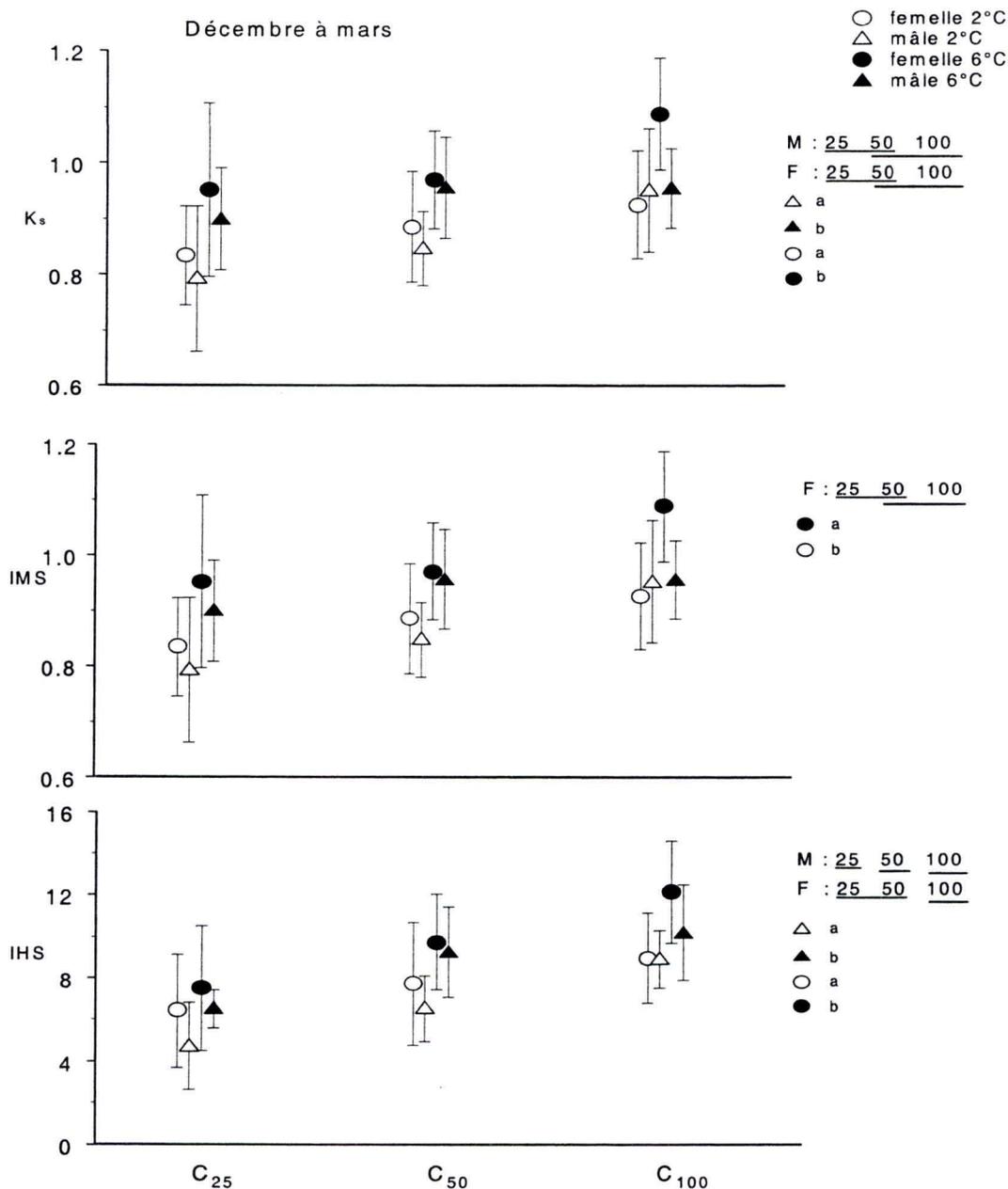


Figure 8. Condition somatique (K_s), indice de la masse musculaire (IMS) et indice hépatosomatique (IHS) des morues mâles (M) et femelles (F) soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures pour la période de décembre à mars. Les valeurs moyennes et les écart-types par sexe, température et ration sont présentés. Les traits sous les rations indiquent des différences significatives entre les rations et les lettres indiquent des différences significatives entre les températures chez les mâles (Δ) et les femelles (O) pour l'ensemble des rations à l'intérieur de chaque expérience.

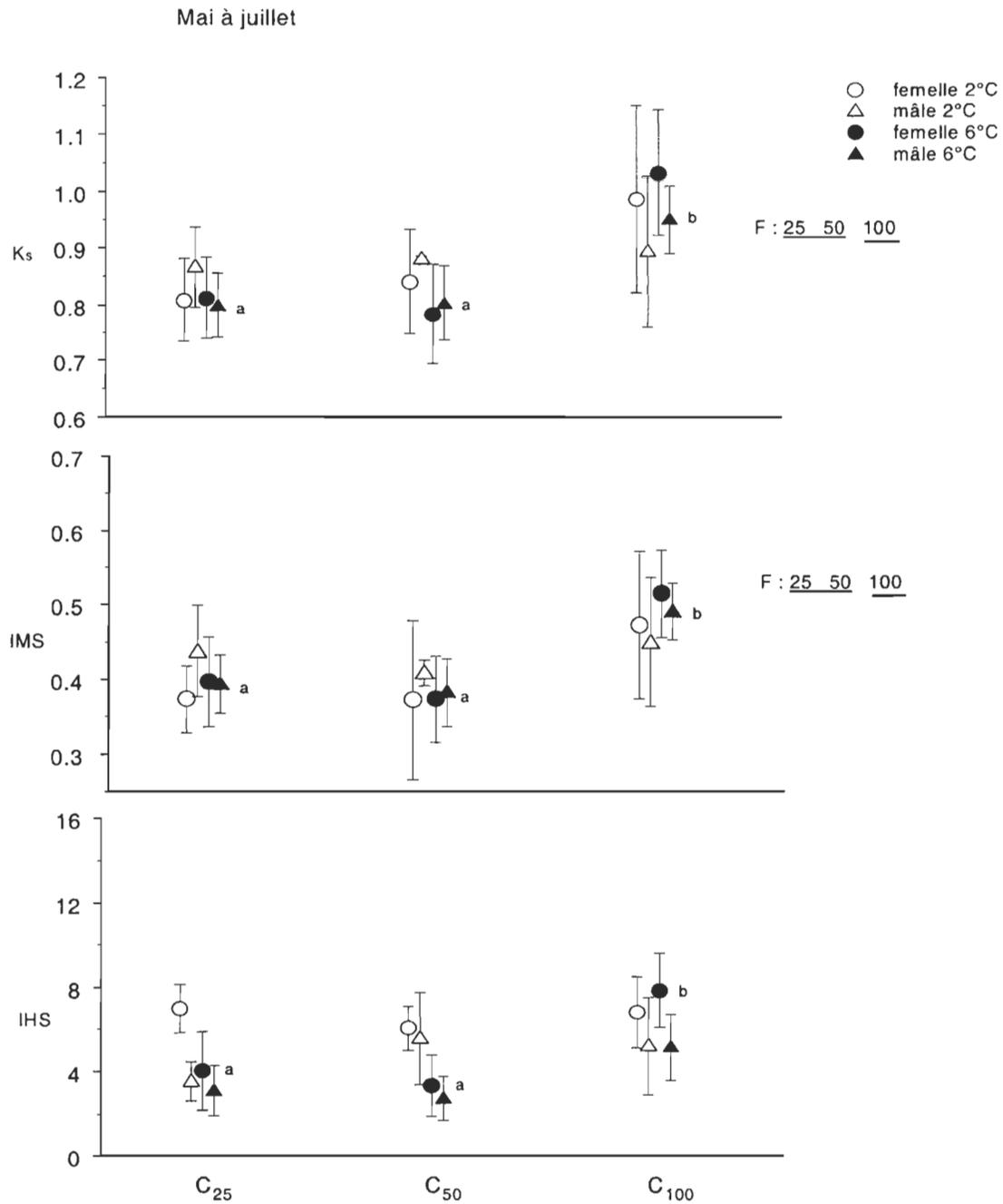


Figure 9. Condition somatique (K_s), indice de la masse musculaire (IMS) et indice hépatosomatique (IHS) des morues mâles (M) et femelles (F) soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures pour la période de mai à juillet. Les valeurs moyennes et les écart-types par sexe, température et ration sont présentés. Les traits sous les rations indiquent des différences significatives entre les rations et les lettres des différences significatives entre les rations pour les mâles (▲) et les femelles (●) maintenues à 6°C.

3.4. Variations dans les contenus en eau et en énergie des différents organes et tissus des morues soumises aux différents traitements expérimentaux

Des différences significatives dans le contenu en eau des organes et tissus ont accompagné les variations dans les différents indices entre les expériences. Des différences reliées à la température et au sexe ont été observées pour le contenu en eau du foie et des différences entre les sexes ont été observées pour le contenu en eau des gonades (Figure 10). Pour les autres organes et tissus, aucune différence ($P > 0.1$) reliée à la température ou au sexe n'a été détectée (Figure 10 et Annexe 5). En raison des très fortes relations observées entre les contenus en eau et en énergie des tissus, les différences dans le contenu en eau des tissus indiquent l'existence de différences similaires dans le contenu énergétique des tissus.

Aucune différence significative ($P > 0.3$) n'a été observée dans les contenus en eau du foie des femelles entre les expériences (Figure 10). Cependant chez les mâles, le contenu en eau du foie était significativement plus faible ($P < 0.0004$) à la fin de l'expérience de décembre à mars. Le contenu en eau du foie était plus faible à 6°C qu'à 2°C ($P < 0.0001$) pour les expériences d'octobre et de décembre chez les 2 sexes. Ces différences correspondent à des variations du contenu énergétique de 1.4 kJ/g à 4.1 kJ/g entre les 2 températures. Aucune différence ($P > 0.5$) dans le contenu en eau du foie n'a été détectée entre les températures lors de l'expérience de mai. Cependant le contenu en eau du foie des mâles à 2°C lors de l'expérience de décembre était significativement plus faible ($P < 0.007$) que celui des femelles à 2°C. La variation correspondante dans le contenu énergétique des

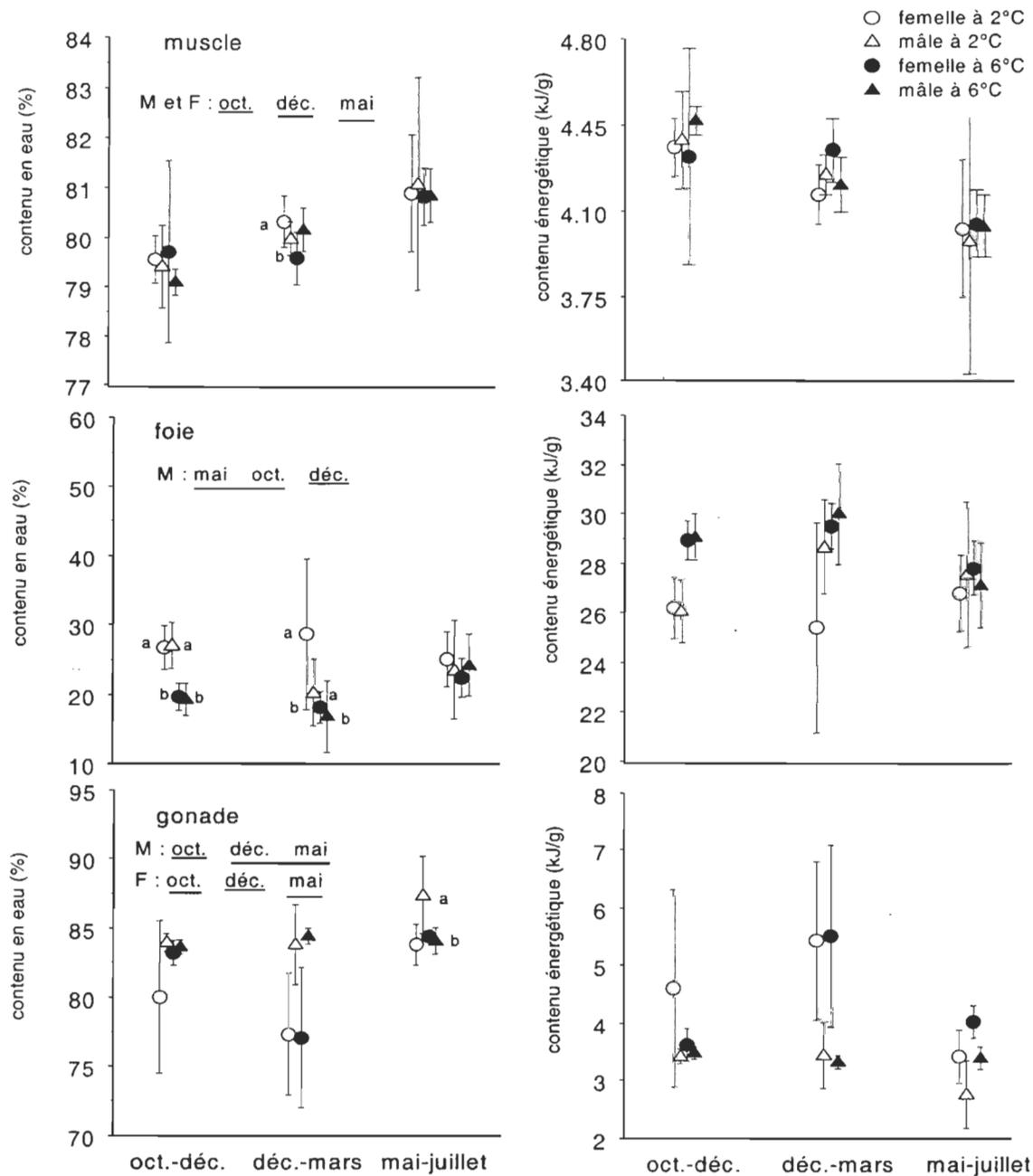


Figure 10. Contenu en eau et contenu énergétique du muscle, du foie et des gonades des morues mâles (M) et femelles (F) nourries à satiété à 2°C et à 6°C dans chacune des expériences. Les valeurs moyennes et les écart-types par sexe et température sont présentés. Les traits sous les mois indiquent des différences significatives entre les expériences et les lettres des différences significatives entre les températures à l'intérieur de chacune des expériences. Les comparaisons sont faites pour chacun des sexes.

mâles et des femelles atteignait 3.3 kJ/g. Aucune différence ($P > 0.6$) entre les sexes n'a été observée lors des expériences de mai et d'octobre.

Des variations significatives ($P < 0.001$) dans le contenu en eau des gonades ont été observées chez les mâles et femelles lors des 3 expériences (Figure 10). Les contenus en eau les plus élevés ont été observés lors de l'expérience de mai chez les femelles et pendant les expériences de décembre et de mai chez les mâles (interaction expérience * sexe : $P < 0.0009$). Des différences significatives ($P < 0.05$) entre les sexes ont été observées pour les expériences d'octobre et de décembre; les femelles ayant alors un contenu en eau inférieur à celui des mâles. La valeur énergétique des gonades chez les femelles pendant l'expérience de décembre était 1.6 fois plus élevée que celle des gonades chez les mâles. Pour l'expérience d'octobre à décembre, la différence entre les sexes était causée par le plus faible contenu en eau chez les femelles à 2°. La plus grande variabilité observée chez les femelles était également associée à la présence de différents stades de maturité. Vingt-neuf pourcent (4/14) des femelles étaient encore matures à la fin de l'expérience à 2°C. Finalement, la température a eu un effet significatif que chez les mâles ($P < 0.03$) lors de la période expérimentale de mai à juillet (Figure 10). Le contenu en eau des gonades était alors plus élevé à 2°C qu'à 6°C.

Les contenus en eau du muscle (Figure 10), des caeca pyloriques et de l'estomac (Annexe 5) ont présenté des différences significatives ($P < 0.0001$) entre chacune des expériences. Les valeurs les plus élevées ont été observées pendant l'expérience de mai et les valeurs les plus faibles pendant celle d'octobre. La valeur énergétique de ces tissus était donc plus élevée pendant l'expérience d'octobre à décembre et plus faible pendant

l'expérience de mai à juillet. Les différences entre les valeurs moyennes du contenu énergétique étaient de l'ordre de 10% pour le muscle et l'estomac et de 7% pour les caeca pyloriques. Aucune différence significative ($P > 0.7$) entre les sexes n'a été observée. La température a eu une influence significative ($P < 0.01$) seulement sur le contenu en eau du muscle des femelles pendant l'expérience de décembre à mars.

La diminution de la ration alimentaire n'a pas entraîné de différence significative ($P > 0.2$) dans les contenus en eau des caeca pyloriques et des gonades chez les mâles et les femelles (Figure 11, Annexe 5). Cette absence de différence indique également des valeurs identiques du contenu en énergie dans ces tissus entre les rations (Annexes 6 et 7). Finalement, des différences significatives dans le contenu en eau des gonades entre mâles et femelles ont été observées à toutes les rations lors de l'expérience de décembre à mars.

Les contenus en eau du muscle et du foie des femelles n'ont pas été affectés ($P > 0.06$) par la diminution de la ration alimentaire et la température pendant l'expérience d'octobre à décembre (Figure 11). Par contre, la diminution de la ration alimentaire a entraîné une augmentation ($P < 0.02$) du contenu en eau du muscle et du foie chez les mâles. Cependant, l'augmentation significative du contenu en eau du foie n'a été observée que chez les mâles maintenus à 2°C (interaction température * ration : $P < 0.004$). Ces changements de contenu en eau ont entraîné des variations de la valeur énergétique spécifique du muscle et du foie de 0.35 kJ/g et 4.5 kJ/g, respectivement. Lors de la période expérimentale de décembre à mars, les contenus en eau du muscle et du foie chez les 2 sexes ont été affectés par la ration alimentaire ($P < 0.02$) (Figure 11). Cependant, chez les femelles, le contenu en eau du foie était significativement différent entre les rations

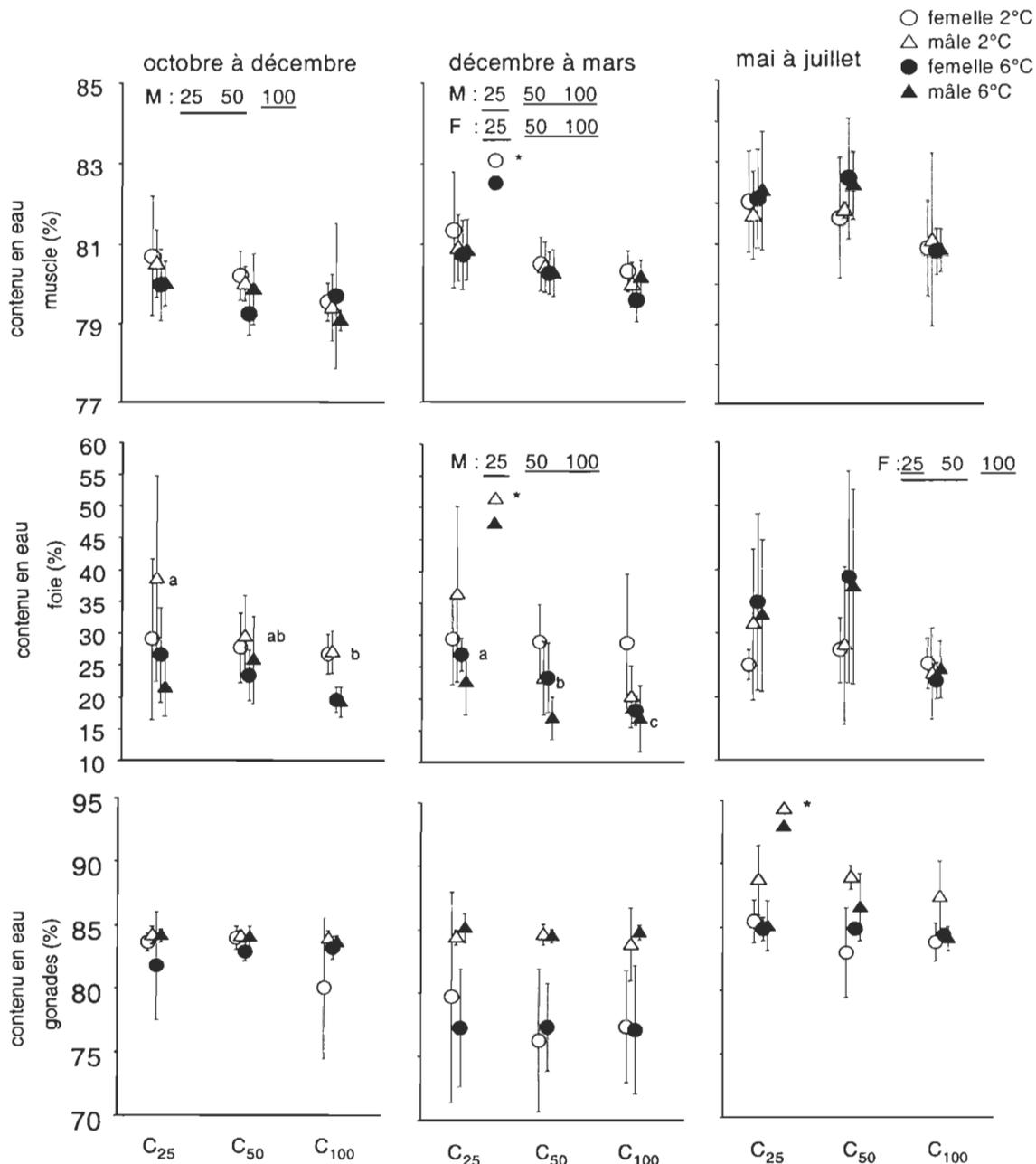


Figure 11. Contenu en eau du muscle, du foie et des gonades des morues mâles (M) et femelles (F) soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences. Les valeurs moyennes et les écart-types par sexe, température et ration sont présentés. Les traits sous les rations indiquent des différences significatives entre les rations. Les astérisques indiquent des différences significatives entre les températures pour les mâles (Δ) ou les femelles (O) et les lettres des différences significatives entre les rations pour une température et un sexe donné.

seulement chez celles élevées à 6°C (interaction température * ration : $P < 0.05$). Les valeurs énergétiques moyennes du muscle ont varié de 0.22 kJ/g chez les mâles et de 0.28 kJ/g chez les femelles entre les rations. Les changements dans les contenus en eau du foie se sont traduits par des différences de l'ordre de 6.3 kJ/g chez les mâles à 2°C et de 2.2 kJ/g et 3.4 kJ/g chez les mâles et les femelles à 6°C, respectivement. Lors de cette expérience, le contenu en eau du muscle chez les femelles et le contenu en eau du foie chez les mâles étaient également plus élevés à 2°C qu'à 6°C ($P < 0.02$). Finalement, pendant l'expérience de mai à juillet, seul le contenu en eau du foie chez les femelles a augmenté de façon significative ($P < 0.008$) avec la diminution de la ration alimentaire (Figure 11).

Des différences reliées à la ration ont été observées dans le contenu en eau de l'estomac lors des expériences d'octobre et de décembre (Annexe 5). Cependant, la variation dans les valeurs moyennes des contenus en eau de l'estomac entre les différentes rations était très faible. Les différences de valeur énergétique accompagnant les changements dans les contenus en eau se situaient entre 0.07 kJ/g et 0.17 kJ/g chez les femelles et entre 0.14 kJ/g et 0.31 kJ/g chez les mâles.

3.5. Composition en lipides et en protéines et valeur énergétique des organes et tissus

Les variations de la valeur énergétique des tissus et les différences dans les contenus spécifiques en énergie entre les tissus et organes sont associées aux changements dans les proportions en lipides et en protéines de ces tissus. Les pentes des différentes relations entre

le pourcentage de lipides et de protéines et le contenu énergétique des tissus indiquent l'apport relatif des protéines et des lipides dans la valeur énergétique des tissus (Tableau 6). Les plus grandes variations de la valeur énergétique des tissus étaient observées dans le foie et les gonades. Les variations importantes du contenu en énergie dans le foie sont reliées au contenu lipidique; le pourcentage en lipides variant entre 5% et 70% et le pourcentage de protéines entre 5% et 15% (Figure 12). Ces variations de la composition biochimique du foie peuvent entraîner des variations dans le contenu énergétique du foie de l'ordre de 25 kJ/g.

Les gonades des femelles présentaient des pourcentages en protéines et en lipides pouvant varier de 5% à 18% et de 1% à 3.5%, respectivement, ce qui a engendré des différences de valeur énergétique pouvant atteindre 6 kJ/g. Les contenus les plus élevés en protéines, en lipides et en énergie ont été observés pendant l'expérience de mai chez les femelles matures juste avant le début de la reproduction. La variabilité du contenu énergétique des gonades chez les mâles était plus faible que chez les femelles (3.5 kJ/g). Le pourcentage en protéines était variable (5% à 15%) et le contenu en lipides faible (1% à 4%). Les contenus en protéines, lipides et énergie les plus faibles ont été observés pendant l'expérience de mai au moment de la reproduction des mâles.

Une faible variabilité de l'ordre de 2 kJ/g a été observée dans le contenu énergétique des autres tissus. La valeur énergétique du muscle et de l'estomac était associée presque exclusivement à leur contenu en protéines. Le contenu en protéines a varié de 9% à 22% alors que celui des lipides a varié de 0.7% à 2.1%. La composition biochimique des

Tableau 6. Paramètres des droites de régression décrivant la relation qui existe entre la valeur énergétique des tissus (kJ/g tissu frais) et leur composition en protéines et en lipides (% du poids frais).

	n	protéines			lipides		
		b	a	r ²	b	a	r ²
foie	108	-0.34 ± 0.03	16.77	0.51	2.64 ± 0.11	-11.96	0.85
muscle	108	1.94 ± 0.50	5.71	0.12	0.25 ± 0.05	0.04	0.21
gonade femelle	45	1.92 ± 0.15	3.59	0.79	0.46 ± 0.04	0.02	0.74
gonade mâle	63	1.71 ± 0.69	3.48	0.09	0.29 ± 0.09	1.02	0.16
estomac	108	2.22 ± 0.78	6.48	0.07	0.42 ± 0.09	-0.22	0.17
caeca	108	11.72 ¹ ± 1.42			1.30 ± 0.20	-2.23	0.29

Note: la valeur de la pente (b) est présentée avec l'écart-type. L'ordonnée à l'origine est représentée par la lettre a, r² est le coefficient de détermination.

¹ : valeur moyenne et écart-type

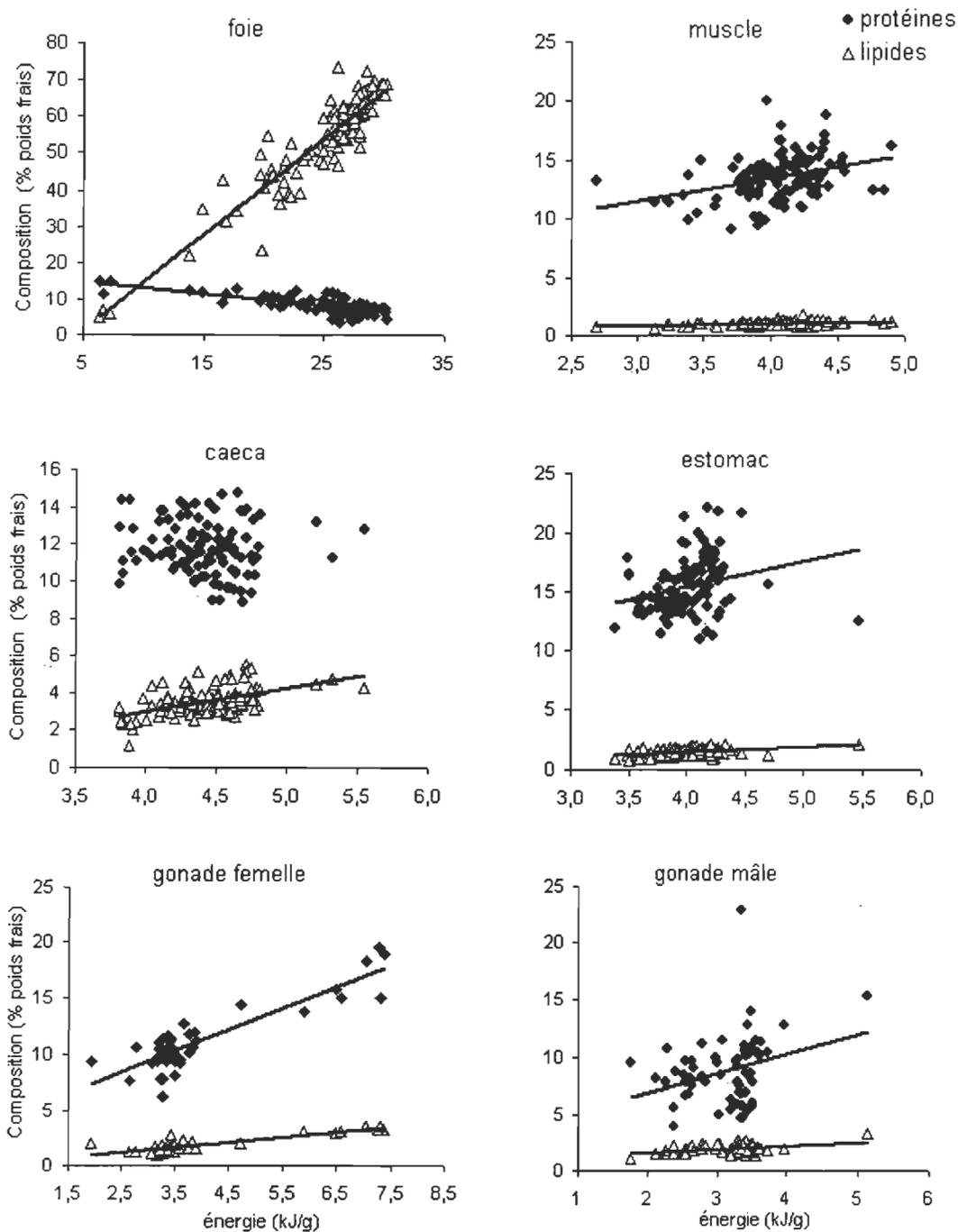


Figure 12. Relation entre la composition en protéines et en lipides (% du poids frais) et le contenu énergétique des tissus des morues soumises aux différents traitements. Les droites indiquent les régressions significatives (i.e. pentes différentes de 0, $P < 0.05$).

caeca pyloriques était un peu différente; le contenu en lipides variant entre 1.2% et 5.5% et le contenu en protéines demeurant stable. L'absence de relation significative (i.e. pente non différente de 0, $P = 0.35$) entre le contenu en protéines et le contenu en énergie indique que le contenu en protéines ($11.72\% \pm 1.42\%$) n'est pas associé à la variabilité du contenu énergétique des caeca pyloriques.

3.6. Gains et pertes en masse et en énergie dans les différents tissus et organes pour les morues nourries à satiété

Les différences observées dans la masse relative et le contenu énergétique des différents tissus et organes à la fin des expériences ont été exprimées en termes de gains et de pertes de masse et d'énergie en soustrayant ceux-ci des masses et des contenus énergétiques moyens en début d'expérience (Figures 13 et 14). A l'exception du foie, des patrons similaires de variation dans les gains ou les pertes en masse et en énergie ont été observés dans les différents tissus. Les gains en énergie dans le foie étaient beaucoup plus élevés que les gains en masse de ce tissu en raison de la valeur énergétique élevée de cet organe.

Les gains les plus élevés en masse musculaire ont été observés pendant la période d'octobre à décembre à 6°C (Figure 13). Les gains en masse musculaire ont également été élevés pendant l'expérience de décembre à mars mais l'importance relative des gains en masse du foie et des gonades s'est accrue pendant cette période. Lors de l'expérience de mai à juillet, les gains en masse, surtout chez les morues maintenues à 2°C ont été plus

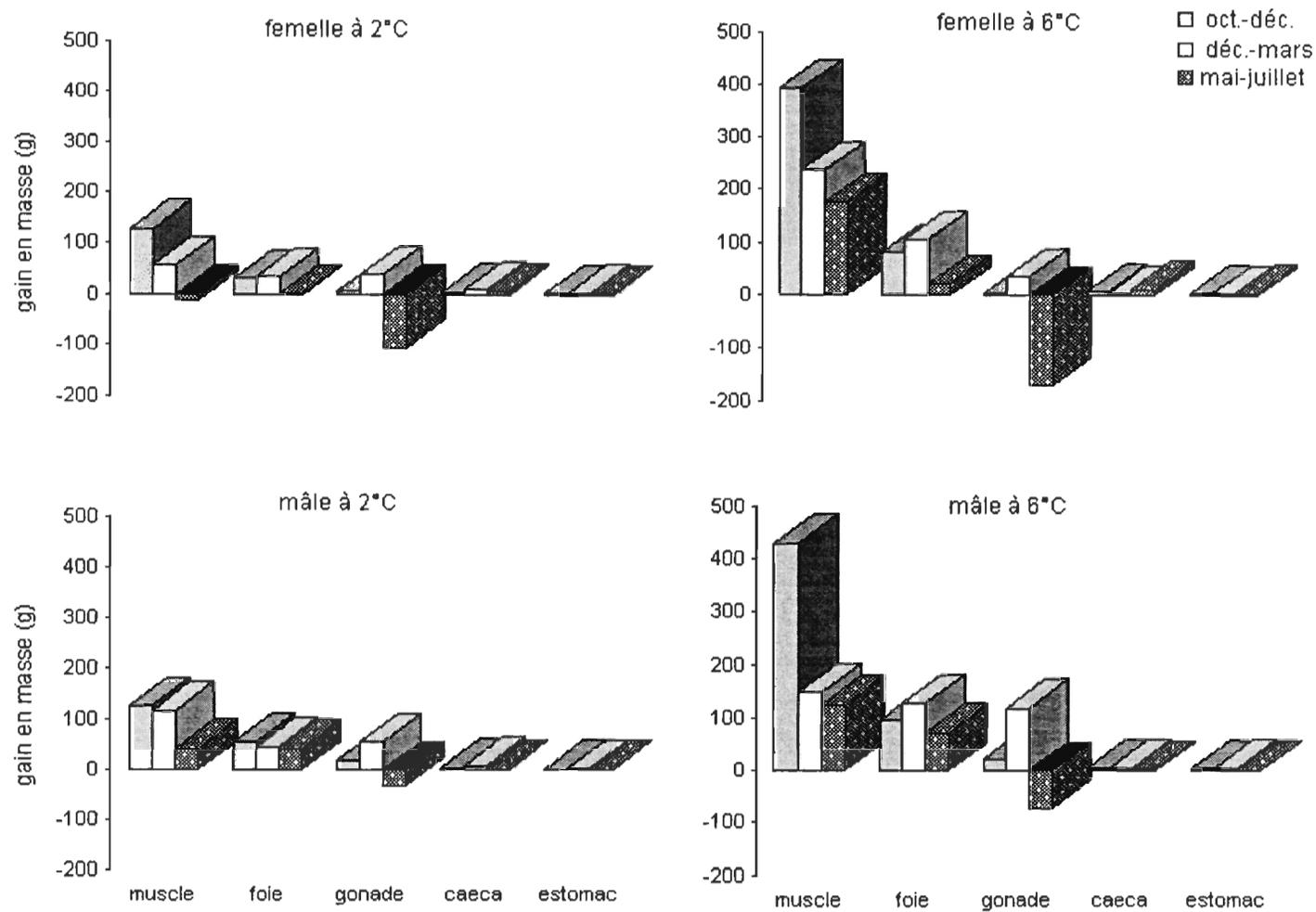


Figure 13. Variation de la masse totale des différents organes et tissus pour les morues mâles et femelles nourries à satiété à 2°C et à 6°C dans chacune des expériences.

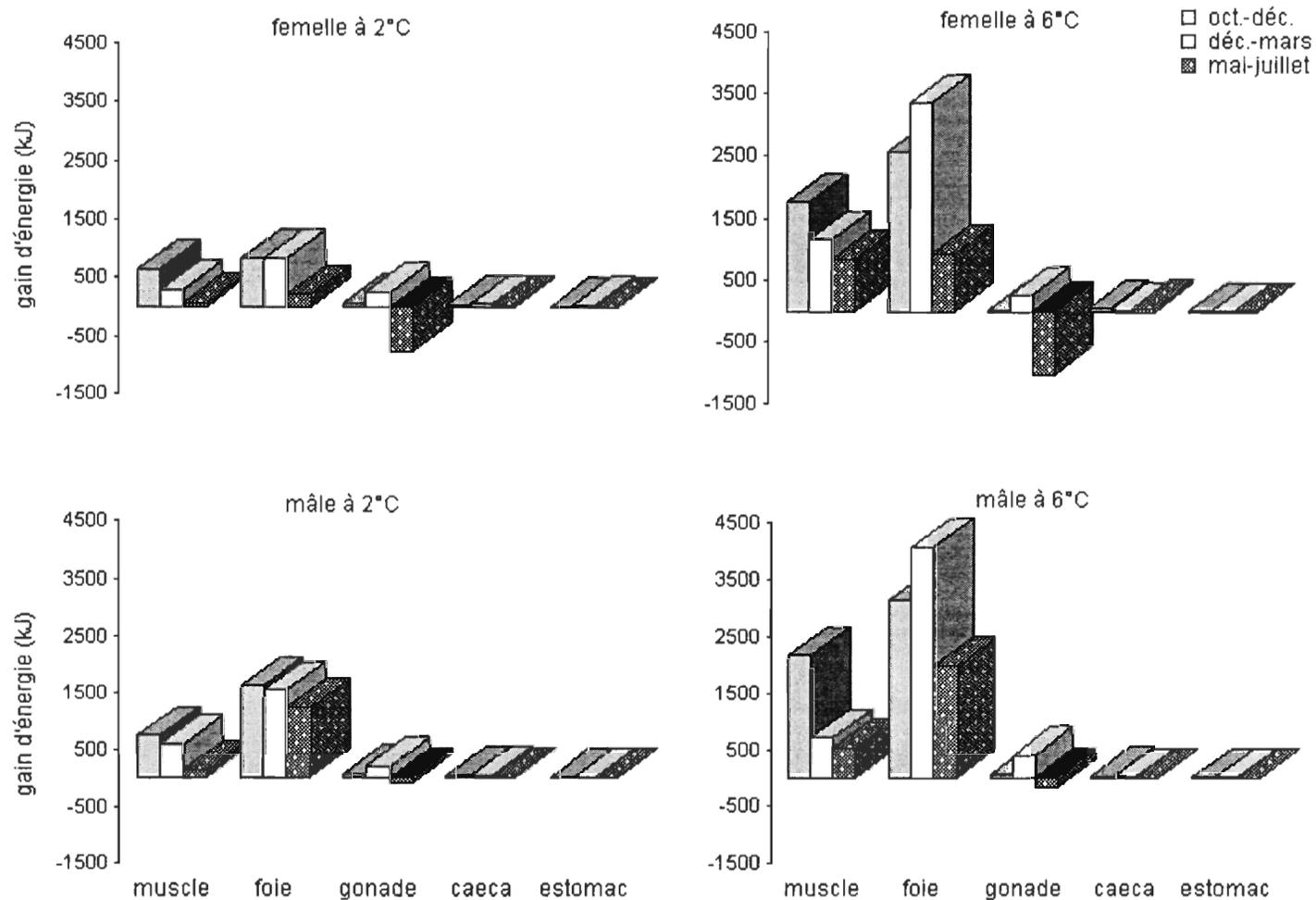


Figure 14. Variation de la valeur énergétique totale des différents organes et tissus pour les morues mâles et femelles nourries à satiété à 2°C et à 6°C dans chacune des expériences.

faibles. Des pertes importantes de la masse des gonades ont été observées chez les femelles. Le bilan net des gains et pertes en masse chez les femelles lors de l'expérience de mai a été négatif à 2°C et très près de zéro à 6°C, alors que celui des mâles a été légèrement positif à 2°C et à 6°C. Les variations de la masse des caeca pyloriques et de l'estomac dans les différentes conditions expérimentales ont été de 3g à 13 g et de 1g à 6g, respectivement. Ces variations sont faibles par rapport aux gains et aux pertes maximum observés pour le muscle (430g), le foie (126 g) et les gonades (170 g).

Contrairement aux gains en masse, les gains en énergie ont été plus élevés dans le foie que dans le muscle pour les expériences d'octobre et de décembre (Figure 14). De plus, les gains en énergie dans le foie ont été, de façon relative, plus élevés que dans le muscle pendant l'expérience de décembre que pendant l'expérience d'octobre. La quantité d'énergie emmagasinée dans le foie à 6°C a été jusqu'à 3 fois plus élevée qu'à 2°C. Le gain en énergie dans les gonades était similaire aux 2 températures chez les femelles (257 kJ vs 255 kJ) et un peu plus élevé à 6°C chez les mâles (210 kJ vs 393 kJ). Pendant l'expérience de mai, des pertes d'énergie associées à la reproduction ont été observées dans les gonades chez les femelles. Des gains similaires en énergie ont été observés dans le muscle et le foie. Les gains étaient toutefois 3 fois plus élevés à 6°C qu'à 2°C. Chez les mâles, les pertes d'énergie des gonades étaient moins importantes mais les gains d'énergie dans le foie étaient plus élevés que chez les femelles pendant l'expérience de mai.

Tout comme pour la masse, les gains et les pertes en énergie dans les caeca pyloriques et l'estomac étaient très faibles par rapport à ceux des autres tissus et organes étudiés.

3.7. Effet du rationnement sur les gains et les pertes en masse et en énergie des différents tissus et organes.

La diminution de la ration alimentaire a eu un effet plus marqué sur les changements en masse et en énergie dans le muscle et le foie. Des diminutions importantes et même des pertes en masse et en énergie ont été observées pour le muscle et le foie des femelles (Figures 15 et 16) et des mâles (Figures 17 et 18) pour les rations C₂₅ et C₅₀ dans toutes les expériences.

Avec la diminution de la ration alimentaire, les variations en masse et en énergie pour le muscle et le foie étaient beaucoup plus élevées à 6°C qu'à 2°C. Des gains en masse et en énergie pour le muscle et le foie ont tout de même été observés aux rations plus faibles lors des expériences d'octobre et de décembre à 6°C; le bilan net en masse et en énergie demeurant positif. Pour l'expérience de mai, quoiqu'une augmentation de la masse et de l'énergie dans le muscle et le foie ait été observée pour la ration à satiété, une diminution de la ration a entraîné des pertes en masse et en énergie. Ainsi, le bilan net en masse et en énergie pour les morues soumises au rationnement a été négatif pour cette expérience.

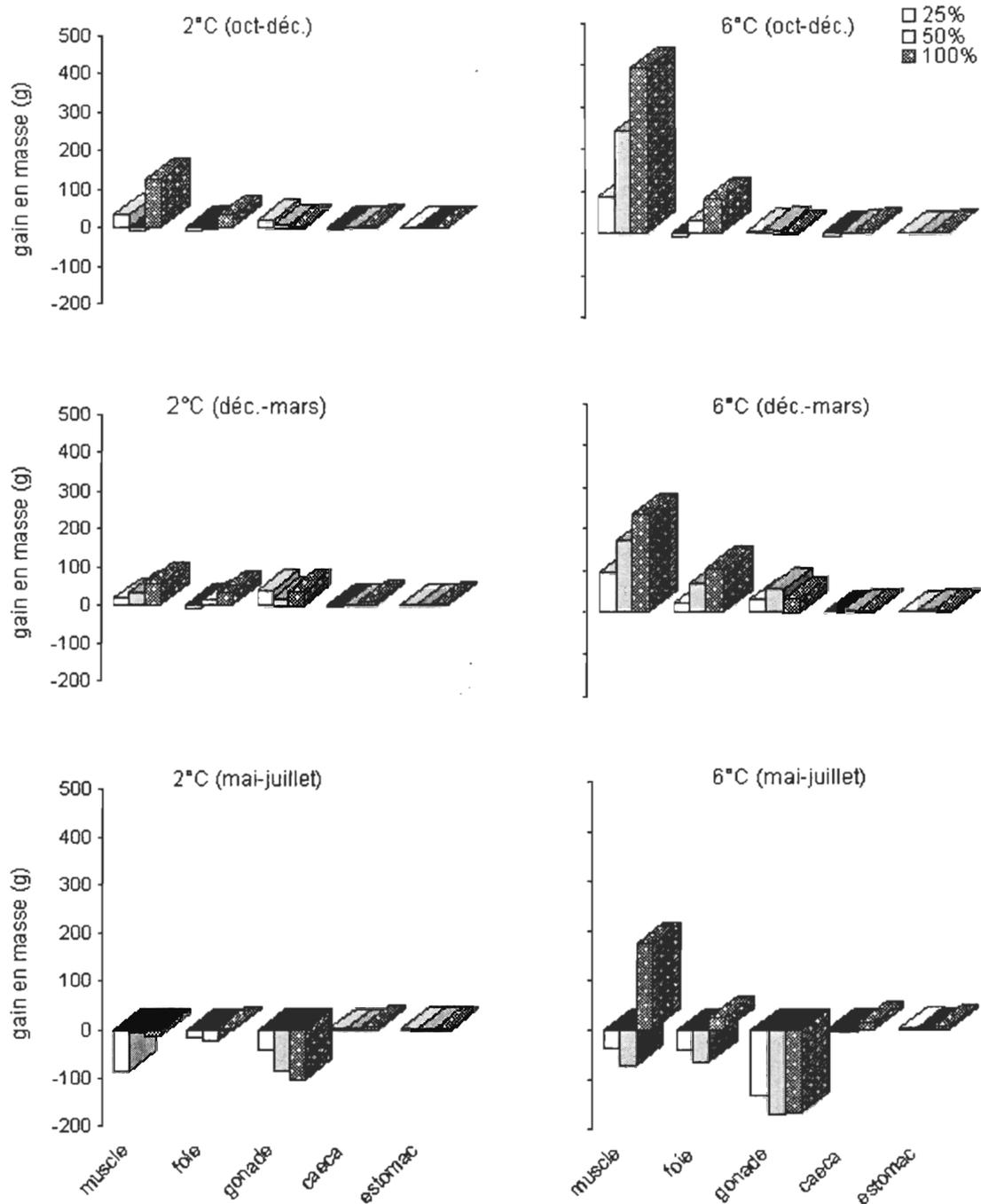


Figure 15. Variation de la masse totale des différents organes et tissus des morues femelles soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences.

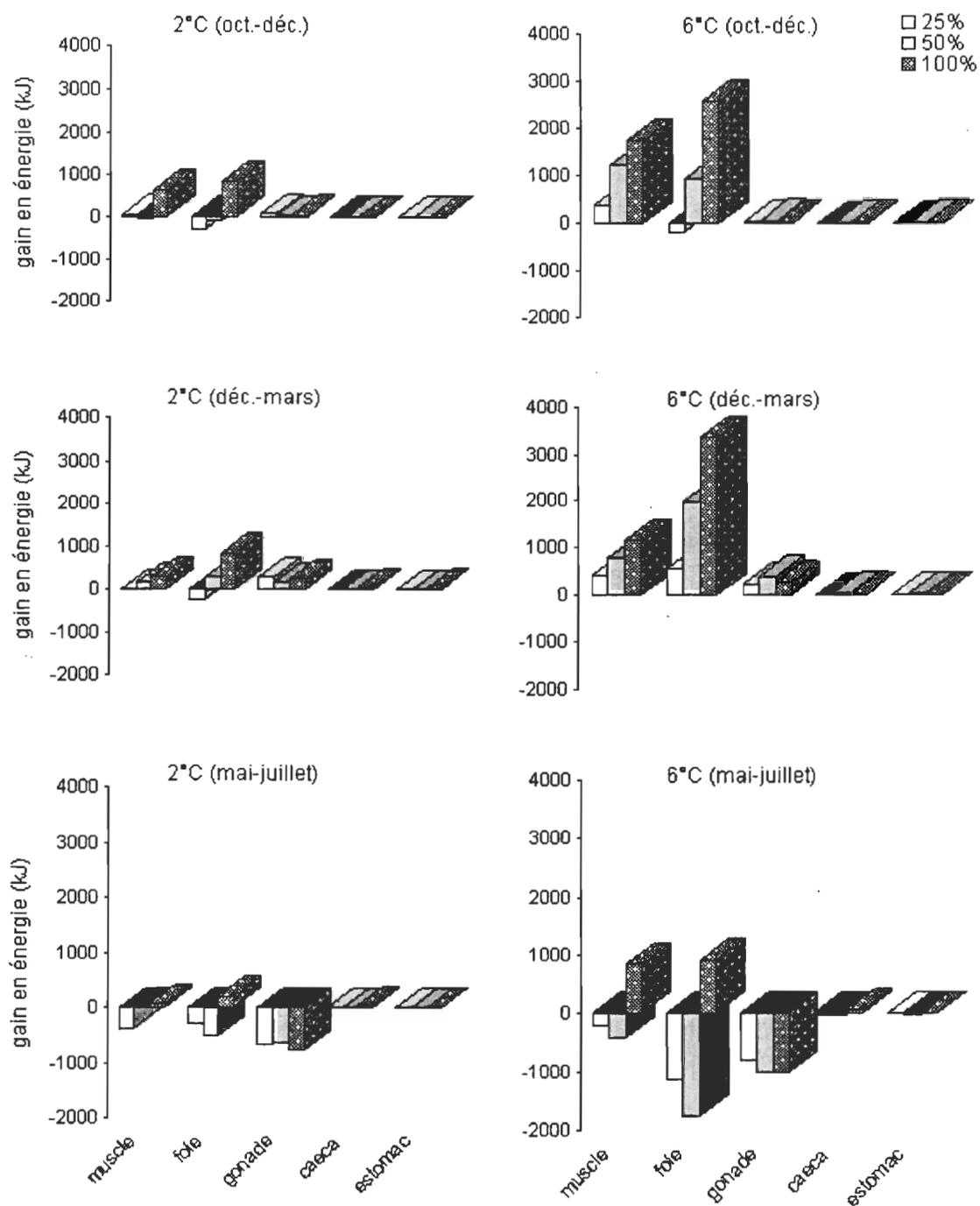


Figure 16. Variation de la valeur énergétique totale des différents organes et tissus des morues femelles soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences.

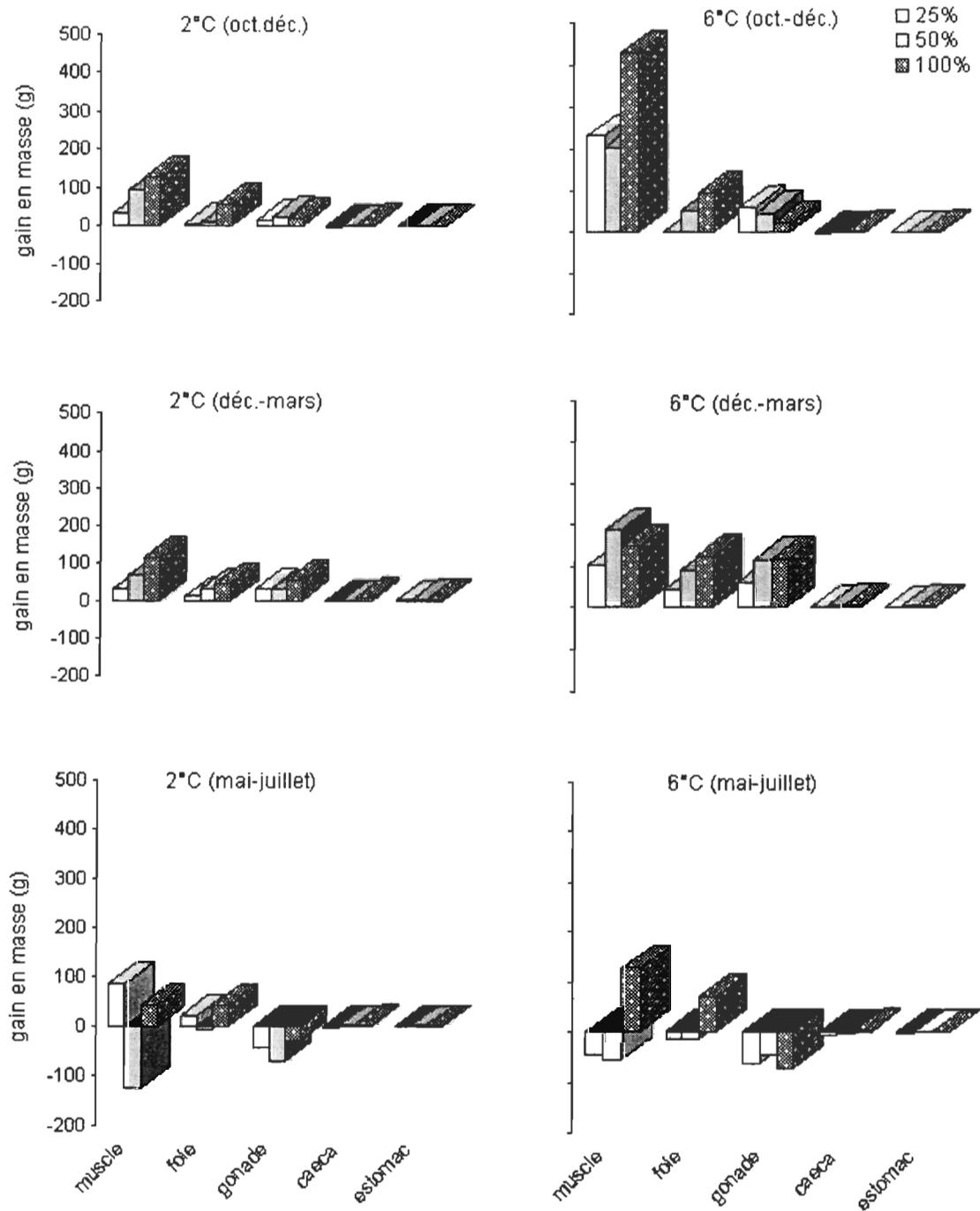


Figure 17. Variation de la masse totale des différents organes et tissus des morues mâles soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences.

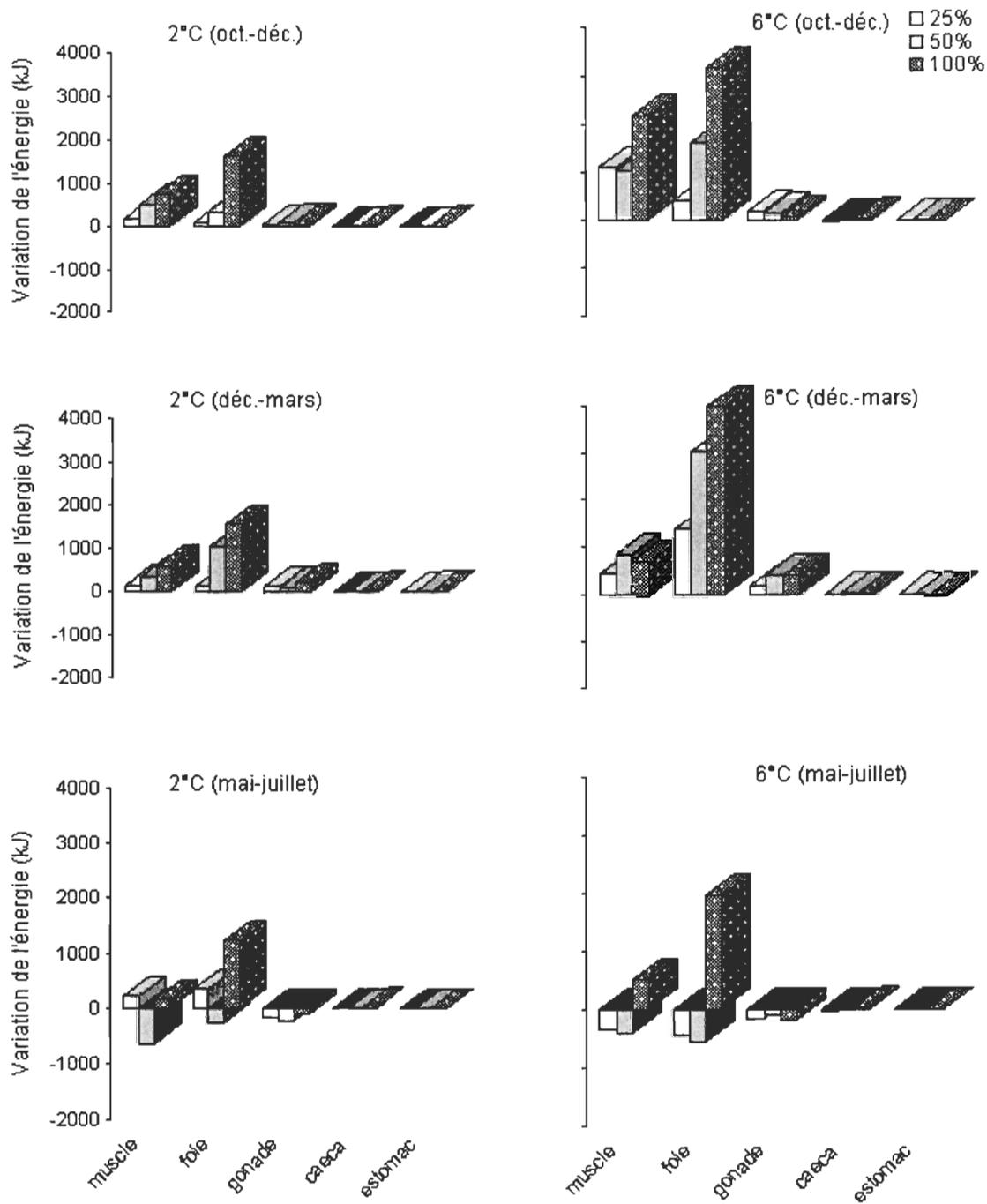


Figure 18. Variation de la valeur énergétique totale des différents organes et tissus des morues mâles soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences.

CHAPITRE IV

DISCUSSION

Cette étude a permis de confirmer l'existence de différences saisonnières dans la croissance de la morue. Ces différences sont démontrées par les changements observés dans la croissance en longueur et en masse des poissons ainsi que dans les indices de condition et de la masse relative des tissus et organes lors d'expériences réalisées selon des protocoles identiques à différentes périodes de l'année. Ces expériences ont également démontré que l'effet de la température n'était pas constant entre les saisons. Les taux d'alimentation et de conversion de la nourriture dans des conditions où la nourriture était non limitante étaient également différents selon les périodes de l'année.

4.1. Effets des saisons sur le taux de croissance

L'effet saisonnier est principalement relié au cycle reproducteur de la morue. La photopériode a une grande influence sur la maturation sexuelle des poissons occupant les latitudes nordiques (Stefansson et al. 1990; Berg et al. 1992; Björnsson et al. 1994; Taranger et al. 1998; Hansen et al. 2001). Plusieurs études ont démontré que des manipulations photopériodiques pouvaient induire des changements dans la période de reproduction chez plusieurs espèces, incluant la morue (Hansen et al. 2001), les salmonidés (Bromage et al. 1993; Unwin et al. 2004), le bar rayé (*Morone saxatilis*) (Blythe et al.

1994), et le bar commun (*Dicentrarchus labrax*) (Carrillo et al. 1993). Dans l'étude de Hansen et al. (2001), les morues soumises à diverses combinaisons de photopériode ont également montré des différences dans leur taux de croissance en masse. Ces différences ont été attribuées aux modifications des périodes de ponte et de maturation sexuelle induites par les changements de la photopériode. Dans la présente étude, les observations de pontes dans les bassins, la diminution de la masse gonadique ainsi que les changements dans les stades de maturité sexuelle des morues entre le début et la fin de l'expérience menée entre mai et juillet indiquent clairement que cette expérience s'est déroulée pendant la période de reproduction. Lors de l'expérience d'octobre à décembre, les IGS qui étaient faibles au début de l'expérience, n'ont pas varié entre le début et la fin de celle-ci. Cette période correspond donc à une période de repos et de récupération pendant laquelle l'énergie est utilisée à d'autres fins qu'à l'investissement reproducteur. Pendant la période de décembre à mars, les IGS ont augmenté de façon significative entre le début et la fin de l'expérience et les stades de maturité en fin d'expérience indiquent que les morues avaient débuté leur maturation sexuelle.

Des différences importantes dans la dynamique de croissance en longueur et en masse ont été observées entre les expériences (Figure 1). Des différences saisonnières dans le taux de croissance en masse chez la morue ont déjà été décrites dans d'autres études (Holdway et Beamish 1984; Pederson et Jobling 1989; Hansen et al. 2001; Lambert et Dutil 2001; Björnsson et Steinarsson 2002). Chez le gardon, (*Rutilus rutilus*) aucune différence dans le taux de croissance en masse n'a été observé entre l'été (août-septembre) et l'hiver (décembre-février). Des variations saisonnières dans le taux de croissance en longueur ont

été observées chez le saumon atlantique, *Salmo salar*, (Metcalf et al. 2002). Cependant, aucune de ces études n'a examiné les variations simultanées dans la croissance en longueur et en masse. Les présents travaux indiquent clairement un changement dans le patron de répartition de l'énergie entre les différentes périodes expérimentales testées.

Dans la présente étude, les taux moyens de croissance en masse ont varié de 0.05 à 0.5 au cours des différentes périodes d'expérimentation. Pour des morues élevées à des températures variant entre 4°C et 10°C, Pederson et Jobling (1989) et Hansen et al. (2001) ont également observé des différences marquées dans les taux de croissance en masse lors d'expériences réalisées à différentes périodes de l'année avec des variations de 0.07 à 0.6. Pour des morues de taille similaire à celles que nous avons utilisées, Björnsson et Steinarsson (2002) ont observé un taux moyen de croissance en masse de 0.22 et de 0.35 chez des animaux nourris à satiété à 2°C et 6°C, respectivement.

Dans plusieurs études, des taux de croissance plus élevés ont été observés pendant une période décrite comme une période de croissance compensatoire chez plusieurs espèces de poissons dont la morue (Pederson et Jobling 1989; Jobling 1994; Bélanger et al. 2002; Bittera 2003), le saumon atlantique (Metcalf et al. 2002) et le gardon (van Dijk et al. 2005). Bélanger et al. (2002) ont observé des taux de croissance de 0.94 chez des morues ayant préalablement été soumises au jeûne alors que pour un groupe témoin ce taux n'était que de 0.5. La période de croissance compensatoire est caractérisée par une augmentation rapide de la croissance en masse observée généralement chez des poissons possédant un faible niveau de condition au départ suivant une période de jeûne. Cette situation est le plus souvent observée après la période de reproduction. L'étude de Pederson et Jobling (1989)

qui démontre un plus fort taux de croissance en masse chez des morues ayant un facteur de condition (K) de départ plus faible, appuie ces allégations. Les différences observées entre les taux de croissance en masse dans notre étude ne peuvent être attribuées à des périodes de croissance compensatoire puisqu'au début des différentes expériences les morues avaient des niveaux de condition élevés et similaires (Tableau 2).

Nous n'avons observé aucune différence de croissance associée au sexe. À l'exception de la période de décembre-janvier, des taux de croissance similaires sur un cycle annuel entre mâles et femelles avaient également été observés par Pederson et Jobling (1989).

4.2. Différences saisonnières de l'effet de la température sur la croissance

Les taux de croissance en longueur et en masse étaient positivement corrélés à la température lors des expériences réalisées en octobre et en décembre, mais pendant la période de reproduction, la température n'a eu aucune influence sur la croissance en masse.

Ce travail est le premier à examiner l'effet relatif de la température sur les taux de croissance à différentes périodes de l'année. Les plus forts taux de croissance en masse observés pendant les expériences d'octobre et de décembre concordent avec les nombreuses études de laboratoire montrant un effet positif de la température sur le taux de croissance en masse (Jobling 1988; Brander 1995; Björnsson et Steinarsson 2002; Dutil et Brander 2003). Lors des expériences d'octobre et de décembre, les taux à 6°C étaient un peu plus du double de ceux à 2°C, soit de 0.45 et 0.22, respectivement. La température n'a eu aucun effet significatif sur la croissance en masse pendant l'expérience de mai à juillet. Dans

l'étude de Björnsson et Steinarsson (2002), les taux moyens de croissance en masse étaient environ 1.75 fois plus élevés à 6°C qu'à 2°C. D'après Dutil et Brander (2003), la variation du taux de croissance en masse entre les températures en milieu naturel est moins élevée que celle observée en laboratoire, pour des températures telles que celles que nous avons utilisées (1.25 fois plus élevé à 6°C qu'à 2°C).

Bien qu'un effet de la température sur la croissance en longueur ait été observé au cours des 3 expériences, l'effet le plus marqué s'est fait sentir pendant la période d'octobre à décembre. Lors de cette expérience, le taux de croissance en longueur était 3.8 fois supérieur à 6°C qu'à 2°C comparativement à un facteur de 2.7 pour les deux autres périodes. La différence absolue entre les taux de croissance en longueur à 2°C et 6°C était également beaucoup plus élevée au cours de l'expérience d'octobre.

4.3. Effet des saisons sur les taux d'alimentation et les taux de conversion de la nourriture

Les données indiquent que les variations observées dans les taux de croissance en masse entre les expériences sont associées à des changements dans les taux d'alimentation et de conversion de la nourriture.

En effet, des taux d'alimentation et de conversion plus faibles, et ce malgré une disponibilité de nourriture non limitante, sont associés aux plus faibles taux de croissance observés pendant la période de reproduction. Cependant, les taux similaires de croissance en masse observés lors des expériences d'octobre et de décembre ne correspondent pas à une consommation de nourriture équivalente. Les taux de consommation de nourriture chez

les morues nourries à satiété pendant l'expérience d'octobre à 2°C et 6°C étaient, respectivement, de 1.5 et 1.7 fois supérieur à ceux mesurés lors de l'expérience de décembre. Par contre, les taux de conversion de la nourriture étaient de 1.6 et 1.9 fois moins élevés à 2°C et 6°C lors de l'expérience d'octobre. Ces différences importantes dans les taux d'alimentation et de conversion de la nourriture pour un même taux de croissance en masse indiquent une utilisation différente de l'énergie obtenue par l'alimentation selon que l'expérience ait débuté en octobre ou en décembre.

La quantité de nourriture consommée a augmenté avec la température quoique l'impact de la température ait été différent selon la période d'expérimentation. La différence dans les taux d'alimentation entre les températures pendant l'expérience de mai à juillet était associée à des différences dans l'état de maturité des morues entre les différents régimes thermiques. En juillet, à la fin de l'expérience, la reproduction était pratiquement terminée à 6°C. Les activités de ponte avaient diminué de façon importante dans les bassins et les poissons avaient recommencé à s'alimenter. Le taux d'alimentation des morues dans les bassins à 6°C qui était demeuré fixe pendant les 4 premières semaines de l'expérience, avait pratiquement doublé à la sixième semaine. A la fin de l'expérience, le taux d'alimentation avait triplé par rapport au taux d'alimentation initial. Les morues maintenues à 2°C étaient encore en période active de reproduction. Des pontes étaient observées de façon régulière dans les bassins et le taux d'alimentation est demeuré stable tout au long de l'expérience.

Plusieurs études ont montré des différences dans les taux d'alimentation selon la période de l'année. Waiwood (1978) avait remarqué que l'appétit des morues élevées en

laboratoire fluctuait avec les saisons. Lambert et Dutil (2001) ont observé des taux d'alimentation de l'ordre de 4.0-4.5% de la masse des morues par jour pour des expériences réalisées en juillet comparativement à 2.5-2.8% par jour pour des expériences réalisées en octobre. Des arrêts complets de l'alimentation ont également été rapportés pendant la période de reproduction (Dutil et al. 1999; Fordham et Trippel 1999). Fordham et Trippel (1999) ont évalué en laboratoire que les morues cessaient de s'alimenter pour une période correspondant à 75% de la durée totale de la reproduction. Une corrélation positive entre le taux d'alimentation et la température a été observée par Jobling (1988), mais la présente étude montre cependant que cette relation peut changer de façon importante selon la saison.

4.4. Répartition saisonnière des gains en masse et en énergie

Les variations des taux de croissance et des taux de conversion entre les expériences sont associées à une répartition différente de l'énergie provenant de la nourriture consommée. Les différences dans les indices de la masse relative du foie, du muscle et des gonades selon les périodes expérimentales indiquent clairement, des investissements énergétiques différents.

Au cours de l'expérience d'octobre à décembre, la nourriture consommée a servi à fabriquer de nouveaux tissus dans le but d'augmenter la masse musculaire et de faire croître le poisson en longueur. Pendant cette expérience, le gain en masse est plus fortement associé à l'augmentation de la masse musculaire. C'est d'ailleurs au cours de cette période que la croissance en longueur et l'indice de la masse musculaire sont les plus élevés.

Pendant l'expérience de décembre à mars, la nourriture consommée a servi à l'accumulation de réserves énergétiques dans le foie et à l'investissement reproducteur. Lors de cette expérience, le gain en masse fut réparti plus également entre le muscle, le foie et les gonades. Le gain en masse dans le muscle était plus faible qu'en octobre, mais les gains en masse dans le foie et les gonades plus élevés. C'est pendant cette période que l'IHS et l'IGS ont atteint leurs valeurs les plus élevées. Le plus fort taux de conversion observé pendant cette période s'expliquerait par une plus grande efficacité dans le transfert de l'énergie sous forme de réserves et d'investissement dans les gonades que dans la fabrication de nouveaux tissus pour assurer la croissance en longueur et en masse.

La différence entre les IGS à la fin de la période expérimentale de décembre indique des patrons de maturation sexuelle différents entre mâles et femelles. En effet, les IGS des mâles sont beaucoup plus élevés à la fin de cette période que ceux des femelles. Hansen et al. (2001) ont observé un tel décalage dans l'investissement reproducteur entre les 2 sexes, les mâles atteignant les niveaux maximaux de l'IGS deux mois avant les femelles. Le même phénomène a été observé en milieu naturel par Schwalme et Chouinard (1999). La maturation des morues dans le sud du golfe du Saint-Laurent débute au même moment chez les 2 sexes mais l'investissement est plus rapide chez les mâles; les valeurs maximales de l'IGS étant atteintes environ 3 mois plus tôt chez ceux-ci. Quoique décalés temporellement, les IGS moyens maximaux observés chez les 2 sexes étaient similaires. Un IGS moyen de 14 a été observé chez les femelles au début de l'expérience de mai à juillet alors qu'un IGS moyen de 13 a été observé chez les mâles à la fin de l'expérience de décembre à mars. De fortes différences entre les IGS maximaux des mâles et des femelles (plus du double chez la

femelle) observées avant et pendant la période de reproduction ont été décrites dans les travaux de Hansen et al. (2001) et de Lambert et Dutil (1997b). Schwalme et Chouinard (1999) ont cependant observé des différences beaucoup moins marquées entre les sexes. Les résultats différents de ces études sont vraisemblablement reliés au fait que la masse des gonades chez les femelles est sujette à de fortes variations pendant la période de reproduction étant donné l'hydratation des œufs qui se fait par lots chez la morue (Kjesbu et al. 1991; Fordham et Trippel 1999).

Globalement, le facteur de condition et les indices de la masse relative du foie et du muscle étaient plus élevés à 6°C qu'à 2°C. Une réponse similaire face à la température a été observée en milieu naturel par Rätz et Lloret (2003). Ceux-ci avaient observé une relation positive entre le facteur de condition moyen chez des morues de différents stocks et la température moyenne où l'on retrouve ces stocks.

Tout comme pour la croissance l'effet de la température sur le facteur de condition et les différents indices de la masse relative des tissus n'a pas été identique dans toutes les expériences. Des différences reliées au sexe ont aussi été observées. La différence temporelle dans l'investissement reproducteur entre les sexes et la maturation plus lente à basse température (2°C) pourraient être responsable de ces variations.

Les indices de la masse de l'estomac et des caeca pyloriques ont peu varié. Les faibles variations de ces indices indiquent que ceux-ci n'ont pas contribué de façon importante à l'accumulation de réserves énergétiques.

4.5. Contenu spécifique en énergie des tissus et valeur énergétique totale des tissus et organes

Les valeurs relativement élevées du facteur de condition et de l'IHS des morues au début de chacune des expériences se sont traduites par une faible variabilité du contenu spécifique en énergie du muscle et du foie à la fin des expériences. Bien que des différences significatives aient été détectées entre les périodes expérimentales, les contenus en énergie du muscle et du foie chez les morues nourries à satiété ont varié entre 4.1 et 4.5 kJ/g et entre 25 et 30 kJ/g, respectivement. Lambert et Dutil (1997a) ont obtenu des valeurs énergétiques maximales pour le muscle et le foie de 4.5 kJ/g et 29 kJ/g, respectivement. Exprimées sur une base de poids sec (22 et 36 kJ/g de poids sec, pour le muscle et le foie, respectivement), les valeurs énergétiques maximales observées dans le muscle et le foie sont très similaires aux équivalences énergétiques des protéines et des lipides (équivalent énergétique de 23.6 et 39.5 kJ/g), respectivement. Une condition énergétique de départ plus faible chez les morues aurait entraîné une plus grande variabilité dans les contenus en eau et en énergie surtout au niveau du foie. D'ailleurs, avec la réduction de la ration alimentaire une plus grande variabilité dans les contenus spécifiques en énergie du muscle et du foie (entre 3.6 et 4.5 kJ/g et entre 21.4 et 30 kJ/g, respectivement) a été observée et ce, même si le facteur de condition initial pour chacune des expériences était élevé. Lambert et Dutil (1997b) ont observé pour les morues du nord du golfe, des valeurs énergétiques variant entre 3.8 et 4.3 kJ/g pour le muscle et entre 11 et 25 kJ/g pour le foie. Une plus grande variabilité dans le contenu spécifique en énergie est donc observée dans le foie.

En raison des différences dans le contenu spécifique en énergie du foie et du muscle, les gains relatifs en masse et en énergie dans ces tissus entre les expériences ne sont pas similaires. Alors que les gains en masse dans le muscle étaient plus élevés que ceux du foie lors des expériences ayant débuté en octobre et décembre, les gains en énergie dans le foie étaient supérieurs à ceux observés dans le muscle. De plus, la diminution du gain en énergie dans le muscle ainsi que l'augmentation du gain en énergie dans le foie entre les expériences d'octobre à décembre et de décembre à mars indiquent clairement que pendant cette dernière expérience, l'énergie disponible a été utilisée de façon plus importante à l'accumulation de réserves énergétiques.

L'accroissement du contenu énergétique total des morues est caractérisé par l'augmentation du contenu spécifique en énergie des tissus et l'accroissement de la masse de ces tissus (Lambert et Dutil 1997a). Lorsque les morues atteignent un facteur de condition et un IHS élevés (comme c'est le cas dans cette étude), l'augmentation du contenu énergétique total est associée à l'augmentation de la masse des tissus et non à l'augmentation du contenu spécifique en énergie de ces tissus (Lambert et Dutil 1997a). Chez les morues nourries à satiété, la valeur énergétique totale du muscle la plus élevée a été observée pendant l'expérience d'octobre à décembre alors que le contenu spécifique en énergie ainsi que l'indice de la masse relative du muscle étaient à leur plus haut niveau. C'est d'ailleurs lors de cette période que les gains en énergie du muscle étaient les plus élevés aux 2 températures. Les valeurs maximales du contenu total en énergie du foie ont été observées à la fin de l'expérience de décembre à mars, période au cours de laquelle les gains en énergie dans le foie ont été les plus importants (Figure 14).

La différence temporelle dans la maturation des gonades ainsi que la différence dans la composition biochimique des gonades entre les deux sexes ont entraîné des variations du contenu spécifique en énergie des gonades entre mâles et femelles. La variation était plus marquée chez les femelles, le contenu énergétique des gonades variant de 2.9 à 5.5 kJ/g alors que chez les mâles il n'a varié que de 2.4 à 3.5 kJ/g. De plus, les contenus spécifiques maximum en énergie chez chacun des sexes n'ont pas été observés au même moment (i.e. pendant la même expérience).

4.6. Effet de la diminution de la ration alimentaire

La disponibilité de la nourriture a une influence majeure sur le taux de croissance et l'accumulation de réserves énergétiques chez la morue (Holdway et Beamish 1984; Brander 1995; Purchase et Brown 2001; Rätz et Lloret 2003). Notre protocole expérimental visait à obtenir des rations alimentaires équivalant à 25%, 50% et 100% de la ration à satiété. La variation de l'appétit au cours de chacune des périodes expérimentales a engendré des différences entre les rations visées et les rations réelles obtenues dans les différentes expériences pour chacune des températures.

Cependant, bien que les rations visées n'aient pas été obtenues de façon précise, nos résultats démontrent clairement l'effet de la diminution de la ration alimentaire sur le taux de croissance en masse et en longueur dans toutes les expériences. L'impact le plus important a été observé à 6°C pendant les périodes où les taux de croissance des morues nourries à satiété étaient les plus élevés, soit pour les expériences d'octobre à décembre et de décembre à mars. La diminution de la ration alimentaire pendant la période de

reproduction a eu un effet beaucoup moins marqué en raison du faible taux d'alimentation chez les morues nourries à satiété. Cependant, alors que la ration à satiété suffisait à peine à maintenir la masse des poissons, la diminution de la ration alimentaire a entraîné une perte nette de la masse musculaire et de la masse du foie.

Les indices de la masse relative du foie et du muscle ainsi que le facteur de condition ont aussi été influencés par la réduction de la ration alimentaire pour chacune des périodes. Ces réductions importantes dans les indices de la condition (K, IMS, et IHS) sont également accompagnées par des diminutions du contenu spécifique en énergie du foie et du muscle. Seuls les indices de condition chez les mâles pendant la période de reproduction (expérience de mai à juillet) n'ont pas été affectés par la diminution de la ration alimentaire.

La diminution de la ration alimentaire n'a eu aucun effet sur l'IGS et le contenu spécifique en énergie des gonades. Lambert et Dutil (2001) ont également noté l'absence de différence dans les IGS chez des morues soumises à différentes fréquences d'alimentation. Ces résultats suggèrent que l'énergie nécessaire au développement des gonades et à la reproduction provient des réserves énergétiques accumulées dans le foie et le muscle lorsque l'appétit des morues diminue ou que la nourriture est insuffisante. Les bilans énergétiques négatifs observés aux rations C₂₅ et C₅₀ chez les mâles et les femelles pendant l'expérience de mai à juillet démontrent cette utilisation des réserves accumulées. Les pertes plus importantes en énergie chez les femelles comparativement aux mâles pourraient s'expliquer par une mobilisation plus importante des protéines et des lipides vers les ovaires pour la maturation finale des œufs (Kjesbu et al. 1991). La masse des gonades chez les mâles et les femelles peut représenter de 10 à 30% de la masse corporelle (Tableau 2;

Eliassen et Vahl 1982a; Jobling 1982; Lambert et Dutil 1997b) mais le contenu spécifique en énergie des gonades chez les femelles est plus élevé que chez les mâles (Figures 10 et 11, Lambert et Dutil 1997b) ce qui entraînera une demande énergétique plus élevée pendant la maturation chez les femelles. Fordham et Trippel (1999) ont mesuré une perte totale en masse 2 fois plus élevée chez les femelles que chez les mâles pendant la reproduction. Il est d'ailleurs observé de façon générale que l'investissement énergétique pour la fabrication des gonades est plus élevé chez les femelles que chez les mâles (Huntingford et al. 2001)

Pour les 2 autres expériences (octobre à décembre et décembre à mars), la valeur énergétique totale des morues a augmenté pour chacune des rations alimentaires. Ceci indique que malgré la diminution de la ration, la quantité d'énergie absorbée a été supérieure à la quantité d'énergie dépensée contrairement à ce qui s'est passé pendant la période de reproduction où le bilan énergétique total était négatif à C₂₅ et C₅₀. Eliassen et Vahl (1982a) ont décrit des résultats de bilan énergétique semblables; un bilan positif pendant la période de croissance et un bilan négatif pendant la période de maturation et de reproduction.

Bien que les indices relatifs de la masse de l'estomac (IES) et des caeca pyloriques (ICS) aient été affectés négativement par la diminution de la ration alimentaire, les variations dans leur masse et leur valeur énergétique ont eu une faible influence sur les variations totales de la masse et du contenu énergétique des morues. Contrairement à d'autres espèces telles que les coregonidae où des réserves importantes d'énergie sont accumulées sous forme de lipides autour du système digestif (Lambert et Dodson 1990) ou encore les clupeiformes qui utilisent les lipides musculaires (van Dijk et al. 2005), la morue

n'utilise pas ces organes comme réservoirs d'énergie. Cependant, l'augmentation de l'ICS avec la ration alimentaire est en accord avec la relation positive observée entre le taux de croissance, l'indice relatif de la masse des caeca pyloriques et son activité enzymatique (sécrétion de trypsine) (Linares et al. 1996; Lemieux et al. 1999; Bélanger et al. 2002). Chez le saumon atlantique, l'augmentation du taux de croissance est également corrélée à l'augmentation de la surface digestive des caeca pyloriques (Stevens et al. 1999).

4.7. Laboratoire versus terrain

Des patrons de variation similaires à ceux rencontrés dans cette étude ont été observés en milieu naturel pour les indices de la masse relative du foie, du muscle et des gonades chez les morues du golfe du Saint-Laurent (Lambert et Dutil 1997b; Schwalme et Chouinard 1999) et chez plusieurs espèces de poissons dont la goberge (Jensen 1979), la plie européenne (Costopoulos et Fonds 1989), et l'épinoche à 3 épines, *Gasterosteus aculeatus* (Huntingford et al. 2001). Ces variations saisonnières dans les indices des masses relatives sont étroitement liées à des variations saisonnières du taux de croissance. Plusieurs auteurs ont associé ces variations aux différences saisonnières marquées de la température et du taux d'alimentation en milieu naturel (Swain et al. 1998; Castonguay et al. 1999; Schwalme et Chouinard 1999). Les expériences réalisées dans la présente étude montrent que non seulement la croissance sera influencée par les changements de température et de disponibilité en nourriture mais que les morues soumises à des conditions de température et de disponibilité de nourriture identiques vont montrer des différences saisonnières dans leur

croissance. Ces expériences ont également démontré que la température n'avait pas une influence marquée sur le taux de croissance en masse pendant la période de reproduction.

Les résultats de ces expériences ne peuvent être comparés directement avec la situation en milieu naturel. En milieu naturel, des cycles annuels de variation sont observés pour les différents indices de la condition des morues (Lambert et Dutil 1997b; Schwalme et Chouinard 1999). De façon générale, le facteur de condition (K de Fulton) ainsi que l'IHS atteignent leur niveau le plus élevé à la fin de l'automne, diminuent pendant l'hiver et atteignent leur niveau le plus faible après la période de reproduction (Lambert et Dutil 1997b; Marshall et al. 1999; Lloret et Rätz 2000; Yaragina et Marshall 2000). Pederson et Jobling (1989) ont observé une relation positive entre le taux de croissance et le facteur de condition. Dans la présente étude, le facteur de condition était élevé et comparable au début de chacune des 3 périodes expérimentales. Néanmoins, des différences significatives dans les taux de croissance ont été observées malgré les valeurs de départ élevées du facteur de condition et de l'IHS.

L'expérience réalisée entre décembre et mars montre clairement que l'énergie obtenue par l'alimentation a servi à l'accumulation de réserves et à la maturation. Pendant cette période la croissance en masse s'est maintenue à un niveau élevé alors que la croissance en longueur était plus faible. Une diminution de la disponibilité de la nourriture pendant cette période aurait des conséquences importantes sur la maturation sexuelle, la reproduction et la condition énergétique des morues au printemps suite à la reproduction. La disponibilité de nourriture permettant d'accumuler des réserves d'énergie de façon efficace (i.e. taux de conversion plus élevé) avant l'hiver serait particulièrement importante

pour les morues du sud et du nord du golfe du Saint-Laurent puisque celles-ci s'alimentent peu ou pas pendant l'hiver (Schwalme et Chouinard 1999; Dutil et al. 2003).

Dans le golfe du Saint-Laurent, les morues font des migrations saisonnières et se retrouvent donc, dans des milieux présentant des caractéristiques physiques et biologiques différentes. De la mi-juin à la mi novembre, elles sont dans des eaux froides (1 à 2°C) dans lesquelles la nourriture est relativement abondante (Swain et al. 1998). De décembre à la fin mars elles se retrouvent dans des eaux plus chaudes (4 à 5°C) où la nourriture serait peu abondante ou moins accessible (Lambert et Dutil 1997b; 2001; Swain et al. 1998; Castonguay et al. 1999; Schwalme et Chouinard 1999; Chouinard et Swain 2002). Des changements dans les patrons de migrations tels qu'observés par Castonguay et al. (1999) pourraient avoir un impact majeur sur la répartition saisonnière de l'énergie. Des changements de température et de disponibilité de nourriture à une période où l'effet de la température est important et où le taux de conversion est plus élevé, comme pour l'expérience qui s'est déroulée entre décembre à mars, entraînerait des taux d'accumulation de l'énergie très différents.

Dans le golfe du Saint-Laurent les morues se retrouvent en eau plus chaude lorsque l'appétit est moindre et que la disponibilité en nourriture est faible. Pendant cette période de l'année, qui correspond à la période de maturation finale et au début de la reproduction, les morues puisent dans leur réserves d'énergie, les lipides du foie et les protéines du muscle, pour combler leurs besoins énergétiques. L'expérience de mai à juillet qui correspond à cette période du cycle de reproduction de la morue montre des pertes en masse et en énergie plus considérables à 6°C qu'à 2°C. Bien que les dépenses énergétiques soient plus élevées à

6°C, il peut en découler certains avantages ultérieurement. La reproduction qui débute et se termine plus tôt à 6°C permettrait à la morue de profiter plus rapidement et plus longtemps de conditions favorisant une bonne croissance; la période suivant la reproduction étant celle où l'on observe les plus fortes croissances en longueur et en masse.

Dans le golfe du Saint-Laurent, les morues sont dans des eaux plus froides, dans lesquelles la nourriture est plus abondante pendant la période où leur potentiel de croissance est le plus élevé. Une température plus élevée pendant cette période aurait un impact significatif sur la quantité de nourriture consommée, le taux de croissance et l'accumulation de réserves d'énergie.

CHAPITRE V

CONCLUSION

L'objectif de cette étude était de mesurer, en conditions contrôlées, les effets de la température et de la ration alimentaire sur la dynamique saisonnière de la répartition de l'énergie entre la croissance, l'accumulation de réserves et la production de gonades chez la morue. La réalisation d'expériences identiques à différentes périodes de l'année ont permis de démontrer pour la première fois l'existence d'importantes différences dans la dynamique de croissance en longueur et en masse de la morue selon les périodes de l'année. De plus, les différences significatives dans les effets de la température et de la ration alimentaire entre les expériences indiquent que l'influence de celles-ci n'est pas monotone.

Pendant la période de reproduction, les taux de croissance en longueur et en masse ainsi que le taux d'alimentation sont très faibles. Les variations de température et de ration alimentaire pendant cette période ont un effet beaucoup moins prononcé que pendant le reste de l'année. Les différences observées entre les taux de croissance en longueur et en masse entre les expériences qui ont débuté en octobre et en décembre indiquent un changement important dans le patron de répartition de l'énergie entre ces deux périodes. Ainsi, ces travaux démontrent que l'énergie obtenue par l'alimentation a principalement été utilisée pour la croissance en longueur et l'augmentation de la masse musculaire pendant

l'expérience d'octobre, alors que l'énergie obtenue par l'alimentation pendant l'expérience de décembre a servi principalement à emmagasiner des réserves dans le foie et à développer les gonades. Le plus fort taux de conversion de la nourriture à cette période serait associé à une plus grande efficacité de la conversion de l'énergie pour accumuler des réserves et développer les gonades que pour fabriquer de nouveaux tissus.

Cette recherche permet aussi de conclure que tout comme pour la croissance, l'effet de la température sur le facteur de condition et les différents indices de la masse relative des tissus n'est pas constant dans le temps. La diminution du gain en énergie dans le muscle ainsi que l'augmentation du gain en énergie dans le foie entre les expériences d'octobre à décembre et de décembre à mars indiquent clairement que pendant cette dernière expérience, l'énergie disponible a été utilisée de façon plus importante à l'accumulation de réserves énergétiques.

La différence temporelle dans l'investissement reproducteur entre les sexes et la maturation plus lente à basse température (2°C) pourrait être en partie responsable de ces différences.

Afin de mieux comprendre la dynamique de croissance de la morue et de développer de meilleurs modèles bioénergétiques décrivant les patrons saisonniers de répartition de l'énergie, il est nécessaire d'intégrer les effets engendrés par la température, la consommation de nourriture et la condition énergétique pendant les différentes saisons. Les résultats de cette recherche démontrent que des relations linéaires simples décrivant la consommation de nourriture, l'efficacité de la conversion de la nourriture et la croissance en fonction de la température et de la disponibilité de nourriture ne décrivent pas de façon

exacte la réponse des poissons d'où l'importance d'incorporer les effets saisonniers dans notre analyse de la croissance. De plus, pour effectuer une meilleure juxtaposition de ce modèle avec la réalité, un monitoring continu de la température dans laquelle les morues se retrouvent tout au long de l'année est indispensable.

Enfin, de nouvelles expériences utilisant des conditions de départ correspondant au cycle naturel de variation de la condition et du niveau des réserves énergétiques des morues seraient nécessaires afin d'extrapoler au milieu naturel les résultats obtenus à partir d'expériences en conditions contrôlées sur la répartition saisonnière de l'énergie.

BIBLIOGRAPHIE

- Bélanger, F., Blier, P.U. et Dutil, J.-D. 2002. Digestive capacity and compensatory growth in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Fish Physiol. Biochem.* **26** : 121-128.
- Berg, A., Hansen, T. et Stefansson, S. 1992. First feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under different photoperiods. *J. Appl. Ichthyol.* **8** : 251-256.
- Bittera, L.K. 2003. Dynamique de la capacité digestive et métabolique durant la croissance compensatoire chez la morue, *Gadus morhua*. Thèse de maîtrise en océanographie. Rimouski : Université du Québec à Rimouski.
- Björnsson, B. et Steinarsson, A. 2002. The food unlimited growth rate of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59**: 494-502.
- Björnsson, B., Steinarsson, A. et Oddgeirsson, M. 2001. Optimal temperature for growth and feed conversion of immature cod (*Gadus morhua*). *ICES J. Mar. Sci.* **58**: 29-38.
- Björnsson, B., Taranger, G.L., Hansen, T., Stefansson, S.O. et Haux, C. 1994. The interrelation between photoperiod, growth hormone and sexual maturation of adult Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Gen.Comp. Endocrinol.* **93** : 70-89
- Black, D. et Love, R.M. 1986. The sequential mobilization and restoration of energy reserves in tissue of Atlantic cod during starvation and refeeding. *J. Comp. Physiol.* **156B**: 469-479.

- Bligh, E. et Dyer, W.J. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiolol.* **37**: 911-917.
- Blythe, W.G., Helfrich, L.A. et Libey, G. 1994. Induced maturation of striped bass *Morone saxatilis* exposed to 6, 9 and 12 month photothermal regimes. *J. World Aquacult. Soc* **25**: 183-192.
- Bolger, T. et Connolly, P.L. 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *J. Fish. Biol.* **34**: 171-182.
- Brander, K.M. 1994. Patterns of distribution, spawning, and growth in North Atlantic cod: the utility of inter-regional comparisons. *ICES Mar. Sci. Symp.* **198**: 406-413.
- Brander, K.M. 1995. The effect of temperature on growth of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *ICES J. Mar. Sci.* **52**: 1-10.
- Brett, J.R., Shelbourn, J.E. et Shoop, C.T. 1969. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Onchorynchus nerka* in relation to temperature and ration size. *J. Fish. Res. Board. Can.* **26**: 2363-2394.
- Bromage, N., Randall, C., Duston, J., Thrush, M. et Jones, J. 1993. Environmental control of reproduction in salmonids. Dans: Muir, J.F. et Roberts, R.J. (Eds.). Recent advances in Aquaculture IV. Blackwell. Oxford. UK. pp. 55-65.
- Campana, S.E., Chouinard, G.A., Hanson, J.M. et Fréchet, A. 1999 Mixing and migration of overwintering Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks near the mouth of the Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**: 1873-1881.

- Campana, S.E., Mohn, R.K., Smith, S.J. et Chouinard, G.A. 1995. Spatial implications of a temperature-based growth model for Atlantic cod (*Gadus morhua*) off the eastern coast of Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **52**: 2445-2456.
- Carrillo, M., Zanuy, S., Prat, F., Serrano, R. et Bromage, N. 1993. Environmental and hormonal control of reproduction in sea bass. Dans: Muir, J.F. et Roberts, R.J. (Eds.). *Recent advances in Aquaculture IV*. Blackwell. Oxford. UK. pp. 43-54.
- Castonguay, M., Rollet, C., Fréchet, A., Gagnon, P., Gilbert, D. et Brêthes, J.-C. 1999. Distribution changes of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the Northern Gulf of St-Lawrence in relation to an oceanic cooling. *ICES J. Mar. Sci.* **56**: 333-344.
- Chouinard, G.A. 1994. Distribution of groundfish and herring during the 1994 Cabot Strait survey. *DFO Atlantic Fisheries Research Document No 94/68*, 24 pp.
- Chouinard, G.A. et Fréchet, A. 1994. Fluctuation in the cod stocks of the Gulf of St. Lawrence. *ICES Mar. Sci. Symp.* **198**: 121-139.
- Chouinard, G.A. et Swain D.P. 2002. Depth-dependent variation in condition and length-at-age of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59**: 1451-1459.
- Costopoulos, C.G. et Fonds, M. 1989. Proximate body composition and energy content of plaice (*Pleuronectes platessa*) in relation to the condition factor. *Neth. J. Sea Res.* **24**: 45-55.
- Damberg, N. 1964. Extractives of fish muscle: 4. Seasonal variations of fat, water-solubles, protein, and water in cod (*Gadus morhua*) fillets. *J. Fish. Res. Bd Can.* **21**: 703-709.

- Dos Santos, J., Burkow, I.C. et Jobling, M. 1993. Patterns of growth and lipid deposition in cod (*Gadus morhua*) fed natural prey and fish-based feeds. *Aquaculture* **110**: 173-189
- Dutil, J.-D. et Brander, K. 2003. Comparing productivity of North Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks and limits to growth production. *Fish. Oceanogr.* **12**: 502-512.
- Dutil, J.-D., Lambert, Y. et Chabot, D. 2003. Winter and spring changes in condition factor and energy reserves of wild cod compared with changes observed during food-deprivation in the laboratory. *ICES J. Mar. Sci.* **60**: 780-786.
- Dutil, J.-D., Castonguay, M., Gilbert, D. et Gascon, D. 1999. Growth, condition, and environmental relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the northern Gulf of St-Lawrence and implications for management strategies in the Northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**: 1818-1831.
- Eliassen, J.E. et Vahl, O. 1982a. Seasonal variation in biochemical composition and energy content of liver, gonad and muscle of mature and immature cod, *Gadus morhua* (L.) from Balsfjorden, northern Norway. *J. Fish Biol.* **20**: 707-716.
- Eliassen, J.E. et Vahl, O. 1982b. Seasonal variation in the gonad size and the protein and water content of cod *Gadus morhua* from northern Norway. *J. Fish Biol.* **20**: 527-533.
- Fordham, S.E. et Trippel, E.A. 1999. Feeding behaviour of cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning. *J. appl. Ichthyol.* **15**: 1-9.

- Hansen, T., Karlsen, O., Taranger, G.L., Hemre, G.-I., Holm, J.C. et Kjesbu, O.S. 2001. Growth, gonadal development and spawning time of Atlantic cod (*Gadus morhua*) reared under different photoperiods. *Aquaculture* **203**: 51-67.
- Hanson, J.M. et Chouinard, G.A. 1992. Evidence that size-selective mortality affects growth of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *J. Fish Biol.* **41**: 31-41.
- Hanson, J.M. et Chouinard, G.A. 2002. Diet of Atlantic cod in the southern Gulf of St. Lawrence as an index of ecosystem change, 1959-2000. *J. Fish Biol.* **60**: 902-922.
- Hawkins, A.D., Soofiani, N.M. et Smith G.W. 1985. Growth and feeding of juvenile cod (*Gadus morhua* L.). *J. Cons. Int. Expl. Mer.* **42**: 11-32.
- Hoar, W.S., Randall, D.J. et Donaldson, E.M. (Eds). 1983. Fish Physiology, Vol. 9. Reproduction, Part.A, Endocrine tissues and hormones. Academic Press. New York
- Holdway, D.A. et Beamish, F.W.H. 1984. Specific growth rate and proximate body composition of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **81**: 147-190.
- Holland, D.L. et Gabbott, P.A. 1971. A micro-analytical scheme for the determination of protein, carbohydrate, lipid and RNA levels in marine invertebrate larvae. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* **5**: 659-668.
- Huntingford, F.A., Chellappa, S., Taylor, A.C. et Strang, R.H.C. 2001. Energy reserves and reproductive investment in male three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Ecol. Freshwat. Fish.* **10**: 111-117

- Jensen, A.J. 1979. Energy content analysis from weight and liver index measurements of immature Pollock (*Pollachius virens*). *J. Fish. Res. Board Can.* **36**: 1207-1213.
- Jobling, M. 1982. Food and growth relationships of the cod, *Gadus morhua* L., with special reference to Balsfjorden, northern Norway. *J. Fish Biol.* **21**: 357-372.
- Jobling, M. 1988. A review of the physiological and nutritional energetics of cod *Gadus morhua* L., with particular reference to growth under farmed conditions. *Aquaculture* **70**: 1-19.
- Jobling, M., Knudsen, R., Pederson, P.S. et Dos Santos, J. 1991. Effects of dietary composition and energy content on the nutritional energetics of cod, *Gadus morhua*. *Aquaculture*, **92**: 243-257.
- Jobling, M. 1994. Fish Bioenergetics. London: Chapman & Hall.
- Karlsen, O., Holm, J.C. et Kjesbu, O. S. 1995. Effect of periodic starvation on reproductive investment in first-time spawning Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) *Aquaculture* **133**: 159-170.
- Kjesbu, O.S., Klungsoeyr, J., Kryvi, H., Witthames, P.R. et Greer Walker, M. 1991. Fecundity, atresia and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**: 2333-2343.
- Kjesbu, O.S., Witthames, P.R., Solemdal, P. et Greer Walker, M. 1998. Temporal variations in the fecundity of Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua*) in response to natural change in food and temperature. *J. Sea Res.* **40** : 303-321.

- Krohn, M., Reidy, S. et Kerr, S.R. 1997. Bioenergetic analysis of the effects of temperature and prey availability on growth and condition of northern cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54** (suppl. 1): 113-121.
- Lambert, Y. et Dodson, J.J. 1990. Freshwater migration as a determinant factor in the somatic cost of reproduction of two anadromous coregonines of James Bay. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47**: 318-334.
- Lambert, Y. et Dutil, J.-D. 1997a. Can simple condition indices be used to monitor and quantify seasonal changes in the energy reserves of cod (*Gadus morhua*)? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54** (suppl. 1): 104-112.
- Lambert, Y. et Dutil, J.-D. 1997b. Condition and energy reserves of Atlantic cod (*Gadus morhua*) during the collapse of the northern Gulf of St-Lawrence stock. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**: 2388-2400.
- Lambert, Y. et Dutil, J.-D. 2000. Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning level of somatic energy reserves. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57**: 815-825
- Lambert, Y. et Dutil, J.-D. 2001. Food intake and growth of adult Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) reared under different conditions of stocking density, feeding frequency and size-grading. *Aquaculture* **192**: 233-247.
- Lemieux, H., Blier, P.U. et Dutil, J.-D. 1999. Do digestive enzymes set a physiological limit on growth rate and food conversion efficiency in the Atlantic cod (*Gadus morhua*)? *Fish. Physiol. Biochem.* **20**: 293-303

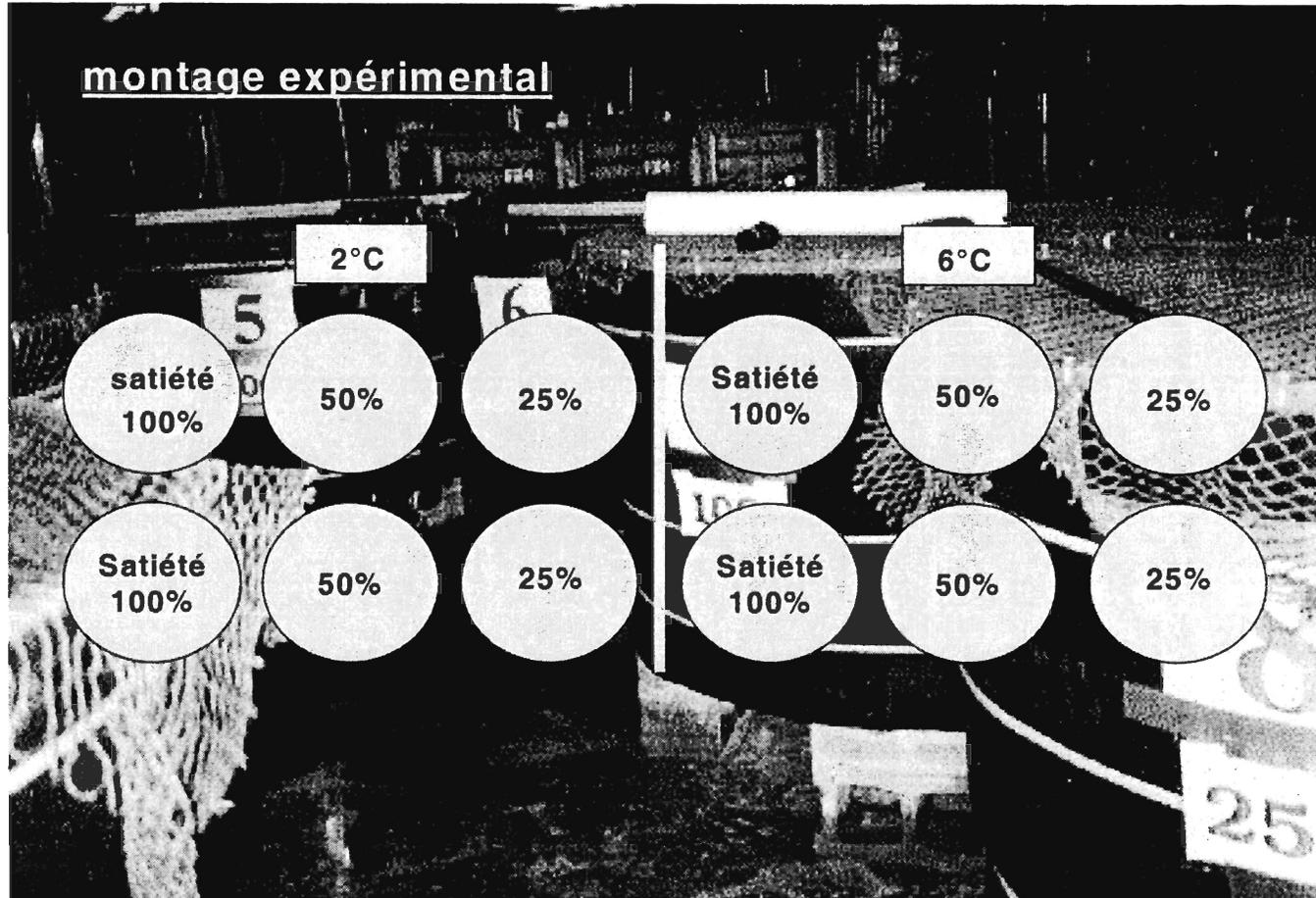
- Lilly, G.R. 1987. Interaction between Atlantic cod (*Gadus morhua*) and capelin (*Mallotus villosus*) off Labrador and eastern Newfoundland: a review. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* No. 1567.
- Lilly, G.R., Shelton, P.A., Bratney, J., Cadigan, N., Murphy, E.F., Stansbury, D.E., Davis, M.B. et Morgan, M.J. 1998. An assessment of the cod stock in NAFO Divisions 2J+3KL, *DFO Can. Stock Assess. Sec. Res. Doc.*, 98/15
- Linares, O., Blier, P.U., Adambounou, L. et Dutil, J.-D. 1996. Pyloric caeca somatic index (PCSI) as indicator of recent growth rate in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Bul. Can. Soc. Zool.* **27**: 75.
- Lloret, J. et Rätz, H.-J. 2000. Condition of cod (*Gadus morhua*) of Greenland during 1982-1998. *Fish. Res.* **48**: 79-86.
- Love, R.M. 1974. *The Chemical Biology of Fishes*. Academic Press. London, 547 pp.
- Marshall, C.T., Yaragina, N.A., Lambert, Y. et Kjesbu, O.S. 1999. Total lipid energy as a proxy for total egg production by fish stocks. *Nature* **402**: 288-290.
- Martin, W.R. et Jean, Y. 1964. Winter cod taggings off Cape Breton and offshore Nova Scotia Banks, 1959-62. *J. Fish. Res. Board Can.* **21**: 215-239.
- McKenzie, R.A. 1956. Atlantic cod tagging off the southern Canadian mainland. *Bull. Fish. Res. Board Can.* No. 105, 93 p.
- Metcalf, N.B., Bull, C.D. et Mangel, M. 2002. Seasonal variation in catch-up growth reveals state-dependant somatic allocations in salmon. *Evol.Ecol. Res.* **4**: 871-881

- Meyer, E. et Walther, A. 1988. Methods for the estimation of protein, lipid, carbohydrate and chitin levels in fresh water vertebrates. *Arch, Hydrobiol.* **113**: 161-177.
- Pálsson, O.K. et Thorsteinsson, V. 2003. Migration patterns, ambient temperature, and growth of Icelandic cod (*Gadus morhua*): evidence from storage tag data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **60**: 1409-1423.
- Pederson, T. et Jobling, M. 1989. Growth rates of large, sexually mature cod, *Gadus morhua*, in relation to condition and temperature during an annual cycle. *Aquaculture* **81**: 161-168.
- Purchase, C.F. et Brown, J.A. 2001. Stock-specific changes in growth rates, food conversion efficiencies, and energy allocation in response to temperature change in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *J. Fish Biol.* **58**: 36-52.
- Rätz, H.-J. et Lloret, J. 2003. Variation in fish condition between Atlantic cod (*Gadus morhua*) stocks, the effect on their productivity and management implications. *Fish. Res.* **60**: 369-380
- Rideout, R.M. et Burton, M. 2000. The reproductive cycle of male Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) from Placentia Bay, Newfoundland. *Can. J. Zool.* **78**: 1017-1025.
- Schwalme, K. et Chouinard, G.A. 1999. Seasonal dynamics in feeding, organ weights, and reproductive maturation of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St-Lawrence. *ICES J. Mar. Sci.* **56**: 303-319.
- Sokal, R.R. et Rolf, F.J. 1995. Biometry. W.H. Freeman and Company, New York.

- Somero, G.N. et Childress, J.J. 1990. Scaling of ATP-supplying enzymes, microfibrillar proteins and buffering capacity in fish muscle; relationship to locomotory habit. *J. Exp. Biol.* **149**: 319-333.
- Stefansson, S.O., Nortvedt, R., Hansen, T. et Taranger, G.L. 1990. First feeding of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under different photoperiods and light intensities. *Aquacult. Fish. Manage.* **21**: 435-441.
- Stevens, E.D., Wagner, G.N. et Sutterlin, A. 1999. Gut morphology in growth hormone transgenic Atlantic salmon. *J. Fish Biol.* **55**: 517-528.
- Swain, D.P., Chouinard, G.A., Morin, R. et Drinkwater, K.F. 1998. Seasonal variation in the habitat associations of Atlantic cod (*Gadus morhua*) and American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) from the southern Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**: 2548-2561.
- Taranger, G.L., Haux, C., Stefansson, S.O., Bjornsson, B., Walter, B.T.H. et Hansen, T. 1998. Abrupt changes in photoperiod affect age at maturity, timing of ovulation and plasma testosterone and oestradiol-17 β profiles in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquaculture* **162** : 85-98.
- Unwin, M.J., Poortenaar, C.W., Rowe, D.K., Boustead, N.C. et Porter, M.J.R. 2004. Seasonal profiles in growth, energy reserves, gonad development and plasma steroids in age 1+ cultured Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) females. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.* **38**: 29-41
- van Dijk, P.L.M., Hardewig, I. et Hölker F. 2005. Energy reserves during food deprivation and compensatory growth in juvenile roach: the importance of season and temperature. *J. Fish Biol.* **66**: 167-181

Waiwood, K.G. 1978. Growth of cod *Gadus morhua*. A laboratory study. *Can. Atl. Fish. Sci. Adv. Comm. Res. Doc.*, 78/16 St-Andrews, N.B., 15 pp.

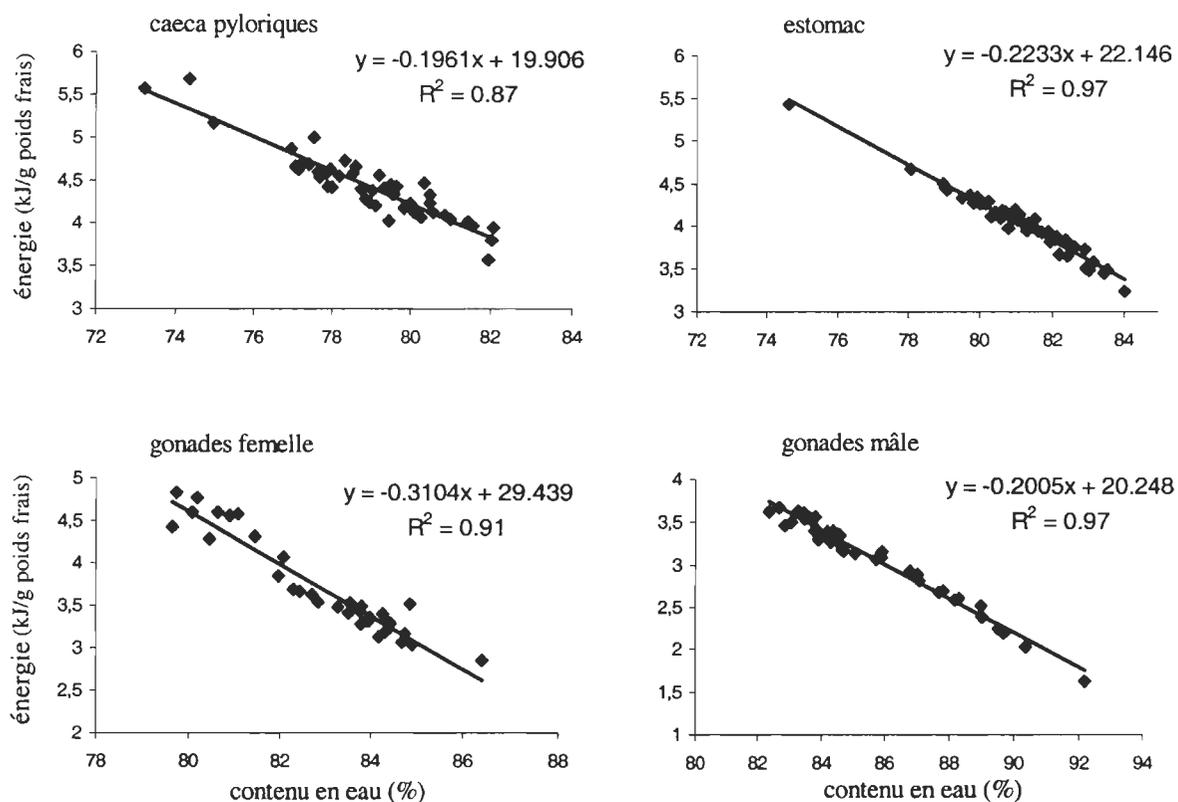
Yaragina, N.A., et Marshall, C.T. 2000. Trophic influences on interannual and seasonal variation in the liver condition index of Northeast Arctic cod (*Gadus morhua*). *ICES J. Mar. Sci.* **57** (1): 42-55.



Annexe 1. Montage expérimental utilisé pour chacune des 3 expériences. Les morues ont été soumises à 6 traitements différents comprenant 2 températures (2°C et 6°C) et 3 rations alimentaires (à satiété, à 50% de la ration à satiété et à 25% de la ration à satiété). L'attribution des rations alimentaires aux différents bassins pour chacune des températures a été faite de façon aléatoire. Chaque combinaison de température et de ration a été réalisée en duplicata.

Annexe 2. Températures et salinités moyennes observées lors du suivi quotidien dans chacune des expériences.

expérience	traitement à 2°C			traitement à 6°C		
	n	température	salinité	n	température	salinité
octobre à décembre	34	2.03 ± 0.09	28.44 ± 0.88	67	5.88 ± 0.22	28.46 ± 0.88
décembre à mars	106	2.09 ± 0.29	28.80 ± 1.23	53	5.92 ± 0.26	28.83 ± 1.21
mai à juillet	41	2.68 ± 0.62	26.56 ± 0.65	82	6.03 ± 0.40	26.61 ± 0.60



Annexe 3. Relation linéaire entre le contenu en eau (%) et en énergie (kJ/g poids frais) pour les caeca pyloriques, l'estomac et les gonades des morues mâles et femelles. L'équation de la régression ainsi que le coefficient de détermination (R^2) sont présentés pour chaque relation.

Annexe 4. Indices de la masse relative des caeca pyloriques (ICS) et de l'estomac (IES) des morues mâles et femelles soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures pour chacune des expériences. Les valeurs moyennes et les écart-types par ration, température et sexe sont présentés.

variable	sexe	expérience	2°C			6°C		
			C ₂₅	C ₅₀	C ₁₀₀	C ₂₅	C ₅₀	C ₁₀₀
ICS	femelle	oct.-déc.	1.53± 0.12	1.71± 0.74	1.82± 0.26	1.19± 0.23	1.57± 0.31	1.68± 0.24
		déc.-mars	1.38± 0.17	1.57± 0.24	2.15± 0.45	1.33± 0.31	1.46± 0.25	1.50± 0.26
		mai à juillet	1.44± 0.24	1.46± 0.21	1.58± 0.33	1.18± 0.15	1.22± 0.15	1.97± 0.50
	mâle	oct.-déc.	1.43± 0.30	1.55± 0.25	1.91± 0.39	1.23± 0.20	1.31± 0.33	1.46± 0.28
		déc.-mars	1.45± 0.18	1.49± 0.17	1.93± 0.31	1.47± 0.33	1.44± 0.27	1.42± 0.16
		mai à juillet	1.19± 0.21	1.47± 0.11	1.42± 0.34	0.98± 0.23	1.22± 0.23	1.41± 0.32
IES	femelle	oct.-déc.	1.74± 0.18	1.52± 0.37	1.57± 0.19	1.60± 0.22	1.48± 0.07	1.37± 0.15
		déc.-mars	1.48± 0.14	1.47± 0.10	1.47± 0.10	1.30± 0.23	1.38± 0.17	1.17± 0.09
		mai à juillet	1.63± 0.22	1.61± 0.16	1.46± 0.19	1.67± 0.14	1.70± 0.17	1.46± 0.15
	mâle	oct.-déc.	1.55± 0.14	1.56± 0.15	1.62± 0.42	1.49± 0.17	1.42± 0.17	1.39± 0.09
		déc.-mars	1.47± 0.15	1.47± 0.13	1.33± 0.13	1.35± 0.11	1.26± 0.09	1.23± 0.07
		mai à juillet	1.41± 0.07	1.62± 0.19	1.62± 0.15	1.48± 0.13	1.61± 0.51	1.38± 0.14

Annexe 5. Contenu en eau des caeca pyloriques et de l'estomac des morues mâles et femelles soumises aux 3 rations alimentaires et aux 2 températures dans chacune des expériences. Les valeurs moyennes et les écart-types par sexe et température sont présentés.

tissu	sexe	expérience	2°C			6°C		
			C ₂₅	C ₅₀	C ₁₀₀	C ₂₅	C ₅₀	C ₁₀₀
caeca pyloriques	femelle	oct.-déc.	79.0 ± 1.5	78.3 ± 0.7	78.3 ± 2.2	78.6 ± 0.9	78.2 ± 1.4	77.9 ± 0.7
		déc.-mars	79.0 ± 0.5	79.3 ± 2.2	78.8 ± 1.3	80.6 ± 5.7	79.0 ± 0.4	82.4 ± 8.2
		mai-juillet	79.5 ± 1.7	79.3 ± 1.0	79.6 ± 1.3	78.2 ± 2.1	79.7 ± 1.3	79.2 ± 0.6
	mâle	oct.-déc.	78.9 ± 1.3	78.4 ± 1.2	77.8 ± 1.3	78.6 ± 1.6	78.2 ± 1.0	78.0 ± 0.6
		déc.-mars	79.3 ± 0.8	78.9 ± 0.6	78.8 ± 0.7	78.9 ± 1.5	79.0 ± 0.6	78.7 ± 0.7
		mai-juillet	79.3 ± 1.4	79.5 ± 1.1	79.7 ± 1.7	79.2 ± 0.5	79.2 ± 0.7	79.3 ± 0.5
estomac	femelle	oct.-déc.	81.0 ± 0.7	80.9 ± 0.7	80.2 ± 0.5	81.0 ± 0.5	80.7 ± 0.3	80.3 ± 0.7
		déc.-mars	81.5 ± 0.7	81.4 ± 1.1	81.2 ± 0.6	81.7 ± 0.6	81.7 ± 0.6	81.1 ± 1.0
		mai-juillet	81.9 ± 1.1	82.1 ± 1.1	81.8 ± 0.7	82.1 ± 0.7	82.3 ± 0.6	82.1 ± 0.4
	mâle	oct.-déc.	81.6 ± 0.7	81.1 ± 0.8	80.4 ± 1.5	80.5 ± 1.1	80.7 ± 0.7	80.5 ± 0.4
		déc.-mars	82.0 ± 0.4	81.0 ± 2.0	81.4 ± 0.6	82.2 ± 0.5	81.6 ± 0.4	80.9 ± 0.6
		mai-juillet	81.5 ± 0.6	81.7 ± 0.1	82.0 ± 1.2	82.4 ± 1.2	82.3 ± 0.8	81.7 ± 0.6

Annexe 6. Valeurs énergétiques moyennes (kJ/g) et écart-types des différents tissus selon les saisons, la température et la ration alimentaire chez les morues femelles. Les valeurs énergétiques sont calculées à partir des relations linéaires entre le contenu en eau et en énergie dans les différents tissus.

expérience	T (°C)	ration	n	tissus				
				foie	gonade	muscle	estomac	caeca pyloriques
octobre à décembre	2	C ₂₅	7	25.26 ± 4.92	3.47 ± 0.22	4.08 ± 0.36	4.07 ± 0.15	4.42 ± 0.30
	2	C ₅₀	3	25.79 ± 2.12	3.37 ± 0.29	4.20 ± 0.15	4.00 ± 0.22	4.55 ± 0.13
	2	C ₁₀₀	6	26.17 ± 1.22	4.60 ± 1.72	4.36 ± 0.12	4.24 ± 0.11	4.55 ± 0.43
	6	C ₂₅	10	26.22 ± 2.89	4.06 ± 1.33	4.26 ± 0.22	4.07 ± 0.11	4.50 ± 0.17
	6	C ₅₀	5	27.47 ± 1.53	3.71 ± 0.24	4.43 ± 0.13	4.14 ± 0.06	4.57 ± 0.28
	6	C ₁₀₀	8	28.93 ± 0.78	3.62 ± 0.29	4.32 ± 0.44	4.21 ± 0.16	4.63 ± 0.13
décembre à mars	2	C ₂₅	12	25.77 ± 2.74	3.84 ± 2.58	4.07 ± 0.35	3.98 ± 0.16	4.46 ± 0.1
	2	C ₅₀	12	25.35 ± 2.32	5.77 ± 1.74	4.13 ± 0.16	3.97 ± 0.25	4.35 ± 0.43
	2	C ₁₀₀	12	25.40 ± 4.25	5.43 ± 1.37	4.17 ± 0.12	4.02 ± 0.14	4.45 ± 0.25
	6	C ₂₅	9	26.11 ± 1.01	5.46 ± 1.44	4.07 ± 0.21	3.89 ± 0.14	4.10 ± 1.12
	6	C ₅₀	10	27.51 ± 2.11	5.44 ± 1.06	4.18 ± 0.13	3.91 ± 0.13	4.42 ± 0.08
	6	C ₁₀₀	6	29.51 ± 0.91	5.51 ± 1.57	4.35 ± 0.13	4.04 ± 0.22	4.45 ± 0.17
mai à juillet	2	C ₂₅	5	26.85 ± 0.89	2.91 ± 0.52	3.76 ± 0.30	3.87 ± 0.24	4.31 ± 0.34
	2	C ₅₀	9	25.96 ± 1.98	3.68 ± 1.1	3.86 ± 0.36	3.81 ± 0.24	4.36 ± 0.20
	2	C ₁₀₀	8	26.79 ± 1.53	3.42 ± 0.47	4.03 ± 0.28	3.89 ± 0.17	4.30 ± 0.26
	6	C ₂₅	6	22.99 ± 5.38	3.09 ± 0.29	3.74 ± 0.29	3.81 ± 0.14	4.57 ± 0.42
	6	C ₅₀	8	21.44 ± 6.48	3.09 ± 0.15	3.62 ± 0.36	3.76 ± 0.09	4.28 ± 0.25
	6	C ₁₀₀	7	27.82 ± 1.09	3.23 ± 0.12	4.05 ± 0.14	3.82 ± 0.12	4.38 ± 0.11

Annexe 7. Valeurs énergétiques moyennes (kJ/g) et écart-types des différents tissus selon les saisons, la température et la ration alimentaire chez les morues mâles. Les valeurs énergétiques sont calculées à partir des relations linéaires entre le contenu en eau et en énergie dans les différents tissus.

expérience	T (°C)	ration	n	tissus				
				foie	gonade	muscle	estomac	caeca pyloriques
octobre à décembre	2	C ₂₅	12	21.53 ± 6.29	3.36± 0.14	4.12± 0.21	3.92 ± 0.16	4.43 ± 0.25
	2	C ₅₀	17	25.13 ± 2.55	3.38± 0.10	4.25± 0.11	4.03 ± 0.18	4.53 ± 0.24
	2	C ₁₀₀	14	26.05 ± 1.27	3.42± 0.13	4.39± 0.20	4.18 ± 0.33	4.65 ± 0.24
décembre à mars	6	C ₂₅	10	28.20 ± 1.77	3.37± 0.10	4.25± 0.14	4.16 ± 0.24	4.48 ± 0.31
	6	C ₅₀	15	26.53 ± 2.63	3.39± 0.17	4.28± 0.22	5.32 ± 4.66	4.58 ± 0.19
	6	C ₁₀₀	12	29.07 ± 0.93	3.48± 0.11	4.47± 0.06	4.16 ± 0.09	4.61 ± 0.11
décembre à mars	2	C ₂₅	12	22.39 ± 5.36	3.32± 0.12	4.03± 0.20	3.84 ± 0.09	4.35 ± 0.16
	2	C ₅₀	12	27.54 ± 2.22	3.28± 0.17	4.15± 0.15	4.06 ± 0.46	4.44 ± 0.12
	2	C ₁₀₀	12	28.67 ± 1.89	3.44± 0.58	4.25± 0.08	3.98 ± 0.13	4.45 ± 0.14
mars à juillet	6	C ₂₅	14	27.77 ± 2.02	3.17± 0.23	4.04± 0.18	3.79 ± 0.11	4.43 ± 0.30
	6	C ₅₀	14	29.99 ± 1.32	3.30± 0.11	4.18± 0.14	3.92 ± 0.09	4.42 ± 0.12
	6	C ₁₀₀	16	30.02 ± 2.04	3.32± 0.12	4.21± 0.11	4.08 ± 0.13	4.48 ± 0.13
mai à juillet	2	C ₂₅	5	24.67 ± 4.19	2.45± 0.49	3.88± 0.25	3.90 ± 0.18	4.30 ± 0.29
	2	C ₅₀	2	25.66 ± 4.84	2.43± 0.19	3.81± 0.05	3.89 ± 0.03	4.32 ± 0.21
	2	C ₁₀₀	9	27.56 ± 2.93	2.76± 0.58	3.98± 0.55	3.86 ± 0.26	4.32 ± 0.33
juillet	6	C ₂₅	10	23.82 ± 4.63	3.18± 0.39	3.69± 0.35	3.75 ± 0.18	4.38 ± 0.10
	6	C ₅₀	8	22.85 ± 6.05	2.96± 0.53	3.71± 0.23	3.79 ± 0.14	4.38 ± 0.12
	6	C ₁₀₀	7	27.12 ± 1.73	3.39± 0.20	4.04± 0.13	3.90 ± 0.14	4.36 ± 0.10