

UBO

université de bretagne
occidentale



THÈSE / UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

sous le sceau de l'Université européenne de Bretagne

pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

Mention : Biologie Marine

École Doctorale des Sciences de la Mer

présentée par

Cécile Persohn

Préparée à l'IFREMER

Département Ecologie et Modèles pour
l'Halieutique

**Sensibilité des populations
de poissons aux
changements globaux en
fonction de leurs traits
d'histoire de vie étudiée par
une approche empirique**

Thèse soutenue le 18 décembre 2009

devant le jury composé de :

Keith Brander

Chercheur, DTU Aqua / *Rapporteur*

Olivier Le Pape

Professeur, Agrocampus Ouest / *Rapporteur*

Jacques Clavier

Professeur, UBO-IUEM / *Examineur*

Raymond Lâe

Directeur de recherche, IRD / *Président du jury*

Jean Laroche

Professeur, UBO-IUEM / *Examineur*

Verena Trenkel

Chercheur, IFREMER / *Directrice de thèse*

Remerciements

Je tiens à remercier en premier lieu Verena Trenkel et Pascal Lorance qui m'ont encadrée durant ces trois années. Merci pour votre disponibilité et votre implication dans ce travail. J'ai beaucoup appris à votre contact et je garderai un très bon souvenir de cette collaboration.

Merci à Jacques Bertrand et André Forest, tour à tour responsables du département EMH, pour m'avoir accueillie et permis de réaliser cette thèse dans d'excellentes conditions.

Je remercie également Keith Brander, Olivier Le Pape, Raymond Laë, Jacques Clavier, et Jean Laroche d'avoir accepté de juger ce travail en participant au jury de thèse.

Merci aux membres du comité de thèse : Nicolas Lamouroux, Marie-Joëlle Rochet et Jean-Pierre Léauté. Vos conseils et vos remarques pertinentes ont été d'une grande aide et m'ont chaque fois permis de repartir du bon pied.

Merci à toute l'équipe du département EMH pour avoir rendu ces trois dernières années particulièrement agréables. Merci notamment à Caroline Struski, Cathy Dejoux, Dorothee Kopp, Lise Guerineau, Olivier Berthelé et Vincent Badts pour votre bonne humeur quotidienne. J'ai une pensée toute particulière pour les autres occupants provisoires du bureau S217 : Yves Reecht (bravo pour ta patience face à toutes ces filles, même celles qui ont peur des pigeons), Katie Longo, Armelle Rouyer, Stéphanie Nouhant, Lore Merdrignac et Lise Marty. Merci (ou pas...) pour avoir fait passer les journées si vite.

Je remercie également Robert Bellail, Yves Vérin et Arnault Souplet de m'avoir accueillie pour les campagnes EVHOE, IBTS et MEDITS. Un grand merci également à tout ceux qui ont gentiment mis la main à la pâte et m'ont aidé aux prélèvements d'échantillons à bord : Jérôme Huet, Stéphane Martin, Katie Longo, Anne-Marin Nisumaa, Françoise Sibille, Jean-Marie Dewarumez, Steeve Comeau, Didier Leroy, Luisa Metral, Elodie Gamp, Ysabelle Cheret, Alain Guillou, et tout ceux que j'oublie certainement.

Merci à Jean-Louis Dufour, Romain Elleboode, et Kelig Mahé, du Laboratoire de Ressources Halieutiques de Boulogne-sur-mer, d'avoir consacré du temps au traitement de mes échantillons. Merci également pour votre accueil sympathique lors de mes passages à Boulogne et d'avoir pris le temps de m'expliquer les rudiments de la sclérochronologie.

Je trouve ici une occasion de remercier mes parents pour leur soutien affectif et financier pendant toutes ces longues années d'études. Ca y est, cette fois je crois que c'est fini pour de bon. Merci à ma p'tite maman d'y avoir cru probablement plus que moi. Merci à toute la famille Muls d'avoir toujours été derrière moi. Merci à ma cousine Stéphanie pour ces week-ends de détente, ou ces longues journées passées derrière un stand, pas forcément lucratives mais franchement sympathiques.

A toutes celles et ceux qui étaient là, en coulisses, et qui m'ont soutenue et supportée ces trois dernières années pendant lesquelles je n'ai pas été très présente, merci du fond du cœur. Je pense tout particulièrement à Marie, merci pour les pique-niques du lundi et ces nombreuses escapades musicales...en attendant la prochaine avec impatience !!! Merci à Karine pour toutes ces soirées bien trop rassasiantes, ces après-midi shopping et ces petits week-ends à droite à gauche (même si je crois qu'on n'ira plus à St Malo...dommage, elle était sympa cette rhumerie). Merci à Rachida d'être Rachida. Merci à Armelle pour ses talents de tapissière. Je t'attends pour commencer les travaux du salon... Merci à Laetitia et Steph pour ces « soirées filles » si sympathiques. En espérant que beaucoup d'autres viendront (j'ai encore toute une liste de resto à essayer). Merci à Dorothée, Caro, Cathy et Lise pour votre amitié et votre soutien, notamment dans les derniers mois de rédaction. Un merci tout particulier à Angélique Jadaud, gentille fée clochette, pour toutes les bonnes choses qui me sont arrivées depuis notre rencontre, et auxquelles tu n'es pas étrangère.

J'ajouterai un bravo à celles qui ont réussi à me faire apprécier les séances footing du midi et à me faire courir (presque) avec le sourire. Caro, Armelle, Cathy, Stéphanie, Lise, Dorothée : félicitations pour avoir réussi là où tant de profs d'EPS ont échoué.

Enfin, un grand, grand merci à Nicolas pour sa patience et son soutien à toutes épreuves. Merci d'avoir été là pour partager les bons moments, et de m'avoir aidée à rebondir dans les mauvais. Ce travail de thèse, c'est aussi un peu le tien.

Table des matières

Introduction générale	1
Cadre de l'étude	3
Changements environnementaux : constat et effet observé sur les populations de poissons	4
Objectifs et organisation de l'étude	6
Chapitre 1. Présentation des zones et des espèces étudiées, protocole d'échantillonnage	11
1.1 Présentation des zones étudiées	13
La mer du Nord	13
La Manche	17
La mer Celtique	19
Le golfe de Gascogne	21
Le golfe du Lion	23
1.2. Présentation des espèces sélectionnées	25
Le grondin rouge	25
Le merlu européen	27
Le merlan	29
Le merlan bleu	31
Le tacaud commun	33
Le petit tacaud	34
La cardine franche	36
La plie commune	38
La petite roussette	40
Synthèse	42
1.3. Présentation des campagnes d'observation halieutiques	44
La campagne IBTS (International Bottom Trawl Survey)	44
La campagne EVHOE	45
La campagne MEDITS	46

Chapitre 2. Impact de l'environnement sur la distribution des poissons _____	47
--	----

2.1. Comment se distribuent les populations démersales en fonctions des conditions environnementales ? _____	49
---	-----------

Habitat preferences of selected demersal fish species in the Bay of Biscay and Celtic Sea, North-East Atlantic _____	50
---	-----------

Abstract _____	50
----------------	----

Introduction _____	50
--------------------	----

Material & methods _____	52
--------------------------	----

Results _____	60
---------------	----

Discussion _____	68
------------------	----

Conclusion _____	74
------------------	----

References _____	74
------------------	----

2.2. Comment s'organisent les communautés démersales en fonction des conditions environnementales ? _____	81
--	-----------

Contexte et problématique _____	81
---------------------------------	----

Matériel & méthode _____	82
--------------------------	----

Résultats _____	85
-----------------	----

Discussion _____	99
------------------	----

2.3. Conclusions et perspectives _____	102
---	------------

Chapitre 3. L'otolithe comme indicateur des impacts environnementaux sur les poissons _____	105
---	-----

3.1. Comparaison interrégionale de la relation allométrique entre la taille du poisson et le poids de son otolithe _____	108
---	------------

Allometric relationships between otolith weight and fish length: a comparative study for five species off the French coasts. _____	109
---	------------

Abstract _____	109
----------------	-----

Introduction _____	109
--------------------	-----

Material & methods _____	111
--------------------------	-----

Results _____	114
---------------	-----

Discussion _____	119
------------------	-----

References _____	123
------------------	-----

3.2. Le poids de l'otolithe est-il un bon prédicteur de l'âge chez les poissons démersaux ?	126
Contexte et problématique	126
Matériels et méthode	127
Résultats	131
Discussion	138
3.3. Conclusion générale	140
Chapitre 4. Impact de l'environnement sur la croissance des poissons	141
Matériel & méthode	146
Résultats	150
Discussion	162
Conclusion	165
Discussion générale et perspectives	167
Conclusions et perspectives	176
Bibliographie	179

Introduction générale

Cadre de l'étude

La pression de pêche exercée sur les ressources halieutiques a considérablement augmenté durant la deuxième moitié du 20^e siècle, du fait du développement des techniques de pêches (augmentation de la puissance des moteurs, efficacité croissante des engins de pêche). Dans les années 80, une prise de conscience collective a conduit à mettre en place des mesures de gestion afin de protéger ces ressources (FAO, 2003). Les mesures mises en œuvre à cette époque étaient centrées individuellement sur les stocks à protéger, et ne prenaient en compte ni les interactions entre les différents stocks, ni les interactions entre le compartiment « poisson » et le reste de l'écosystème (Crowder *et al.*, 2006). Ces mesures spécifiques se sont rapidement révélées inefficaces au maintien et à la gestion durable de certains stocks. L'exemple le plus marquant est celui de la morue de l'Atlantique. Cette espèce a été surexploitée jusqu'au début des années 90. En 1992 la décision fut prise de fermer la pêche au large de Terre Neuve et du Labrador. Malgré cette mesure radicale, dix ans plus tard le stock était toujours au plus mal. Des études ont alors montré que d'autres facteurs, tels que la variabilité de la production zooplanctonique (Beaugrand *et al.*, 2003) ou la prédation (Sinclair & Murawski, 1997) pouvaient jouer un rôle sur le maintien du stock en dehors des limites biologiques. Rose (2004) a montré que l'effondrement du stock de morue au large des côtes canadiennes était probablement dû à un effet conjoint de la pression de pêche et du changement climatique. L'exemple de la morue, entre autres, a permis de prendre conscience de l'importance des interactions entre la ressource halieutique et son environnement. De ce constat, les scientifiques ont alors cherché à repenser les mesures de gestion et à les orienter vers une approche écosystémique (FAO, 2003). Cette approche consiste en une gestion intégrée des pêcheries, qui considère l'écosystème dans son entier en incluant le facteur humain, et notamment l'impact des activités anthropiques et du changement global sur les écosystèmes marins (Crowder & Norse, 2008). La gestion écosystémique des pêches requiert donc que l'on s'intéresse à l'environnement et à l'impact de ses changements sur les stocks. Ici, nous nous sommes intéressés à l'effet des variations environnementales sur une sélection de populations de poissons au large des côtes françaises.

Changements environnementaux : constat et effet observé sur les populations de poissons

Durant les dernières décennies, les rejets globaux de gaz à effet de serre dans l'atmosphère ont contribué à modifier le climat, ces modifications ayant un impact sur le domaine océanique. A l'échelle globale, la température de surface de l'océan mondial montre une tendance au réchauffement, mais ce réchauffement n'est pas monotone. En effet, une première période de réchauffement a été observée entre 1920 et 1940, suivi d'une trentaine d'années de refroidissement relatif et d'une deuxième phase de réchauffement amorcée dans les années 70 (Levitus *et al.*, 2000). Néanmoins, les effets du changement climatique diffèrent en intensité et en direction selon la zone géographique, les plus hautes latitudes étant les plus impactées (Rijnsdorp *et al.*, 2009). Le réchauffement est particulièrement important en Atlantique Nord : il compte pour un tiers du bilan thermique global. Dans cette région une augmentation de 0,27°C des masses d'eau comprises entre 0 et 700 m a été enregistrée entre 1955 et 2003 (Levitus *et al.*, 2000 ; Michel *et al.*, 2009).

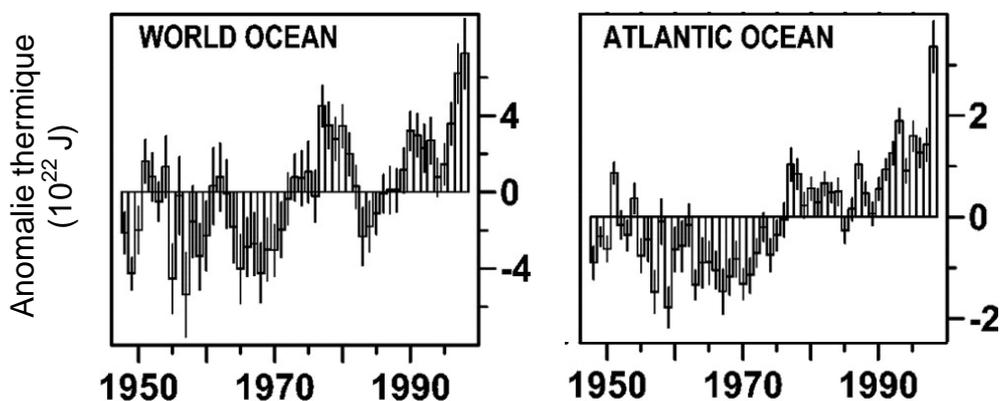


Figure I.1. Anomalie thermique entre 1948 et 1998 dans les 300 m premiers mètres dans l'océan mondial et dans l'océan Atlantique (Levitus *et al.*, 2000)

Dans le golfe de Gascogne, une augmentation significative de la température dans la couche 0-200 m est visible depuis une trentaine d'années (fig. I.2). Néanmoins, comme à l'échelle globale, cette augmentation fait suite à une période de refroidissement des masses d'eau, les années 70 étant considérées comme une période relativement froide dans cette zone (Michel *et al.*, 2009).

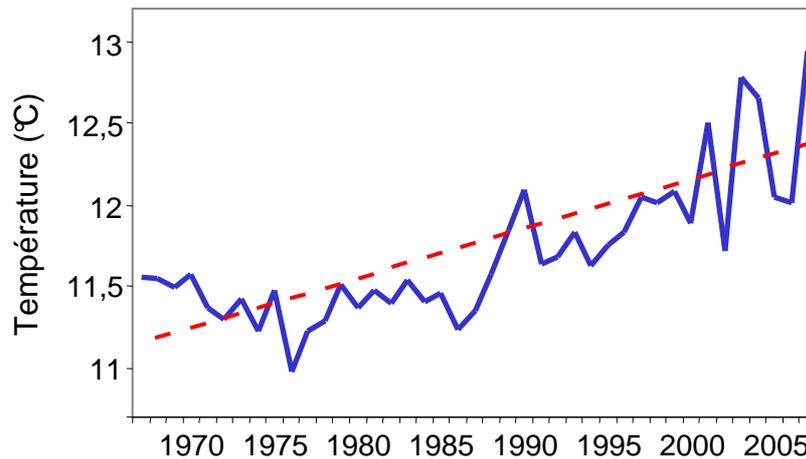


Figure I.2. Evolution de la température entre 0 et 200 m de profondeur dans le golfe de Gascogne entre 1967 et 2007 estimée à l'aide des modèles DRAKKAR (The DRAKKAR group, 2007) et MARS 3D (Lazure & Dumas, 2008 ; voir description dans le chapitre 4). La ligne pointillée rouge représente la droite de régression $y=11,12+0,028x$ (pente significativement différente de 0, P -value <0,001)

Le changement climatique conduit également à des modifications locales du régime des précipitations, ce qui peut affecter la salinité. Par exemple, en Méditerranée, dans le Golfe du Lion, la salinité de fond a tendance à augmenter de 0,006 par an depuis les années 50 (Vargas-Yáñez *et al.*, 2009).

Ces changements de température et de salinité sont susceptibles d'affecter la biologie des poissons. Cependant, appréhender les effets du changement climatique sur les populations est un exercice délicat, dans la mesure où ce changement impacte de nombreux facteurs biotiques et abiotiques, qui vont à leur tour affecter la biologie des individus à différents niveaux (Rijnsdorp *et al.*, 2009). Toutefois, certains effets du changement climatique ont déjà été observés.

Une des conséquences directes du changement climatique et du réchauffement des masses d'eau sur les populations de poissons concerne la modification de l'aire de distribution. En effet, certaines espèces ont des préférences marquées pour

certaines conditions de température et/ou de salinité. Si ces conditions changent, les espèces se déplacent pour retrouver les conditions qui leur conviennent. Ce phénomène a été observé à de nombreuses reprises depuis le début des années 90. Pax exemple, en mer du Nord, Perry *et al.* (2005) ont étudié la distribution de 36 espèces. Quinze de ces espèces ont montré un changement de distribution significativement corrélé au réchauffement des masses d'eau. Ce changement de distribution s'observe aussi verticalement, certaines espèces occupant parfois de plus grandes profondeurs (Dulvy *et al.*, 2008).

L'abondance est également susceptible d'être affectée par le changement climatique via l'impact de la température sur le recrutement. Cet effet a été observé par Mueter *et al.* (2009) en mer de Bering et au nord de la Norvège. Dans ces zones, le recrutement de plusieurs stocks de poissons est positivement lié à la température.

Un effet du changement climatique sur la croissance des poissons a également été rapporté par plusieurs études. Parmi celles-ci, Thresher *et al.* (2007) ont étudié la croissance annuelle de huit espèces dans le Pacific Sud. D'après leurs résultats, le taux de croissance de six de ces huit espèces a significativement augmenté avec la température. Les auteurs expliquent cette augmentation par un accroissement de la productivité causé par le réchauffement des masses d'eau superficielles.

Objectifs et organisation de l'étude

Dans ce contexte, l'objectif de ce travail de thèse était d'étudier les effets des variations environnementales observées au large des côtes françaises, sur les populations d'une sélection de poissons démersaux. Pour cela, nous nous sommes focalisés sur trois conséquences possibles des variations environnementales importantes en termes de gestion des stocks : l'abondance, la distribution et la taille des individus. Il s'agissait donc d'étudier l'effet de plusieurs facteurs environnementaux, comme la température et la salinité, sur ces trois paramètres (figure I.3). Néanmoins, comme l'abondance, la distribution et la taille des individus peuvent aussi être affectées par des facteurs biotiques, tels que la compétition intraspécifique ou la disponibilité en nourriture (Brett, 1979 ; Swain & Benoît, 2006), ces facteurs ont également été pris en compte.

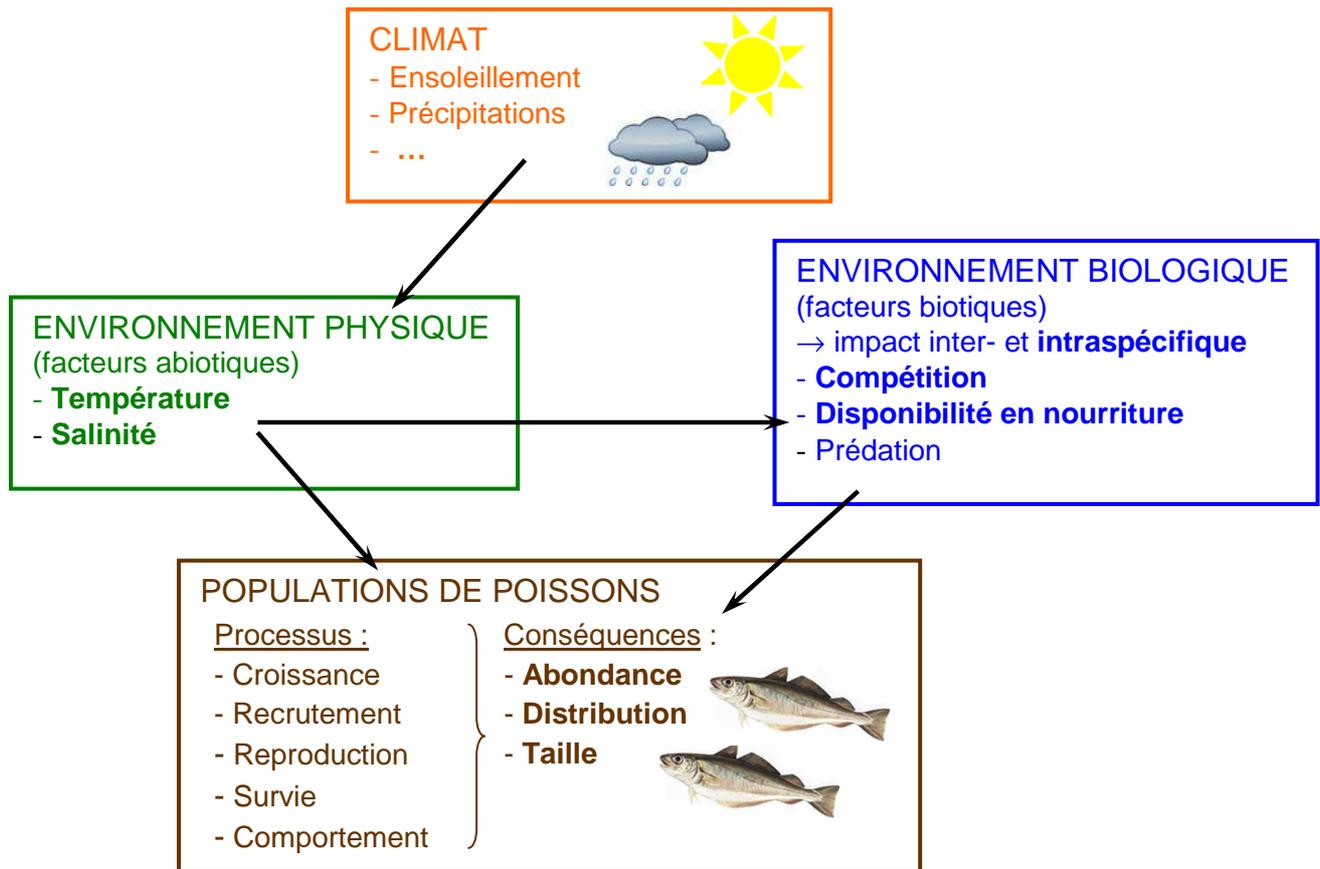


Figure I.3. Schéma conceptuel de cette étude. En gras, les paramètres pris en compte dans les différents travaux de cette thèse.

L'hypothèse centrale de cette étude est que les conditions environnementales ne vont pas affecter toutes les espèces de la même façon. Chaque espèce a sa propre capacité à tolérer les variations environnementales, en fonction de ses traits d'histoire de vie et de son cycle biologique. De plus, le changement climatique n'affectant pas toutes les régions de la même façon, plusieurs populations d'une même espèce vont pouvoir réagir différemment en fonction de leur localisation, les espèces des hautes latitudes étant potentiellement plus sensibles (Rijnsdorp *et al.*, 2009). De fait, les effets attendus des variations climatiques sont les suivants :

- Les populations sensibles aux variations environnementales devraient modifier leur distribution, notamment en se déplaçant vers les latitudes élevées
- Les populations situées en limite de distribution géographique devraient être plus sensibles aux variations environnementales que les populations situées au centre de cette distribution (Brunel & Boucher, 2006), et notamment les

populations en limite nord qui trouveront un habitat plus favorable en se déplaçant vers de plus hautes latitudes ou de plus grandes profondeurs

- Les espèces pélagiques devraient moins souffrir que les espèces démersales, dont l'habitat est plus restreint spatialement, en tous cas sur une courte échelle temporelle. Sur le long terme les espèces pélagiques pourraient également être affectées (positivement ou négativement) par l'effet du changement climatique sur les blooms planctoniques
- Les espèces habituées aux fortes variations environnementales, comme les espèces très côtières, ou celles réalisant d'importantes migrations devraient être moins affectées
- Les espèces à croissance rapide et à durée de vie courte devraient pouvoir plus facilement déceler et s'adapter aux variations environnementales
- Les espèces déjà sensibilisées par une forte exploitation commerciale devraient être plus fragiles que celles dont les stocks sont en bon état

Pour confirmer ces hypothèses, nous avons utilisé une approche comparative : plusieurs espèces, différentes en termes de traits d'histoire de vie (voir chapitre 1) ont été sélectionnées et étudiées dans différentes régions : la mer du Nord, la Manche, la mer Celtique, le golfe de Gascogne et le golfe du Lion. Cette vaste étendue géographique nous permettait ainsi d'observer une large gamme de conditions environnementales. Pour cette étude, nous avons utilisé les données issues des campagnes d'observation halieutiques de l'Ifremer (voir chapitre 1). Ces campagnes constituent une ressource intéressante en matière de données biologiques et physiques.

Cette thèse s'articule de la manière suivante :

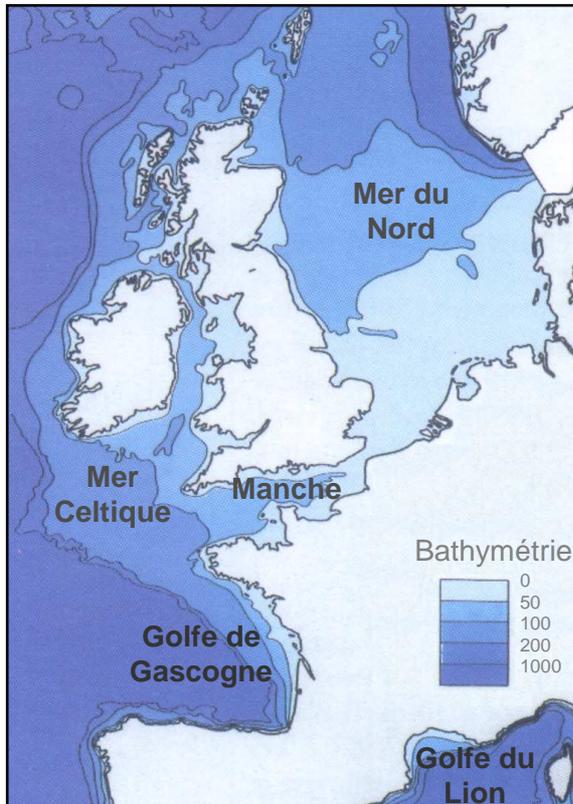
- Le chapitre 1 consiste en une brève description des zones d'étude, des espèces sélectionnées et des conditions dans lesquelles ont été collectées les données
- Le chapitre 2 s'intéresse aux relations entre conditions environnementales, abondance et distribution des espèces sélectionnées. La distribution des espèces a été étudiée en fonction de l'environnement physique, à l'échelle des populations tout d'abord, puis à l'échelle de la communauté démersale, dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique

- Le chapitre 3 considère la possibilité d'utiliser l'otolithe comme indicateur des changements environnementaux. Dans ce chapitre, l'impact de l'environnement sur les relations allométriques poids de l'otolithe - taille du poisson et poids de l'otolithe - âge est étudié dans les cinq zones d'étude.
- Le chapitre 4 porte sur l'impact des variations environnementales sur la taille des juvéniles, en mer du Nord, dans le golfe de Gascogne et le golfe du Lion. Les variations de la taille modale des individus du groupe 0+ ont été mises en relation avec les variations de densité et de conditions environnementales (température, salinité, concentration en chlorophylle *a*).
- Enfin, la section « Discussion générale et perspectives » reprend les principaux résultats de cette étude d'une manière critique, conclut quant à la contribution apportée par ce travail à la problématique de l'impact du réchauffement global sur les populations exploitées par la pêche, et donne quelques perspectives.

Chapitre 1.

Présentation des zones et des espèces étudiées, protocole d'échantillonnage

1.1 Présentation des zones étudiées



Durant ce travail de thèse, les données utilisées ont été prélevées dans cinq zones différentes (fig. 1.1.1), permettant une comparaison entre différents systèmes présentant des caractéristiques environnementales distinctes. Ces caractéristiques sont présentées ci-dessous pour chacune des zones étudiées.

Figure 1.1.1. Carte bathymétrique des différentes zones d'études (d'après Quéro & Vayne, 1997).

La mer du Nord

Géographie

La mer du Nord est une mer épicontinentale couvrant environ 575 000 km². Elle borde à l'ouest les îles Britanniques, au sud la France, la Belgique et l'Allemagne, et à l'est le Danemark et la Norvège. Elle s'ouvre au nord sur l'océan Atlantique et au sud-ouest sur la Manche. La mer du Nord communique à l'est avec la Baltique au niveau du Skagerrak et du Kattegat. Dans sa partie méridionale, la mer du Nord n'excède pas les 50 m de profondeur (fig. 1.1.1). La profondeur augmente avec la latitude, atteignant 200 m au Nord de l'Ecosse. Des profondeurs maximales de l'ordre de 700 m sont enregistrées au niveau de la fosse norvégienne (North Sea Task Force, 1993 ; ICES, 2008b).

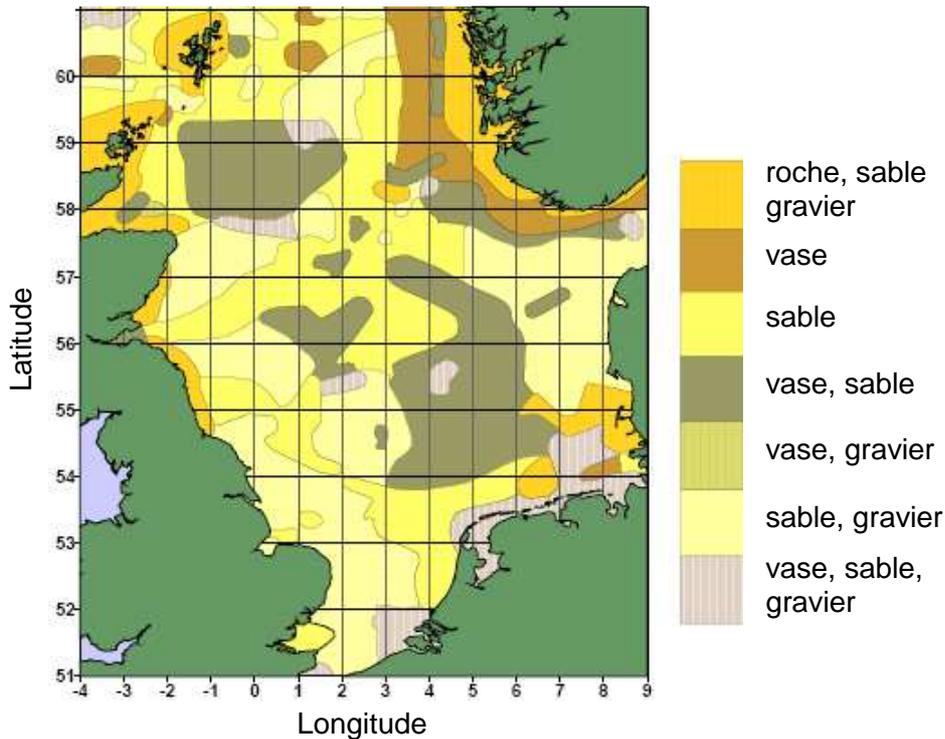


Figure 1.1.2. Nature du fond en mer du Nord (d'après ICES FishMaps, <http://www.ices.dk/marineworld/fishmap/pdfs/factors.pdf>)

Géologie

Le fond de la mer du Nord est constitué de sédiments grossiers (roches, graviers, sables graveleux) à l'ouest et à l'est, le long des côtes britanniques et danoises (fig. 1.1.2). Le centre est plutôt sablo-vaseux tandis que la fosse norvégienne et le sud, où débouchent les grands fleuves, est tapissé de vases sableuses (Cameron *et al.*, 1992 ; North Sea Task Force, 1993).

Hydrodynamique

L'hydrologie est affectée par le courant Nord-Atlantique, prolongation orientale du Gulf Stream, qui entre en mer du Nord par la Manche au sud, et par le nord entre les îles Shetlands et la Norvège, apportant des eaux chaudes et salées. A l'inverse, l'est de la mer du Nord reçoit les eaux froides et saumâtres de la Baltique. La circulation résultant de ces influx d'eau de différentes densités est principalement cyclonique (ICES, 2008b). L'apport d'eau douce par les fleuves est important. Le Rhin à lui seul fournit en moyenne 2300 m^3 d'eau par seconde. L'Elbe est le second fleuve en importance avec en moyenne $710 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. La mer du Nord se caractérise donc par une forte hétérogénéité spatiale de température et de salinité.

Climatologie

Les températures de surface en mer du Nord varient en moyenne de 3°C en hiver à 17°C en été, mais il existe un fort gradient nord-sud, la partie méridionale moins profonde étant plus froide l'hiver et plus chaude l'été. Les températures au fond varient, elles, de 5 à 11°C (North Sea Task Force, 1993). La salinité est d'environ 35,2 dans le nord de la zone, et peut descendre jusqu'à 29 aux abords de la Baltique ou des grands fleuves (ICES, 2008b). En hiver, la colonne d'eau est homogène. Au printemps le réchauffement plus rapide des eaux superficielles induit une stratification. Une thermocline s'installe dès le mois de mai et persiste jusqu'en septembre (Sharples *et al.*, 2006). Les suivis à long terme des températures en mer du Nord (fig. 1.1.3) montrent une tendance au réchauffement des eaux de surface depuis juin 2001 (ICES, 2008b).

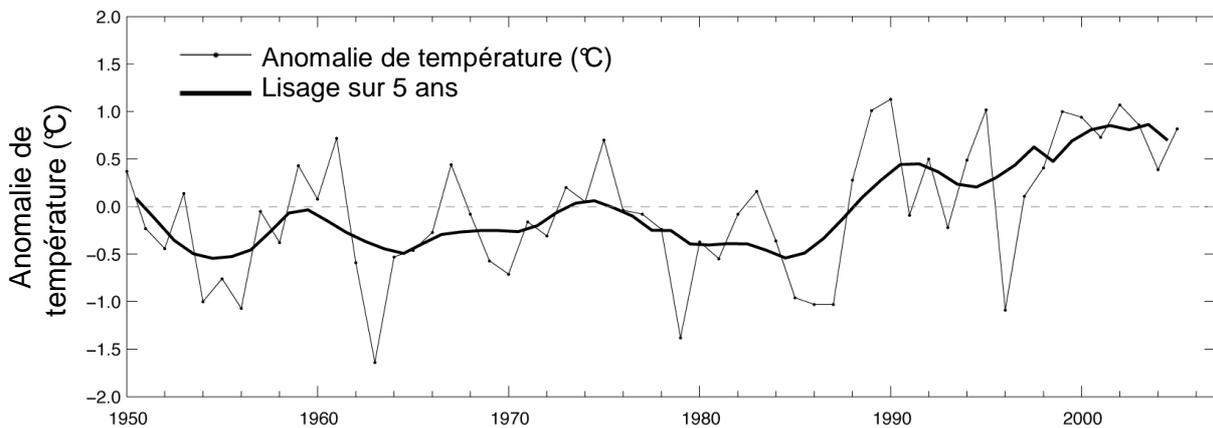


Figure 1.1.3. Mer du Nord. Anomalie de température de surface (moyennes annuelles) à la station de Helgoland Roads (Allemagne) entre 1950 et 2005 (d'après ICES, 2008b).

Exploitation

Les eaux de la mer du Nord sont particulièrement riches (Chassot *et al.*, 2007) ; l'eutrophisation cause d'ailleurs des problèmes d'anoxie, notamment au niveau des estuaires (Lancelot *et al.*, 1997). Cette richesse fait de la mer du Nord une importante zone de pêche où se côtoient les flottes côtières et hauturières des nombreux pays bordés par ses eaux. Ce sont principalement des chalutiers qui exploitent les ressources halieutiques.

La pêche en mer du Nord repose sur l'exploitation des poissons pélagiques (hareng *Clupea harengus*, maquereau *Scomber scombrus*, chinchards *Trachurus spp.*), des gadidés (morue *Gadus morhua*, églefin *Melanogrammus aeglefinus*, merlan *Merlangius merlangus*, lieu noir *Pollachius virens*) et de quelques poissons

plats (plie *Pleuronectes platessa*, limande *Limanda limanda*, balai *Hippoglossoides platessoides*, sole *Solea solea*, limande sole *Microstomus kitt*). Certaines espèces, comme les lançons *Ammodytes spp.*, le tacaud norvégien *Trisopterus esmarkii* ou le sprat *Sprattus sprattus* sont pêchées afin d'être transformées en huile ou farine animale (North Sea Task Force, 1993 ; ICES 2008b). Les débarquements de poissons provenant de mer du Nord ont fortement augmenté depuis le début du 20^e siècle, notamment dans les années 60 jusqu'au milieu des années 70 où ils connaissent une chute brutale. Ces débarquements sont relativement constants depuis 1980. En mer du Nord, 10 stocks sur les 44 évalués par le CIEM sont considérés comme surexploités (dont le merlan et la plie). 39 de ces stocks font l'objet de mesures de gestion (TAC, quotas, limitation de l'effort ou fermeture de la pêche). La morue, dont la biomasse reproductrice est en baisse depuis le début des années 80 (fig. 1.1.4) bénéficie d'un plan de restauration adopté en 2008. Le sous-sol de la mer du Nord est également exploité pour sa richesse en pétrole et en gaz naturel (North Sea Task Force, 1993).

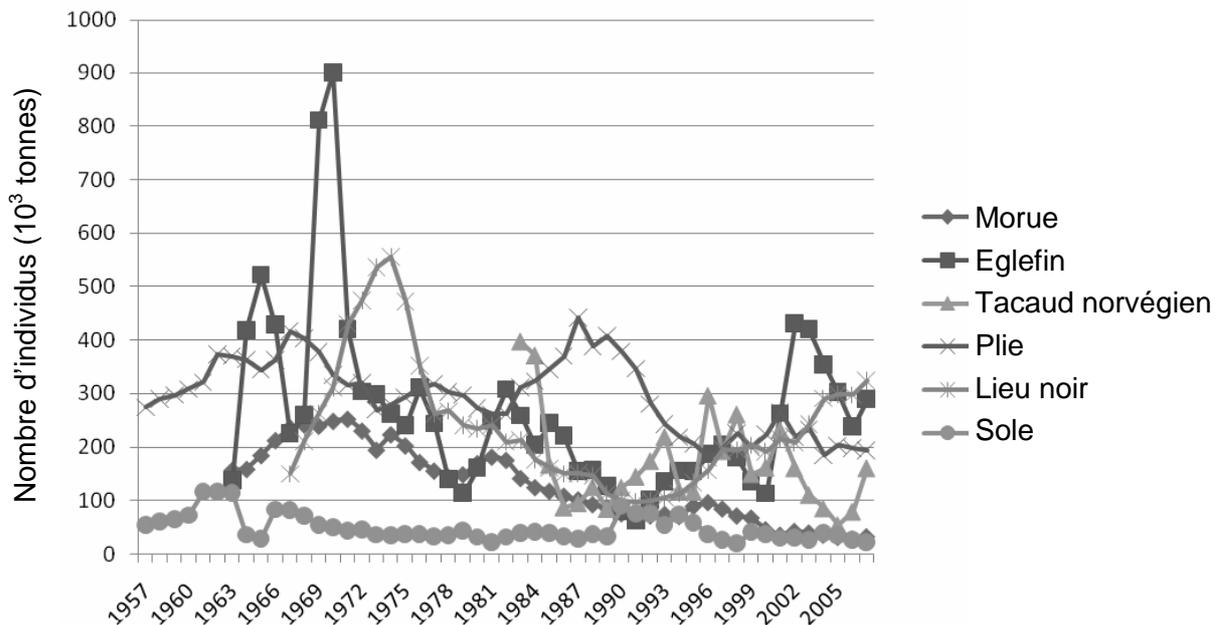


Figure 1.1.4. Evolution de la biomasse féconde des principales espèces démersales d'intérêt commercial en mer du Nord entre 1957 et 2007 (d'après ICES, 2008b).

La Manche

Géographie

La Manche est une mer épicontinentale séparant la France et l'Angleterre. Elle s'étend sur environ 75 000 km². La Manche communique à l'est avec la mer du Nord et à l'Ouest avec la mer Celtique. Sa profondeur moyenne est de 54 m (fig. 1.1.5), un maximum de 172 m est enregistré au niveau d'une fosse centrale entre la Bretagne nord et les Cornouailles (Guérin, 2003).

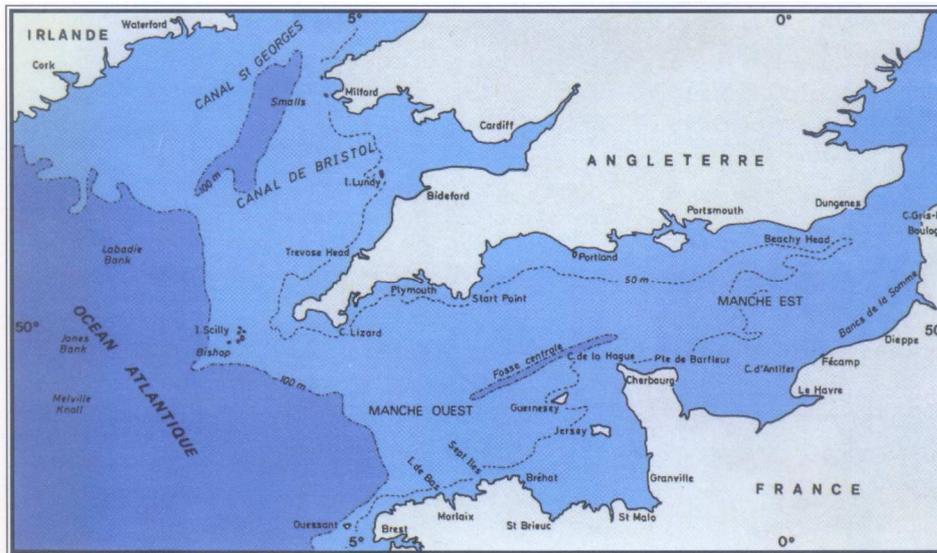
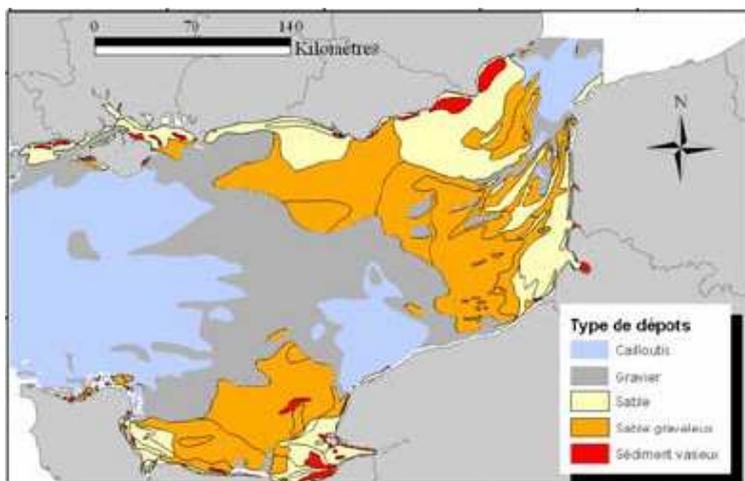


Figure 1.1.5. Géographie de la Manche et de la mer Celtique (Quéro & Vayne, 1997)

Géologie

Le fond de la Manche se divise en deux parties distinctes : une partie orientale marquée par des dépôts d'origine terrigène (sable vaseux, sable, sable graveleux) et une partie occidentale composée de sédiments calcaires, les deux séparées par un éperon de galets dans le prolongement de la presqu'île du Cotentin (fig. 1.1.6). Dans la partie occidentale les courants de marée sont plus importants et dispersent les



le long d'un gradient Sud-Est Nord-Est, allant de la baie du mont Saint Michel au sud des Cornouailles britanniques (Larsonneur *et al.*, 1982).

Figure 1.1.6. Nature du fond en Manche (d'après Larsonneur *et al.*, 1982)

Hydrodynamique

La Manche se distingue par de très forts courants de marée, qui génèrent un va-et-vient ouest-est des particules dans la zone, et de forts tourbillons, notamment au niveau des îles Anglo-normandes. Ces turbulences rendent la colonne d'eau très turbide. Le courant Nord-Atlantique entre en Manche par son embouchure ouest, apportant de l'eau plus chaude et plus salée. La circulation à méso-échelle est influencée par ce courant et la circulation résiduelle entraîne les masses d'eau vers la mer du Nord (Garreau, 1993). La salinité est plus faible au sud de la zone où les apports d'eau douce sont plus élevés. La Seine à elle seule apporte en moyenne $500 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (Guérin, 2003).

Climatologie

Les températures et salinités en Manche montrent d'importantes variations spatiales. En hiver, la colonne d'eau est homogène verticalement mais il existe un gradient horizontal de température, celles-ci atteignant 11°C à l'ouest et 7°C à l'est. Au printemps une légère stratification verticale s'installe dans la partie occidentale de la zone, la partie orientale moins profonde ayant tendance à rester verticalement homogène. En été la température de surface est d'environ 16°C , tandis qu'au niveau du fond on retrouve un gradient horizontal allant de 11°C à l'ouest à 17°C à l'est. La salinité est plus élevée en manche occidentale, avec une moyenne annuelle de 35,2 au sud des Cornouailles tandis que le détroit du Pas de Calais enregistre 34,5. En hiver les crues des grands fleuves font chuter la salinité à 32 dans le sud de la zone. (Agoumi *et al.*, 1983 ; Quéro & Vayne, 1997).

Exploitation

La Manche est une zone très productive d'un point de vue biologique. La production primaire est importante, la faune benthique est abondante et la diversité de poisson est élevée. Ces caractéristiques font de la Manche une importante zone de pêche pour les flottes françaises, anglaises et belges. La quasi-totalité des débarquements dans les ports français est réalisée par les chalutiers pélagiques et les chalutiers de fonds. Ces flottilles ciblent en particulier le merlan, la plie, le bar *Dicentrarchus labrax*, le hareng et les céphalopodes. D'autres métiers comme la drague, les filets maillants ou les chaluts à perche ciblent des espèces à plus forte valeur marchande comme la coquille Saint-Jacques *Pecten maximus*, les buccins *Buccinum spp.*, la

sole ou la morue (Rochet *et al.*, 2008). La plupart des stocks de Manche sont surexploités, à l'exception du rouget barbet de roche *Mullus surmuletus* et de certains élasmobranches comme la raie bouclée *Raja clavata* ou la petite roussette *Scyliorhinus canicula* dont l'abondance est en augmentation dans cette zone (ICES, 2008b). Le sol de la Manche est également exploité par le secteur du bâtiment et des travaux publics qui en extrait des granulats.

La mer Celtique

Géographie

La mer Celtique est une mer épicontinentale largement ouverte sur l'océan Atlantique. Elle recouvre le plateau continental au sud de l'Irlande sur une surface d'environ 200 000 km². Elle communique avec la mer d'Irlande au nord par le canal Saint-Georges et avec la Manche à l'est entre les Cornouailles et Ouessant (fig. 1.1.5). La mer Celtique est limitée à l'ouest par l'isobathe des 200 m. La majorité du plateau celtique a une profondeur comprise entre 100 et 200 m (Servain, 1976 ; ICES, 2008a).

Géologie

Le centre de la mer celtique est majoritairement recouvert de sables graveleux. Au niveau des côtes, fortement battues par la houle, le substrat est plutôt rocheux. Au sud de l'Irlande, au niveau de la fosse des Smalls qui marque l'entrée du canal Saint-Georges le fond est vaseux à sablo-vaseux (Servain, 1976 ; Quéro & Vayne, 1997).

Hydrodynamique

L'hydrologie en mer Celtique est fortement corrélée à celle de l'océan Atlantique. En effet celle-ci reçoit les eaux chaudes et salées du courant Nord-Atlantique. La circulation en mer Celtique est principalement régie par les vents, violents dans cette zone, et principalement de secteur ouest à sud-ouest. Ces vents ainsi que le régime souvent dépressionnaire induisent une circulation cyclonique. Les courants de marée sont également très importants, ils exercent un fort brassage et contribuent à homogénéiser la colonne d'eau, notamment au niveau des côtes (Servain, 1976 ; ICES, 2008a).

Climatologie

L'influence atlantique se fait sentir sur les températures et les salinités de mer Celtique. En été la colonne d'eau est stratifiée et une thermocline s'installe entre 20 et 40 m. La température atteint 15 à 16°C en surface tandis que la couche la plus profonde atteint en moyenne 11°C (fig. 1.1.7). En période estivale la salinité en surface est légèrement plus faible que la salinité de fond. En automne les vents se renforcent et homogénéisent la colonne d'eau. En hiver la température de l'eau est en moyenne de 10°. La salinité est plus faible au niveau du Canal Saint-Georges qui reçoit les eaux de la Severn.

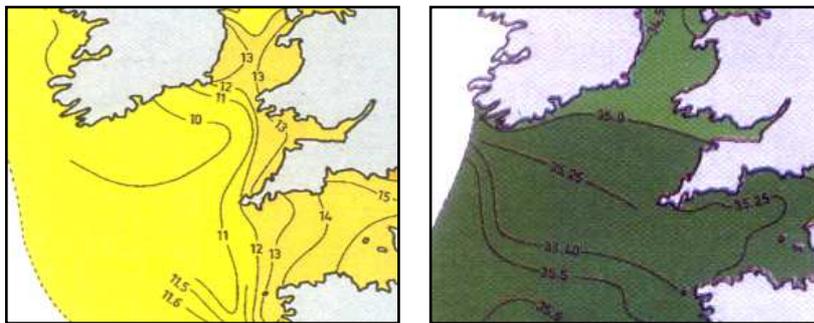


Figure 1.1.7. Températures (à gauche) et salinités (à droite) estivales de fond en mer Celtique (Quéro & Vayne, 1997)

Les séries temporelles indiquent un certain réchauffement de 0,2 à 0,6°C des eaux de surface dans la première moitié du 20^e siècle. Ce réchauffement s'est poursuivi jusque dans les années 70, puis les températures moyennes de surface ont légèrement chuté avant de repartir à la hausse au milieu des années 80 (Servain, 1976 ; ICES, 2008a).

Exploitation

Les ressources halieutiques du plateau celtique sont exploitées par les pêcheurs français, irlandais, britanniques, espagnols et belges. Les pêcheries de mer Celtique sont plurispécifiques : les flottilles hauturières ciblent le merlu *Merluccius merluccius*, le merlan, la morue, les baudroies *Lophius budegassa* et *L. piscatorius*, les cardines *Lepidorhombus boscii* et *L. whiffiagonis*, la sole, la plie et la langoustine *Nephrops norvegicus*, les flottilles côtières ciblent les céphalopodes et le rouget barbet de roche. Les principales espèces démersales en poids débarqué sont les baudroies et le merlu. La quasi totalité des stocks de mer Celtique font l'objet de mesures de gestion (TAC et quotas, limitation de l'effort de pêche). Les stocks de morue, sole et plie sont surexploités. En 2008 le Conseil International pour l'Exploration de la Mer

(CIEM) a recommandé de diminuer la mortalité par pêche sur les gadidés en mer Celtique (ICES, 2008a).

Le golfe de Gascogne

Géographie

Le golfe de Gascogne correspond à la partie de l'Atlantique Nord bordant la côte ouest de la France, de la pointe bretonne à l'Espagne (fig.1.1.1). Il couvre une surface d'environ 225 000 km². Le plateau continental est plus large au nord et au centre : environ 140 km pour 50 km au niveau des Landes. La limite du plateau correspond à l'isobathe des 200 m (ICES, 2008c).

Géologie

La géologie du golfe de Gascogne est complexe. La côte nord, de la pointe bretonne jusqu'à la Charente Maritime est plutôt rocheuse, tandis que la côte sud est

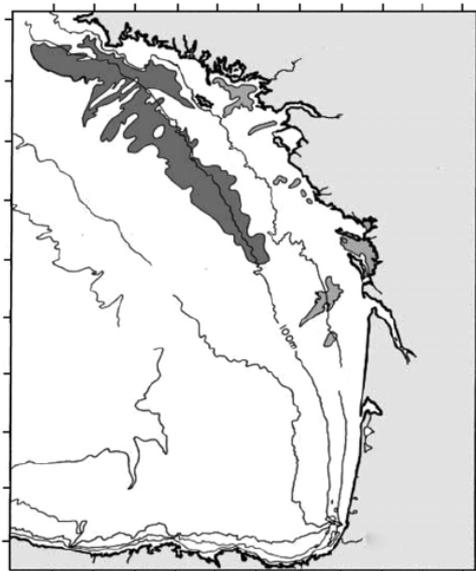


Figure 1.1.8. Formation vaseuse dans le golfe de Gascogne (en gris). En gris foncé, la formation appelée « Grande Vasière » (d'après Dubrulle *et al.* 2007)

sableuse. Le plateau continental est majoritairement couvert de sédiments d'origine terrigène. L'intérieur du plateau jusqu'à 100 km au large est constitué de sédiments grossiers, rocheux à sableux. Le plateau externe, de 100 à 200 km se caractérise par un substrat sablo-vaseux. Une large formation vaseuse, la Grande Vasière, s'étend sur plus de 250 km de long et 30 km de large au niveau de l'isobathe des 100 m, entre la pointe bretonne et l'île d'Oléron (fig. 1.1.8). Une grande quantité des fines particules composant la Grande Vasière est remise en suspension en hiver, rendant la colonne d'eau très turbide (Quéro & Vayne, 1997 ; Dubrulle *et al.*, 2007).

Hydrodynamique

Les masses d'eau du golfe de Gascogne sont majoritairement d'origine Nord-Atlantique. Sur le plateau et jusqu'à 600 m environ la colonne d'eau présente les

mêmes caractéristiques que les eaux centrales de l'Atlantique Nord. La circulation résiduelle sur le plateau est principalement due aux vents qui génèrent un faible courant de nord-ouest. Plus au large, la circulation océanique est influencée par le gyre subtropical anticyclonique qui fait redescendre les masses d'eau vers le sud (Koutsikopoulos & Le Cann, 1996). Les panaches fluviaux influencent également la dynamique du golfe. Les principales rivières françaises, la Loire, la Gironde et la Vaine, déversent en moyenne $2700 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ d'eau douce transportée vers le nord. L'influence de la Loire se fait sentir jusqu'en mer Celtique (ICES, 2008c).

Climatologie

Température et salinité de surface dans le golfe de Gascogne sont plus élevées dans le sud de la zone. Entre mai et septembre la colonne d'eau du plateau continental est stratifiée. Cette stratification s'estompe en automne et en janvier la colonne d'eau est totalement homogène. En été les eaux de surface peuvent atteindre 21°C dans le sud contre 17°C dans le nord. En hiver ce gradient nord-sud est moins visible et les températures de surface sont de l'ordre de $11\text{-}12^\circ\text{C}$. La température de fond sur le plateau est constante toute l'année, autour de $11,5^\circ\text{C}$. La salinité dans le golfe de Gascogne est en moyenne de 35 sur le plateau et de 35,5 aux accores. Elle peut descendre jusqu'à 33 en hiver aux abords des grands fleuves (ICES, 2008c).

Les eaux de surface dans le golfe de Gascogne ont tendance à se réchauffer depuis plusieurs dizaines d'années. Michel *et al.* (in press) ont estimé ce réchauffement à $0,2^\circ\text{C}$ en moyenne par décennie entre 1865 et 2004 pour la couche d'eau de 0 à 200 m. Les masses d'eau plus profondes suivraient la même tendance : Gonzalez-Pola *et al.* (2005) ont mesuré un réchauffement net de la colonne d'eau de $0,24^\circ\text{C}$ entre 1992 et 2003, et constate également une légère augmentation de la salinité dans le sud du Golfe de l'ordre de 0,005 par an.

Exploitation

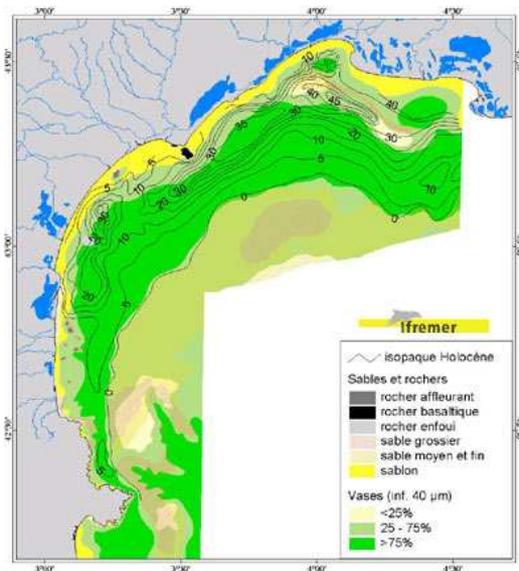
Le plateau continental du golfe de Gascogne est exploité par une flotte européenne, composée majoritairement de bateaux français, espagnols et portugais. Les pêcheurs ciblent des espèces pélagiques comme la sardine *Sardina pilchardus*, l'anchois *Engraulis encrasicolus*, le maquereau et le chinchard commun *Trachurus trachurus*, des espèces démersales comme le merlu, les cardines et les baudroies,

mais également des crustacés à haute valeur commerciale comme la langoustine ou la langouste rouge *Palinurus elephas*. La plupart des stocks du golfe de Gascogne sont gérés par le système de TAC et quotas. Les stocks de sole et de langoustine sont considérés comme étant surexploités. La pêche à l'anchois est fermée depuis juillet 2005 et le merlu fait l'objet d'un plan de reconstitution. Des mesures ont également été prises pour réduire l'effort de pêche dans cette zone (ICES, 2008c).

Le golfe du Lion

Géographie

Le golfe du Lion est une petite partie de la mer Méditerranée occidentale, bordant les côtes françaises de Toulon à la frontière espagnole (fig. 1.1.1). Le plateau continental du golfe du Lion est peu étendu, et débouche rapidement sur un talus très pentu. Au centre du golfe, la profondeur atteint environ 100 m, puis celle-ci augmente rapidement vers le large jusqu'à atteindre 2000 m. De nombreux canyons parcourent la pente continentale du golfe du Lion, creusée par les fleuves qui se jettent dans les eaux méditerranéennes.



Géologie

Le fond du golfe du Lion est majoritairement recouvert de vase sableuse d'origine terrigène (fig. 1.1.9). Une fine bande de substrat sableux est visible le long de la côte (Aloïsi, 1986).

Figure 1.1.9. Géologie du golfe du Lion (Aloïsi, 1986)

Hydrodynamique

L'hydrologie du golfe du Lion est affectée par la circulation à méso-échelle conduite par le courant liguro-provençal, qui induit une circulation cyclonique. Les forts vents de Nord et Nord-Est (mistral et tramontane) qui soufflent dans cette région induisent un phénomène plus local d'upwelling (Petrenko *et al.*, 2005). Le Rhône, dont le débit

moyen est de $1700 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (correspondant à 80% du volume d'eau douce arrivant dans le golfe) impacte également l'hydrologie de la zone. Les eaux turbides du panache se répandent parfois jusqu'aux côtes espagnoles. La marée dans le golfe du Lion a une amplitude de quelques centimètres et les courants tidaux sont très faibles (Millot, 1990 ; Durrieu de Madron *et al.*, 1999).

Climatologie

Le climat du golfe du Lion est doux. Les eaux méditerranéennes se distinguent par une température et une salinité élevées. Une thermocline très marquée sépare de printemps à l'automne les eaux de surface, qui peuvent atteindre 20 à 25°C l'été, de la couche profonde qui affiche environ 13,5°C toute l'année. L'hiver cette stratification disparaît. La salinité dans le golfe du Lion est de 37 en moyenne (Millot, 1990). Sur le long terme, température et salinité de fond ont tendance à augmenter dans le golfe du Lion depuis la deuxième moitié du 20^e siècle, à raison de 0,0043°C et 0,0006 par an à 200 m de fond (Vargas-Yáñez *et al.*, 2009).

Exploitation

Les ressources halieutiques du golfe du Lion sont principalement exploitées par des chalutiers dont les débarquements représentent environ les deux tiers des débarquements totaux. Le reste des débarquements est assuré essentiellement par des fileyeurs et palangriers. Les pêcheries méditerranéennes sont multispécifiques, ne ciblant que rarement une seule espèce. La pression de pêche sur les poissons dans le golfe du Lion est forte et semble constante depuis le milieu des années 90. Les stocks des principales espèces démersales (merlu, sole, bar, daurade) sont pleinement exploités voire surexploités. Les débarquements ont chuté de 25 % à la fin des années 90, période durant laquelle le nombre de bateaux à également diminué (Aldebert, 1997). A la pêche professionnelle s'ajoute une pêche récréative exercée par les touristes et plaisanciers l'été, et qui représente une part non négligeable des captures dans le golfe du Lion.

1.2. Présentation des espèces sélectionnées

Plusieurs espèces ont été sélectionnées afin de répondre aux questions posées dans le cadre de cette étude. Ces espèces ont été choisies selon plusieurs critères : premièrement, elles devaient être suffisamment abondantes dans les échantillonnages des campagnes scientifiques, et régulièrement présentes d'une année sur l'autre ; deuxièmement afin de pouvoir comparer leurs réactions au changement global à différentes latitudes, ces espèces devaient être présentes sur une large aire de distribution ; enfin ces espèces devaient aussi présenter des traits d'histoire de vie différents : espèces côtières ou océaniques, à durée de vie longue ou courte, espèces migratrices ou sédentaires, espèces à l'alimentation opportuniste ou spécialiste, poissons ciblés par la pêche ou non, *etc.*, ceci dans le but de dégager des « profils biologiques types » d'espèces susceptibles d'être particulièrement touchées par l'évolution du climat, ou au contraire relativement indifférentes aux variations environnementales. Les principaux traits d'histoire de vie des espèces sélectionnées sont décrits ci-dessous.

Le grondin rouge (*Aspitrigla cuculus* Linné, 1758) Ordre des Scorpaeniformes, famille des Triglidés



Figure 1.2.1. Distribution du grondin rouge *Aspitrigla cuculus* (Carte AquaMaps, Kaschner *et al.*, 2008).

Distribution

Le grondin rouge est présent en Atlantique du Nord-Est de la Norvège à la Mauritanie, ainsi qu'en Méditerranée et en mer Noire (fig 1.2.1). Il est présent en mer du Nord en faible abondance (Colloca *et al.*, 2003).

Habitat

Le grondin rouge est un poisson benthique qui vit principalement entre 30 et 200 m en Atlantique et entre 100 et 200 m en Méditerranée (Colloca *et al.*, 2003). On le

trouve surtout sur des fonds de sables grossiers et de graviers, et plus rarement sur substrat vaseux (Whitehead *et al.*, 1986).

Alimentation

Les juvéniles de grondin rouge se nourrissent quasi exclusivement de crustacés. Les adultes mangent des crustacés, des poissons benthiques (gobies *Gobius spp.* et *Pomatoschistus spp.*, callionymes *Callionymus spp.*, juvéniles de poissons plats) et des céphalopodes (Whitehead *et al.*, 1986 ; Colloca *et al.*, 1994). Le grondin chasse ses proies en se déplaçant sur le substrat à l'aide de ses nageoires pectorales.

Croissance

La croissance est rapide les deux premières années : le grondin rouge mesure environ 16 cm à la fin de sa première année et 25 cm à la fin de la deuxième dans le golfe de Gascogne, 13,5 et 18,5 cm en Méditerranée (Baron, 1985 ; Colloca *et al.*, 2003). Les femelles grandissent plus vite que les mâles. La taille maximale est d'environ 50 cm (Baron, 1985).

Reproduction

Le grondin rouge devient mature au cours de sa troisième année en Manche et mer du Nord, à la fin de sa deuxième année en Méditerranée (environ 17 cm – Colloca *et al.*, 2003). La ponte a lieu de mars à mai en Manche, de février à juin en Atlantique Nord-Est et de janvier à juin en Méditerranée, avec un pic en avril (Theret, 1983 ; Whitehead *et al.*, 1986 ; Quéro & Vayne, 1997).

Migration

Le grondin rejoint les zones de fraie au début de l'automne. En Manche, les frayères se situent principalement au niveau de la fosse centrale. Les grondins y passent l'hiver puis migrent en mer Celtique après la ponte (Theret, 1983).

Exploitation

Le grondin rouge est un poisson de valeur marchande élevée. Il est principalement ciblé par les chalutiers de Manche et de mer Celtique, d'où proviennent la majorité des prises françaises. Ce poisson ne fait pas l'objet d'un suivi régulier, donc il

n'existe pas de données sur la mortalité par pêche. Néanmoins les débarquements en France semblent stables et les stocks de grondin rouge ne semblent pas surexploités (source : Ifremer, données non publiées).

Le merlu européen (*Merluccius merluccius* L., 1758)
Ordre des Gadiformes, famille des Merlucciidés

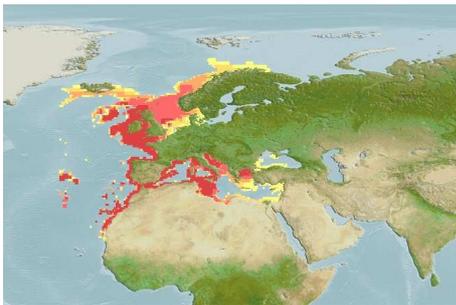


Figure 1.2.2. Distribution du merlu *Merluccius merluccius* (AquaMaps, Kaschner *et al.*, 2008).

Distribution

Le merlu européen est présent en Atlantique du Nord-Est des côtes mauritaniennes à l'Irlande et jusqu'au nord de la Norvège (fig 1.2.2). Il est rare en mer du Nord, où il est surtout présent entre les côtes écossaises et danoises. On le retrouve en Méditerranée et plus rarement en mer Noire (Whitehead *et al.*, 1986 ; Casey & Pereiro, 1995).

Habitat

Le merlu est un poisson demersal présent entre 30 et 1000 m. Il vit près du fond le jour et part chasser la nuit dans la colonne d'eau (Quéro & Vayne, 1997). Les juvéniles affectionnent les fonds vaseux, les adultes se trouvent sur fonds sableux, voir rocheux (Casey & Pereiro, 1995).

Alimentation

Les jeunes merlus se nourrissent principalement de larves de copépodes, puis de copépodes adultes. En grandissant leur alimentation devient de plus en plus piscivore. Les adultes sont des carnivores opportunistes, leurs proies sont très diverses. Parmi celles-ci des poissons (merlan, merlan bleu, tacauds, maquereau et anchois principalement), crustacés (euphausiacés) et céphalopodes (Guichet, 1995 ; Du Buit, 1996). Le cannibalisme sur les juvéniles est également fréquent (Mahé *et al.*, 2007).

Croissance

L'estimation de la croissance du merlu est controversée. Les résultats d'étude de la croissance par marquage (de Pontual *et al.*, 2004) indiquent que cette croissance est plus rapide que ce qu'il était généralement admis jusqu'au début des années 2000 (Piñeiro *et al.*, 2009). Kacher & Amara (2005) estiment qu'à la fin de leur première année les merlus du golfe de Gascogne et de mer Celtique mesurent en moyenne 23,8 cm ; Belcari *et al.* (2006) mesurent 18 cm en Méditerranée. de Pontual *et al.* (2003) ne trouvent pas de différence de croissance significative entre les mâles et les femelles.

Reproduction

En Atlantique Nord-Est, le merlu devient mature entre 34 et 40 cm pour les mâles et 49 et 57 cm pour les femelles ; en Méditerranée les mâles sont matures vers 27 cm et 36-40 cm pour les femelles (Quéro & Vayne, 1997). La période de reproduction est d'autant plus tardive que la latitude est élevée : de décembre à juin en Méditerranée, de février à mai dans le golfe de Gascogne avec un pic en février, de mars à juin en mer Celtique et de mai à août en mer du Nord (Casey & Pereiro, 1995).

Migration

A la fin de leur première année, les juvéniles de merlu quittent les nourriceries et migrent vers le large. Au cours de leur troisième année, ils se rapprochent des côtes et se dispersent sur le plateau continental. Une fois matures, les merlus vivent au niveau des accores et reviennent sur le plateau pour pondre (Quéro & Vayne, 1997 ; Kacher & Amara, 2005 ; Poulard, 2001).

Exploitation

Le merlu présente un fort intérêt commercial. C'est une des espèces démersales les plus pêchées d'Atlantique du Nord-Est et de Méditerranée. Il est pêché au chalut, au filet maillant et à la palangre. Les stocks de merlu apparaissent comme surexploités. En Atlantique, les débarquements ont chuté de près de la moitié entre 1985 et 1998, année où ils sont au plus bas. Néanmoins les mesures de gestion prises dès 2000 ont contribué à redresser la situation : la mortalité par pêche est en baisse depuis

1995 et la biomasse de reproducteurs est en légère augmentation depuis 1999 (fig. 1.2.3, ICES, 2008d).

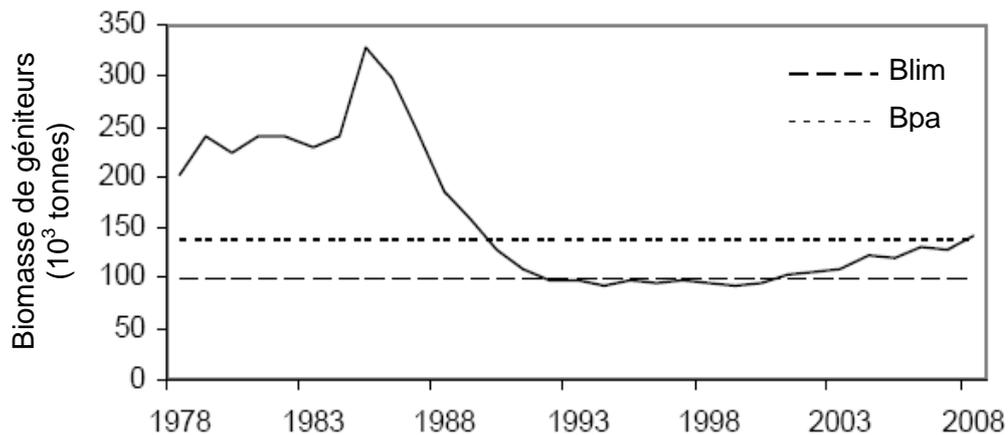


Figure 1.2.3. Merlu. Evolution de la biomasse féconde en Atlantique Nord. Blim : biomasse limite (biomasse nécessaire au maintien biologique), Bpa : seuil de précaution utilisé pour les mesures de gestion (d'après ICES, 2008d).

Le merlan (*Merlangius merlangus* L., 1758)

Ordre des Gadiformes, famille des Gadidés

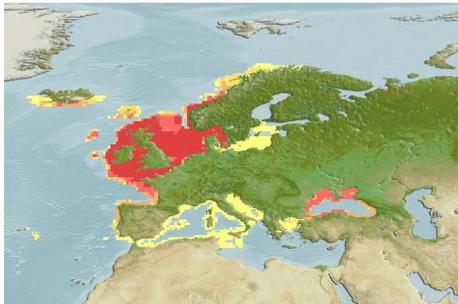


Figure 1.2.4. Distribution du merlan *Merlangius merlangus* (Kaschner *et al.*, 2008).

Distribution

Le merlan est présent en Atlantique du Nord-Est de l'Islande et du nord de la Norvège au Portugal (fig. 1.2.4). Il est particulièrement abondant en mer du Nord. Une sous-espèce, *M. merlangus euxinus* (Nordmann, 1840), a été identifiée en Méditerranée orientale et en mer Noire (Whitehead *et al.*, 1886 ; Zheng *et al.*, 2001).



Habitat

Le merlan est un poisson démersal. Les juvéniles de merlan vivent sur des substrats meubles, vaseux à sablo-vaseux, à la côte et en milieu estuarien. Les adultes se répartissent sur de plus grandes profondeurs (jusqu'à 200 m) et une plus large gamme de substrats (Gerristen *et al.*, 2003).

Alimentation

Les juvéniles se nourrissent de crustacés (euphausiacés). L'alimentation devient ensuite de plus en plus piscivore (Whitehead *et al.*, 1986). Dans les contenus stomacaux des adultes on retrouve principalement de petits poissons (petits Gadidés et Clupéidés), des crustacés, des annélides et des mollusques, céphalopodes notamment (Du Buit & Merlinat, 1987).

Croissance

La croissance du merlan est assez rapide : de 15 à 20 cm la première année. A la fin de sa vie, qui peut durer une dizaine d'années, le merlan mesure jusqu'à 70 cm. La femelle croît plus vite que le mâle (Quéro & Vayne, 1997 ; Gerristen *et al.*, 2003).

Reproduction

Le merlan devient mature au cours de sa deuxième année. Il ponte de janvier à juin dans le golfe de Gascogne et la Manche, avec un pic en février-mars. En mer du Nord, la ponte a lieu d'avril à juin (Quéro & Vayne, 1997 ; Zheng *et al.*, 2001).

Migration

Les géniteurs se regroupent au début de l'année et se déplacent en début d'hiver vers les zones de fraie (Manche-Est, sud de la mer du Nord, mer d'Irlande, estuaires de la Loire et de la Gironde) et repartent plus au large après la ponte. Les merlans de Manche orientale et de mer du Nord migrent vers la Manche-est et le sud de la mer du Nord de janvier à mars, pour revenir vers le centre de la mer du Nord entre juin et octobre (Quéro & Vayne, 1997 ; Zheng *et al.*, 2001).

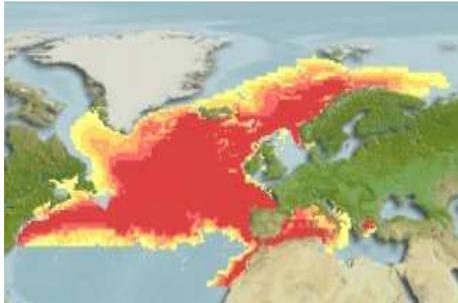
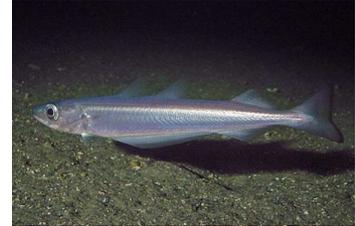
Exploitation

Bien que de valeur marchande modérée, le merlan a une importance économique, notamment pour les pêcheurs de mer du Nord. La mortalité par pêche a fortement augmenté ces dernières années et le stock est considéré comme étant surexploité (ICES, 2008b). La biomasse de reproducteurs des stocks de mer du Nord, Manche et mer Celtique est en diminution et le niveau de recrutement est bas depuis plusieurs années. En mer du Nord la biomasse de reproducteurs a atteint en 2008 son plus bas niveau depuis 1990. Les débarquements ont nettement baissé depuis

les années 80 mais le taux de rejet peut être très élevé (jusqu'à 80 % en mer Celtique, Rochet *et al.*, 2002). Les rejets sont composés de petits merlans de faible intérêt commercial (Zheng *et al.*, 2001 ; ICES, 2008a ; ICES, 2008b)

Le merlan bleu (*Micromesistius poutassou* Risso, 1826)

Ordre des Gadiformes, famille des Gadidés



Distribution

Le merlan bleu est très largement distribué en Atlantique Nord-Est, de la mer de Barents et du Groenland au Nord jusqu'au Maroc en passant par la mer du Nord (fig 1.2.5). Le merlan bleu est également présent en Méditerranée occidentale mais en plus faible abondance (Whitehead *et al.*, 1986).

Figure 1.2.5. Distribution du merlan bleu *Micromesistius poutassou* (Kaschner *et al.*, 2008).

Habitat

Le merlan bleu est un poisson mésopélagique, vivant en pleine eau à une profondeur de 300 à 400 m (Bailey, 1982), et parfois au dessus de fonds supérieurs à 1000 m (Whitehead *et al.*, 1986).

Alimentation

Les plus jeunes individus se nourrissent de copépodes et d'euphausiacés (Gordon, 1977). Les adultes sont plutôt opportunistes, se nourrissant principalement d'euphausiacés, de copépodes (*Calanus spp.*), de mysidacés, de petits poissons (gadicule *Gadiculus argenteus*, lançons) et de crustacés décapodes (Bailey, 1982).

Croissance

Le merlan bleu grandit rapidement la première année (environ 16 cm) puis la croissance ralentit. Le merlan bleu a une longévité d'une vingtaine d'années. Les femelles grandissent légèrement plus vite que les mâles (Quéro & Vayne, 1997).

Reproduction

Le merlan bleu devient mature dans sa troisième année (Quéro & Vayne, 1997). La ponte a lieu de février à mars dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique, et de février à mai en Méditerranée (Bailey, 1982). La principale aire de ponte en Atlantique Nord-Est se situe à l'ouest des îles britanniques (Heino *et al.*, 2008).

Migration

Les merlans bleus migrent tous les ans vers le nord après la ponte. Les géniteurs gagnent alors la principale zone de nurricerie à l'ouest de la Norvège, puis regagnent les zones de ponte au début de l'année suivante (Bailey, 1982).

Exploitation

Jusque dans les années 60 les stocks de merlan bleu étaient quasiment inexploités. Aujourd'hui, le merlan bleu est une des plus grosses pêcheries d'Atlantique, les prises annuelles dépassant les 2 millions de tonnes (Heino *et al.*, 2008). Ses filets servent à la fabrication du surimi. Le merlan bleu est principalement pêché au chalut pélagique. Le taux d'exploitation actuel du stock de merlan bleu d'Atlantique Nord-Est est supérieur à celui préconisé par l'approche de précaution. Même si la biomasse de reproducteurs est encore élevée, celle-ci est en forte baisse depuis 2003 (fig. 1.2.6). Le recrutement est également en diminution depuis 2001, l'année 2007 marquant un minimum historique (ICES, 2008d). Les mesures de gestion pour cette espèce s'orientent vers une diminution du total admissible de capture (TAC) pour les années à venir.

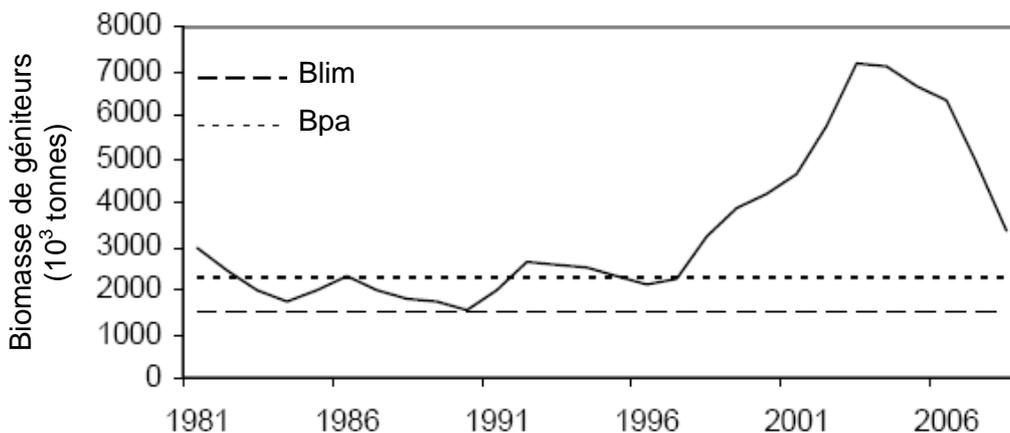


Figure 1.2.6. Merlan bleu. Evolution de la biomasse féconde en Atlantique Nord. Blim : biomasse limite (biomasse nécessaire au maintien biologique), Bpa : seuil de précaution utilisé pour les mesures de gestion (d'après ICES, 2008d).

Le tacaud commun (*Trisopterus luscus* L., 1758)

Ordres des Gadiformes, famille des Gadidés

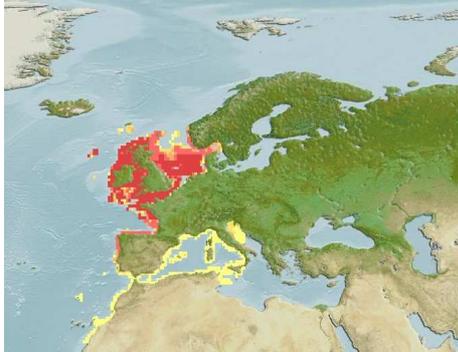


Figure 1.2.7. Distribution du tacaud commun *Trisopterus luscus* (Kaschner *et al.*, 2008).

Distribution

Le tacaud commun se distribue en Atlantique Nord-Est du sud de la Norvège (Skagerrak) aux côtes du Maroc (fig. 1.2.7). Il est particulièrement abondant dans le sud de la mer du Nord, en Manche et dans le nord du golfe de Gascogne. Le tacaud est également présent, mais en faible abondance, en Méditerranée occidentale, jusqu'en Adriatique (Whitehead *et al.*, 1986 ; Rogers & Ellis, 2000).

Habitat

Le tacaud est un poisson démersal vivant près des côtes, entre 0 et 300 m. C'est un poisson grégaire, les juvéniles vivent souvent en banc dans les estuaires, au-dessus de fonds vaseux ou sableux tandis que les adultes se concentrent autour de rochers ou d'épave (Merayo, 1996).

Alimentation

Les jeunes tacauds se nourrissent principalement de petits crustacés présents dans les estuaires (crabes verts, crevettes). Les tacauds plus âgés et vivants au large se nourrissent surtout des crustacés (crevettes) puis de petits poissons, de céphalopodes et de polychètes (Armstrong, 1982 ; Quéro & Vayne, 1997).

Croissance

Le tacaud croît rapidement, environ 15 à 21 cm la première année. Sa taille maximale est d'environ 40 cm. Le tacaud ne vit en général pas plus de 4 ans (Labarta & Ferreiro, 1982b).

Reproduction

Le tacaud commun acquiert sa première maturité sexuelle à la fin de sa première année ou au cours de la deuxième. La ponte a lieu en zone estuarienne, de janvier à

juin dans le golfe de Gascogne, de février à juin en Manche et de mars à juillet en mer du Nord. Les estuaires de la Manche constituent une importante aire de ponte pour cette espèce (Labarta & Ferreiro, 1982a ; Merayo, 1996 ; Alonso-Fernández *et al.*, 2008).

Migration

Les adultes se rapprochent des côtes en début d'année pour pondre sur des fonds sableux à graveleux, à environ 50 m de profondeur, puis abandonnent les frayères et repartent au large (Quéro & Vayne, 1997).

Exploitation

Le tacaud est un poisson d'intérêt commercial important en France, au Portugal et en Espagne. Il est pêché au chalut, au trémail et à la ligne. En France, la majorité des captures de tacaud proviennent de Manche, de mer Celtique et du golfe de Gascogne (Quéro & Vayne, 1997). Les captures de tacaud sont en légère baisse depuis la fin des années 70 (Alonso-Fernández *et al.*, 2008). Cette espèce ne faisant pas l'objet d'un suivi régulier il est difficile de savoir si les stocks de tacaud sont en bon état. Néanmoins, comme il s'agit plutôt de prises accessoires que d'une espèce cible, on peut présumer que l'exploitation n'est pas excessive.

Le petit tacaud (*Trisopterus minutus* L., 1758)

Ordres des Gadiformes, famille des Gadidés

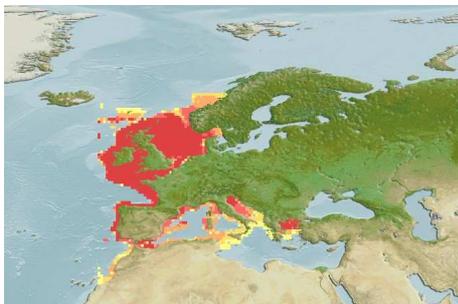


Figure 1.2.8. Distribution du petit tacaud *Trisopterus minutus* (Kaschner *et al.*, 2008).



Distribution

Le petit tacaud est présent de la Norvège à Gibraltar (fig. 1.2.8). Une sous espèce, *T. minutus capellanus*, (Lacépède, 1800) a été identifiée en Méditerranée (Whitehead *et al.*, 1986) ; cependant, le petit tacaud de Méditerranée serait génétiquement plus proche du tacaud commun *T. luscus* que du petit tacaud d'Atlantique *T. minutus* (Mattiangeli *et al.*, 2000).

Habitat

Le petit tacaud est plus océanique que le tacaud commun. C'est un poisson démersal vivant entre 15 à 300 m sur des fonds sableux. Les juvéniles sont présents dans des zones moins profondes (Whitehead *et al.*, 1986).

Alimentation

Les jeunes tacauds se nourrissent essentiellement de crustacés (euphausiacés, crevettes, *Calocaris spp.*) et de polychètes. Les adultes se nourrissent plutôt de crevettes et de petits poissons (Armstrong, 1982 ; Mattson, 1990).

Croissance

Le petit tacaud grandit de 10 à 15 cm la première année, il mesure environ 20 cm la seconde année. Son taux de croissance et sa taille maximale semblent augmenter avec la latitude. Les femelles ont une croissance plus rapide que les mâles. Le petit tacaud peut vivre environ 7 ans (Magnussen & Magnussen, 2009).

Reproduction

Le petit tacaud acquiert sa première maturité sexuelle au cours de sa deuxième année. La ponte a lieu de décembre à mai en Méditerranée, de février à mars dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique, de février à mai en Manche et de mars à juin en mer du Nord, avec un pic en mars-avril. La ponte a lieu dans des eaux dont la température est supérieure à 8°C (Cooper, 1983 ; Whitehead *et al.*, 1986 ; Quéro & Vayne, 1997).

Migration

Le petit tacaud semble être une espèce plutôt sédentaire, qui, contrairement aux autres gadidés étudiés, n'effectue pas de migrations (Cohen *et al.*, 1990).

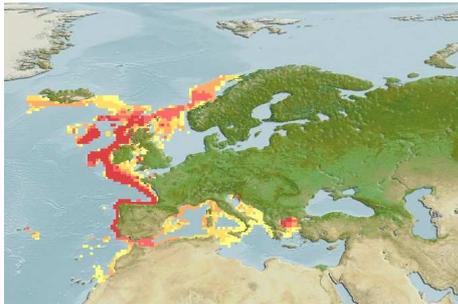
Exploitation

Le petit tacaud présente un faible intérêt commercial. Il n'est pas ciblé par les pêcheries d'Atlantique Nord-Est où il est presque systématiquement rejeté (Rochet *et al.*, 2002). Sa valeur marchande est plus importante en Méditerranée où le petit tacaud est pêché pour produire de la farine et de l'huile, mais aussi pour la

consommation humaine. En 1987, 935 tonnes de petit tacaud ont été débarquées dans les ports français de Méditerranée (Cohen *et al.*, 1990). Tout comme le tacaud commun, le petit tacaud ne fait pas l'objet d'évaluation de stock régulière.

La cardine franche (*Lepidorhombus whiffiagonis* Walbum, 1792)

Ordre des Pleuronectiformes, famille des Scophthalmidés



Distribution

La cardine franche est présente en Atlantique du Nord-Est, du sud de la Norvège aux côtes marocaines en incluant les îles Canaries (fig. 1.2.9). On la retrouve plus rarement en mer Baltique, en mer du Nord et dans l'ouest de la Méditerranée (Whitehead *et al.*, 1986 ; Quéro & Vayne, 1997)

Figure 1.2.9. Distribution de la cardine franche *Lepidorhombus whiffiagonis* (Kaschner *et al.*, 2008).

Habitat

La cardine vit sur des fonds vaseux à sableux au niveau du plateau continental jusqu'en haut du talus. On la trouve entre 10 et 800 m de profondeur, et plus particulièrement entre 100 et 300 m. Les immatures vivent à de plus grandes profondeurs (Aubin-Ottenheimer, 1985).

Alimentation

L'alimentation de la cardine franche se compose principalement de petits poissons benthiques (petit tacaud, callionymes) et pélagiques (gadicule, merlan bleu, sprat), ainsi que de petits crustacés (crevettes, euphausiacés, amphipodes) et des mollusques céphalopodes (Whitehead *et al.*, 1986 ; Aubin-Ottenheimer, 1985).

Croissance

Le taux de croissance de la cardine franche est à peu près constant les premières années : les cardines grandissent d'environ 6 cm par an jusqu'à leur 6^e année. Les femelles grandissent plus rapidement que les mâles. La taille maximale des femelles

serait de 60 cm, 40 cm pour les mâles. La cardine franche pourrait vivre jusqu'à 13 ans (Furnestin, 1935 ; Landa & Piñeiro, 2000).

Reproduction

Les mâles sont matures à partir de 24-26 cm dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique, et à partir de 26-28 cm pour les femelles, ce qui correspond à un âge de 4 ans environ. La ponte a lieu en eau profonde, au niveau des accores. Elle commence dès la fin de l'hiver en Méditerranée, de mars à juin dans le golfe de Gascogne avec un pic en avril-mai, et en mars-avril en mer Celtique (Aubin-Ottenheimer, 1985 ; Quéro & Vayne, 1997).

Migration

La migration est essentiellement liée à la reproduction. Les cardines matures se déplacent du plateau vers le talus pour pondre. Les individus se rapprochent ensuite de la côte au fur et à mesure qu'ils vieillissent. Il n'existe pas de migration à grande échelle connue (Aubin-Ottenheimer, 1985).

Exploitation

La cardine franche est principalement pêchée au chalut. En France, il s'agit principalement d'une prise accessoire. L'essentiel des débarquements provient de mer Celtique, puis du golfe de Gascogne et, dans une moindre mesure, de mer du Nord. Les débarquements en France ont baissé entre les années 70 et 90. Depuis 1990 les débarquements sont stables mais une grande partie des captures constituées de petits individus hors taille sont rejetées (Rochet *et al.*, 2002). Les stocks apparaissent comme relativement stables, excepté dans le sud du Golfe de Gascogne où la cardine est ciblée par les chalutiers espagnols. Dans cette région la biomasse de géniteurs est en baisse depuis 1980 (ICES, 2008a ; ICES, 2008b ; ICES, 2008c).

La plie commune (*Pleuronectes platessa* L., 1758)

Ordre des Pleuronectiformes, Famille des Pleuronectidés

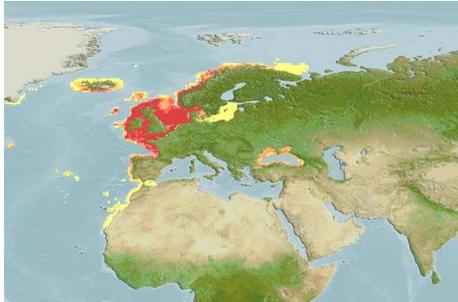
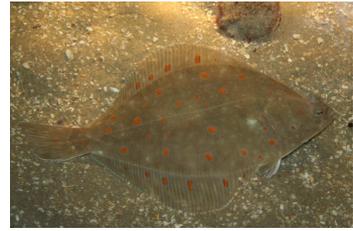


Figure 1.2.10. Distribution de la plie commune *Pleuronectes platessa* (Kaschner *et al.*, 2008).

Distribution

La plie commune se répartie en Atlantique du Nord-Est du Groenland et de la mer Blanche aux îles Canaries, en incluant la Baltique, et la mer du Nord (fig. 1.2.10). Elle est également présente en Méditerranée occidentale le long des côtes espagnoles et plus rarement le long des côtes françaises, en Adriatique et en mer Noire (Whitehead *et al.*, 1986 ; Quéro & Vayne, 1997).

Habitat

La plie est un poisson benthique vivant de la côte à 300 m de profondeur. On la retrouve principalement sur substrat sableux, mais aussi sur la vase ou les graviers. Les juvéniles vivent à la côte, jusque dans les estuaires, et se déplacent vers de plus grandes profondeurs en grandissant (Quéro & Vayne, 1997 ; Hinz *et al.*, 2006).

Alimentation

Les juvéniles de plie se nourrissent de copépodes, de polychètes, puis de petits crustacés, d'annélides et de mollusques. Les adultes se nourrissent de mollusques à coquille fine, d'annélides, de coelentérés, de crustacés, d'ophiures et de petits poissons (Whitehead *et al.*, 1986 ; Quéro & Vayne, 1997).

Croissance

La plie grandit d'environ 10 cm la première année, puis la croissance ralentit. Les femelles grandissent plus vite que les mâles, elles peuvent atteindre jusqu'à 95 cm. Les femelles vivent également plus longtemps : 24 ans contre 11 à 12 ans pour les mâles (Rijnsdorp *et al.*, 1991 ; Quéro & Vayne, 1997).

Reproduction

L'âge moyen de première maturité sexuelle chez la plie se situe entre 2 et 7 ans, il est variable d'une année sur l'autre et d'une région à l'autre (Rijnsdorp *et al.*, 1991).

La ponte à lieu de décembre à mars dans le golfe de Gascogne, la mer Celtique la Manche et la mer du Nord. Les principales aires de ponte se situent au centre de la Manche et au sud de la mer du Nord (Houghton & Harding, 1976). Les œufs ont besoin d'une température d'environ 8°C et d'une salinité supérieure à 10. La fécondité est densité-dépendante : plus elles sont nombreuses et moins les plies sont fécondes (Whitehead *et al.*, 1986).

Migration

Les plies de mer d'Irlande, de Manche et de mer du Nord migrent annuellement entre les frayères et les nourriceries situées dans les estuaires de la façade sud de la Manche. Les plies auraient tendance à venir se reproduire là où elles sont nées (Hunter *et al.*, 2003).

Exploitation

La plie présente un grand intérêt commercial en Europe. C'est le poisson plat le plus pêché en mer du Nord. Dans cette zone le stock est exploité durablement. La mortalité par pêche a diminué ces cinq dernières années, la biomasse féconde est au dessus de la limite biologique de l'espèce et le recrutement, bien que faible, est en augmentation. Il n'en est pas de même pour les stocks de Manche et de mer Celtique où la biomasse féconde et le recrutement sont à de très bas niveaux, mettant en danger le maintien de l'espèce (fig. 1.2.11). D'une manière générale, les mesures de gestion prises pour la plie s'orientent vers une baisse des quotas de pêche (ICES, 2008a ; ICES, 2008b ; ICES, 2008c).

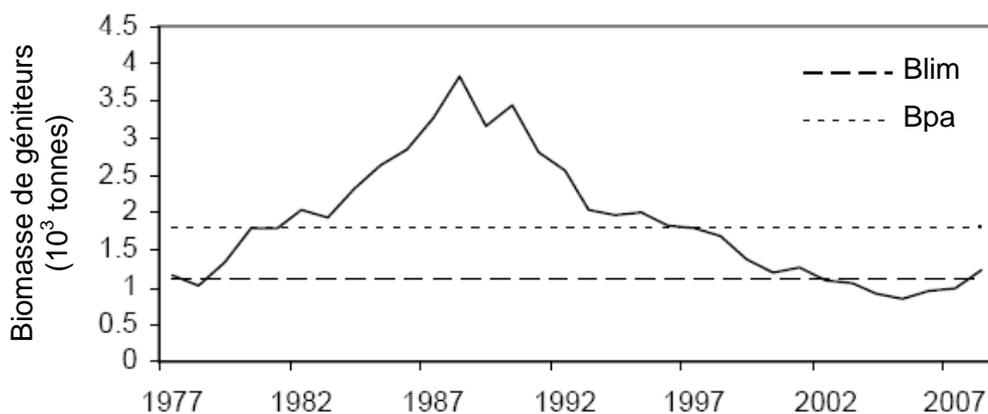
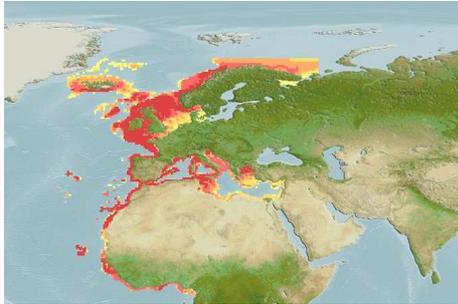


Figure 1.2.11. Plie. Evolution de la biomasse féconde en mer Celtique. Blim : biomasse limite (biomasse nécessaire au maintien biologique), Bpa : seuil de précaution utilisé pour les mesures de gestion (d'après ICES, 2008a).

La petite roussette (*Scyliorhinus canicula* L., 1758)

Ordre des Carcharhiniformes, famille des Scyliorhinidés



Distribution

Figure 1.2.12. Distribution de la petite roussette *Scyliorhinus canicula* (Kaschner *et al.*, 2008).

La petite roussette est présente sur les côtes Atlantique du Sud de la Norvège au Sénégal (fig. 1.2.12). On la trouve également en mer du Nord, en Manche et en Méditerranée (Rodríguez-Cabello *et al.*, 2004), cependant certaines études mettent en évidence des différences génétiques entre les populations et suggèrent que la petite roussette de

Méditerranée soit considérée, si ce n'est comme une espèce différente, au moins comme une sous espèce (Compagno, 1984 ; Ellis & Shackley, 1997).

Habitat

La petite roussette est un poisson benthique vivant sur le gravier, le sable ou la vase. Elle est présente de la côte à 400 m, mais on la trouve surtout vers 110 m. Les juvéniles sont plus abondants dans les plus grandes profondeurs (Whitehead *et al.*, 1986 ; Rodríguez-Cabello *et al.*, 2004)

Alimentation

Les plus jeunes individus se nourrissent principalement de petits crustacés (notamment *Pagurus spp.*), de polychètes et de mollusques. Les adultes ont une alimentation plus piscivores (Whitehead *et al.*, 1986 ; Ellis *et al.*, 1996).

Croissance

La croissance de la roussette est lente, et le taux de croissance dépend de la latitude à laquelle les individus vivent. En Méditerranée, les tailles maximales reportées sont de l'ordre de 55 cm. En Atlantique des individus de plus d'un mètre ont été observés et des mâles de 80 cm sont fréquemment capturés. Les mâles grandissent moins vite que les femelles mais atteignent des tailles maximales supérieures (Rodríguez-Cabello *et al.*, 1998 ; Ivory *et al.*, 2001).

Reproduction

En Atlantique Nord-Est, les mâles sont matures entre 49 et 54 cm, les femelles entre 52 et 64 cm (Ellis & Schackley, 1997 ; Ivory *et al.*, 2001). En Méditerranée la première maturité sexuelle est acquise entre 43 et 44 cm pour les mâles, 41 et 45 cm pour les femelles (Capapé *et al.*, 2008). La roussette est un poisson ovipare à fécondation interne. La reproduction a lieu toute l'année, avec toutefois un pic au début de l'été (Ellis & Schackley, 1997 ; Capapé *et al.*, 1991). La ponte a lieu près des côtes. Les œufs sont déposés par paire et accrochés au substrat (macroalgues, bryozoaires, cailloux, *etc.*) par des filaments (Ellis & Schackley, 1997 ; Capapé *et al.*, 2008).

Migration

La petite roussette est un poisson plutôt sédentaire. Des études par marquage en mer Cantabrique ont montré que les individus n'avaient pas parcouru plus de 30 km entre leur marquage et leur recapture (Rodríguez-Cabello *et al.*, 1998).

Exploitation

Bien que présentant une faible valeur marchande, la petite roussette est largement exploitée en Europe et notamment en Manche occidentale. Elle est pêchée au chalut, au filet et à la palangre. Ce poisson est le plus souvent commercialisé sous l'appellation « saumonette ». Les suivis scientifiques concernant la petite roussette font état de stocks stables, voire en augmentation en termes d'abondance et de biomasse. Cette espèce est donc exploitée de façon durable.

Synthèse

Les caractéristiques biologiques décrites ci-dessus ont permis de catégoriser les espèces selon plusieurs critères (tableau 1.2.1) : la distribution géographique (boréale, tempérée, subtropicale, d'après Blanchard, 2006), le mode de vie (benthique = sur le fond, démersal = près du fond, pélagique = en pleine eau), le type d'habitat, la vitesse de croissance, la durée de vie (courte < 10 ans, longue > 10 ans), l'importance des migrations saisonnières (non = dizaines de km, faible \approx 100 km, importante = plusieurs centaines de km) et l'état des stocks dans les différentes zones d'étude. Selon les hypothèses exposées dans l'introduction, ces critères peuvent conduire les espèces à être plus ou moins sensibles aux variations climatiques.

Pour le grondin rouge, le tacaud commun et la petite roussette, la zone d'étude est proche de la limite nord de l'aire de distribution géographique (figure 1.2.13). Pour le merlan la zone d'étude est proche de la limite sud. Pour les autres espèces, la zone d'étude correspond au centre de la distribution géographique.

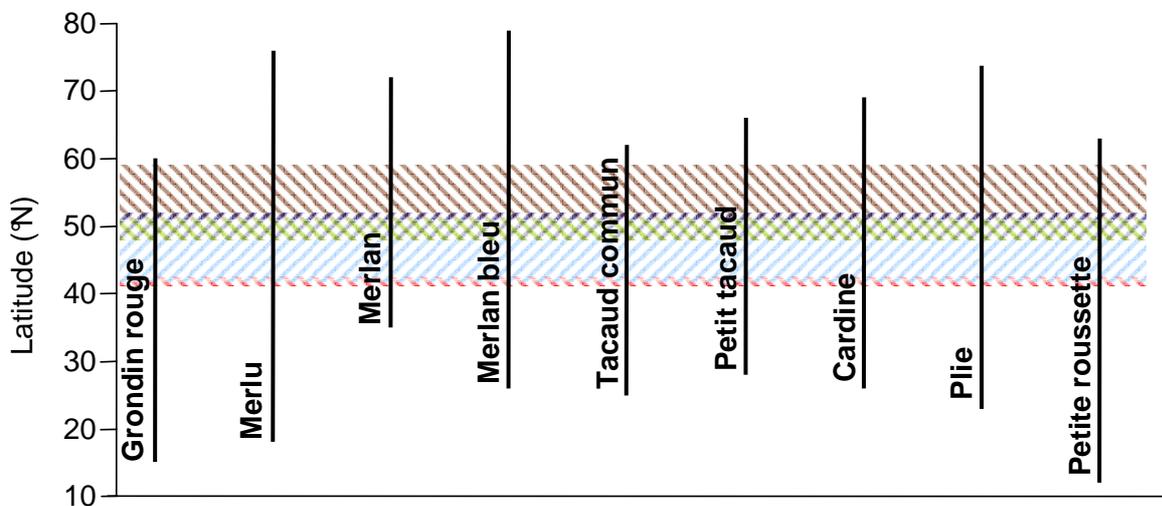


Figure 1.2.13. Distribution géographique des différentes espèces étudiées. Les différentes zones d'étude couvrent une aire géographique allant de 41,8 à 59°N (en rouge, le golfe du Lion, en bleu clair, le golfe de Gascogne, en bleu foncé la mer Celtique, en vert la Manche, en brun la mer du Nord)

Tableau 1.2.1. Synthèse des caractéristiques biologiques des espèces sélectionnées dans les cinq zones d'étude (MdN : Mer du Nord, MC : Mer Celtique, GG : Golfe de Gascogne, GL : Golfe du Lion)

Espèce	Distribution/ climat	Mode de vie	Habitat		Croissance	Durée de vie	Migration	Etat des stocks
			Juvenile	Adulte				
Grondin rouge	Subtropicale	Démersal	Côte, plateau	Côte, plateau	Rapide	Longue	Faible	Bon dans les 5 zones d'étude
Merlu	Tempérée	Démersal	Plateau	Côte, plateau	Rapide	Longue	Faible	Mauvais dans les 5 zones d'étude
Merlan	Boréale	Démersal	Côte	Côte	Rapide	Longue	Faible	Mauvais (MdN, Manche, MC, GG)
Merlan bleu	Boréale	Pélagique	Plateau	Plateau	Rapide	Longue	Importante	En baisse mais niveau d'abondance élevé dans les 5 zones
Tacaud commun	Tempérée	Démersal	Côte	Côte,	Rapide	Courte	Faible	Pas d'évaluation (MdN, Manche, MC et GG)
Petit tacaud	Tempérée	Démersal	Côte, plateau	Côte, plateau	Rapide	Courte	Non	Pas d'évaluation dans aucune des 5 zones
Cardine	Tempérée	Benthique	Plateau	Plateau	Rapide	Longue	Faible	MC : bon GG : mauvais
Plie	Boréale	Benthique	Côte, plateau	Côte, plateau	Rapide	Longue	Faible	MdN : bon Manche, MC, GG : mauvais
Petite roussette	Subtropicale	Benthique	Côte, plateau	Côte, plateau	Lente	Longue	Non	Bon dans les 5 zones

1.3. Présentation des campagnes d'observation halieutique

Depuis une vingtaine d'années, l'Ifremer organise régulièrement des campagnes scientifiques. Ces campagnes ont lieu tous les ans au large des côtes françaises et ont pour but d'évaluer et de suivre l'état des ressources halieutiques. Au cours de ces campagnes, de nombreuses informations sont collectées : nombre d'individus capturés, données biométriques, température et salinité fond, *etc.* La plupart des données utilisées durant ce travail de thèse proviennent de trois de ces campagnes d'observation halieutique, les campagnes IBTS, EVHOE et MEDITS. Les principales caractéristiques de ces trois campagnes sont décrites ci-dessous afin de donner quelques précisions quant aux méthodes d'échantillonnage et à l'origine des données.

La campagne IBTS (International Bottom Trawl Survey)

La campagne IBTS a lieu tous les ans en mer du Nord. Cette campagne fait partie d'un programme international d'évaluation des ressources lancé en 1976 auquel la France participe régulièrement depuis 1980. Chaque pays participant au programme échantillonne une zone définie. La France échantillonne, avec le N/O Thalassa, le sud de la mer du Nord (jusqu'à 56°N) entre janvier et mars. La Manche orientale est également échantillonnée depuis 2007. La zone d'étude est divisée en rectangles de 30' de latitude et 1° de longitude. Chaque rectangle est chaluté au moins deux fois. Les prélèvements sont réalisés à l'aide d'un chalut à grande ouverture verticale GOV 36/47 (fig. 1.3.1) avec un maillage de 20 mm au cul (Bertrand, 2004). Les traits de chalut ont une durée de 30 min. Le nombre de traits varie entre 60 et 80 d'une année sur l'autre (Y. Vérin, communication personnelle).

Tous les poissons capturés sont identifiés et mesurés au cm inférieur. Des prélèvements d'otolithes sont effectués afin de constituer des clés taille-âge pour les principales espèces commerciales (hareng, sprat, morue, merlan, églefin, tacaud norvégien et plie). Après chaque chalutage, des profils de température et salinité sont obtenus grâce à une bathysonde (Bertrand, 2004). Les données issues de la



Figure 1.3.1. Remontée de chalut sur le pont du N/O Thalassa (photo. Ifremer)

campagne IBTS utilisées dans cette étude proviennent de tous les pays participant au programme, jusqu'à la limite septentrionale de 58°N.

La campagne EVHOE (EVALUATION des ressources Halieutiques de l'Ouest Europe)

La première campagne EVHOE a été réalisée en 1987 dans le golfe de Gascogne sur le N/O Thalassa I. Depuis, cette campagne est organisée tous les ans entre octobre et décembre, à l'exception des années 1993 et 1996 où la campagne n'a pas eu lieu. La zone d'échantillonnage a été étendue à la mer Celtique à partir de 1997, au moment de la mise en service du N/O Thalassa II. La zone d'échantillonnage est stratifiée en latitude et en profondeur (fig. 1.3.2). Si la répartition des traits de chalut est restée identique entre 1987 et 1995, un plan d'échantillonnage aléatoire stratifié a été mis en place dès 1997. En moyenne, 135 stations sont échantillonnées chaque année (67 dans le golfe de Gascogne, 68 en mer Celtique).

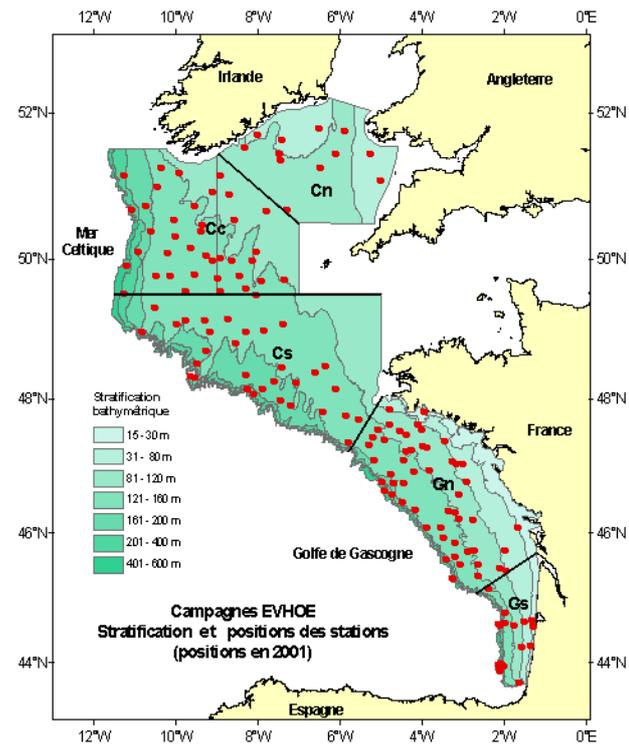


Figure 1.3.2. Campagne EVHOE. Zone échantillonnée, stratification et position des stations lors de la campagne de 2001

L'engin de prélèvement utilisé est un chalut GOV 36/47 avec un maillage de 20 mm au cul. Les traits de chalut ont une durée de 30 min. Depuis 1992, tous les poissons capturés sont mesurés au centimètre inférieur. Le nombre d'espèces dont les individus sont sexés à bord a fluctué au cours du temps. Des profils de température et salinité (profils surface-fond) sont obtenus après chaque chalutage grâce à une bathysonde (Bertrand, 2004).

La campagne MEDITS (MEDiterranean International Trawl Survey)

La campagne MEDITS a lieu depuis 1994 entre mai et juin dans le golfe du Lion et l'est de la Corse sur le N/O L'Europe. Chacune des deux régions échantillonnées comprend deux strates : le plateau continental (jusqu'à 200 m) et le talus (200-800 m). Les stations d'échantillonnage ont été positionnées par tirage aléatoire dans une grille de rectangles ; depuis, les mêmes stations sont échantillonnées tous les ans. Le nombre moyen de traits par an est de 92 (69 dans le golfe du Lion, 23 au large de la Corse).

Les prélèvements sont effectués à l'aide d'un chalut de fond à Grande Ouverture verticale à ailes Courtes, GOC 73, d'ouverture verticale d'environ deux mètres et de maillage au cul de 20 mm étirés. Les traits de chalut ont une durée de 30 min sur le plateau, et de 60 min au delà. Depuis 1998, la température de l'eau est relevée à chaque trait par une sonde fixée au chalut. Tous les poissons sont mesurés au demi-centimètre inférieur, puis pesés par classe de taille. Certaines espèces, comme les grondins, sont sexées et leur stade de maturité est évalué (Bertrand, 2004).



Figure 1.3.3. Campagne MEDITS. N/O L'Europe (à gauche) et résultats d'un échantillonnage (à droite, photo. Ifremer)

Photographies des poissons :

Grondin rouge : P. Kay (<http://www.marinewildlife.co.uk>)

Merlu : Draw_male (<http://commons.wikimedia.org/wiki>)

Merlan : P. Moris (<http://www.fishbase.org>)

Merlan bleu : Anonyme (<http://www.seawater.no>)

Tacaud commun : Anonyme (<http://puteauxplongee.com>)

Petit tacaud : R. Svensen (<http://www.fishbase.org>)

Cardine : <http://www.habitas.org.uk>

Plie : M. Dufort (<http://www.opalesurfcasting.net>)

Roussette : U. Waller (<http://www.fishbase.org>)

Chapitre 2.

Impact de l'environnement sur la
distribution des poissons

Dans ce chapitre sont étudiées les relations entre distribution des espèces démersales et conditions environnementales. La distribution et l'abondance des individus sont influencées par de nombreux facteurs. Parmi ceux-ci, les facteurs environnementaux ont une forte influence sur la variabilité spatiale et temporelle des populations et des communautés de poissons (Planque *et al.*, 2004 ; Methratta & Link, 2006), ainsi que sur les schémas de migration des espèces (Perry & Smith, 1994).

Les changements environnementaux peuvent donc avoir, à plus ou moins long terme, des conséquences sur la distribution des espèces. Il est donc important de comprendre les interactions entre milieu physique et communautés biotiques afin de pouvoir anticiper d'éventuels changements de distribution, et adapter nos méthodes de gestion des ressources halieutiques (Methratta & Link, 2006).

Ici, nous nous sommes intéressés aux relations entre espèces démersales et environnement dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique. Dans un premier temps, ces relations ont été étudiées à l'échelle des populations d'une sélection d'espèces démersales, afin de caractériser les préférences de ces populations pour certaines conditions environnementales. Puis cette étude a été étendue à l'échelle de la communauté.

2.1. Comment se distribuent les populations démersales en fonctions des conditions environnementales ?

Cette étude a fait l'objet d'un article paru dans la revue *Fisheries Oceanography* (Fish. Oceanogr. 18:4 268-285, 2009).

Habitat preferences of selected demersal fish species in the Bay of Biscay and Celtic Sea, North-East Atlantic

Cecile Persohn, Pascal Lorange, Verena M. Trenkel

Ifremer, Département Ecologie et Modèles pour l'Halieutique, rue de l'île d'Yeu, BP 21105, 44311 Nantes cedex 3, France.

Abstract

According to the Ideal Free Distribution theory, individual fish are distributed where environmental conditions are optimal, and the occupied area may vary with population abundance. Thus, observed distributions are a combination of habitat suitability and density-dependent effects. Data from an annual bottom trawl survey taking place in autumn were used to assess associations between the distributions of eight demersal fish species, separately for juveniles and adults, and habitat characteristics (depth, temperature and salinity) in the Bay of Biscay and Celtic Sea. Cumulative distribution functions were used to describe the general frequency distributions of environmental variables and their relationships with fish density. During the period 1992-2006, observed bottom temperatures fluctuated with no time trend ($\Delta T = 8^\circ\text{C}$ in the first 80 m) and population abundances varied significantly. Juvenile hake, poor cod, blue whiting, adult red gurnard, adult megrim, and lesser-spotted dogfish were found to be significantly associated with specific depth ranges. Associations with bottom temperature and salinity were weaker. For some species, preferred environmental conditions changed over time, independently of variations in environmental conditions. In general, most species seemed to be able to cope with the experienced range of conditions. Habitat associations were not influenced by abundance variations. Fluctuating abundances had an impact on spatial occupation only for red gurnard adults, lesser-spotted dogfish and blue whiting juveniles, independent of absolute densities.

Keywords: demersal fish distribution, depth, habitat suitability, salinity, temperature.

Introduction

The question of which parameters control the distribution of individuals has often been asked over the last 50 years, for example in marine ecology by D'Amours (1993), Scott (1982) and

Swain and Benoît (2006). These investigations are based on theories of habitat selection, such as the Ideal Free Distribution (IFD) theory (Fretwell and Lucas, 1970). This assumes that individuals which are free to move and have perfect knowledge of their environment will be attracted to the most suitable areas, i.e. the ones that maximize their fitness (MacCall, 1990). Considering fish, habitat choice may be motivated by biotic factors such as prey abundance and reduction of predation risks (Mittelbach, 2002), but abiotic factors are also thought to play a key role (Swain and Benoit, 2006).

Numerous previous studies have emphasized the link between species distributions and physical environmental conditions. Among the physical factors that have been related to the distribution of demersal fish, water temperature, depth, salinity and sediment type are the most commonly cited (Smith *et al.*, 1991). Recently, Hinz *et al.* (2006) showed the importance of substratum and depth for the distribution of flatfish in the English Channel. Riley *et al.* (1981) found that the distribution of flounder (*Platichthys flesus*) might be influenced by salinity. In the Mediterranean, Maravelias *et al.* (2007) established a positive relationship between shallow depth, warm temperature and the occurrence of John Dory (*Zeus faber*). The distribution of Atlantic cod (*Gadus morhua*) has also been linked with depth and temperature (Perry and Smith, 1994; Swain, 1999; Blanchard *et al.*, 2005).

Habitat selection is density dependent to some degree (Fretwell and Lucas, 1970), as high densities of individuals have a negative impact on the fitness of these individuals (Shepherd and Litvak, 2004). At low abundance individuals occupy the most suitable habitat, whereas they are expected to spread to marginal habitats when abundance increases because of intraspecific competition for food, space or oxygen. Thus with increasing abundance populations are expected to occupy larger areas, until all suitable habitats are occupied and further expansion becomes impossible. It is necessary to take this process into account when assessing relationships between species and habitat as density-dependent effects could be the cause of apparent changes in habitat selection. For example, in the north-west Atlantic shifts in the geographic distribution of cod observed when population abundance rose, may have been due to changes in temperature selection under intraspecific pressure (Swain and Sinclair, 1994; Swain, 1999).

Fish distributions may also be driven by density-independent factors, such as environmental changes (Shepherd and Litvak, 2004). Today, with increasing interest in the consequences of global warming, understanding of the relationships between the distributions and abundances of species and their environment is important for construction of models that

reliably predict the potential effects of environmental changes, including any changes in distributions. During the two last decades, the average water temperature in the north Atlantic has risen by over 0.4°C (Levitus *et al.*, 2000). More locally, an increase in average sea surface temperature along the French coast has been recorded. Planque *et al.* (2003) estimated a rise of 0.6°C per decade between 1971 and 1998 in the Southern Bay of Biscay. This warming is thought to have already led to changes in demersal fish communities, such as more frequent occurrences of subtropical and tropical species (Quéro *et al.*, 1998; Blanchard and Vandermeirsch, 2005), and decreased abundances of temperate species (Poulard and Blanchard, 2005). This is in accordance with expectations because species are supposed to react differently to climate change depending on their habitat preferences (Rose, 2005).

While numerous studies have assessed the relationships between fish distributions and the abiotic environmental conditions in the north-west Atlantic (e.g. Scott, 1982; Lough *et al.*, 1989; Smith *et al.*, 1991; Perry and Smith, 1994; Swain *et al.*, 1998) there are fewer investigations for the north-east Atlantic. The aim of this study is to describe associations between demersal fish distributions, their abundances and selected physical factors (depth, temperature and salinity) in north-easterly regions of the Bay of Biscay and the Celtic Sea. To see whether demersal fish distributions in this area follow the IFD theory, we investigate the following questions: Are there significant associations between fish and their habitats in the Bay of Biscay and Celtic Sea? How do these associations evolve when abundance increases or decreases? How do populations react to environmental changes?

We first looked for associations between fish distributions and depth, temperature and salinity. Then we estimated the influence of abundance variations on spatial spreading. Lastly, the relationships between distributions, abundances and habitats were assessed by testing the alternative hypotheses: population spreading area is positively correlated (i) with species abundance (density-dependent effects) or (ii) with environmental conditions (density-independent effects) or (iii) with both abundance and physical conditions.

Material & methods

Data collection

The data used in this study were collected between 1992 and 2006 during a bottom-trawl survey conducted annually in the Bay of Biscay and the Celtic Sea (EVHOE survey, with gaps in 1993 and 1996). This survey, carried out between October and December, initially only covered the Bay of Biscay, from 43.5 to 48.5°N. The Celtic Sea was added in 1997.

Subsequently, the study area was extended from the North coast of Spain to the South coast of Ireland, covering about 250 000 km² of the northeast Atlantic shelf (Fig. 1).

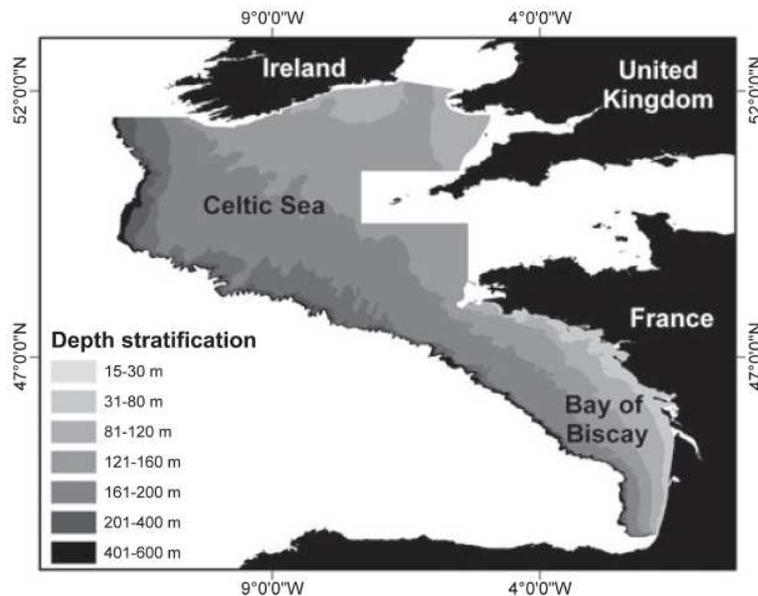


Figure 1. Area covered by the EVHOE survey (in grey) and the bathymetric stratification used for sampling.

The sampling design of the survey was stratified by depth with seven strata from 15 to 600 m (see Fig.1). The average number of trawl tows per year was 72 (SD \pm 11) in the Bay of Biscay and 68 (SD \pm 12) in the Celtic Sea. Except for 1997, 1998 and 2006 when the deepest stratum (401-600 m) was not sampled, the sampling design remained constant throughout the survey period. Apart for those three years, 95 % of the hauls were from depths between 25 and 450 m and the median depth sampled was around 120 m.

The fishing gear used was a 36/47 GOV bottom trawl with 20 mm-stretched mesh in the codend. Hauls of 30 min duration were performed only in daylight, at a speed of 4 knots over the ground. After each haul, catch weights and numbers were recorded for all species. Temperature and salinity profiles from surface to bottom were measured with a CTD probe.

Population abundance (number of individuals) was calculated using a stratified sampling estimator. In order to avoid spurious results caused by the increased sampling area from 1997 onwards, all analyses were made for the Bay of Biscay and Celtic Sea separately.

As the headline height of the trawl while fishing was between 3.5 and 5 m, we calculated the average of the last four measurements of the CTD profiles (corresponding to the last 4 m above the sea floor) to obtain bottom temperatures and salinities. The 'sampling depth' was taken as the depth at the start of the tow. Coefficients of variation (CV) between years were calculated for temperature and salinity, for the whole area and for each stratum separately.

Species selection

For this study we focused on eight abundant demersal species (minimum 50 individuals caught per year during the survey) which are widely distributed over the study area: hake (*Merluccius merluccius*), pouting (*Trisopterus luscus*), whiting (*Merlangius merlangus*), poor cod (*Trisopterus minutus*), blue whiting (*Micromesistius poutassou*), red gurnard (*Chelidonichthys cuculus*), megrim (*Lepidorhombus whiffiagonis*), and lesser-spotted dogfish (*Scyliorhinus canicula*).

The selected species are found in the north-east Atlantic. Whiting and poor cod occur from Norway to Portugal, while the other species are distributed from Norway to the north-west African coasts (Table 1). All species occur both in the Bay of Biscay and in the Celtic Sea, except pouting, which is rare in the Celtic Sea (Fig. 2). Therefore, only pouting individuals caught in the Bay of Biscay were considered. For six of the eight species the bathymetric distribution was fully covered by the depth range of the survey (<500 m). Hake and blue whiting are known to occur in deeper waters than those sampled (Table 1), but most individuals are found above 500 m. For this reason we assumed that the survey adequately covered the habitats of all eight species in the study area.

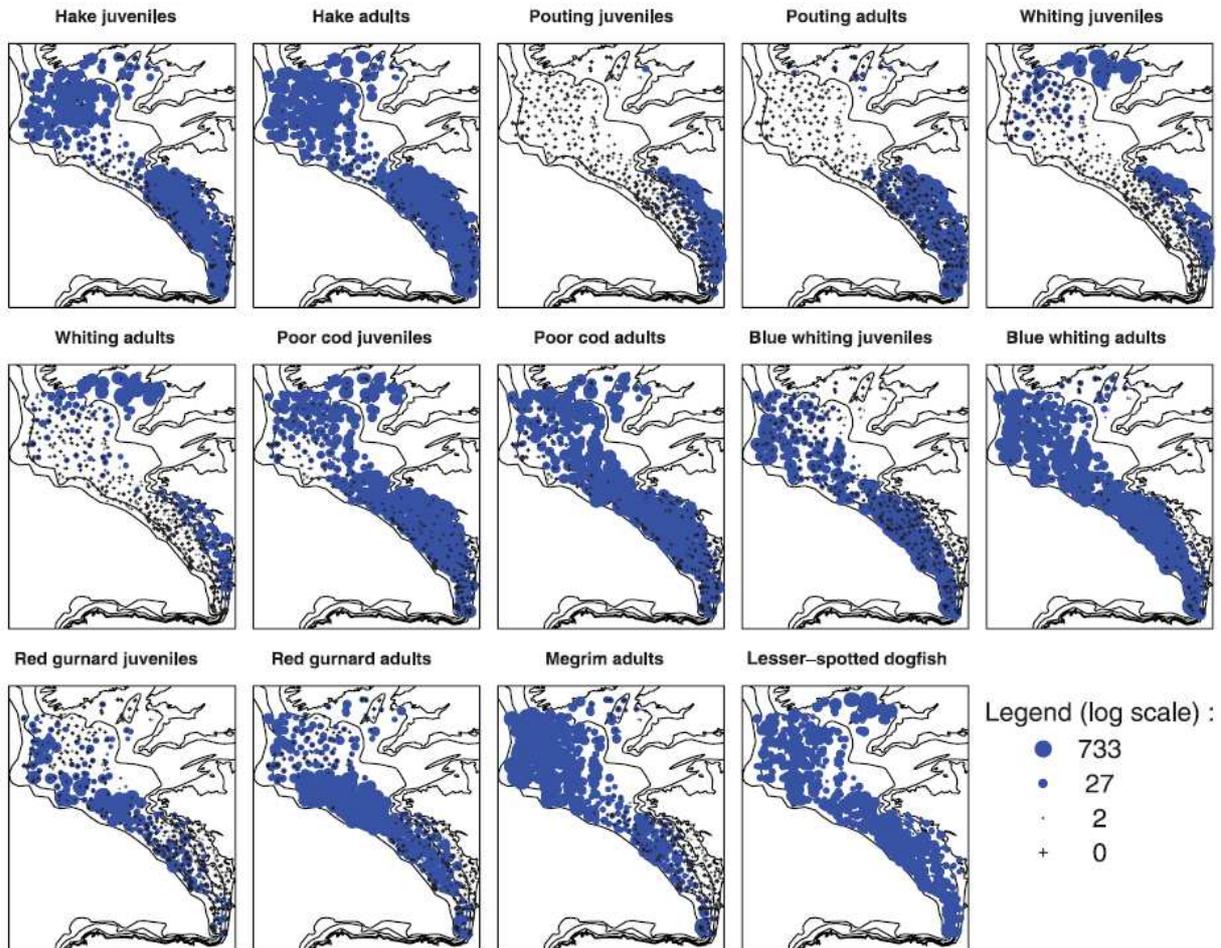
Poor cod and lesser-spotted dogfish are sedentary species (Cohen *et al.*, 1990; Rodriguez-Cabello *et al.*, 2004), while for the other species migrations linked to reproduction occur (movements between feeding and spawning areas). For seven species, the survey occurred outside the spawning period, while lesser-spotted dogfish reproduce all year round. As indicated by stock assessment results (Table 1), at least two of the studied species, hake and whiting, were at low stock densities at the end of the study period. In contrast, blue whiting and lesser spotted dogfish stocks were at high levels. For pouting, poor cod, red gurnard and megrim, no stock assessment results were available for the study area.

Table 1. Biological and ecological characteristics of the eight selected species in the Bay of Biscay (BB) and the Celtic Sea (CS).

Species	Depth range	Distribution	Spawning period	Migration	Stock status
Hake	30-1000 m (1)	NE Atlantic, Mediterranean, Black Sea (1, 2)	February-May (BB) and April-June (CS) (1, 3)	Mainly linked to reproduction (1)	Depleted (BB and CS) (4)
Pouting	30-300 m (1)	NE Atlantic, English Channel, W Mediterranean (1)	January-April (BB) and February-June (CS) (1, 6)	Linked to reproduction (1)	Unknown
Whiting	10-200 m (1)	NE Atlantic, Barents Sea, Mediterranean, Black Sea (1)	January-June with a peak in march (1)	Linked to reproduction (1)	Low level (CS) (5)
Poor cod	15-400 m (1)	NE Atlantic, North Sea, English Channel, Mediterranean (subspecies) (1)	Poorly know, probably February-April (1, 7)	No migration (8)	Unknown
Blue whiting	150-3000 m (1, 2)	N Atlantic and Barents Sea, North Sea, English Channel, W Mediterranean (1,2)	February-March (1,9)	Linked to reproduction (1, 9)	Overexploited but still at high abundance level (10)
Red gurnard	10-400 m (1)	NE Atlantic, North Sea, English Channel, Mediterranean (1,2)	January-June (BB) (2, 11)	Poorly known	Unknown
Megrim	50-500 m (1)	NE Atlantic, W Mediterranean (1,2)	March-May (with a peak in April) (1, 12)	Linked to reproduction (1, 12)	Unknown (4, 5)
Lesser-spotted dogfish	10-500 m (1)	NE Atlantic, North Sea, English Channel, Mediterranean (1, 2)	All year long, with a peak in January and July (1)	No migration (13)	Increasing (14,15), particularly in BB

(1) Quéro and Vayne, 1997; (2) Whitehead *et al.*, 1986; (3) Alvarez *et al.*, 2001; (4) ICES 2006b; (5) ICES, 2006a ; (6) Merayo, 1996; (7) Cooper, 1983; (8) Cohen *et al.*, 1990; (9) Bailey, R.S., 1982; (10) ICES 2006c; (11) Baron, 1985; (12) Aubin-Ottonheimer, G., 1985; (13) Rodriguez-Cabello *et al.*, 2004; (14) Mahé and Poulard, 2005; (15) ICES, 2006d.

Figure 2. Catch numbers per haul. The spots represent the location of each haul made between 1992 and 2006. The size of the spots is proportional to the number of individuals caught in each haul. Cross signs correspond to hauls where the species was absent.



As young individuals can be expected to have different habitat preferences from older ones, individuals belonging to the 0-group (referred to as ‘juveniles’) were studied separately from the rest of the population (referred to as ‘adults’). This separation was made visually using length-frequency distributions obtained from the survey catch for each year (the first peak on the graph was assumed to correspond to the 0-group) and confirmed by a literature study. For megrim the survey gear did not catch young individuals properly, hence we only considered the adult megrim population. For lesser-spotted dogfish, the 0-group was impossible to distinguish visually from the rest of the population. We therefore decided to separate immature and mature individuals on the basis of reported data for length at maturity (52 cm for males and 55 cm for females, Ellis and Shackley, 1997; Ivory *et al.*, 2001). However, as no major differences were observed between the two groups, we only present results for the whole dogfish population.

Methods

Two simple measures were used to characterise the type of spatial distribution for each group (juveniles and adults). First, an occurrence measure was calculated as the percentage of hauls in which the species group was present:

$$\text{Occurrence} = \sum_s \frac{n_s}{N_s} W_s \times 100 \quad (1)$$

where n_s is the number of hauls in stratum s in which the group was found, N_s is the total number of hauls in stratum s , W_s is the area of stratum s divided by the total area covered by the survey (see Table 2). Second, a simple measure of the degree of aggregation and data quality was calculated for each year and species as the number found in the single most abundant haul expressed as a percentage of the total number caught by the survey in a given year.

Table 2. Definition of symbols associated with equations in the text.

Symbol	Explanation
N_s	Number of tows in stratum s
A_s	Area of stratum s
A_T	Total area covered by the survey
W_s	Proportion of the survey area in stratum s ($= A_s/A_T$)
x_{si}	Measurement obtained for habitat variable x for tow i in stratum s
y_{si}	Number of individuals of the species y caught in tow i of stratum s
y_s	Stratified mean catch per tow

To study the relationship between the spatial distributions of species and the characteristics of their habitats, cumulative distribution functions (CDFs) of weighted numbers per station were calculated, following Perry and Smith (1994). We first calculated a CDF for depth, temperature and salinity for each year separately (see example for depth in Fig. 3) as follows:

$$f(t) = \sum_s \sum_i \frac{W_s}{N_s} I(x_{si}) \quad \text{where} \quad I = \begin{cases} 1, & \text{if } x_{si} \leq t \\ 0, & \text{otherwise} \end{cases} \quad (2)$$

where t is the level of the habitat variable (e.g. 10°C). All other symbols are defined in Table 2.

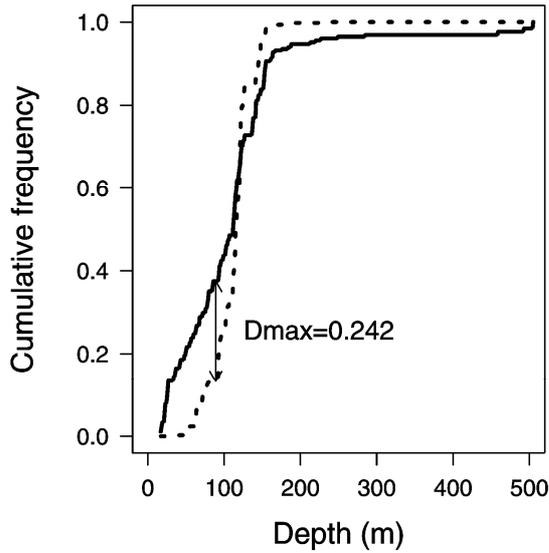


Figure 3. Cumulative distribution functions for depth (solid line) and catches of juvenile hake (dashed line) in 1992 in the Bay of Biscay. Dmax represents the maximum difference between the two curves.

This first CDF (solid line in Fig. 3) represents the sampled habitat, which will be referred to as the ‘available habitat’. Using equation 2 we calculated the medians, and the ranges containing 95% of the available habitat for each of depth, temperature and salinity. We then calculated the CDF for catches (in number of individuals) as follows:

$$g(t) = \sum_s \sum_i \frac{W_s}{N_s} \frac{y_{si}}{y_{st}} I(x_{si}) \quad \text{where} \quad I = \begin{cases} 1, & \text{if } x_{si} \leq t \\ 0, & \text{otherwise} \end{cases} \quad (3)$$

This CDF (dotted line in Fig. 3) represents the habitat condition in which the species group (juveniles or adults) was found; this CDF will be referred to as the ‘used habitat’. Using equation 3 we calculated the depth, temperature and salinity where 50 % of the caught number (weighted by the sampling area proportion) were taken and the range of habitat conditions within which 95% of the species group was found. The construction of the functions takes into account the stratified sampling design of the survey: observations were weighted proportionally to the sampling effort in a given strata. For details on the construction of CDFs, see Perry and Smith (1994).

To assess the strength of associations between habitat and population density, we used a stratified (or restricted) randomization test adapted from Perry and Smith (1994). The null hypothesis is that individuals or groups of individuals are distributed randomly within the available habitat. Under the null hypothesis, the available habitat and used habitat CDFs have the same shape. The test statistic is the maximum absolute difference, Dmax, between the two CDFs (vertical arrow in Fig. 3). The distribution of Dmax under the null hypothesis was obtained by randomly re-linking catches and environmental variables within the same stratum (or group of strata) to maintain part of the grouping pattern of individuals. The randomisation

was repeated for each environmental variable independently. Because of the lack of samples in the shallowest (<30m) and the two deepest strata (>200m), strata 1 and 2, as well as strata 5, 6 and 7 were grouped for the purpose of this test. Based on 500 resamples, we then calculated the probability (*P*-value) of obtaining a *D*max equal to or larger than the observed value.

To see if changes in environmental conditions (available habitat), had an impact on selected conditions (used habitat), we studied correlations between the annual medians of available temperature and salinity, and the annual medians of selected conditions by calculating Spearman's rank correlation coefficients. Correlations between the range size of selected environmental conditions and fish abundances were also investigated by the same method.

To assess the effect of abundance variations on the geographical distributions of fish, we calculated a spatial index, the 'Spreading Area' (SA) index, adapted from Woillez *et al.* (2007) to take into account the stratified sampling design of the survey. In Woillez *et al.*, SA measures the spatial spreading of the whole population and is defined as follows:

$$SA = 2 \int \frac{Q - Q(T)}{Q} dT \quad (4)$$

where *Q* is the total abundance (in number of individuals), *T* is the cumulative relative area occupied by the cumulative abundance *Q*(*T*). *Q*(*T*) ranges from 0 to 1. The SA index corresponds to the size of the study area for an even spatial distribution of individuals, in which case *Q*(*T*) follows the diagonal line. Thus, the lower the SA, the less spread is the spatial distribution. Here, the integral in equation 4 was calculated by discrete approximation. Take *d_i* to be the density for tow *i* = 1, ..., *N* (*d_i* = catches in tow *i*/towed surface). Values of *d_i* are sorted in descending order. Take *w_i* to be the sampling area associated with this tow; *w_i* was estimated as the area of the stratum to which belongs tow *i* divided by the number of tows in the stratum, i.e *w_i* = *A_s*/*N_s* for *i* ∈ *s*. Total abundance was calculated as $\hat{Q} = \sum_i y_i w_i$ and cumulative density as $\hat{c}_i = \sum_{j=1}^i y_j$. The discrete approximation to the integral under the curve then consists in summing rectangular units of width *w_i* and height equal to the midpoint between \hat{c}_{i+1} and \hat{c}_i :

$$SA = 2 \sum_{i=1}^N \left(\frac{\hat{Q} - 0.5(\hat{c}_{i+1} + \hat{c}_i) w_i}{\hat{Q}} \right) \quad (5)$$

To assess the effect of abundance variations on the spatial spreading of individuals, correlations between abundance and the SA index were investigated. Pearson's correlation coefficients were calculated to assess linear relationships. We also investigated non-linear relationships of the form $SA = a Q/(b + Q)$. Model parameters a and b were fitted by non-linear least squares. Values of b significantly different from 0 (P -value ≤ 0.05) indicate an asymptotic relationship between fish abundance and the SA index. Asymptotic relationships are expected to reflect an increase in the area occupied when abundance rises and a saturation when all suitable habitats, or the whole survey area, is occupied.

Results

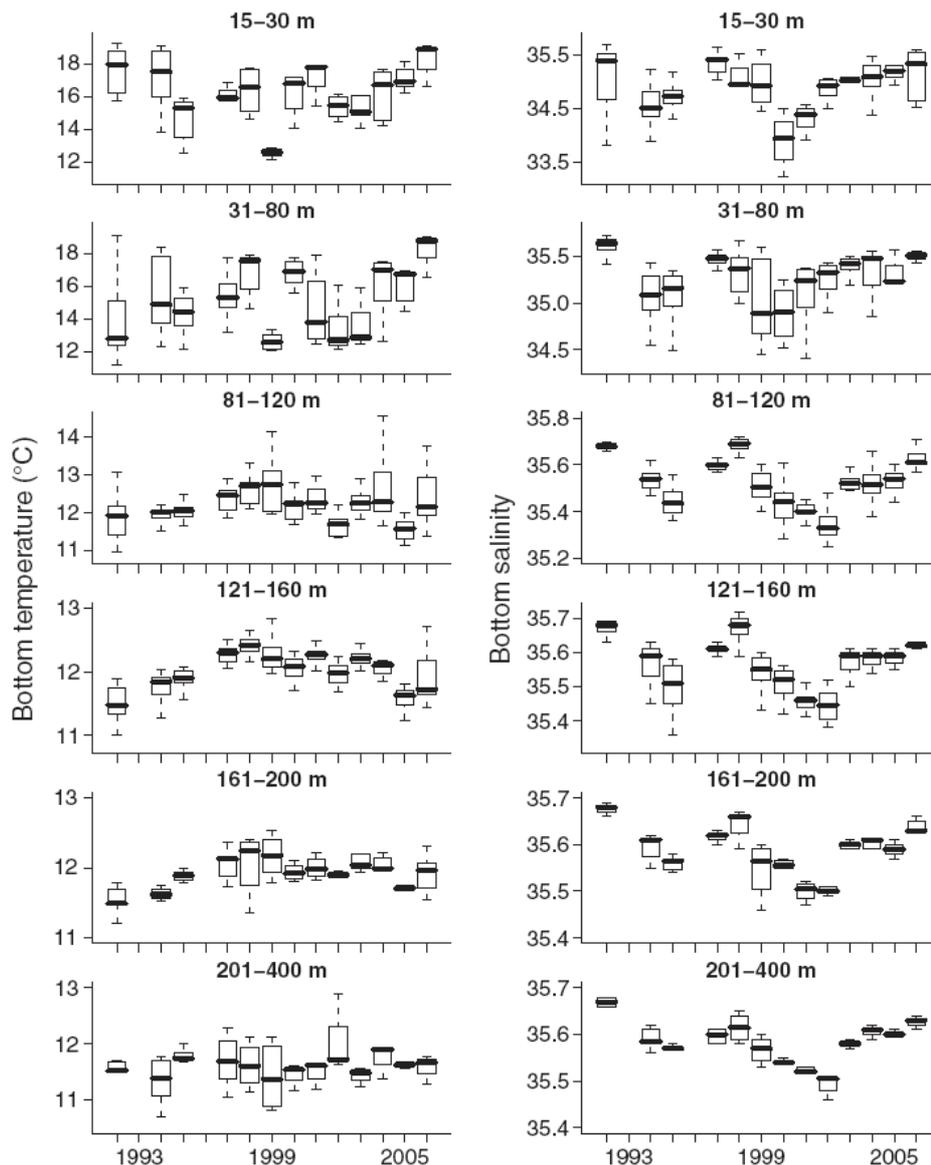
Temporal evolution of habitat conditions

Between 1992 and 2006, observed autumn bottom temperatures in the Bay of Biscay fluctuated with no clear time trend (Fig. 4). Interannual variations were more important for the two shallowest strata (<80 m). Temperatures were higher in the middle of the period, in particular in the stratum with bottom depths 120-200 m. For depths shallower than 30 m, median bottom temperature varied from 12.6 to 18°C, with an interannual coefficient of variation (CV) of 11%. This variability was also found in stratum 2 (30-80 m), where median temperature fluctuated between 12.5 and 17.3°C (CV = 14%). Below 80 m, bottom temperatures were more stable (CV = 6% in the depth range 80-120 m, and 2.5% on average below). In the depth range 80-120 m, median bottom temperature stayed at around 12.0°C, and at around 11.5°C at depths of 200-400 m. The cold temperature in the Bay of Biscay in 1999 is due to the survey occurring one month later than usual in this year. In the Celtic Sea (not illustrated) bottom temperatures were colder, with a maximum of 13.8°C occurring in the stratum between 31-80 m. Note that depths shallower than 30 m were not sampled in the Celtic Sea. As for the Bay of Biscay, stronger fluctuations were observed above 80 m bottom depth (CV = 7.5%), bottom temperatures being somewhat more stable below (mean CV = 5%).

Bottom salinity measurements were more cyclical over the study period (Fig. 4), but overall salinity variations were weak. In the Bay of Biscay, freshwater influences were noticeable between 15 and 30 m, where median bottom salinity varied between 34.0 and 35.4 with a CV of 1.5%. This influence was still perceptible between 31 and 80 m (CV = 1%), but, as for bottom temperatures, salinity below 80 m remained quite constant, around a median value of 35.5 (CV < 0.5%). Bottom salinity measurements in the Celtic Sea (not illustrated)

were very close to those obtained in the Bay of Biscay: fluctuations from 34.8 and 35.4 were observed between 31 and 80 m ($CV = 4\%$), and below 80 m salinity remained constant around a median value of 35.5 ($CV < 1\%$).

Figure 4. Evolution of bottom temperature and salinity per stratum in the Bay of Biscay between 1992 and 2006. Boxes represent 75 % of the temperatures or salinities sampled (between the first and third quartiles); whiskers extend to 1.5 times the interquartile distance.



In the first 150 m, temperature was negatively correlated with depth in the Bay of Biscay (Pearson's correlation coefficient $r = -0.79$, P -value < 0.001). Salinity was positively correlated with depth ($r = 0.65$, P -value < 0.001). Below 150 m, temperature and salinity remained stable, at around 11.5°C and 35.5 respectively. Similar observations were made in

the Celtic Sea. The survey period (October-November) was a transition period between a stratified and a homogeneous water column. In 1999, when the survey occurred later in the year (November-December), the water column was already homogenised in the Bay of Biscay.

Temporal evolution of spatial distributions

The 14 groups of fish studied here differed in terms of occurrence and aggregation patterns in the Bay of Biscay (Fig. 5). Most species groups occurred in at least 20% of hauls in all years. Noticeable exceptions were red gurnard, whiting and juveniles of pouting. In terms of aggregation patterns, observed individuals were fairly evenly distributed between hauls, except for whiting and juveniles of pouting and red gurnard. One single haul contained 98 % of observed whiting juveniles in 1998 and 75 % of observed adults in 2004. For pouting juveniles, 98 % of catches in 2003 were caught in a single haul. Strong aggregation of juveniles of poor cod and blue whiting also occurred in some years. Generally similar results were obtained in the Celtic Sea, except for adult whiting whose occurrence and aggregation were always close to 40 % and stable over time. In 2002-2003, a drop in blue whiting juvenile occurrence was observed in both areas.

Habitat associations

Associations between fish distributions and environmental variables differed between species groups (Table 3a,b). Five groups showed a significant and persistent association with specific depth conditions in the Bay of Biscay, but not the Celtic Sea: juveniles of hake were associated with the range 60-180 m, adult whiting were associated with the range 15-100 m, juvenile and adult poor cod with 20-60 m and 20-200 m respectively, and lesser-spotted dogfish with 20-335 m. For these species groups, the null hypothesis of a random distribution of catches among habitats was rejected in most years (P -value <0.05 , see Table 3). In the Celtic Sea juveniles of whiting were associated with the depth range 60-120 m. Blue whiting, megrim and adult red gurnard were consistently associated with specific depth ranges, both in the Bay of Biscay and the Celtic Sea (see ranges in Table 3). Associations with temperature and salinity were less clear cut. Nevertheless, some strong associations were found, for example between lesser-spotted dogfish and temperature. Some species groups such as adult megrim showed persistent associations with all of the three tested environmental variables. Others, like pouting, seemed to have little preference for specific environmental conditions, at

least among those available in the study area at the time of the survey. However, for some species groups, especially pouting, whiting, or red gurnard juveniles, it seems likely that the success or failure to identify significant associations between fish distributions and environmental variables could have been linked to their type of spatial distribution, i.e. low occurrence and high aggregation. This will be discussed later.

Figure 5. Distributions of fish individuals among the total catches in the Bay of Biscay for each year and each studied species. Dotted lines and open circles show the occurrence (i.e. number of hauls in which the species was found divided by total number of hauls, weighted by the relative size of stratum, see equation 1). Solid lines and closed circles represent the proportion of the largest haul (number of individuals) in total catches.

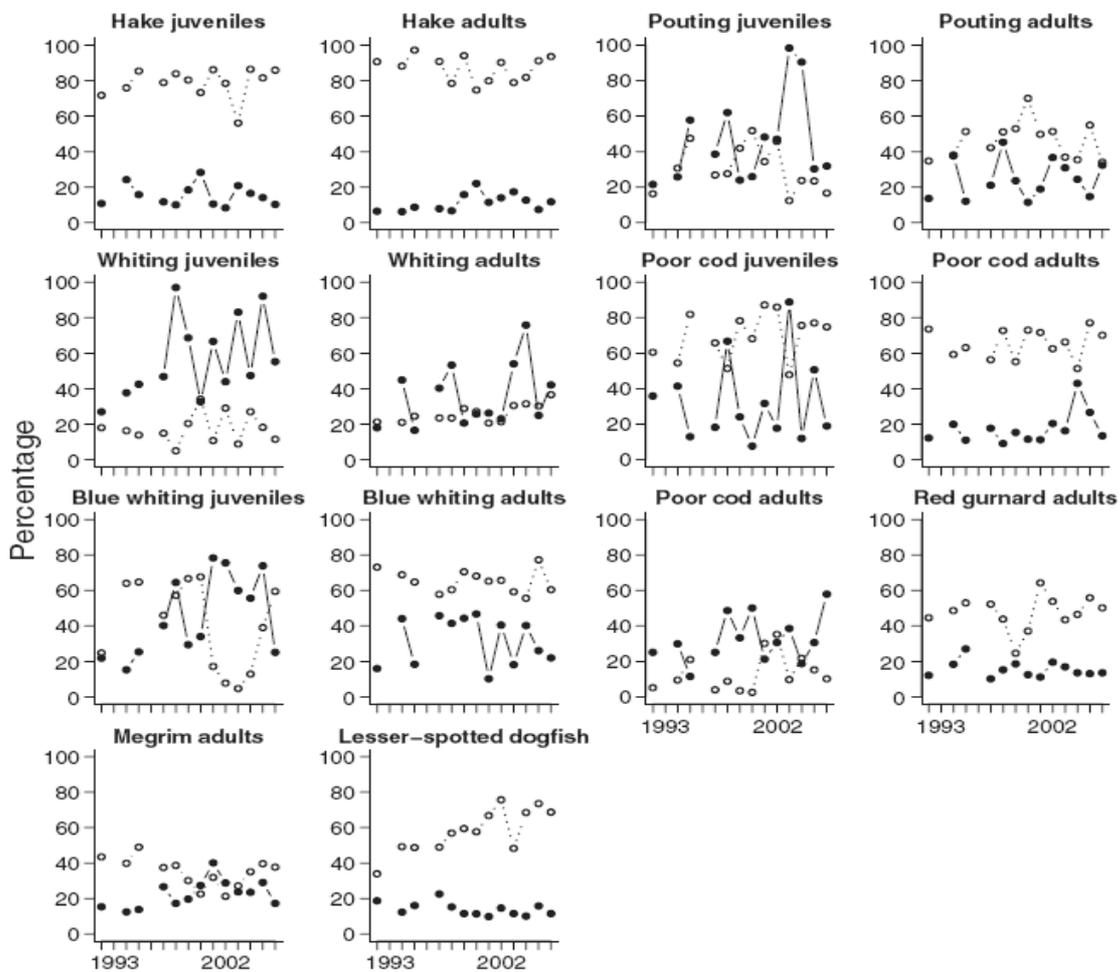


Table 3. Associations between fish distribution and depth, temperature (T) and salinity (S) in (a) the Bay of Biscay and (b) the Celtic Sea. Selected ranges correspond to conditions within which 95% of individuals were found. Numbers in brackets represent the number of years when the null hypothesis of a random distribution of catches was rejected (P -value < 0.05), i.e. the number of times the association between a species group and a specific habitat was significant.

	Hake		Pouting		Whiting		Poor cod		Blue whiting		Red gurnard		Megrim		Lesser-spotted dogfish
	Juveniles	Adults	Juveniles	Adults											
Selected depth range (m)	60-180 (8/13)	20-270 (5/13)	15-100 (6/13)	15-185 (3/13)	20-100 (6/13)	20-100 (6/13)	20-160 (8/13)	20-200 (8/13)	100-280 (9/13)	100-500 (11/13)	30-190 (6/13)	55-190 (9/13)	90-425 (13/13)	20-335 (13/13)	
Selected temp. range (°C)	10.6-17.6 (9/13)	11.2-19.2 (5/13)	12-19.2 (1/13)	11.2-19.2 (2/13)	11.2-19.2 (0/13)	11.2-19.1 (3/13)	11.1-18.5 (4/13)	11-19.1 (4/13)	10.6-12.8 (4/13)	10.6-13 (6/13)	11.2-16 (3/13)	11-16.3 (4/13)	10.7-13 (10/13)	11.2-16.3 (11/13)	
Selected salinity range	34.79-35.72 (5/13)	34.29-35.72 (3/13)	33.22-35.71 (3/13)	33.22-35.72 (3/13)	33.22-35.68 (4/13)	33.22-35.70 (6/13)	33.82-35.71 (4/13)	34.38-35.72 (5/13)	35.38-35.70 (5/13)	35.38-35.70 (7/13)	34.38-35.72 (2/13)	34.93-35.72 (7/13)	35.28-35.72 (11/13)	34.79-35.71 (10/13)	
ΔT in selected depth range (°C)	2.8	7	8	8	8	8	8	8	2.5	2.5	5	2.5	2.4	8	
T median in selected depth range (°C)	12.1	12.2	14.6	12.2	14.6	14.6	12.3	12.2	12	12	12.2	12.1	12	12.2	
ΔS in selected depth range	0.6	0.6	1.9	1.5	2	2	1.5	1.4	0.5	0.5	0.7	0.6	0.5	1.2	
S median in selected depth range	35.55	35.54	35.35	35.52	35.35	35.35	35.51	35.53	35.57	35.58	35.55	35.55	35.57	35.54	
(b)															
		Hake		Whiting		Poor cod		Blue whiting		Red gurnard		Megrim		Lesser-spotted dogfish	
		Juveniles	Adults	Juveniles	Adults										
Selected depth range (m)	65-200 (3/10)	65-300 (1/10)	60-120 (6/10)	55-120 (4/10)	60-180 (4/10)	60-180 (4/10)	65-210 (0/10)	90-330 (8/10)	90-425 (8/10)	90-200 (5/10)	90-260 (9/10)	75-425 (8/10)	55-260 (3/10)		
Selected temp. range (°C)	10-13.8 (7/10)	9.1-13.6 (7/10)	10-13.8 (2/10)	10-13.8 (3/10)	10-13.8 (3/10)	10-13.8 (4/10)	10-13.8 (5/10)	9.3-13.2 (6/10)	9.7-13.2 (6/10)	9.3-13.6 (7/10)	10.2-13.6 (9/10)	9.3-13.2 (7/10)	9.7-13.8 (7/10)		
Selected salinity range	34.15-35.59 (3/10)	34.15-35.63 (5/10)	34.82-35.50 (5/10)	34.76-35.41 (5/10)	34.25-35.61 (3/10)	34.25-35.61 (3/10)	34.24-35.63 (2/10)	34.21-35.63 (5/10)	34.17-35.63 (4/10)	34.18-35.61 (6/10)	34.24-35.69 (6/10)	34.16-35.63 (8/10)	34.21-35.63 (3/10)		
ΔT in selected depth range (°C)	4	5	4	4	4	4	4.7	4	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5		
T median in selected depth range (°C)	11.6	11.7	11.1	11.1	11.1	11.6	11.7	11.8	11.6	11.6	11.6	11.6	11.7		
ΔS in selected depth range	0.5	0.6	0.7	1	0.7	0.7	0.7	0.5	0.5	0.6	0.6	0.5	0.6		
S median in selected depth range	35.45	35.45	35.29	35.45	35.45	35.45	35.45	35.50	35.45	35.45	35.47	35.45	35.46		

Table 3a,b shows the range of depth, temperature and salinity values within which 95 % of individuals were found. In general, adult individuals occupied a broader range of environmental conditions than juveniles. For hake, poor cod, megrim and lesser-spotted dogfish, the selected depth ranges were quite constant between years; ranges varied in width but stayed broadly within the same limits. In contrast, for pouting, red gurnard, blue whiting and juvenile whiting the selected depth ranges were very different between years (Fig. 6). This variability was higher in the Bay of Biscay, where available depth conditions were more diverse. For example, blue whiting juveniles were mainly found between 148 and 186 m in 2002 and between 101 and 142 m in the following year.

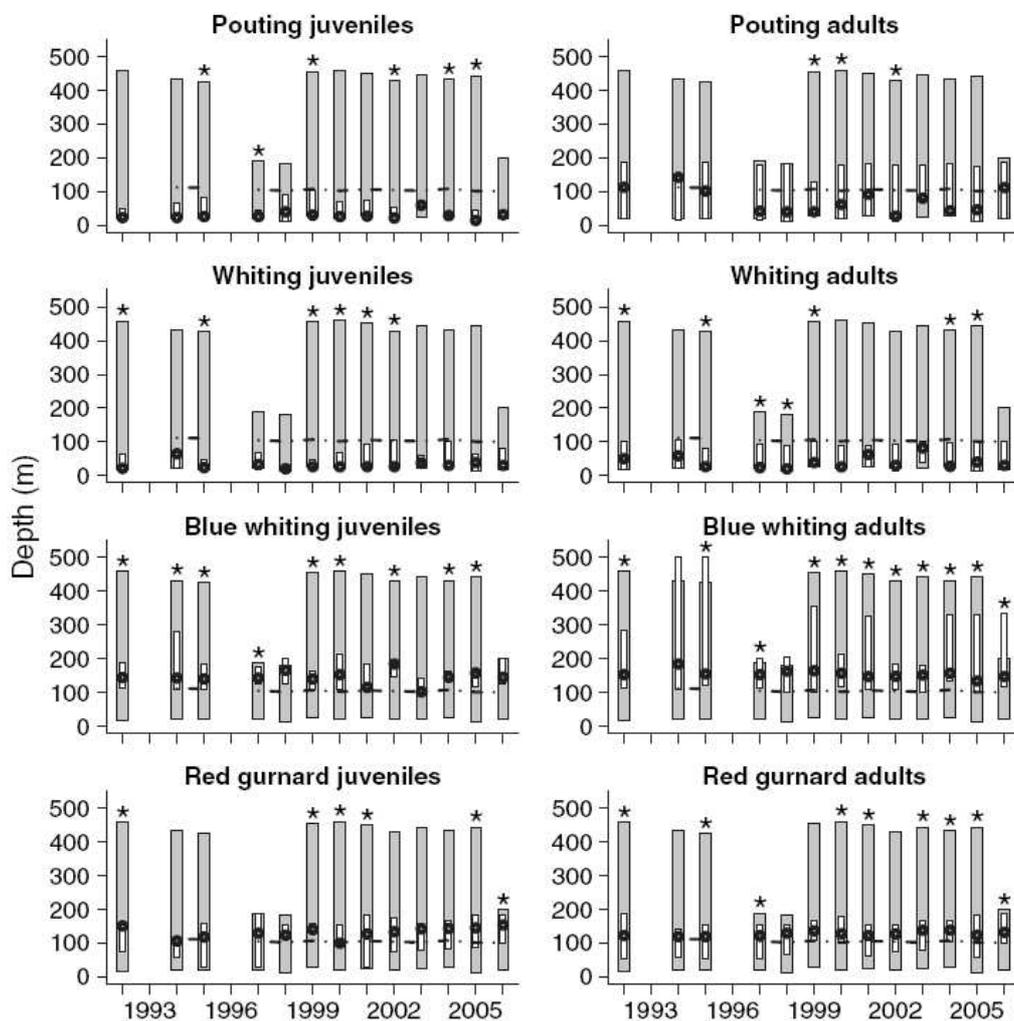


Figure 6. Associations between pouting, whiting, blue whiting and red gurnard and depth in the Bay of Biscay between 1992 and 2006. Grey bars represent 95 % of depths sampled (between the 2.5th and 97.5th percentiles), dashed lines show the median depth. White bars represent 95 % of the catches, points show the median catch. Stars indicate significant association between fish and environmental conditions (P -value < 0.05).

Relationships between available conditions, preferred conditions and abundances

Results reported above indicate inter-annual variations in the bathymetric distributions of some species. To investigate whether these variations were linked to changes in abundance, we compared abundance fluctuations with the selected depths, temperatures and salinities. None of the species groups showed any significant relationship between its abundance and the median or range size of selected environmental conditions (Spearman's rank correlation coefficients $\rho < 0.50$ and $P\text{-value} > 0.1$).

Environmental changes did not seem to influence the selection of specific conditions by species groups either. Significant positive correlations were found between the median available conditions (temperature and salinity) and the median selected conditions for hake juvenile, blue whiting, red gurnard, adult megrim and lesser-spotted dogfish (Spearman's rank correlation coefficients $\rho > 0.85$ and $P\text{-value} < 0.01$). Such correlations indicate that when temperature and salinity increase, these fish experience the environmental variations without changing their distribution patterns. For adult of hake, pouting, whiting and poor cod no significant correlations were found (Spearman's rank correlation coefficients $\rho < 0.5$ and/or $P\text{-value} > 0.1$). Thus these species might have either changed their distributions in response to changing environmental conditions or their distribution is unrelated to environmental conditions.

Abundance-distribution relationships

Abundances of the 14 groups varied significantly between 1992 and 2006 in the Bay of Biscay and between 1997 and 2006 in the Celtic Sea (Fig. 7). Values of the SA index also varied during the same period. In general, adult individuals of all species appeared to be more scattered than juveniles, with higher SA values for the same level of abundance (Fig. 8a-f). This explains the propensities of adult fish to occupy broader ranges of depth, temperature and salinity conditions.

Figure 8 shows the relationships between the abundance index and the SA index. For blue whiting juveniles, linear relationships between abundance and SA index were observed in both the Bay of Biscay and the Celtic Sea (Pearson's correlation coefficient $r = 0.86$, $P\text{-value} < 0.001$ in the Bay of Biscay; $r = 0.76$, $P\text{-value} = 0.053$ in the Celtic Sea, Fig. 8c,f). For all other species groups, no significant linear relationships were found between abundance and spatial spreading. Significant asymptotic relationships were found only three times: for adult red gurnard in the Bay of Biscay ($P\text{-value} = 0.01$) and in the Celtic Sea ($P\text{-value} = 0.08$), and

for lesser-spotted dogfish in the Bay of Biscay (P -value=0.06). For those species groups, spatial spreading seemed to occur when abundances rose, until abundances reached a certain level (2.5 millions of individuals for red gurnard in the Bay of Biscay, 80 millions in the Celtic Sea, and 15 millions for lesser-spotted dogfish in the Bay of Biscay, Fig. 8a,e).

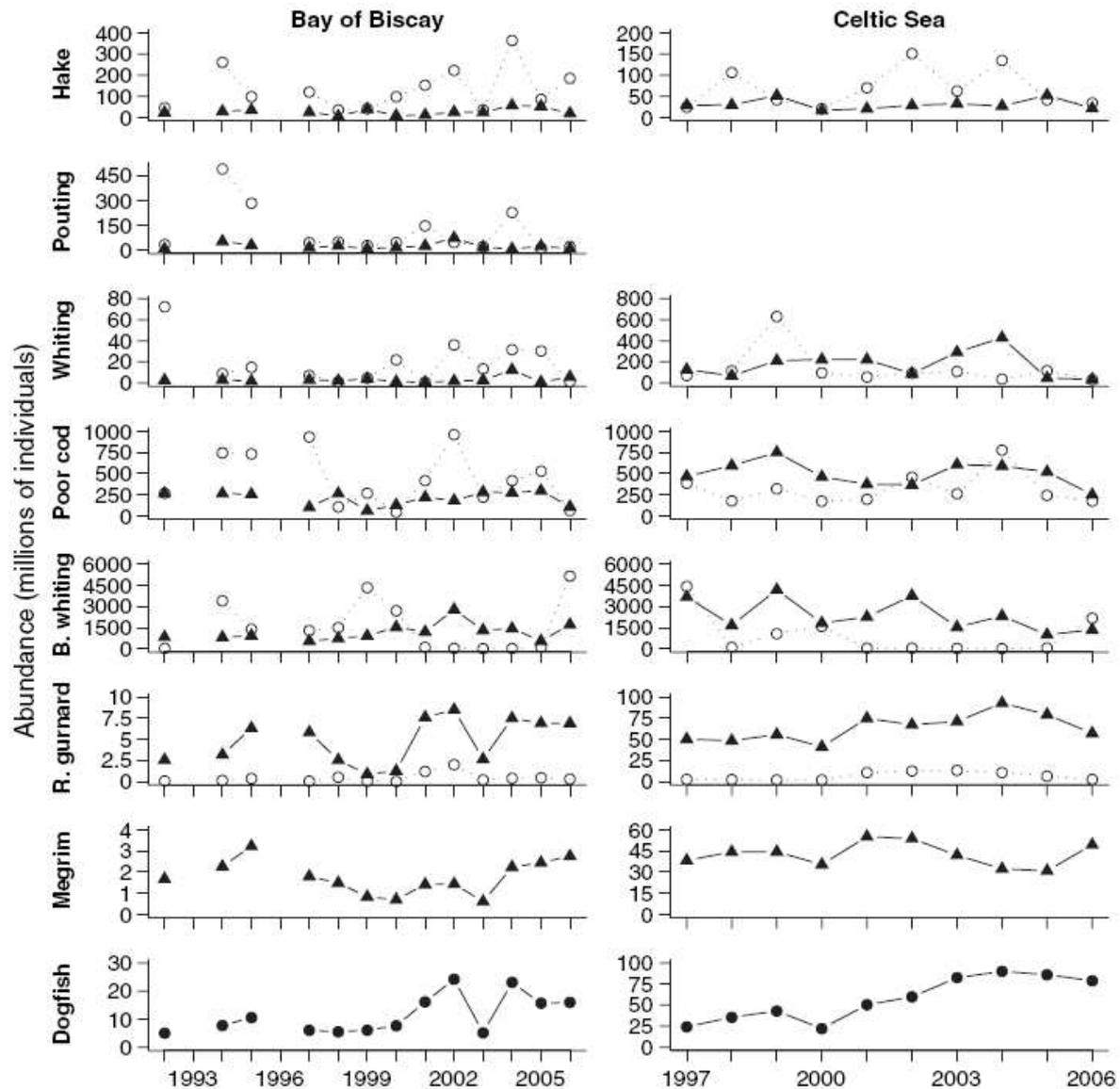
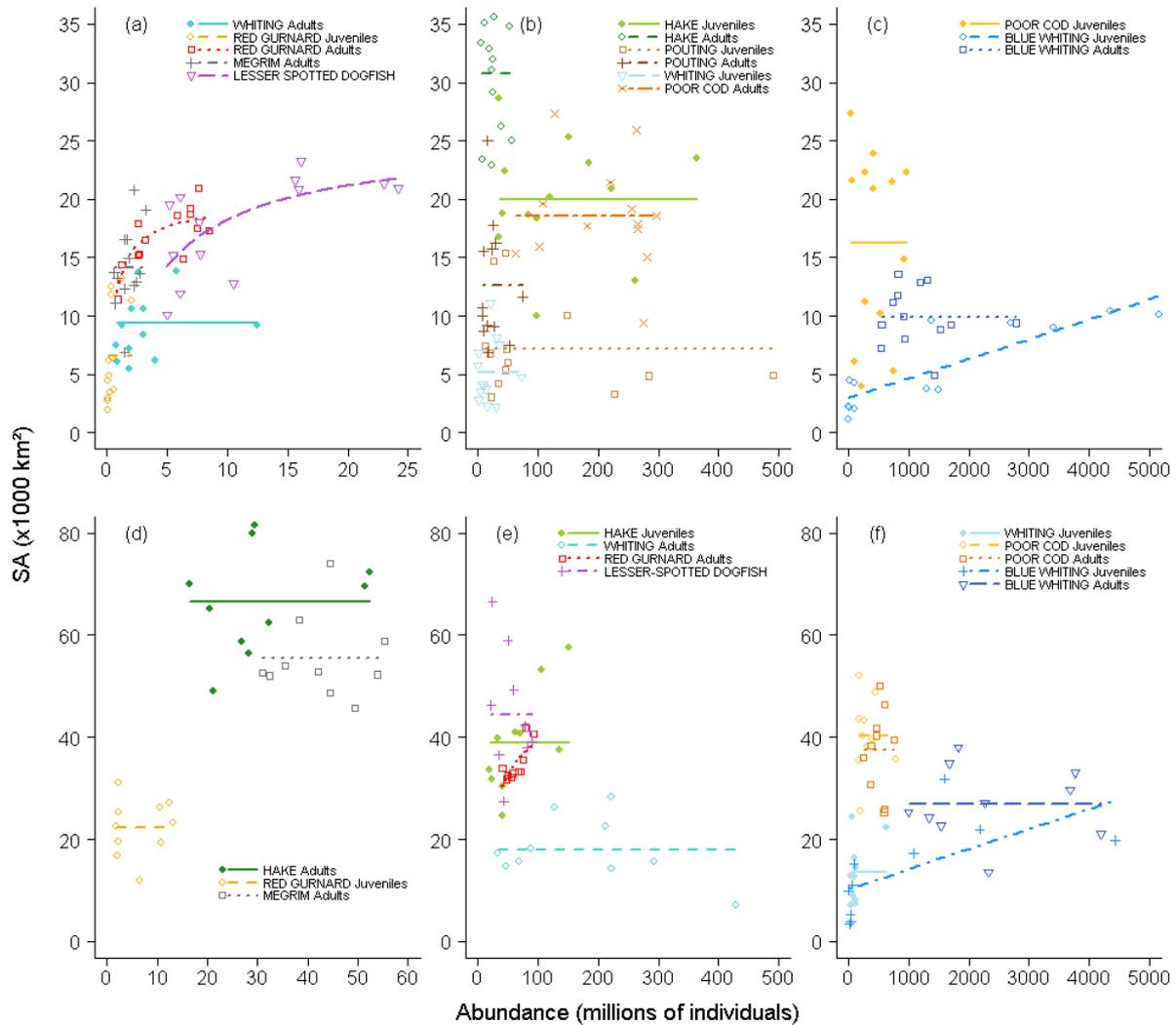


Figure 7. Evolution in abundances for juveniles (dotted lines and open circles) and adults (solid lines and black triangles) in the Bay of Biscay between 1992 and 2006, and in the Celtic Sea between 1997 and 2006. For lesser-spotted dogfish the entire population is represented (solid line and closed circles).

Figure 8. Relationships between total abundances (Q) and the SA index in the Bay of Biscay (a-c) and in the Celtic Sea (d-f). A fitted logistic model was drawn if the b parameter in $SA = aQ / (b+Q)$ is significantly different from 0, i.e. when there was a significant curvature. A fitted linear model ($SA = aQ + b$) was drawn when Pearson's correlation coefficient was equal or superior to 0.75. Otherwise a horizontal straight line [$\text{mean}(SA) = Q$] was drawn.



Discussion

This study found some associations between fish distributions and environmental conditions in the Bay of Biscay and Celtic Sea. In autumn, seven out of the 14 species groups studied were strongly and persistently associated with specific depth ranges: juvenile hake, adult whiting, poor cod and lesser-spotted dogfish in the Bay of Biscay, juvenile whiting in the Celtic Sea, and blue whiting, adult megrim and adult red gurnard in both areas. Blue whiting and adult red gurnard appeared to be persistently associated with specific depths, but the

range they selected was not constant over years (Fig. 6). Yet, observed abundances for these individuals were not distributed randomly among the available habitat, as associations were significant and persistent. Thus, these species may have environmental preferences related to variables other than those tested here.

Significant associations with temperature and salinity were also found for several species groups, but we were unable to confirm whether these associations were the effect of strong correlations between depth and temperature or salinity, or if they indicated causal relationships.

Positive correlations were found between available environmental conditions (temperature and salinity) and selected conditions for hake juvenile, blue whiting, red gurnard, adult megrim and lesser-spotted dogfish. These correlations show that these fish can withstand environmental variations and do not try to remain at the same temperature or salinity conditions over years. For adult of hake, pouting, whiting and poor cod no significant correlations were found. Two hypotheses that could explain this are: first, these fish have strong preferences for specific conditions and remain at the same conditions of temperature and/or salinity when environmental variations occur; second, these fish are randomly distributed with regard to these parameters. According to the results obtained with the CDFs, the second hypothesis is more likely to be true.

Shifts in selected depth conditions did not seem to be correlated either with abundance fluctuations or with changes in temperature or salinity conditions. In other words, shifts towards deeper strata were not correlated with particularly warm years or vice-versa.

According to our results, depth seemed to be the major structuring factor. This was not unexpected, as numerous studies on habitat selection by demersal fish have found a strong relationship with depth. For instance, Zheng *et al.* (2001) found adult whiting (older than age 1) associated with depths in the range 50-200 m in the North Sea, which is close to the range estimated here. Using the same method, Perry and Smith (1994) observed that, on the Scotian Shelf, yellow tail flounder (*Pleuronectes ferruginens*) was consistently associated with a certain depth, keeping the same bathymetric range in early spring and summer, in spite of changes in water temperature.

However, as suggested by Murawski and Finn (1988), associations with depth may hide preferences for other physical factors, such as temperature, salinity or sediment type. Indeed, the association between young-of-the-year hake and muddy bottom, for example the Great Mud Bank in the Bay of Biscay, is well known (Casey and Periero, 1995; Quero and Vayne,

1997; Petitgas, 1998). Thus, the fact that young hake were found between 60 and 180 m in the Bay of Biscay, which coincides with the bathymetric location of the Great Mud Bank, is not surprising. Associations with depth may also be related to the distribution of prey, a factor which was not taken into account here. However, the eight species considered here are all generalist feeders, feeding on different species of crustaceans, molluscs and fish (Whitehead *et al.*, 1986). In this case, abundance or distribution of preys might have little influence on the distribution of the studied species. Given that environmental preferences were not studied during the reproductive period, we can be confident that associations found here were not linked to spawning habitats.

In the Introduction, three different hypotheses were put forward for explaining variations in species spreading areas: the influence of abundance fluctuations (density-dependent effects), changes in environmental conditions (density-independent effects), or both. For the first two hypotheses, as both mechanisms interact and influence distributions, we tried to determine if any one was dominating, and if so which one, in the survey area. With regard to the first hypothesis, our results showed that abundance fluctuations affected spreading area for only three groups: blue whiting juveniles and adult red gurnard in the whole area, and lesser-spotted dogfish in the Bay of Biscay. Following the IFD theory, positive relationships between abundance and spreading area are expected. If density-dependent effects had occurred, relationships between abundance and spreading area would have been asymptotic, reflecting an increase in the occupied area when abundance rises, and tailing off when all suitable habitats, or the whole study area, were occupied. This asymptotic relationship might be expected to be more visible for species groups with a wide range of abundance levels. In terms of absolute abundance levels, it is not clear what to expect. Although individuals might contract to the most suitable habitat at low population sizes, and spread when abundance increases, the abundance level at which a relationship might be most visible will depend on the sizes of suitable habitats. For adult red gurnard, the spreading area increased until fish abundance reached a certain level (2.5 millions of individuals for red gurnard in the Bay of Biscay, 80 millions in the Celtic Sea). At this level, all suitable habitats might have been occupied. Similar observations were made for lesser-spotted dogfish in the Celtic Sea, but at a higher absolute level of abundance. Swain and Sinclair (1994) identified the same pattern for the spatial distribution of cod in the Southern Gulf of Saint Lawrence. These authors also showed that, as cod abundance rose, the local density of individuals increased faster in

marginal habitats than in the habitat considered as the most suitable (i.e. preferred conditions at low abundance).

For blue whiting juveniles, the relationship between abundance and spreading area appeared to be linear for lower population densities ($<2.10^9$ individuals) but no clear levelling out occurred (Fig. 8c,f). An asymptotic relationship between blue whiting juvenile abundance and its spatial spreading might be clearer with a few more years of data. Blue whiting juveniles are the most abundant group among those tested and the one which displayed the strongest variations in abundance. However, no such effects were observed for the adult group. Yet, adults were distributed over a wider area than juveniles, so maybe the density threshold, above which intraspecific competition occurs, was never reached.

However, to conclude that these three species whose distributions were affected by abundance fluctuations follow an ideal free distribution, we still have to examine their fitness, e.g. body condition. Indeed, if habitat selection follows an ideal free distribution, fish should keep the same level of fitness between habitats, even if abundance fluctuates (Morris, 1989). Examination of the spatial variation of fitness such as growth rate or condition factor would be necessary to confirm the IFD hypothesis.

For all other groups, no significant relationships were found between abundance and spatial spreading, implying that an increase in the number of individuals had no influence on the area occupied by those species groups. Yet, those groups displayed strong variations in abundance. Two hypotheses can be put forward to explain this lack of relationship. First, abundances were too low to allow us to observe density-dependent effects. In this case the most suitable habitat was not saturated, and density may increase without leading to intraspecific competition. This is likely to be true for hake and whiting which are at historic low levels (ICES, 2006a,b). Second, spatial spreading is independent of abundance because abundance has already reached the carrying capacity of all suitable habitats, i.e. individuals are not able to spread any further. This second hypothesis might explain observations made for poor cod, which is a non-target species. It may also be the case for lesser-spotted dogfish in the Celtic Sea, where abundances were on average five times greater than the ones observed in the Bay of Biscay. In the southern Gulf of Saint Lawrence, Swain and Morin (1996) also found no correlation between the abundance of the American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) and its spatial distribution: despite five-fold variations in abundance, the area containing 95 % of the population of plaice did not expand. Given the

high average catch rate, the authors arrived at the same conclusion that plaice abundance had already reached the level at which all suitable habitats were occupied.

The case of pouting is more difficult to understand. No stock assessment is carried out for this stock in the study area but French landings appear to have been constant since 1974 at a level of 6-8 thousand tons (Quéro and Vayne, 1997). However, the observed distribution of pouting individuals may not be very accurate. Indeed, pouting is well known to live in schools. It has also the propensity to live on wrecks and rocky bottoms, making it difficult to be well sampled with a bottom trawl. Hence bottom trawl catches may not give a good reflection of the distribution of pouting individuals.

Results obtained here indicated that relationships between abundance and spreading area did not depend on absolute abundances. Density dependant effects were expected to be more visible for species which encompassed significant abundance variations, including low abundance levels. Instead, results indicate that the relationship could be species dependent and thus might be determined by the life history strategy of each species.

According to Shepherd and Litvak (2004), significant relationships between abundance and spreading area should not be considered as proof of density-dependent habitat selection. They suggest that both abundance and spreading area may be correlated to environmental factors. However, density-dependent habitat selection implied by distributional patterns could also be the result of other processes (Morris, 1989). Bearing this in mind, we also tested the hypothesis that the effect of physical factors is dominant, and investigated the effect of changing environmental conditions on fish distributions. No clear evidence was found for any influence of environmental conditions on the spatial distributions of the studied species groups. Inter-annual variations in bottom temperature or salinity recorded during the survey period did not seem to have had measurable effects on fish distributions, at least in autumn when the survey occurred. However, it seems unlikely that stronger effects would have been found at other times of the year. Although strong thermal and haline seasonal variations are visible in the first 50 m in the Bay of Biscay and Celtic Sea ($\Delta T=12^{\circ}\text{C}$ and $\Delta S=3$ for the Bay of Biscay, Puillat *et al.*, 2004), conditions are rather steady over different seasons below that depth ($\Delta T=2^{\circ}\text{C}$ and $\Delta S<0.5$ at 80 m). As most of the individuals of the species studied here live mainly below 80 m, seasonal variations might be expected to have limited influence on their spatial distribution.

Inter-annual variations in environmental conditions were found to influence neither spatial spreading nor habitat selection by individuals. But again, the strongest variations were

recorded for areas shallower than 80 m, where only a few individuals of the studied species groups occurred. Only pouting juveniles and whiting juveniles were primarily found shallower than 100m, but as these fish are usually found in estuaries (Riley *et al.*, 1981; Quéro and Vayne, 1997) we did not expect to observe strong effects of changing environmental conditions on these populations. Furthermore, fluctuations in temperature or salinity values observed in our study area were relatively minor compared to some other ecosystems, such as the Gulf of Saint Lawrence where this kind of study has been made several times (e.g. Perry and Smith, 1994; Swain and Morin, 1996; Swain and Benoît, 2006), and where large fluctuations in bottom temperature have been observed.

Concerning environmental effects, in this study we focussed only on a small part of the geographic distribution of species, mostly the central part. Environmental impacts might have been stronger if we had to look at the edges of their geographic distribution area, where individuals are known to be more sensitive to physical changes (Brunel and Boucher, 2006).

The method used here to test the null hypothesis of a random distribution of individuals among habitats presents several advantages. First, it is suitable for the stratified sampling design of the survey. Its nonparametric nature is also advantageous as there is no need for environmental variables or catches to have a normal distribution. However, the method has a major drawback: the randomisation test used to assess the significance of the association between fish distribution and habitat breaks down when a species has low occurrence and high aggregation in the sampling hauls. Indeed, for species with aggregated spatial distributions, most observed individuals will be caught in few hauls. This causes a D_{max} equal to or larger than the observed value, and the null hypothesis of a random distribution of catches will be accepted or rejected arbitrarily. In general, we found that, when a single haul represented more than 40 % of the total catch, and when the occurrence of the species was below 40 %, the null hypothesis was accepted in 95 % of the cases. Consequently, catches for these species will be considered to be randomly distributed among available (sampled) habitats, although in reality they might have clear preference for specific environmental conditions. This problem occurred for pouting. Pouting individuals were found within a narrow depth range of 15 to 185 m, but significant associations with depth were determined only for a few years. With its particular life style, especially its aggregative behaviour, pouting clearly highlights the limitations of this method. To some extent, similar considerations apply to whiting and red gurnard juveniles in the Bay of Biscay in some years, when occurrence was low and catches heterogeneous.

Conclusion

Selected demersal species demonstrated preferences for specific habitats in the Bay of Biscay and Celtic Sea, especially for specific depth ranges. Nevertheless, little evidence was found to corroborate the Ideal Free Distribution theory, i.e. that individuals concentrate in optimal habitats at low abundance and spread to less suitable habitats when abundance increases. Out of the seven studied species, only three (blue whiting, red gurnard and the lesser-spotted dogfish) had their spatial distributions affected by abundance variations. Preferences for environmental conditions were neither affected by density-dependent effects, nor by density-independent effects. Variations in temperature and salinity which occurred in the study area during the 15-year study period seemed to be too small to have had any measurable impacts on fish distributions, in terms of the selected conditions. Thus, the question of which of density-dependent or environmental effects has the strongest impact on fish distributions is difficult with regard to our results, and is in all cases species dependent.

Although individuals were able to cope with the range of observed environmental changes, it might be interesting to investigate whether growth or recruitment were affected. Further work is necessary to investigate if conclusions drawn here for the Bay of Biscay and Celtic Sea also hold in other areas, for example the Mediterranean Sea.

Acknowledgments

The authors thank the participants of the EVHOE survey for collecting and sharing the data. We also thank John Cotter for improving the English of the manuscript, and five anonymous reviewers for their useful comments on the manuscript. This study received financial support from the French Agence Nationale pour la Recherche (ANR) project Chaloupe. Cécile Persohn was funded by a scholarship granted by the Pays de la Loire.

References

- Alvarez, P., Motos, L., Uriarte, A., and Egana, J. (2001) Spatial and temporal distribution of European hake, *Merluccius merluccius* (L.), eggs and larvae in relation to hydrographical conditions in the Bay of Biscay. *Fish. Res.* **50**: 111-128.
- Aubin-Ottonheimer, G. (1985) The megrim (*Lepidorhombus whiffiagonis*). Study of the Celtic Sea stock. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* **49**: 205-214.

- Bailey, R.S. (1982) The population biology of blue whiting in the North Atlantic. *Adv. Mar. Biol.*, **19**: 257-355.
- Baron, J. (1985) Les triglides (teleosteens, Scorpaeniformes) de la baie de Douarnenez. 2. La reproduction de : *Eutrigla gurnardus*, *Trigla lucerna*, *Trigloporus lastoviza* et *Aspitrigla cuculus*. *Cybium* **9**: 255-281. (In French).
- Blanchard, F. and Vandermeirsch, F. (2005). Warming and exponential abundance increase of the subtropical fish *Capros aper* in the Bay of Biscay (1973-2002). *C. R. Biol.* **328**: 505-509.
- Blanchard, J.L., Mills, C., Jennings, S., Fox, C.J., Rackham, B.D., Eastwood, P.D. and O'Brien, C.M. (2005) Distribution-abundance relationships for North Sea Atlantic cod (*Gadus morhua*): observation versus theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **62**: 2001-2009.
- Brunel, T., and Boucher, J. (2006) Pattern of recruitment variability in the geographical range of the exploited northeast Atlantic fish species. *J. Sea Res.* **55**: 156-168.
- Casey, J. and Periero, J. (1995) European hake (*Merluccius merluccius*) in the North-East Atlantic. In: *Hake: Biology, fisheries and markets*. J. Alheit and T.J. Pitcher (eds) London: Chapman and Hall, pp.125-147.
- Cohen, D.M., Inada, T., Iwamoto T. and Scialabba N. (1990). FAO species catalogue. Vol. 10. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. *FAO Fish. Synop.* No. **10**: 442 pp.
- Cooper, A. (1983) The reproductive biology of poor-cod, *Trisopterus minutus* L., whiting, *Merlangius merlangus* L., and Norway pout, *Trisopterus esmarkii* Nilsson, off the West coast of Scotland. *J. Fish Biol.* **22**: 317-334.
- D'Amours, D. (1993) The distribution of cod (*Gadus morhua*) in relation to temperature and oxygen level in the Gulf of St. Lawrence. *Fish. Oceanogr.* **2**: 24-29.

- Ellis, J.R. and Shackley, S.E. (1997) The reproductive biology of *Scyliorhinus canicula* in the Bristol Channel, U.K. *J. Fish Biol.* **51**: 361-372.
- Fretwell, S.D. and Lucas, H.L. (1970) On the territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.* **19**: 16-36.
- Hinz, H., Bergmann, M., Shucksmith, R., Kaiser, M.J. and Rogers, S.I. (2006) Habitat association of plaice, sole, and lemon sole in the English Channel. *ICES J. Mar. Sci.* **63**: 912-927.
- ICES (2006a) Report of the ICES Advisory Committee on Fishery Management, Advisory Committee on the Marine Environment and Advisory Committee on Ecosystems, 2006. *ICES Advice No. 5*: 271pp.
- ICES (2006b) Report of the ICES Advisory Committee on Fishery Management, Advisory Committee on the Marine Environment and Advisory Committee on Ecosystems, 2006. *ICES Advice No. 7*: 113pp.
- ICES (2006c). Report of the ICES Advisory Committee on Fishery Management, Advisory Committee on the Marine Environment and Advisory Committee on Ecosystems, 2006. *ICES Advice No. 9*: 255pp.
- ICES (2006d) Report of the Working Group on Elasmobranch Fishes (WGEF). *ICES C.M. 2006/ACFM:31*, 291pp.
- Ivory, P., Jeal, F., and Nolan, C.P. (2001) Age determination, growth and reproduction in the lesser-spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula* (L.). *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* **35**: 89-106.
- Levitus, S., Antonov, J.I., Boyer, T.P. and Stephens, C. (2000) Warming of the world ocean. *Science* **287**: 2225-2229.
- Lough, R. G., Page, C. V., Potter, D. C., Auditore, P. J., Bolz, G. R., Neilson, J. D. and Perry, R. I. (1989) Ecology and distribution of juvenile cod and haddock in relation to sediment type and bottom currents on eastern Georges Bank. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **56**: 1–12.

- MacCall, A.D. (1990) *Dynamic Geography of Marine Fish Population*. Seattle: University of Washington Press, 153 pp.
- Mahé, J. C. and Poulard, J.C. (2005) Spatial distribution and abundance trends of main Elasmobranches species in the Bay of Biscay and the Celtic Sea from bottom trawl surveys. *ICES C.M. 2005/N:04*, 27pp.
- Maravelias, C.D., Tsitsika, E.V. and Papaconstantinou, C. (2007) Seasonal dynamics, environmental preferences and habitat selection of John Dory (*Zeus faber*). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **72**: 703-710.
- Merayo, C.R. (1996) Reproduction and fecundity of the bib *Trisopterus luscus* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Gadidae) in the central region of the Cantabrian Sea (northern Spain). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **12**: 17-29.
- Mittelbach, G.G. (2002) Fish foraging and habitat choice: a theoretical perspective. In: *Handbook of fish biology and fisheries*. P.J.B. Hart and J.D. Reynolds (eds) Malden: Blackwell Science Ltd, pp. 251-266.
- Morris, D.W. (1989) Density-dependent habitat selection: testing the theory with fitness data. *Evol. Ecol.* **3**: 80-94.
- Murawski, S.A. and Finn, J.T. (1988) Biological bases for mixed-species fisheries: Species co-distribution in relation to environmental and biotic variables. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45**: 1720-1735.
- Perry, R.I. and Smith, S.J. (1994) Identifying Habitat Associations of Marine Fishes Using Survey Data: An Application to the Northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **51**: 589-602.
- Petitgas, P. (1998) Biomass-dependent dynamics of fish spatial distributions characterized by geostatistical aggregation curves. *ICES J. Mar. Sci.* **55**: 443-453.

- Planque, B., Beillois, P., Jégou, A.M., Lazure, P., Petitgas, P. and Puillat, I. (2003) Large-scale hydroclimatic variability in the Bay of Biscay: the 1990s in the context of interdecadal changes. *ICES Mar. Sci. Symp.* **219**: 61-70.
- Poulard, J.C. and Blanchard, F. (2005) The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.* **62**: 1436-1443.
- Puillat, I., Lazure, P., Jégou, A.M., Lampert, L. and Miller, P.I. (2004) Hydrographical variability on the French continental shelf in the Bay of Biscay, during the 1990s. *Cont. Shelf Res.* **24**: 1143-1163.
- Quéro, J.C. and Vayne, J.J. (1997). *Marine fish of French fisheries*. Lausanne: Delachaux & Niestlé SA, 304 pp. (In French).
- Quéro, J.C., Du Buit, M.H. and Vayne, J.J. (1998) The records of tropical fishes and the warming of the European Atlantic waters. *Oceanol. Acta.* **21**: 345-351.
- Riley, J.D., Symonds, D.J. and Woolner, L. (1981) On the factor influencing the dispersion of 0-group demersal fish in coastal waters. *Rapp. P. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **178**: 223-228.
- Rodriguez-Cabello, C, Sanchez, F, Fernandez, A, and Olaso, I. (2004) Is the lesser spotted dogfish (*Scyliorhinus canicula*) population from the Cantabrian Sea a unique stock? *Fish. Res.* **69**: 57-71.
- Rose, G.A. (2005) On distributional responses of North Atlantic fish to climate change. *ICES J. Mar. Sci.* **62**: 1360-1374.
- Scott, J.S. (1982) Depth, Temperature and Salinity Preferences of Common Fishes of the Scotian Shelf. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* **3**: 29-39.

- Shepherd, T.D. and Litvak, M.K. (2004) Density-dependent habitat selection and the ideal free distribution in marine fish spatial dynamics: considerations and cautions. *Fish Fish.* **5**: 141-152.
- Smith, S.J., Perry, R.I. and Fanning, L.P. (1991) Relationships between water mass characteristics and estimates of fish population abundance from trawl surveys. *Environ. Monit. Assess.* **17**: 227-245.
- Swain, D.P. (1999) Changes in the distribution of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St Lawrence -- effects of environmental change or change in environmental preferences? *Fish. Oceanogr.* **8**: 1-17.
- Swain, D.P. and Benoît, H.P. (2006) Change in habitat associations and geographic distribution of thorny skate (*Amblyraja radiata*) in the southern Gulf of St Lawrence: density-dependent habitat selection or response to environmental change? *Fish. Oceanogr.* **15**: 166-182.
- Swain, D.P. and Morin, R. (1996) Relationships between geographic distribution and abundance of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**: 106-119.
- Swain, D.P. and Sinclair, A.F. (1994) Fish distribution and catchability: what is the appropriate measure of distribution? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **51**: 1046-1054.
- Swain, D. P., Chouinard, G. A., Morin, R. and 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.
- Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.L., Hureau, J.C., Nielsen, J., and Tortonese E. (1986) *Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean*. Paris: UNESCO, 1473 pp.

Wuillez, M., Poulard, J.C., Rivoirard, J., Petitgas, P. and Bez, N. (2007) Indices for capturing spatial patterns and their evolution in time, with application to European hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.* **64**: 537-550.

Zheng, X., Pierce, G.J., and Reid, D.G. (2001) Spatial patterns of whiting abundance in Scottish waters and relationships with environmental variables. *Fish. Res.* **50**: 259-270.

2.2. Comment s'organisent les communautés démersales en fonction des conditions environnementales ?

Contexte et problématique

Comme nous l'avons vu précédemment, les populations démersales présentent des affinités plus ou moins marquées pour certaines conditions environnementales. Ces préférences d'habitat déterminent la distribution spatiale des populations, et, à plus grande échelle, structurent l'ensemble de la communauté démersale (Gaertner *et al.*, 1999).

La méthode utilisée dans la section précédente pour établir les préférences d'habitat des populations sélectionnées (fonctions de répartition des individus) ne permet pas de prendre en compte les assemblages d'espèces. Or, il est important de considérer ces assemblages afin de comprendre les dynamiques de distributions temporelle et spatiale des populations (Lévêque, 1995 ; Souissi *et al.*, 2001). Nous avons donc cherché à savoir comment se situent les populations sélectionnées précédemment au sein des communautés démersales du golfe de Gascogne et de mer Celtique, et comment sont structurées ces communautés en fonction des facteurs environnementaux. Pour cela, nous nous sommes posés les questions suivantes : (i) Quels sont les assemblages d'espèces démersales dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique ? (ii) Comment ont évolué ces assemblages au cours de la dernière décennie ? (iii) Comment sont structurées les communautés démersales en fonction des variables environnementales et quelles sont les variables les plus influentes ?

Pour répondre à ces questions, des analyses canoniques de correspondance (ACC) ont été utilisées. Dans un premier temps la variabilité temporelle des communautés démersales du golfe de Gascogne et de mer Celtique a été étudiée. Nous en avons déduit des « profils » de distribution spatiale en fonction des années et nous avons tenté d'expliquer ces profils à l'aide de variables environnementales.

Nous l'avons vu plus tôt, la profondeur semble jouer un rôle important dans le choix de l'habitat, alors que température et salinité semblent plutôt être des facteurs secondaires. L'analyse multivariée permettra ici de confirmer ou d'infirmer les

résultats obtenus précédemment, bien qu'il soit attendu que l'effet structurant de la profondeur soit conforté par cette étude. L'analyse multivariée permet également d'élargir les résultats précédents en testant l'effet de variable qualitative, telle que la nature du sédiment, sur la distribution spatiale des espèces.

Matériel & méthode

Collecte et traitement des données

Les données biologiques utilisées pour cette étude sont les mêmes que celles utilisées dans la section précédente. Elles sont issues de la campagne d'observation halieutique EVHOE. La zone échantillonnée par cette campagne, la période et le plan d'échantillonnage, le matériel utilisé et les données récoltées sont décrits dans la section 3 du chapitre 1.

Pour chaque station échantillonnée, le nombre d'individus capturés par espèce, la température et la salinité au fond (moyenne des 4 dernières mesures du profil CTD, voir section 2.1), la profondeur et les coordonnées géographiques ont été relevés.

Seules les principales espèces de poissons présentes dans les captures ont été retenues pour cette étude. Les espèces rares (occurrence < 5% des traits) ou peu abondantes (abondance < 0,01% de l'abondance totale) ont été éliminées. De plus, les poissons pélagiques étant mal échantillonnés lors de ce type de campagnes d'évaluation utilisant un chalut de fond (Massé, 1996), les espèces strictement pélagiques ont été exclues de l'étude. Les espèces de poissons retenues pour cette étude sont listées dans le tableau 2.2.1.

Pour les espèces sur lesquelles nous nous étions focalisés lors de l'étude à l'échelle des populations (section 2.1), la séparation entre les « juvéniles », *i.e.* individus de moins d'un an, et les « adultes » a été conservée. En effet, l'étude précédente a montré que les préférences pour certaines conditions environnementales n'étaient pas les mêmes pour juvéniles et adultes, il était donc intéressant de garder cette séparation afin de voir si les résultats obtenus précédemment étaient confirmés ici.

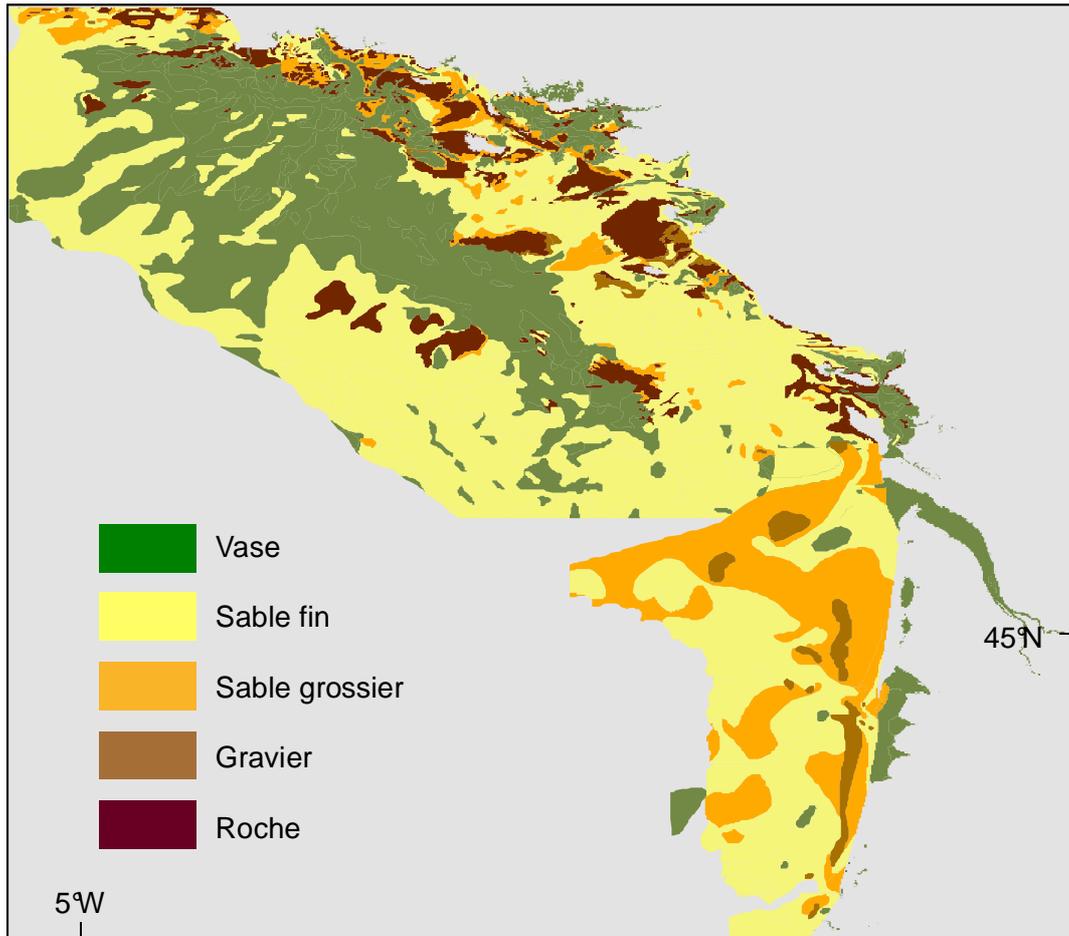


Figure 2.2.1. Nature du substrat dans le golfe de Gascogne, de la frontière espagnole à la pointe bretonne (carte J.M. Bouchet, Ifremer).

Pour le golfe de Gascogne, nous avons à notre disposition une carte géologique de la nature du substrat (fig. 2.2.1). Pour chaque station échantillonnée dans cette zone, le substrat a été classé selon l'une des quatre modalités suivantes : vase, sable fin, sable grossier, gravier, qui correspondent à la fraction de sédiment majoritairement présente à chacune de ces stations. Les zones rocheuses (rares dans le golfe de Gascogne), ne sont pas échantillonnées lors de la campagne EVHOE. Pour la mer Celtique ce type de carte géologique n'était pas disponible.

Analyse des données

Pour chaque zone, les corrélations entre le nombre d'espèces de poisson capturées par station d'échantillonnage (après élimination des espèces rares et peu abondantes) et les variables environnementales (quantitatives) ont été estimées à l'aide d'un test de corrélation de Pearson. Ces études de corrélations ont été

réalisées pour toute la zone d'étude, golfe de Gascogne et mer Celtique groupés, afin d'élargir la gamme de conditions environnementales observées.

Après élimination des espèces indésirables, un tableau de contingence, ou matrice « espèce », a été réalisé pour chacune des zones. Dans ces tableaux figure pour chaque station d'échantillonnage (en ligne) le nombre d'individus capturé par espèce (en colonnes), et ce pour toutes les années de campagne. Pour chaque zone une matrice « environnement » a été créée ; elle contient pour chaque station d'échantillonnage la profondeur, la température de fond, la salinité de fond, la latitude et, pour le golfe de Gascogne seulement, le type de substrat.

Les relations entre communauté démersale et variables environnementales ont été étudiées par une ACC (ter Braak, 1986). Cette méthode permet d'analyser les relations linéaires entre composition spécifique (variable expliquée ou dépendante, contenue dans la matrice « espèce ») et variables environnementales (variables explicatrices, contenues dans la matrice « environnement »), et de caractériser la part de variance (ou inertie) de la composition spécifique expliquée par les variables environnementales.

Une sélection a été opérée sur les variables environnementales disponibles afin de ne conserver que les variables qui ont un impact significatif sur la variabilité de la composition spécifique, c'est à dire celles qui expliquent une part significative de la variance de la matrice « espèce ». Pour cela, les variables de la matrice « environnement » sont testées une à une : une première variable est sélectionnée et la part d'inertie de la matrice « espèce » expliquée par cette variable, R^2 , est calculée ; puis la significativité de ce R^2 est testée grâce à un test par permutation (permutation aléatoire des lignes de la matrice « environnement », $H_0 : R^2 \text{ calculé sur la matrice originale} \leq R^2 \text{ calculé sur la matrice permutée aléatoirement}$, 999 permutations) ; une deuxième variable est sélectionnée, et la significativité de la contribution additionnelle (r^2) de cette variable est testée également (permutation aléatoire des lignes de la matrice « environnement », $H_0 : r^2=0$, 999 permutations) ; le test s'arrête lorsque la probabilité d'augmenter R^2 est inférieur à 0,1. Ce test étant dépendant de l'ordre dans laquelle les variables sont testées, toutes les combinaisons ont été vérifiées.

Dans un premier temps, une ACC globale a été réalisée sur l'ensemble des données, toutes années confondues, afin d'analyser des relations entre composition

spécifique et variables environnementales. Puis nous avons cherché à savoir si la composition spécifique avait évolué au cours du temps ; une ACC a donc été réalisée sur la matrice « espèce » en considérant le temps comme variable explicatrice (années en variables binaires). Enfin une ACC a été réalisée pour chaque « pattern temporel » ainsi obtenu, afin d'observer la variabilité spatiale de la composition spécifique. Pour chaque ACC, la significativité de la relation canonique entre les matrices (c.à.d. la significativité de la part d'inertie expliquée – R^2) a été évalué grâce à un test par permutations (permutation aléatoire des lignes de la matrice « environnement », H_0 : R^2 calculé sur la matrice originale \leq R^2 calculé sur la matrice permutée aléatoirement, 999 permutations). De même, la significativité des axes canoniques (les axes canoniques sont-ils une bonne représentation linéaire des variables explicatrices ?) et celles des variables explicatrices (ces variables expliquent-elles une part significative de l'inertie de la composition spécifique ?) ont été testées par permutation (permutation aléatoire des lignes de la matrice « environnement », H_0 : R^2 calculé sur la matrice originale \leq R^2 calculé sur la matrice permutée aléatoirement, 999 permutations)

Résultats

Sélection des espèces et des variables explicatrices

Au total, 61 espèces démersales ont été retenues, dont 42 espèces en mer Celtique et 50 dans le golfe de Gascogne (Tableau 2.2.1). Néanmoins, le nombre d'espèces par station était en moyenne plus élevé en mer Celtique (19 ± 4 espèces par site contre 16 ± 4 dans le golfe de Gascogne).

Tableau 2.2.1. Principales espèces démersales échantillonnées dans le golfe de Gascogne (GG) et/ou la mer Celtique (MC) durant la campagne EVHOE entre 1992 et 2006.

Code	Nom de l'espèce	Nom vernaculaire	GG	MC
AMMOTOB	<i>Ammodytes tobianus</i>	Lançon équille	X	
ARGESIL	<i>Argentina silus</i>	Grande argentine	X	X
ARGESPH	<i>Argentina sphyraena</i>	Petite argentine	X	X
ARNOIMP	<i>Arnoglossus imperialis</i>	Arnoglosse impérial	X	X
ARNOLAT	<i>Arnoglossus laterna</i>	Arnoglosse lanterne	X	X
ASPIJUV	<i>Aspitrigla cuculus</i> juvénile	Grondin rouge juvénile	X	X
ASPIADU	<i>Aspitrigla cuculus</i> adulte	Grondin rouge adulte	X	X
BALICAP	<i>Balistes capriscus</i>	Baliste gris	X	
BOOPBOO	<i>Boops boops</i>	Bogue	X	
BUGLLUT	<i>Buglossidium luteum</i>	Petite sole jaune	X	
CALMLYR	<i>Callionymus lyra</i>	Dragonnet lyre	X	X
CALMMAC	<i>Callionymus maculatus</i>	Dragonnet tacheté	X	X
CAPOAPE	<i>Capros aper</i>	Sangler	X	X
CEPOMAC	<i>Cepola macrophthalma</i>	Cépole commune	X	
CONGCON	<i>Conger conger</i>	Congre d'Europe	X	
DICELAB	<i>Dicentrarchus labrax</i>	Bar européen	X	
DICOCUN	<i>Dicologlossa cuneata</i>	Céteau	X	
ECITVIP	<i>Echiichthys vipera</i>	Petite vive	X	
ENCHCIM	<i>Enchelyopus cimbrius</i>	Motelle à quatre barbillons	X	X
EUTRGUR	<i>Eutrigla gurnardus</i>	Grondin gris	X	X
GADUMOR	<i>Gadus morhua</i>	Morue de l'Atlantique		X
GALUMEL	<i>Galeus melastomus</i>	Chien espagnol	X	
GLYPCYN	<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	Plie cynoglosse		X
HELIDAC	<i>Helicolenus dactylopterus</i> <i>dactylopterus</i>	Sébaste chèvre	X	X
HIPGPLA	<i>Hippoglossoides platessoides</i>	Balai de l'Atlantique		X
HYPEIMM	<i>Hyperoplus immaculatus</i>	Lançon jolivet	X	
LEPIADU	<i>Lepidorhombus whiffiagonis</i> adulte	Cardine franche adulte	X	X
LEPIBOS	<i>Lepidorhombus boscii</i>	Cardine à quatre taches	X	X
LESUFRI	<i>Lesueurigobius friesii</i>	Gobie de Fries	X	
LEUCNAE	<i>Leucoraja naevus</i>	Raie fleurie	X	X

Chapitre 2. Impact de l'environnement sur la distribution des poissons

Code	Nom de l'espèce	Nom vernaculaire	GG	MC
LIMDLIM	<i>Limanda limanda</i>	Limande		X
LIZARAM	<i>Liza aurata</i>	Mulet doré	X	
LOPHBUD	<i>Lophius budegassa</i>	Baudroie rousse	X	X
LOPHPIS	<i>Lophius piscatorius</i>	Baudroie commune	X	X
MELAAEG	<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	Eglefin		X
MERLADU	<i>Merluccius merluccius</i> adulte	Merlu européen adulte	X	X
MERLJUV	<i>Merluccius merluccius</i> juvénile	Merlu européen juvénile	X	X
MERNADU	<i>Merlangius merlangus</i> adulte	Merlan adulte	X	X
MERNJUV	<i>Merlangius merlangus</i> juvénile	Merlan juvénile	X	X
MICMADU	<i>Micromesistius poutassou</i> adulte	Merlan bleu adulte	X	X
MICMJUV	<i>Micromesistius poutassou</i> juvénile	Merlan bleu juvénile	X	X
MICTKIT	<i>Microstomus kitt</i>	Limande sole		X
MICUVAR	<i>Microchirus variegatus</i>	Sole perdrix	X	X
MULLSUR	<i>Mullus surmuletus</i>	Rouget barbet de roche	X	X
MUSTAST	<i>Mustelus asterias</i>	Emissole tachetée		X
PAGEACA	<i>Pagellus acarne</i>	Pageot acarne	X	
PHYIBLE	<i>Phycis blennoides</i>	Phycis de fond	X	X
PLEUPLA	<i>Pleuronectes platessa</i>	Plie commune		X
POMOMIN	<i>Pomatoschistus minutus</i>	Gobie buhotte	X	
RAJAMON	<i>Raja montagui</i>	Raie douce		X
SCYOCAN	<i>Scyliorhinus canicula</i>	Petite roussette	X	X
SOLESOL	<i>Solea solea</i>	Sole commune	X	X
SPONCAN	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	Daurade grise	X	
SQUAACA	<i>Squalus acanthias</i>	Aiguillat commun		X
TMINADU	<i>Trisopterus minutus</i> adulte	Petit tacaud adulte	X	X
TMINJUV	<i>Trisopterus minutus</i> juvénile	Petit tacaud juvénile	X	X
TRAHDRA	<i>Trachinus draco</i>	Grande vive	X	
TRISADU	<i>Trisopterus luscus</i> adulte	Tacaud commun adulte	X	
TRISESM	<i>Trisopterus esmarkii</i>	Tacaud norvégien		X
TRISJUV	<i>Trisopterus luscus</i> juvénile	Tacaud commun juvénile	X	
ZEUSFAB	<i>Zeus faber</i>	Saint Pierre	X	X

Tableau 2.2.2. *P*-values du test de sélection des variables pour chacune des variables environnementales disponibles dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique.

Variable	Golfe de Gascogne	Mer Celtique
Profondeur	0,001	0,004
Température fond	0,035	0,046
Salinité fond	0,140	0,436
Latitude	0,011	0,001
Substrat	0,046	-

Le test de sélection des variables environnementales a permis d'éliminer la salinité de fond (P -value > 0,1), cette variable n'expliquant pas une part significative de l'inertie de la matrice des espèces (Tableau 2.2.2). Les variables environnementales utilisées pour la suite de l'étude sont donc la température de fond, la profondeur, la latitude et le type de substrat (pour le golfe de Gascogne seulement). Ces variables expliquent une part significative de l'inertie de la matrice des espèces (P -value < 0,05), elles jouent donc un rôle dans l'explication de la variabilité spatiale de la composition spécifique.

Tableau 2.2.3. Analyses Canoniques des Correspondances : part d'inertie (%) expliquée pour chaque zone par le premier et le deuxième axe canonique, et par les variables environnementales (Temp. : température de fond, Prof. : profondeur, Lat. : latitude de la station échantillonnée, Subst. : substrat, cette dernière variable représente la totalité de l'inertie expliquée par les variables vase, sable fin, sable grossier et graviers). La significativité des axes et des variables est indiquée par l'ordre de grandeur de la P -value telle que *** $P \leq 0.001$, ** $0.001 < P \leq 0.01$, * $0.01 < P \leq 0.05$, • $P > 0.05$

Zone	Axe 1	Axe 2	Temp.	Prof.	Lat.	Subst.	Tot. variables explicatives
G. Gascogne	7,3 ***	2,5 ***	6,9 ***	1,9 ***	1,3 ***	2,3 ***	12,4
M. Celtique	10,7 ***	3,9 ***	4,4 ***	6,8 ***	4,8 ***	-	16,0

Les résultats des ACC globales, réalisées sur l'ensemble des matrices « espèce » pour le golfe de Gascogne et la mer Celtique sont visibles dans le tableau 2.2.3 et sur la figure 2.2.2. Pour ces deux ACC les variables environnementales expliquent une part significative de l'inertie de la matrice « espèce » (P -value < 0,001), et les deux premiers axes sont significatifs (tableau 2.2.3). Dans le golfe de Gascogne, les variables environnementales testées

expliquent 12,4 % de l'inertie de la composition spécifique ; la température explique la plus grande part de cette inertie (tableau 2.2.3), c'est donc la variable la plus structurante. En mer Celtique 16 % de l'inertie de la matrice « espèce » sont expliquées par les variables environnementales, malgré l'absence de données sur le substrat. Dans cette zone la profondeur semble avoir le plus d'impact sur la composition spécifique.

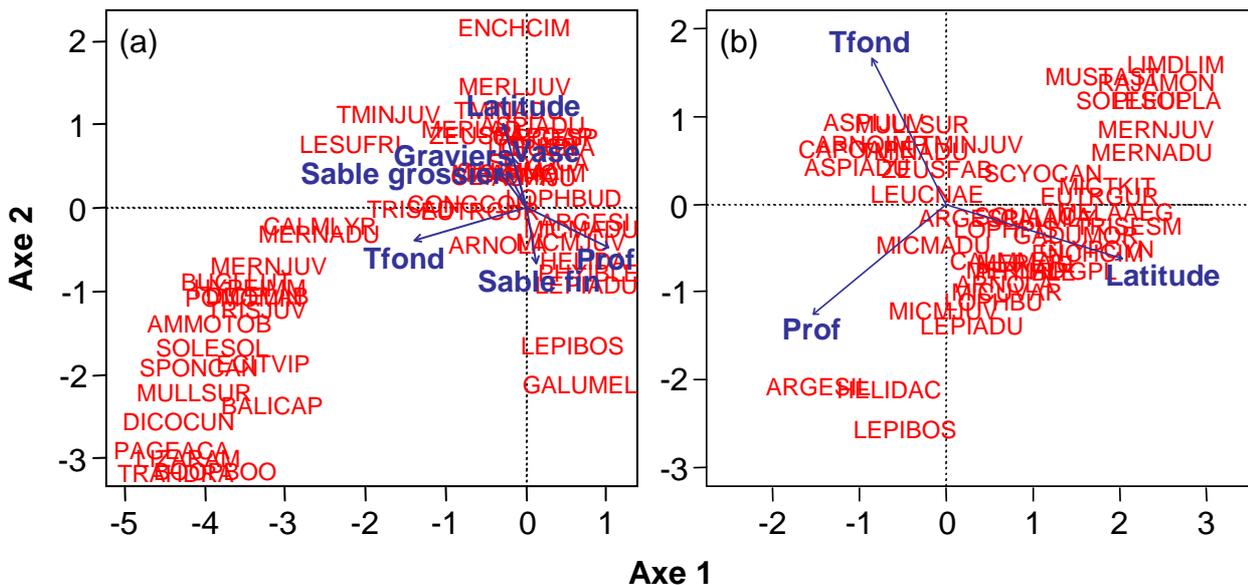


Fig. 2.2.2. Résultats des ACC projetés sur les deux premiers axes canoniques pour (a) le golfe de Gascogne et (b) la mer Celtique : relation entre la distribution des espèces et les variables environnementales, température de fond (Tfond), profondeur (Prof), latitude, et substrat. La distance du X^2 est conservée entre les espèces. Les espèces sont représentées par leur code taxonomique (c.f. tableau 2.2.1)

Pour le golfe de Gascogne l'axe 1 est positivement corrélé à la température et négativement corrélé à profondeur, tandis que la latitude est liée à l'axe 2. Le contraire est observé en mer Celtique où l'axe 1 est plus fortement corrélé à la latitude et l'axe 2 à la température et à la profondeur.

Dans le golfe de Gascogne un groupe d'espèces composé des vives (deux espèces), de la bogue, du pageot acarne, de la daurade grise, du mullet doré, du baliste gris, du rouget barbet, des lançons équille et jolivet, du dragonnet lyre, du gobie buhotte, de la sole, de la petite sole jaune, du céteau, ainsi que du tacaud commun et du merlan (juvéniles et adultes) semble inféodé aux plus hautes températures. Un autre groupe composé des cardines, de la phycis de fond, du chien espagnol, du sébaste chèvre, de la grande argentine et du merlan bleu (juvéniles et

adultes) se situe du côté des grandes profondeurs. On remarque également les affinités de la motelle à quatre barbillons et des juvéniles de merlu pour les hautes latitudes, la latitude étant elle-même corrélée à la variable « vase ». En mer Celtique les groupes sont moins distincts. On remarque toutefois quelques espèces groupées au niveau des sites présentant les plus fortes températures et une latitude élevée, comme la raie douce, l'émissole tachetée, la limande, la plie, la sole et le merlan (juvéniles et adultes). Un autre groupe, constitué du grondin rouge (juvéniles et adultes), du rouget barbet, de l'arnoglosse impérial, du sanglier, du saint-pierre et des juvéniles de petit tacaud sont présents au niveau des plus fortes températures. De même, la grande argentine, le sébaste chèvre, les cardines et les juvéniles de merlan bleu sont associés aux grandes profondeurs.

Ces représentations globales de la composition spécifique présentent l'inconvénient de mélanger variabilité spatiale et variabilité temporelle. Pour la suite de l'étude nous avons donc cherché à séparer ces deux types de variabilité.

Variation temporelle du nombre d'espèce par station et de la composition spécifique

Durant la période d'étude, le nombre moyen d'espèces capturées par station a varié de façon plus importante dans le golfe de Gascogne ($SD=2,1$) qu'en mer Celtique ($SD=0,8$; voir fig. 2.2.3). Si en mer Celtique ces variations ne montrent pas de tendance particulière, le nombre d'espèces par station semble avoir augmenté au fil du temps dans le golfe de Gascogne (pente de la droite de régression positive et significativement différente de zéro, P -value = 0,03).

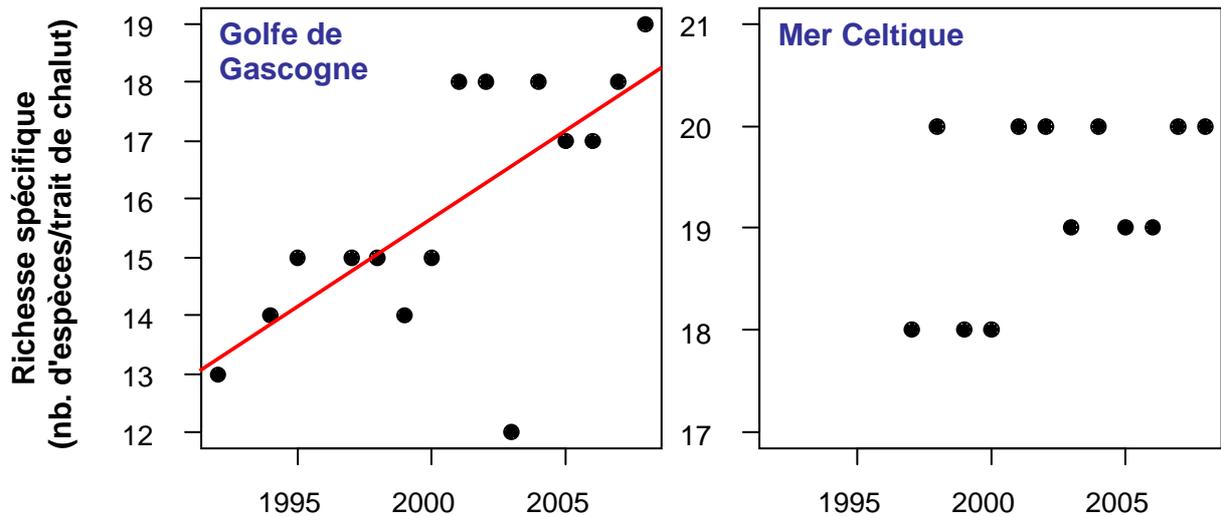


Figure 2.2.3. Variation temporelle de la richesse spécifique (moyennes annuelles) dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique. Une droite de régression ($y=ax+b$) est représenté sur le graphique quand la pente de cette droite est significativement différente de zéro (P -value < 0,05)

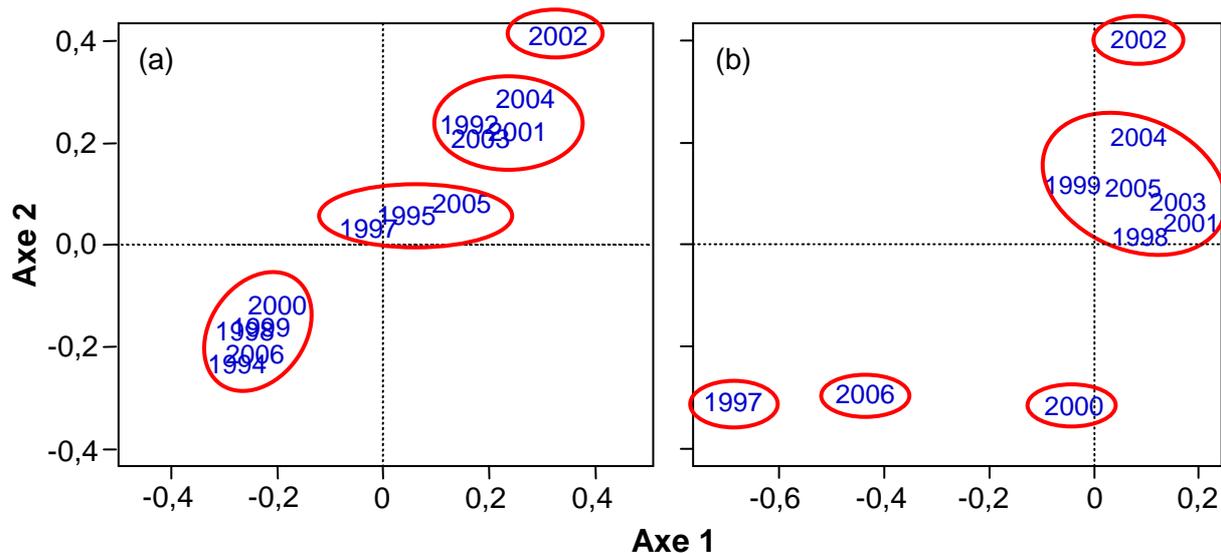


Figure 2.2.4. Évolution temporelle de la composition spécifique dans le golfe de Gascogne (a) et la mer Celtique (b) représenté par ACC.

Le temps explique 8,95 % de l'inertie totale de la composition spécifique dans le golfe de Gascogne, et 9,80 % de cette inertie en mer Celtique. La relation canonique entre les deux matrices est significative dans les deux zones (P -value<0,001). Pour les deux analyses, seuls les deux premiers axes canoniques sont significatifs (P -value<0,05). Ces deux axes représentent à eux seuls 6,96 % et 7,64 % de l'inertie totale de la composition spécifique dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique

respectivement. Les plans d'ordination des ACC (fig. 2.2.4) ne montrent pas de tendance particulière : les années ne sont pas ordonnées de manière chronologique sur le graphique. Sur ces graphiques, des groupes d'année(s) se distinguent, chacun de ces groupes étant composé d'année(s) dont la composition spécifique est proche. Pour le golfe de Gascogne (fig. 2.2.4a), quatre groupes se détachent :

- Le groupe 1 est constitué des années 1994, 1998, 1999, 2000, 2006 : ces années se distinguent par d'importantes captures de juvéniles de merlan bleu. Ces cinq années, entre 250 000 et 450 000 juvéniles de merlan bleu ont été capturés quand les autres années les captures sont inférieures à 100 000 individus.
- Le groupe 2 est formé par les années 1995, 1997 et 2005 : ces trois années se situent au centre du graphique, ce sont donc elles qui expliquent le moins d'inertie. Elles présentent un profil « moyen », sans espèces particulièrement abondantes ou absentes.
- Le groupe 3 est constitué des années 1992, 2001, 2003, 2004 : le profil de ces quatre années n'est pas très différent de celui du groupe 2, néanmoins l'abondance des arnoglosses (deux espèces) et de la bogue, et les faibles captures de cépole leur permet de se détacher légèrement.
- Le groupe 4 correspond à l'année 2002, qui, seule, se distingue des autres années par les fortes abondances de petite argentine (2002 est la seule année où plus de 10 000 individus ont été capturés), de juvéniles de grondin rouge (en moyenne sept fois plus que les autres années), de petite vive, de cardine à quatre taches et des lottes (deux espèces).

En Mer Celtique (fig. 2.2.4b), les groupes d'année(s) qui se distinguent sont sensiblement différents, même si, comme dans le golfe de Gascogne, 2002 constitue ici aussi un groupe à part. Cinq groupes se distinguent ici :

- Le groupe 5 est constitué de la seule année 1997 : cette année se caractérise par de fortes abondances en argentines (deux fois plus que les autres années pour *Argentina spp.*) et par de très faibles captures de grondin gris, de roussette et de saint-pierre (3,5 fois moins que les autres années). C'est également la seule année où aucune émissole tachetée n'a été capturée.
- Le groupe 6 correspond à l'année 2006, année où les captures de sanglier sont faibles (18 000 individus contre plus de 35 000 les autres années). A l'inverse, les captures de merlan sont maximales en 2006 (quatre fois plus de juvéniles et six

fois plus d'adultes que les autres années), ainsi que les captures de tacaud norvégien (10 fois plus en moyenne).

- Le groupe 7 est représenté par l'année 2000 qui se distingue par d'importantes captures d'argentines (huit fois plus que les autres années pour les deux espèces confondues) et de sanglier. A l'inverse, les captures de plies sont cinq fois moindres que les autres années.
- Le groupe 8 est constitué des années 1998, 1999, 2001, 2003, 2004, 2005. Tout comme les années du groupe 2 dans le golfe de Gascogne, il s'agit des années « centrales » qui participent le moins à l'analyse et entre lesquelles la composition spécifique varie peu.
- Le groupe 9 correspond à l'année 2002. Contrairement au groupe 4 dans le golfe de Gascogne, en mer Celtique l'année 2002 se distingue par d'importantes captures de dragonnets (deux espèces), de plie cynoglosse, de sébaste chèvre et d'églefin (quatre fois plus d'individus en moyenne).

Les groupes ainsi formés constituent différents « profils » de composition spécifique. Pour la suite de l'étude les années d'un même groupe ont été regroupées et une ACC a été réalisé pour chaque groupe afin de séparer la variabilité temporelle de la variabilité spatiale.

Evolution spatiale de la composition spécifique et relations avec les variables environnementales

Des corrélations significatives entre le nombre d'espèces capturées par station et les variables environnementales ont pu être observées (fig. 2.2.5). Le nombre d'espèces par station semble faiblement corrélé à la profondeur dans les 200 premiers mètres (coefficient de Pearson = 0,202 ; P -value < 0,001). Par contre, au-delà de 200 m le nombre d'espèces capturées par trait de chalut chute fortement avec la profondeur (coefficient de Pearson = -0,774 ; P -value < 0,001). En revanche, ce nombre augmente sensiblement avec la latitude (coefficient de Pearson = 0,532; P -value < 0,001). Le nombre d'espèces par station semble décroître avec la température, mais le coefficient de corrélation de Pearson reste faible (-0,339; P -value < 0,001) et la pente de la droite de régression n'est pas significative (P -value > 0,05). Enfin, le nombre d'espèces capturées par station ne semble pas corrélé à la salinité (coefficient de Pearson = -0,044; P -value = 0,091).

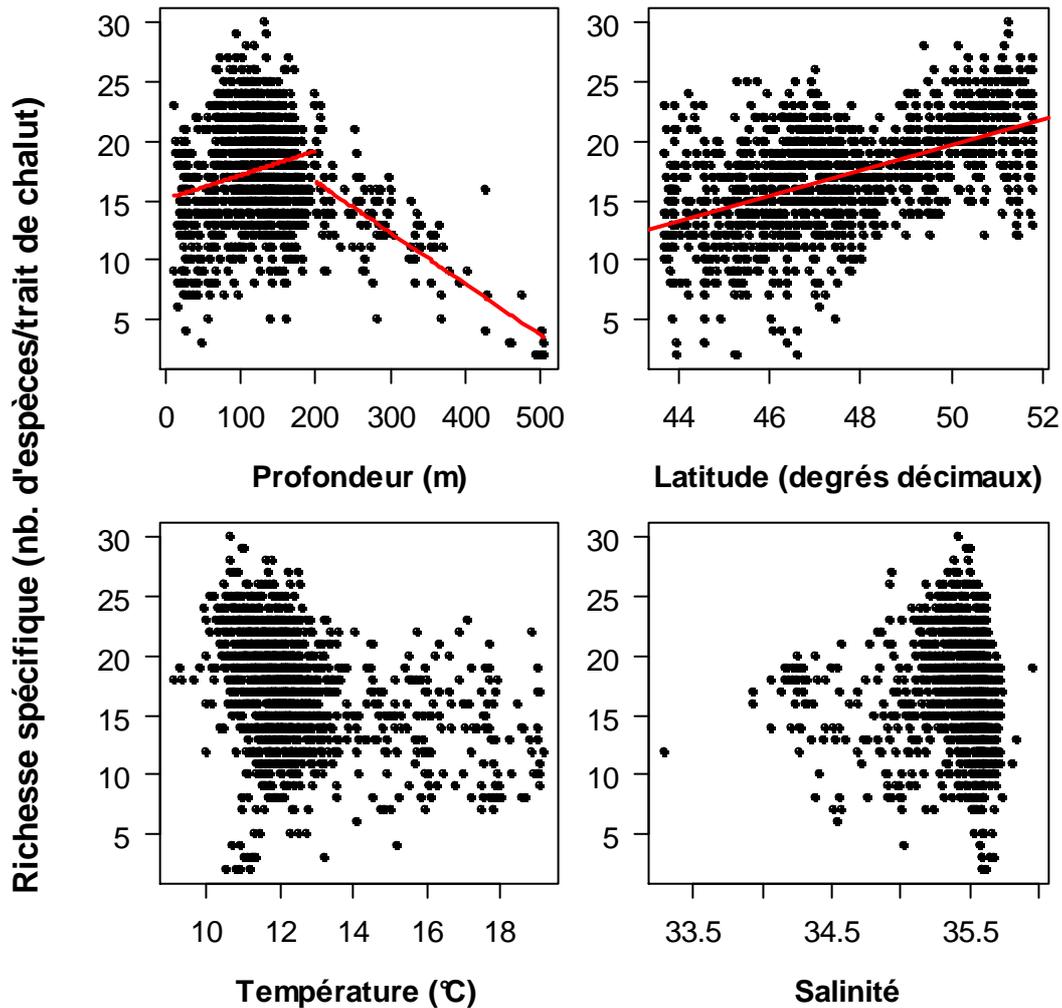


Figure 2.2.5. Relations entre richesse spécifique et variables environnementales dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique. Une droite de régression ($y=ax+b$) est représentée sur le graphique quand la pente de cette droite est significativement différente de zéro (P -value $<0,05$).

Les résultats des ACC par groupe sont visibles sur les figures 2.2.6 et 2.2.7, et dans le tableau 2.2.4. Pour toutes les ACC réalisées, la part d'inertie de la composition spécifique expliquée par les variables environnementales est significative (P -value $<0,001$). Pour huit des neuf ACC, les deux premiers axes canoniques sont significatifs (P -value $<0,05$), tandis que pour le groupe 6 seul le premier axe est significatif (Tableau 2.2.4). La part d'inertie de la composition spécifique expliquée par les variables environnementales varie entre 15 et 37 % d'un groupe à l'autre.

Dans le golfe de Gascogne (groupes 1 à 4), la température semble être l'élément le plus structurant : c'est la variable environnementale qui explique la plus grande

part d'inertie de la composition spécifique (tableau 2.2.4). Viennent ensuite les sédiments, la profondeur et la latitude, à l'exception de l'ACC du groupe 4 qui place la profondeur en deuxième position. Il faut toutefois noter que pour les groupes 2 et 4 les variables « substrats » ne sont pas significatives. En mer Celtique (groupes 5 à 9), la latitude semble jouer un rôle plus important dans la variabilité spatiale de la composition spécifique. Pour le groupe 6 (année 2006) c'est même la seule variable qui explique une part significative de l'inertie de la composition spécifique.

Tableau 2.2.4. Analyses Canoniques des Correspondances : part d'inertie (%) expliquée pour chaque groupe par le premier et le deuxième axe canonique, et par les variables environnementales (Temp. : température de fond, Prof. : profondeur, Lat. : latitude de la station échantillonnée, Subs. : substrats, cette dernière variable représente la totalité de l'inertie expliquée par les variables vase, sable fin, sable grossier et graviers). La significativité des axes et des variables est indiquée par l'ordre de grandeur de la *P*-value telle que *** $P \leq 0.001$, ** $0.001 < P \leq 0.01$, * $0.01 < P \leq 0.05$, • $P > 0.05$

	Groupe	Nb. d'années	Axe 1	Axe 2	Temp.	Prof.	Lat.	Subs.	Tot variables explicatrices
G.Gascogne	1	5	9,9 ***	3,8 *	9,6 ***	2,8 **	2,4 ***	4,1 **	18,9 ***
	2	3	8,4 ***	2,7 *	7,7 ***	2,3 **	1,5 *	3,7 •	15,1 ***
	3	4	8,8 ***	2,6 *	5,5 ***	2,0 **	1,0 *	3,7 **	16,2 ***
	4	2	12,5 ***	8,0 **	10,9 ***	8,8 ***	3,2 *	4,0 •	26,9 ***
M.Celtique	5	1	11,6 **	8,0 *	6,5 **	7,0 **	7,6 **	-	21,0 ***
	6	1	14,1 ***	3,4 •	4,3 •	3,1 •	11,8 ***	-	19,0 ***
	7	1	27,9 ***	8,8 **	17,0 ***	15,3 ***	5,2 *	-	37,4 ***
	8	6	11,9 ***	3,2 ***	4,6 ***	7,4 ***	4,6 ***	-	16,7 ***
	9	1	12,8 ***	7,7 **	8,6 ***	6,7 ***	7,7 ***	-	23,0 ***

Dans le golfe de Gascogne, le premier axe canonique est positivement corrélé à la température et négativement corrélé à la profondeur. La latitude est positivement corrélée à l'axe 2 sauf pour le groupe 4 (année 2002) où la relation est négative et moins marquée. Dans le golfe la sédimentologie est fortement liée à la latitude, les sédiments vaseux étant situé plutôt au nord de la zone et les sables fins au sud (fig. 2.2.6). En mer Celtique, les corrélations entre axes canoniques et variables environnementales sont plus variables d'un groupe à l'autre. La température est plutôt corrélée à l'axe 2, mais cette corrélation est tantôt positive (groupe 5 et 6) tantôt négative (groupes 7 et 9). Latitude et profondeur sont ici plutôt corrélées à

l'axe 1, mais, de même que pour la température, le signe de la corrélation est variable (fig. 2.2.7).

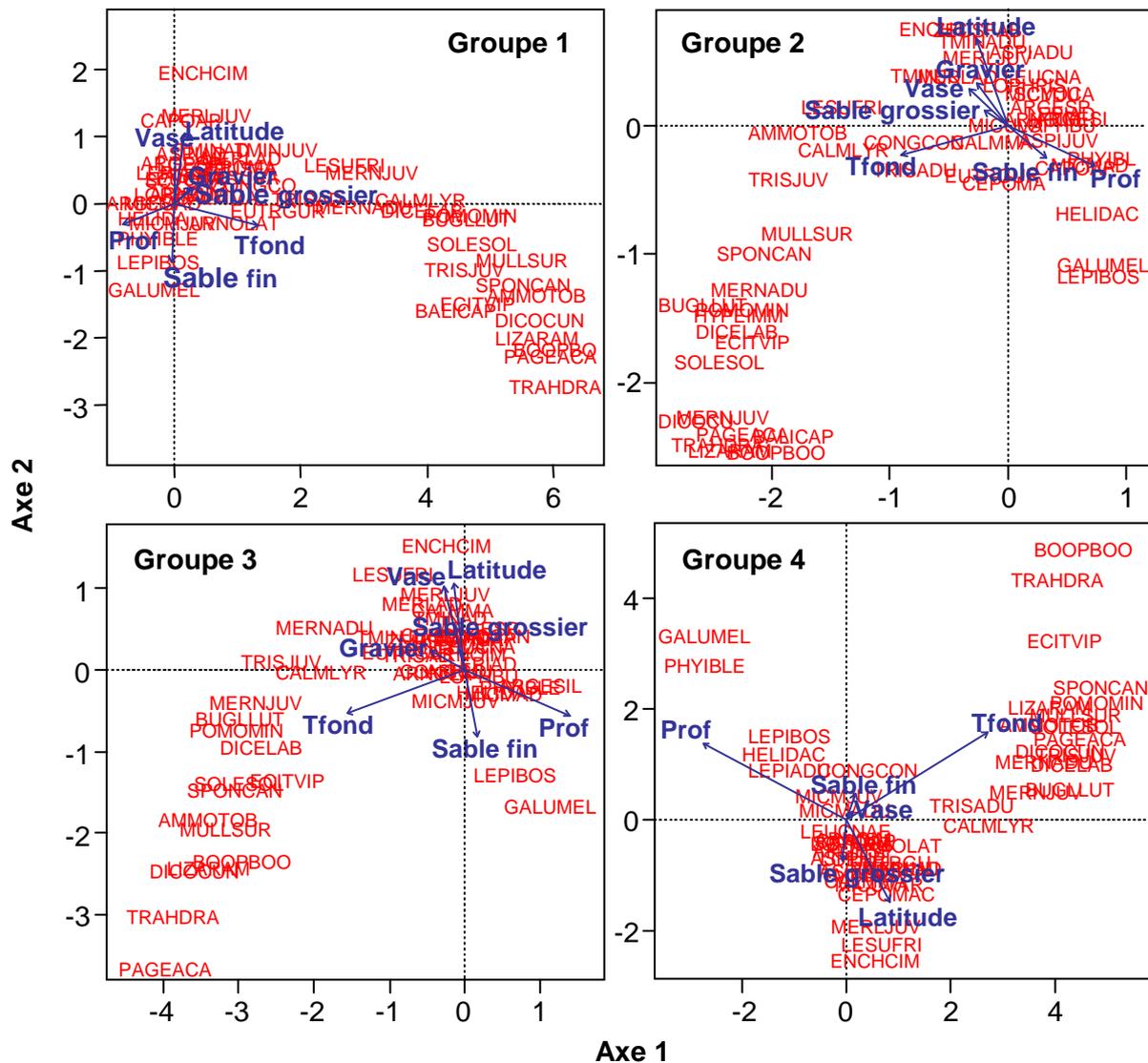


Fig. 2.2.6. Golfe de Gascogne. Résultats des ACC projetés sur les deux premiers axes canoniques : relation entre la distribution des espèces et les variables environnementales température de fond (Tfond), profondeur (Prof), latitude, et nature du fond. La distance du X² est conservée entre les espèces. Les espèces sont représentées par leur code taxonomique (c.f. tableau 2.2.1)

Parmi les espèces du golfe de Gascogne, il est possible de distinguer plusieurs ensembles (fig.2.2.6) :

- des espèces côtières à affinité chaude telles que le pageot acarne, la daurade grise, les vives (deux espèces), le baliste gris, la bogue, le mullet doré, le rouget barbet, le lançon équille, le bar, le gobie buhotte, le dragonnet lyre, le

céteau, la sole, la petite sole jaune, ainsi que le merlan (adultes et juvéniles) et les juvéniles de tacaud commun

- des espèces des accores à affinité froide comme le chien espagnol, la phycis de fond, le sébaste chèvre et les cardines (deux espèces)
- des espèces septentrionales et/ou liées à un substrat vaseux comme la motelle à quatre barbillons ou le gobie de Fries ou les juvéniles de merlu

Les autres espèces se situent au centre de la représentation graphique et contribuent moins à l'inertie des tableaux, ce qui signifie soit qu'elles se situent au centre des gradients environnementaux, soit qu'elles se distribuent sur une large gamme de valeurs concernant les variables environnementales étudiées.

En mer Celtique, les ensembles d'espèces sont moins associés aux variables environnementales que dans le golfe de Gascogne (fig. 2.2.7). Néanmoins, on peut remarquer :

- un groupe inféodé aux latitudes élevées, constitué de la plie cynoglosse et du balai de l'Atlantique, de l'églefin, du tacaud norvégien et de la morue
- des espèces côtières, situées dans des régions plus septentrionales et moins chaudes telles que la raie douce, le saint-pierre, le grondin gris, la motelle à quatre barbillons, la sole, la limande, la plie, le merlan (adultes et juvéniles), les juvéniles de petit tacaud
- des espèces d'affinité chaude comme l'émissole tachetée, le rouget barbet, le sanglier et l'arnoglosse impériale
- des espèces des plus grandes profondeurs telles que les cardines (deux espèces), la grande argentine, le sébaste chèvre, et, dans une moindre mesure, le merlan bleu (adultes et juvéniles)

Les autres espèces ne participent que faiblement à l'inertie des tableaux.

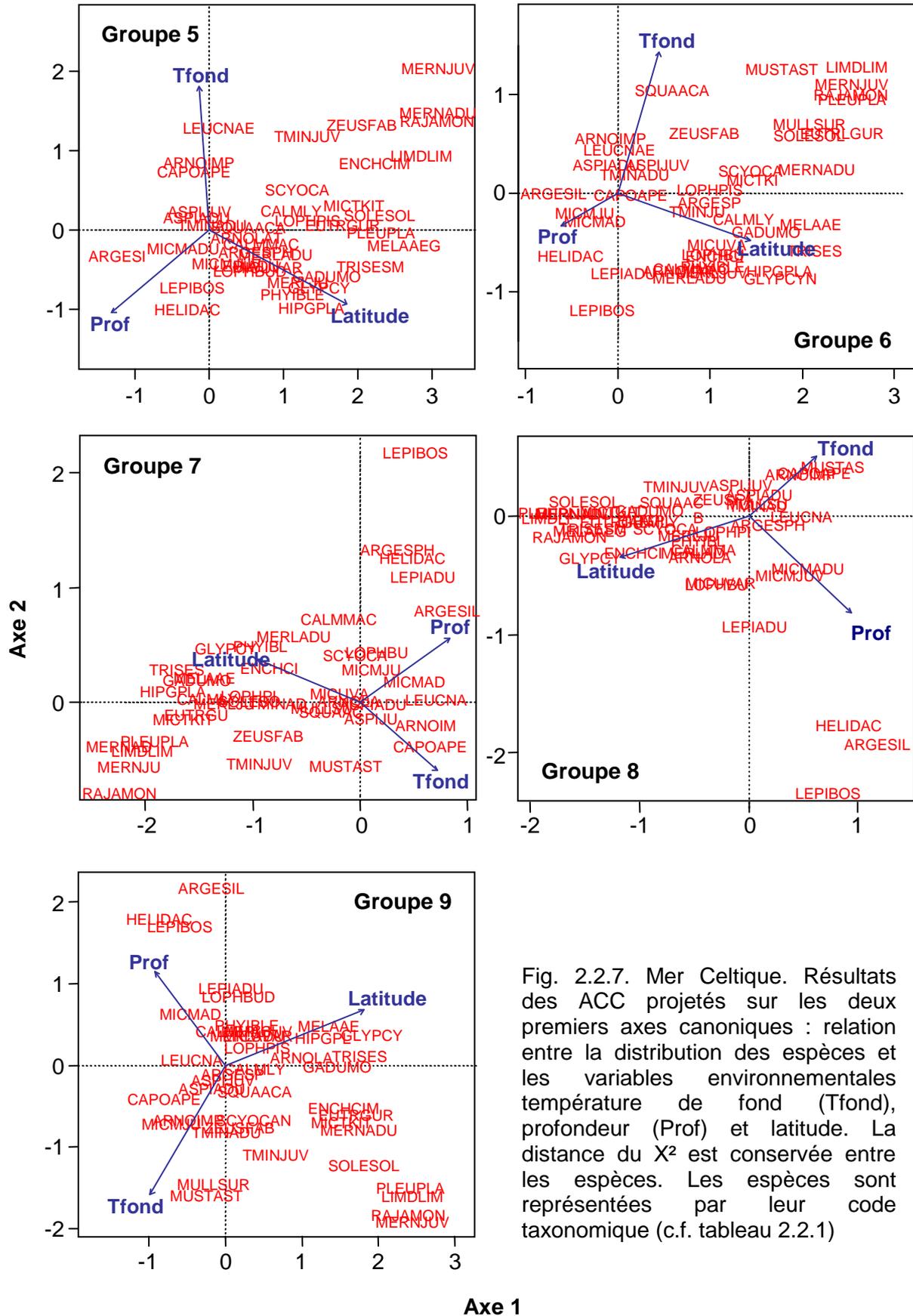


Fig. 2.2.7. Mer Celtique. Résultats des ACC projetés sur les deux premiers axes canoniques : relation entre la distribution des espèces et les variables environnementales température de fond (Tfond), profondeur (Prof) et latitude. La distance du X^2 est conservée entre les espèces. Les espèces sont représentées par leur code taxonomique (c.f. tableau 2.2.1)

Discussion

Dans cette étude deux zones contiguës ont été étudiées. Malgré cette proximité géographique, des différences dans la composition spécifique des assemblages de poissons sont visibles (tableau 2.2.1). Le nombre d'espèces capturées par station est plus grand dans le golfe de Gascogne. Ce nombre d'espèces par station a été calculé en éliminant les espèces rares (occurrence < 5% des traits) ou peu abondantes (abondance < 0,01% de l'abondance totale). Ce n'est donc pas à proprement parler la richesse spécifique. Néanmoins, si l'on considère ce nombre d'espèces par station comme la « richesse en espèces abondantes », l'on constate que cet indice de diversité est très dépendant de l'échantillonnage. Le nombre moyen de traits de chalut réalisé dans les deux zones est à peu près le même, mais la mer Celtique couvre une surface 2,5 fois plus importante que le golfe de Gascogne. Ainsi, cette hétérogénéité d'échantillonnage est peut-être en partie responsable du fait que le nombre d'espèces capturées en mer Celtique est moindre. De même, la diminution du nombre d'espèces avec la profondeur observée ici est probablement due au fait que la pente continentale est moins bien échantillonnée que le plateau, et que la densité des individus diminue avec la profondeur (Blanchard, 2001).

La richesse spécifique est également sensible à la qualité de l'identification des espèces lors de l'échantillonnage. En effet, l'expérience du personnel chargé de l'identification des poissons varie d'une année sur l'autre. Certaines années la présence d'un taxonomiste expert en détermination peut contribuer à augmenter le nombre d'espèces observées. Néanmoins cela risque plutôt d'avoir un impact sur les espèces rares, plus difficile à différencier que les autres par des « non-experts ». Ces espèces rares ayant été éliminées de cette analyse, nos résultats ne devraient pas être très sensibles à ce type de biais.

La structure des communautés démersales observées dans le golfe de Gascogne et la mer du Nord présente une variabilité spatiale et temporelle. La distribution des espèces démersales a changé au cours du temps dans les deux zones, mais il ne se dégage pas de tendance univoque. En effet, les groupes d'année(s) identifiés, présentant des distributions spatiales similaires, ne rassemblent pas les années chronologiquement. Ces changements de composition spécifique ne témoignent

donc pas d'une évolution temporelle. De plus, ces changements ne s'expliquent pas par les variations interannuelles de température. En effet, 1999 et 2005, qui sont les années les plus froides dans le golfe de Gascogne (en faisant la moyenne sur toutes les strates) ne sont pas dans le même groupe. Autrement dit, ces deux années ne sont pas proches en terme de distribution spatiale des espèces. De même, 2003 et 2006, qui sont les années les plus chaudes (toujours dans le golfe) sont également classées dans deux groupes différents.

Si les résultats obtenus par pattern temporel présentent quelques différences avec l'analyse réalisée sur l'ensemble des données, les deux analyses conduisent aux mêmes conclusions quant à l'organisation des communautés de poissons démersaux du golfe de Gascogne et de mer Celtique. Dans le golfe de Gascogne, la distribution spatiale des espèces est fortement liée au gradient thermo-bathymétrique côte-large, puis à un gradient latitudinal. Ainsi dans cette zone, la composition spécifique change significativement lorsque l'on se déplace d'est en ouest, ou du nord au sud. Cette variabilité côte-large de la distribution spatiale des espèces démersales est fréquemment observée (e.g. Methratta & Link, 2006 dans le golfe du Maine, Gaertner *et al.*, 1999 dans le golfe du Lion, Lecchini *et al.*, 2003 dans le Pacifique). En mer Celtique, la distribution des espèces par rapport aux variables environnementales est plus complexe. Les variables sélectionnées sont moins fortement corrélées aux deux premiers axes canoniques que dans le golfe de Gascogne. Chaque axe représente une combinaison linéaire des paramètres qui expliquent la variabilité spatiale de la distribution. Si les variables environnementales choisies dans cette étude sont peu corrélées aux axes canoniques, cela signifie que la distribution spatiale de la communauté démersale de mer Celtique peut également s'expliquer par d'autres variables, non prises en compte ici. Souissi *et al.* (2001), qui ont étudié la distribution spatiale de la communauté démersale avec les données de l'année 1990 pour l'ensemble de la zone Gascogne-Celtique tirent approximativement les mêmes conclusions : pour ces auteurs la communauté démersale du golfe de Gascogne est principalement structurée par la bathymétrie, alors qu'en mer Celtique les espèces se répartissent de façon différente. Par contre, leurs résultats ne permettent pas de déterminer les facteurs structurant la communauté du plateau celtique.

La méthode utilisée ici nous a permis de rajouter dans l'analyse la nature du substrat comme variable explicatrice. Les résultats obtenus pour le golfe de Gascogne montrent que celle-ci joue également un rôle dans l'organisation de la communauté mais qu'il n'est pas prépondérant. Néanmoins, Serrano *et al.* (2008) observent que la relation poisson-sédiment peut être indirecte. En effet, ces auteurs montrent que la distribution de la communauté démersale est corrélée à la distribution de la faune benthique, elle-même fortement liée à la nature du substrat et à la profondeur. La distribution spatiale des espèces peut donc être due à la combinaison d'effets biotiques et abiotiques.

Cette étude met également en évidence le faible effet de la salinité sur la distribution spatiale et temporelle des communautés, ce qui confirme les résultats obtenus à l'échelle des populations dans la section 2.1.

Concernant les espèces auxquelles nous nous étions intéressés dans la section précédente, les résultats obtenus confirment tout d'abord les préférences du merlan et du tacaud (notamment les juvéniles) pour les zones côtières, caractérisées par de faibles profondeurs et des températures plus élevées. Ces préférences n'avaient pas pu être significativement établies pour le tacaud par la méthode utilisée dans la section 2.1, et nous avons émis l'hypothèse que ceci était dû aux contraintes inhérentes à la construction de CDF (voir section 2.1). Les résultats obtenus à l'aide des ACC semblent confirmer cette hypothèse, puisque les tacauds sont ici systématiquement associés aux stations côtières. Les analyses multivariées confirment également les résultats obtenus précédemment pour le merlan bleu et le grondin rouge qui sélectionnaient des gammes de conditions environnementales très variables d'une année sur l'autre. Ces deux espèces se retrouvent ici presque systématiquement au milieu de la représentation graphique des ACC, et ne se positionnent pas clairement sur un gradient environnemental. La préférence des cardines franches adultes pour les grandes profondeurs est confirmée ici, de même que les préférences du petit tacaud et de la roussette pour des conditions intermédiaires.

Les analyses réalisées ici ne permettent pas de mettre en évidence des associations prédateurs-proies entre les espèces. Par exemple, sur les représentations graphiques des ACC (fig. 2.2.6 et 2.2.7), la présence de merlu ne semble pas corrélée à la présence de merlan, de merlan bleu ou de tacaud, qui

compte pourtant parmi ses principales proies (Guichet, 1995 ; Du Buit, 1996). D'après leurs résultats obtenus pour la distribution spatiale des communautés de poissons démersaux sur le Scotian Shelf, Mahon & Smith (1989) affirment que cette distribution est plus fortement influencée par l'environnement physique que par les interactions entre espèces d'une même communauté. Cet aspect ne peut néanmoins pas être confirmé sans une vérification préalable des interactions entre communauté démersale et compartiment benthique. En effet les principales espèces de nos analyses ne sont pas exclusivement piscivores et certaines, comme le tacaud commun, se nourrissent principalement d'invertébrés benthiques.

2.3. Conclusions et perspectives

Les résultats présentés dans ce chapitre auront permis de répondre à quelques-unes des questions posées en introduction. Tout d'abord, si la température joue un rôle important dans la distribution des communautés démersales, les espèces du golfe de Gascogne et de mer Celtique semblent tout de même posséder pour ce facteur une gamme de tolérance plus large que les variations observées sur la période d'étude. En effet, les variations de température enregistrées en automne ne semblent pas avoir un impact direct sur la distribution spatiale des populations ou des communautés étudiées. La salinité n'a aucun impact sur la distribution des espèces, ni à l'échelle des populations, ni à l'échelle des communautés. Profondeur, latitude et nature du substrat jouent également un rôle structurant sur la distribution des communautés, mais ces variables peuvent être corrélées à d'autres paramètres tels que la présence de proies. L'étude à l'échelle des populations (section 2.1) a également mis en évidence l'impact des effets densité-dépendants sur la distribution des espèces. Ces effets sont donc à prendre en compte lorsque l'on cherche à comprendre les relations entre les espèces et leur environnement.

Il serait intéressant de compléter cette étude par une analyse de la distribution spatiale du benthos. En effet, nombreuses sont les espèces démersales ou benthiques qui se nourrissent de crustacés, d'annélides ou de mollusques benthiques. La distribution du benthos, comme l'environnement, est peut-être aussi un élément structurant de la distribution des espèces de poissons. De même, il pourrait être intéressant de faire une distinction entre les espèces du plateau et les

espèces du haut de la pente continentale. Comme le souligne Gaertner *et al.* (1999), une approche multicompartiments peut s'avérer utile dans la mesure où les espèces ne subissent pas toutes de la même manière l'influence de l'environnement.

Chapitre 3.

L'otolithe comme indicateur des impacts environnementaux sur les poissons

Les otolithes sont de petites structures calcaires présentes dans l'oreille interne des Téléostéens (poisson osseux). Chaque individu possède trois paires d'otolithes, mais ce sont les plus volumineux, les sagittae, qui sont les plus étudiés. Majoritairement constitués d'aragonite et d'une matrice protéique (Degens *et al.*, 1969), les otolithes jouent un rôle dans l'équilibre, l'orientation et la perception des sons (Campana & Neilson, 1985 ; Tuset *et al.*, 2008). Mais pour les scientifiques, les otolithes constituent surtout une importante source d'information sur la biologie et l'écologie des poissons (Popper *et al.*, 2005).

En effet, les otolithes apparaissent très tôt dans le développement larvaire des Téléostéens, et croissent durant toute leur vie (Campana & Thorrold, 2001). Leur composition étant essentiellement minérale, leur formation va dépendre des conditions environnementales dans lesquelles les poissons résident, mais également de l'état physiologique du poisson. Les variations de concentration en minéraux (comme par exemple l'aragonite ou le strontium) permettent ainsi d'obtenir des informations utiles à la compréhension de la dynamique des populations (Campana & Neilson, 1985 ; Tuset *et al.*, 2008). Par exemple, la croissance de l'otolithe diffère selon la saison : en été, la croissance est rapide et un anneau épais et opaque se forme, tandis qu'en hiver la croissance est plus limitée et une couche hyaline plus fine se dépose. Cette alternance d'anneaux opaques et hyalins permet d'estimer l'âge individuel des poissons d'un échantillon, et, par inférence, la structure en âge d'une population (Panfili *et al.*, 2002). Nous reviendrons sur cette application dans la deuxième section de ce chapitre.

Les otolithes agissent donc comme de véritables « enregistreurs biologiques » et peuvent nous apprendre beaucoup sur les traits d'histoire de vie du poisson, mais aussi sur milieu dans lequel le poisson a évolué (Begg *et al.*, 2005). Dans le cadre de notre étude, il était intéressant d'observer d'éventuels effets environnementaux sur les otolithes, afin de déterminer si les propriétés de l'otolithe pouvaient être impactées par l'environnement. Pour cela, nous nous sommes penchés sur les relations entre le poids de l'otolithe et la taille du poisson, et entre le poids de l'otolithe et l'âge du poisson pour plusieurs espèces et dans différentes régions soumises à différentes conditions environnementales. Nous nous sommes d'abord intéressés à la relation allométrique poids de l'otolithe-taille du poisson afin de savoir si cette relation, largement étudiée et sur laquelle se base la méthode de rétrocalcul de la taille du poisson (Francis, 1990), varie selon l'espèce, la zone dans laquelle

l'individu grandi, mais également selon le sexe (nous avons vu dans le chapitre 1.2 que pour plusieurs des espèces étudiées des différences de croissance entre mâles et femelles avaient été observées) ou le stade de maturité. Puis nous avons cherché à savoir si le poids de l'otolithe constituait un indicateur fiable de l'âge du poisson, permettant ainsi de s'affranchir de la « lecture » des stries de croissance pour déterminer la structure en âge d'une population.

3.1. Comparaison interrégionale de la relation allométrique entre la taille du poisson et le poids de son otolithe

Dans une optique de gestion durable et efficace des pêcheries, il est important de pouvoir évaluer les fluctuations de biomasse qu'une population est susceptible de subir, sous l'influence humaine ou du fait de processus naturels. De fait, il est nécessaire d'estimer le taux de croissance d'une population. Plusieurs études ont fait état d'une relation entre la croissance somatique et la croissance de l'otolithe (par ex. Morales-Nin, 1989; Sogard, 1991). Depuis, les otolithes sont régulièrement utilisés comme indicateur de la croissance somatique (Johnson *et al.*, 2002; Otterlei *et al.*, 2002; Bervian *et al.*, 2006). La méthode de rétrocalcul se base sur cette relation entre croissance somatique et croissance de l'otolithe. Cette méthode permet d'estimer la taille du poisson à une époque passée en se basant sur les mesures de l'otolithe (taille, poids) et sur la taille du poisson lors de sa capture (Francis, 1990). Le rétrocalcul est une des méthodes les plus utilisées pour estimer la croissance individuelle (Panfili *et al.*, 2002). Or, cette méthode se base sur une relation constante entre la croissance somatique et la croissance de l'otolithe (Campana, 1990). Dans cette section, nous nous sommes demandé si la relation entre la taille du poisson et le poids de l'otolithe (l'otolithe grandissant en longueur et en largeur, son poids est un meilleur indicateur de la croissance de celui-ci) pouvait varier entre espèces et/ou pour une même espèce, selon le sexe, le stade de maturité des individus ou la zone dans laquelle ils ont grandi. Cette étude a fait l'objet d'un article soumis à la revue *Journal of Applied Ichthyology*.

Allometric relationships between otolith weight and fish length: a comparative study for five species off the French coasts.

Cécile Persohn, Pascal Lorange, Verena M. Trenkel

Ifremer, Département Ecologie et Modèles pour l'Halieutique, rue de l'île d'Yeu, BP 21105, 44311 Nantes cedex 3, France.

Abstract

Allometric relationships between otolith weight and fish length were investigated for five fish species, red gurnard *Aspitrigla cuculus* (L.), whiting *Merlangius merlangus* (L.), blue whiting *Micromesistius poutassou* (Risso), poor cod *Trisopterus minutus* (L.) and plaice *Pleuronectes platessa* (L.), sampled in five regional seas around France. These relationships were compared between species, and within species for different areas, sexes and maturity status. Significant inter-specific differences in the allometric relationship were found, with species belonging to the same taxonomic family having more similar relationships. No difference was found between mature males and mature females. In contrast, for three species area differences were found. Differences were also found between immature and mature individuals for three species, indicating an uncoupling of the otolith and somatic growth at the onset of maturity.

Keywords: demersal fish, otolith, somatic growth, allometric relationships, environmental impact

Introduction

Otoliths are calcareous structures formed by the deposition of calcium carbonate and other inorganic salt (Elsdon and Gillanders, 2002; Tuset *et al.*, 2008). Thus, their formation depends on the assimilation of elements by fish and is likely to be influenced by physiological processes and environmental variables, such as temperature and salinity (Elsdon and Gillanders, 2002; Bervian *et al.*, 2006). Somatic growth is affected by fish biotic environment and the availability of food, but also by the physical environment, and particularly temperature which has a direct impact on fish metabolism (Reynolds, 1977). Somatic growth is affected by physiological processes as well, like the onset of maturity. Indeed, when fish become sexually mature, part of the energy initially available for somatic growth is then

allocated to the development of the gonads, leading to a slowing down of somatic growth (Roff, 1983; Day and Taylor, 1997). Therefore, the allometric relationship between otolith weight and fish size may be expected to be different at different life stages for the same fish, or for two individuals of the same species exposed to different environmental conditions, as suggested by previous studies (Mosegaard *et al.*, 1988; Wright *et al.*, 1990).

Because of their geographic position and the amount of freshwater they receive, the regional seas bordering France (Fig.3.3.1) show different conditions of temperature and salinity. In spring, bottom waters of the Gulf of Lions show typical Mediterranean conditions, with warm temperature and high salinity (13-14°C and 38-38.5 on average). At the same period, the Bay of Biscay shelf bottom waters are cooler and less salty (11-13°C and 34.5-35.5); the Celtic Sea is cooler again, with rather stable salinity conditions owing to lesser impact of river plumes (10-12°C and 35.5). The shallower Eastern English Channel undergoes stronger temperature variations over a short period of time (10.5-14°C in spring) but displays the same salinity range (34.5-35.5). Lastly, the North Sea is the coldest among the five regional seas and the influence of nearby brackish water from the Baltic Sea leads to somewhat lower salinity (8-9°C and 34-35). Some demersal fish species occur in several of these regional seas, and thus undergo different environmental conditions.



Figure 3.3.1. Regional seas bordering France where fish were sampled: Gulf of Lions (Mediterranean), Bay of Biscay, Celtic Sea, English Channel and North Sea.

In this paper, allometric relationships between otolith weight and fish length were investigated for five fish species: red gurnard *Aspitrigla cuculus*, whiting *Merlangius merlangus*, blue whiting *Micromesistius poutassou*, poor cod *Trisopterus minutus* and plaice

Pleuronectes platessa. These species are abundant along the French coasts, and occur in at least two of the studied areas; only poor cod occurs in all five areas. Apart from blue whiting in the Celtic Sea and Bay of Biscay, the stocks of each species are assumed to be separated and independent between areas.

The aim of this study was to determine if, for a given length, the otolith weight would be different depending on the species, the area where the individual has grown, its sex or maturity status. We studied the following questions: 1) Is the allometric relationship between otolith weight and fish length different between areas for each species? 2) Do sex or maturity influence the allometric relationships? 3) Does taxonomy explain allometric relationships?

Material & methods

Sampling

Fish samples were collected during three bottom-trawl surveys: in November 2006 in the Northern part of the Bay of Biscay and Celtic Sea, in February 2007 in the Eastern English Channel and Southern North Sea, and in June 2007 in the Gulf of Lions (Mediterranean). When possible, 10 individuals per 1 cm length-class were sampled, with overall between 230 and 522 samples per species (Table 3.1.1). For some species no individuals could be sampled in certain areas due to low densities (n.s. in Table 3.1.1).

Table 3.1.1. Number of individuals sampled for each species in each area with sampled size range in brackets (cm); n.p.: species not present; n.s.: species present at low density and not sampled

Species	Total number	Gulf of Lions	Bay of Biscay	Celtic Sea	English Channel	North Sea
Red gurnard	230	16 (10.5 - 18.4)	n.s.	203 (8.3 - 43.4)	11 (11.5 - 30.7)	n.s.
Whiting	353	n.p.	n.s.	n.s.	166 (9.4 - 38.2)	187 (9.4 - 37.3)
Blue whiting	273	69 (19.2 - 27.5)	97 (13.2 - 28.6)	107 (12.1 - 35.5)	n.p.	n.p.
Poor cod	522	149 (6 - 25.6)	195 (6.7 - 26)	47 (16.5 - 25.5)	53 (12.1 - 18.6)	78 (8.2 - 21.5)
Plaice	263	n.p.	n.s.	n.s.	35 (18.3 - 43.7)	228 (7.9 - 50.5)

On board, total length to the nearest mm and wet weight to the nearest g were recorded; sex and maturity stage were determined by visual inspection of the gonads, using a 7-point maturity scale adapted from De Silva (De Silva, 1973). Differences in the allometric relationship between otolith and somatic growth were expected to be seen between males and females, but also between immature and mature fish, as when individuals are mature energy allocated to gonads are not used for somatic growth. Thus, individuals were categorised as immature (non-spawners) and mature (spawners). Individuals at stage 2 on the 7-point scale for which it was not possible to determine whether they were maturing before first spawning or recovering after spawning were removed.

In addition to the five studied species, data for five additional species were collected during these surveys: grey gurnard *Eutrigla gurnardus* (L.), hake *Merluccius merluccius* (L.), lemon sole *Microstomus kitt* (Walbaum), sole *Solea solea* (L.), and pouting *Trisopterus luscus* (L.), but the number of sampled individuals by zone, sex and maturity status was not enough to perform detailed analyses.

Sagittal otoliths were removed and cleaned with a wet tissue. Back at the laboratory, otoliths were stored during one week. Once dry, both left and right otoliths were weighted on a Sartorius electronic scale to the nearest 0.001 g. Age determination were carried out on dorsal-ventral otolith sections by counting annuli to estimate the age group of each fish individual.

Analysis

For each species, a paired Student *t*-test was used to assess a potential difference of weight between the left and right otolith.

Allometric relationships between otolith weight and fish length for each species were described by:

$$W_o = a L_T^b \quad (1)$$

where W_o is otolith weight (g), L_T is total fish length (cm).

The effects of sex and maturity on the allometric relationship of each species had to be analysed separately as immature individuals can often not be sexed visually. Therefore, the effect of sex and area for each species was first investigated for mature individuals only by fitting linear least squares regressions:

$$\ln(W_o) = \ln(a) + \ln(a_z) + \ln(a_s) + \ln(a_{zs}) + (b + b_z + b_s + b_{zs}) \ln(L_T) \quad (2)$$

where the subscript z represents the effects of the area of capture and s the effect of sex, and zs the interactions between the two factors area and sex. Analysis of covariance (ANCOVA) was used to compare intercepts $\ln(a)$ and slopes b values between factors levels.

Second, the effect of maturity and zone was investigated, using the same model as in (2) but replacing sex by maturity. For this analysis all individuals were used.

Table 3.1.2. Spawning period of the five studied species in the sampled zones.

Species	Gulf of Lions	Bay of Biscay	Celtic Sea	English Channel	North Sea
Red gurnard	Jan. to June (peak in april) ^a	-	Feb. to June ^b	March. to May ^b	-
Whiting	-	-	-	Feb. to June (peak in Feb.-March) ^{c,d}	Feb. to June ^{b,d}
Blue whiting	Feb. to May ^a	Feb. to March ^e	Feb. to March ^e	-	-
Poor cod	Dec. to May (peak in January) ^a	Feb. to March ^b	Feb. to March ^b	Feb. to May ^a	March. to June (peak in april) ^f
Plaice	-	-	-	Dec. to March ^{a,b}	Dec. to March ^{a,b}

^a (Quéro and Vayne, 1997); ^b (Whitehead *et al.*, 1986); ^c (Gerritsen *et al.*, 2003); ^d (Zheng *et al.*, 2001); ^e (Bailey, 1982); ^f (Cooper, 1983).

When fitting the above models for each species, the data for a zone was removed if there were less than 10 individuals per sex or maturity status respectively. As the spawning periods differ between areas (Table 3.1.2) and the sampling took place at different dates, apparent area differences might actually be differences in age. To investigate this question, mean expected ages were calculated for each individual by assuming it had been spawned at the peak (or in the middle) of the spawning period and by accounting for the sampling date. This mean expected age was then used as an additional explanatory variable.

Finally, to determine whether taxonomically close species had similar allometric relationships, the following model was fitted to all individuals of all species, including the five additional species:

$$\ln(W_o) = \ln(a_e) + b_e \ln(L_T) \quad (3)$$

where subscript e stands for the effect of species. Any differences between areas or maturity stages are considered to be part of the variability of each species thus they were not included in this comparison.

Results

The paired Student *t*-tests showed no difference between right and left otolith weights for any of the five studied species ($P < 0.001$). For the subsequent analysis, we used the average weight of the two otoliths when possible; when one otolith was missing or damaged, the weight of the remaining sagitta was used.

Intra-specific allometric relationships

Intra-specific relationships were investigated considering area of capture and sex, and area and maturity status separately. Models fitted for each species were satisfactory with r^2 above 0.75 in all cases (Table 3.1.3 and 3.1.4), and P values for the F-test of goodness-of-fit were always lower than 0.001.

Table 3.1.3. Factors influencing the fish length-otolith weight relationship for mature individuals. Results are presented as the analysis of covariance of the model $\ln(W_o) = \ln(a) + \ln(a_z) + \ln(a_s) + \ln(a_{zsm}) + (b + b_z + b_s + b_{zs}) \ln(L_T)$, where W_o is otolith weight (g), L_T is total fish length (cm), z is the effect of the area of capture (number of areas depends on species) and s the effect of sex (male/female). P value for the analysis of variance: *** $P \leq 0.001$, ** $0.001 < P \leq 0.01$, * $0.01 < P \leq 0.05$, • $P > 0.05$. D.f.: degrees of freedom. Zones: SNS Southern North Sea, EEC Eastern English Channel, CS Celtic Sea, GL Gulf of Lions.

Species	n	Zones	Coefficient	z	s	zs	r^2
Red Gurnard	98	CS	$\ln(a)$		0.04*		0.766
			b		0.053•		
Whiting	165	EEC, SNS	$\ln(a)$	•	•	•	0.933
			b	•	•	•	
Blue whiting	112	GL, CS	$\ln(a)$	•	•	•	0.817
			b	•	•	•	
Poor cod	99	GL	$\ln(a)$		•		0.930
			b		•		
Plaice	162	SNS	$\ln(a)$		•		0.924
			b		•		

No significant effect of sex on the allometric relationship between otolith weight and fish length was found for four out of the five studied species (Table 3.1.3). For red gurnard, the effect of sex on the slope and intercept of the allometric relationship was only just significant at the 5% level. For three species no area effect could be tested due to lack of individuals of

both sexes in several areas. For whiting, the Eastern English Channel and the Southern North Sea could be compared but were not found to be different. For blue whiting, no differences were found between the Gulf of Lions and the Celtic Sea.

Given there was no important sex difference for the sampled mature individuals, the effect of maturity state by zone was investigated by grouping both sexes. Three species, red gurnard, whiting and poor cod showed significant differences in the allometric relationship between immature and mature individuals (Table 3.1.4). Area differences were found for whiting, blue whiting and poor cod.

Table 3.1.4. Factors influencing the fish length-otolith weight relationship for all individuals. Results are presented as the analysis of covariance of the model $\ln(W_o) = \log(a) + \ln(a_z) + \ln(a_s) + \ln(a_{zm}) + (b + b_z + b_m + b_{zm}) \ln(L_T)$, where W_o is otolith weight (g), L_T is total fish length (cm), z is the effect of the area of capture (number of areas depends on species) and m the effect of maturity (immature/mature). P value for the analysis of variance: *** $P \leq 0.001$, ** $0.001 < P \leq 0.01$, * $0.01 < P \leq 0.05$, • $P > 0.05$. D.f.: degrees of freedom. Zones: SNS Southern North Sea, EEC Eastern English Channel, CS Celtic Sea, BB Bay of Biscay, GL Gulf of Lions.

Species	n	Zones	Coefficient	z	m	zm	r ²
Red Gurnard	189	CS	$\ln(a)$		***		0.961
			b		***		
Whiting	253	SNS,EEC	$\ln(a)$	**	***	•	0.970
			b	*	***	•	
Blue whiting	263	BB,GL,CS	$\ln(a)$	CS**	•	•	0.982
			b	CS*	•	•	
Poor cod	429	BB,GL,EE C,SNS	$\ln(a)$	GL***	•	GL*** EAC*	0.977
			b	GL***	•	GL*** EAC*	
Plaice	265	EEC,SNS	$\ln(a)$	•	•	•	0.937
			b	•	•	•	

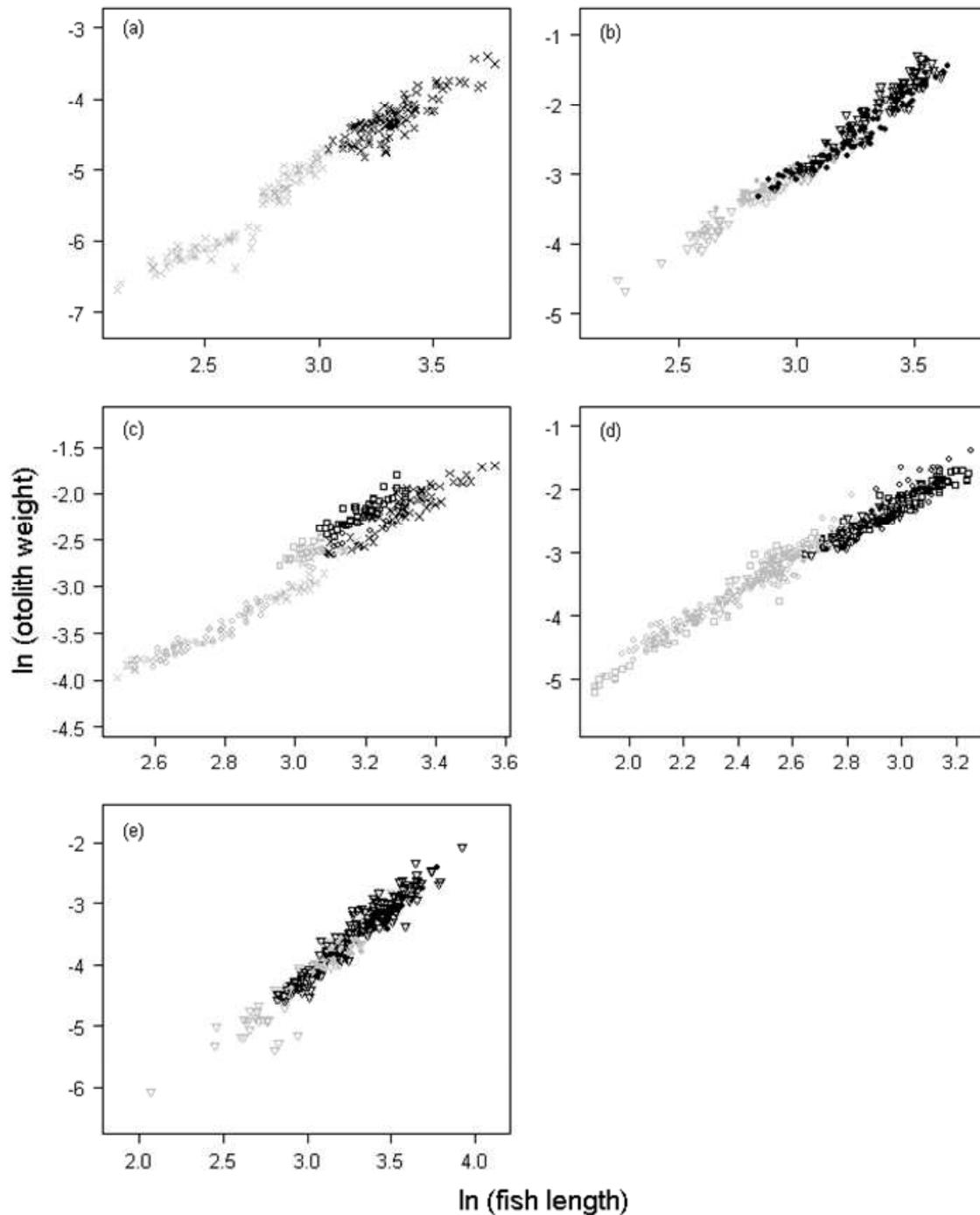


Figure 3.1.2. Relationship between ln-transformed fish total length (cm) and otolith weight (g) for (a) red gurnard in the Celtic Sea, (b) whiting in the North Sea (open triangles point down) and Eastern English Channel (bullets) (c) blue whiting in the Celtic Sea (crosses), Bay of Biscay (open circles) and Gulf of Lions (open squares) (d) poor cod in the North Sea (open triangles point down), Eastern English Channel (bullets) Bay of Biscay (open circles) and Gulf of Lions (open squares) and (e) plaice in the North Sea (open triangles point down) and Eastern English Channel (bullets). Immature individuals (non-spawners) are represented in grey, mature individuals in black.

For red gurnard in the Celtic Sea, the allometric relationship for immature individuals had a smaller intercept and a steeper slope compared to mature ones (Fig. 3.1.2a). For whiting, the reverse was found, i.e. smaller intercept and steeper slope for matures (Fig. 3.1.2b). In addition, the relationships differed significantly between the Eastern English Channel and the Southern North Sea (Table 3.1.4). For blue whiting, no maturity effect but a significant difference in intercept (but not slope) between the Celtic Sea and both the Gulf of Lions and the neighbouring Bay of Biscay occurred (Fig. 3.1.2c). For poor cod, the effect of maturity on the slope was the same in the Bay of Biscay and North Sea, but the Gulf of Lions and Eastern English Channel were different (Table 3.1.4 and Fig. 3.1.2d). In all cases the slope was steeper for immature individuals. The same area-maturity differences were found for the intercept of the allometric relationship (Table 3.1.4). For plaice, no differences were found between immature and mature individuals in the Eastern English Channel or the Southern North Sea (Fig. 3.1.2e).

Area differences could be an artefact caused by the difference in age of individuals of the same size. To investigate this question, residuals for the fitted models with area and maturity factors were investigated for poor cod and blue whiting (Fig. 3.1.3). For poor cod (Fig. 3.1.3a) and blue whiting (Fig. 3.1.3b) residuals increased with age. Therefore, the models were refitted for both species by adding $\log(\text{age})$ as an explanatory (continuous) variable. Log-transformed age was significant ($P < 0.001$) for both species, however the same area effects found above were still significant. For whiting, age can also not explain the differences in intercept, as the age in the Eastern English Channel and the neighbouring North Sea can be expected to be similar given the same spawning and sampling period.

An alternative explanation for area differences is the imbalanced sampling design. For blue whiting, the largest individuals were sampled in the Celtic Sea, which was found to be different from the other two areas. The model with area, maturity and $\log(\text{age})$ as explanatory variables was fitted to a subset of the data with all individuals longer than 28 cm removed. The Celtic Sea was still significantly different for the other two areas. In addition, in this model a significant global effect of maturity state on both the slope and intercept was found ($P = 0.03$). For poor cod, a subset was created by restricting length to the range 10-25. When fitting the above model to this subset, only the allometric relationship for the Gulf of Lions remained significantly different from the other three areas.

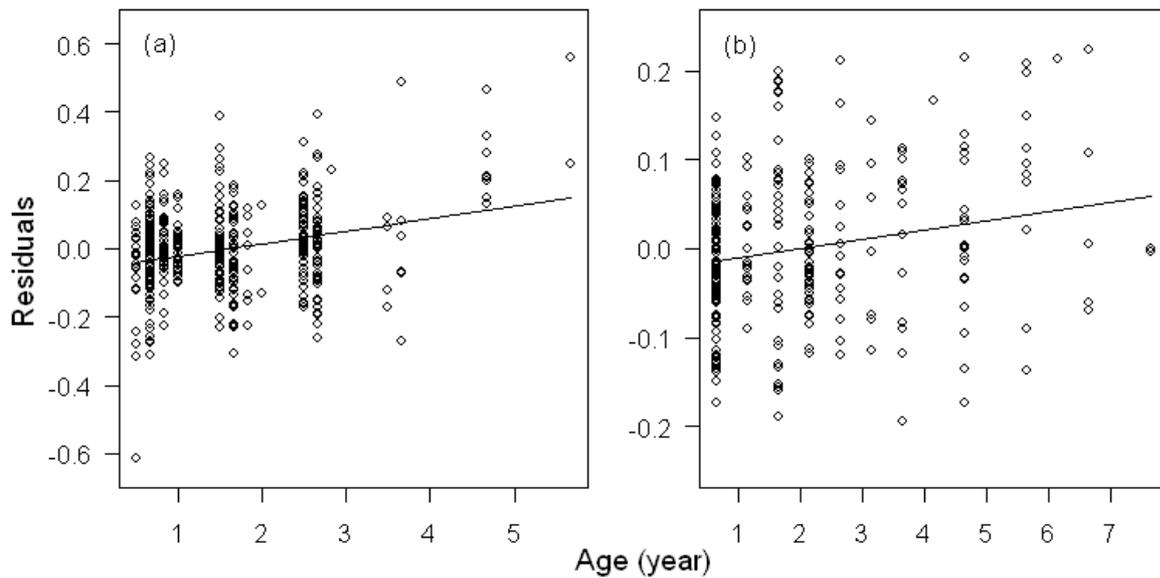


Figure 3.1.3. Relationship between fish age and residuals of the model $\ln(W_o) = \ln(a) + \ln(a_z) + \ln(a_m) + \ln(a_{zm}) + (b + b_z + b_m + b_{zm}) \ln(L_T)$ (see description in text) for (a) poor cod and (b) blue whiting. Fitted lines correspond to linear regressions.

Inter-specific differences of allometric relationships

The model fitted for all individuals irrespective of sex, maturity or area of capture showed that the otolith weight-fish length relationship was different across the five studied species (Fig. 3.1.4). Comparing coefficients of the allometric relationship for the wider group of ten species, species belonging to the same taxonomic family had similar $\ln(a)$ (ANOVA, $P < 0.001$) and b coefficients (ANOVA, $P < 0.001$), and hake, which belongs to the Order Gadiformes showed a similar slope than the Gadidae whiting, blue whiting, pouting and poor cod, belonging to the same order. Lemon sole (Pleuronectidae) had the smallest coefficient b (Table 3.1.5), while hake and the Gadidae had the largest. The Triglidae had intermediate values.

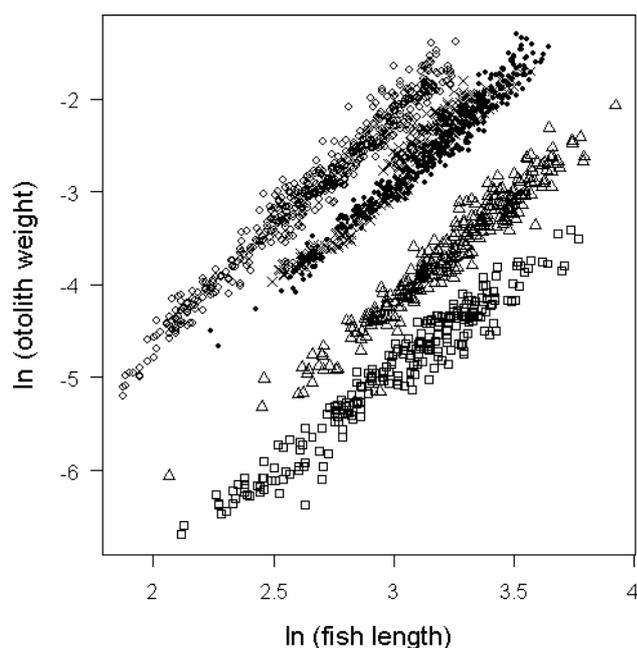


Figure 3.1.4. Relationship between \ln -transformed fish length (cm) and otolith weight (g) for red gurnard (open squares), whiting (bullets), blue whiting (crosses), poor cod (open circles) and plaice (open triangles), all areas, sexes and maturity status confounded. Values of the coefficients $\ln(a)$ and b can be found in Table 5.

Table 3.1.5. Statistical summary of linear model $\ln(W_o) = \ln(a_e) + b_e \ln(L_T)$ fitted for each species for all individuals from all areas, where W_o is otolith weight (g), L_T is total fish length (cm) and e the effect of species on allometric relationships.

Species	Family	n	$\ln(a_e)$	S.D.	b_e	S.D.
Red gurnard	Triglidae	239	-11.03	0.09	2.02	0.03
Grey gurnard	Triglidae	18	-11.67	0.43	2.02	0.14
Lemon sole	Pleuronectidae	119	-10.85	0.17	1.67	0.05
Plaice	Pleuronectidae	269	-10.96	0.11	2.26	0.03
Sole	Soleidae	69	-11.28	0.15	2.13	0.05
Whiting	Gadidae	353	-9.97	0.1	2.34	0.03
Blue whiting	Gadidae	272	-10.13	0.12	2.43	0.04
Pouting	Gadidae	145	-9.59	0.21	2.38	0.07
Poor cod	Gadidae	528	-9.47	0.06	2.43	0.02
Hake	Merlucidae	188	-10.87	0.08	2.48	0.03

Discussion

Allometric relationships between otolith weight and fish length may be variable over space and time, due to the influence of physiological processes and environmental factors on somatic growth and on the formation of calcified structures (Roff, 1983; Bervian *et al.*, 2006). Here, results showed that relationships between otolith weight and fish total length were different across species belonging to different taxa, and for three out of the five species

(whiting, blue whiting and poor cod) significant area effects were found for both the coefficient a and the exponent b of the allometric relationship.

For poor cod, results showed an influence of the area of capture on the intercept and slope of the model, with a lower intercept and a steeper slope in the Gulf of Lions. This observation indicates that individuals from the Mediterranean have heavier otolith than in the others areas for the same length. The fact that poor cod in the Mediterranean is a subspecies of *T. minutus*, *T. minutus capelanus* (Lacépède) is noticeable and we can speculate that this observed difference has a genetic explanation. However, an impact of environmental conditions cannot be rejected.

Surprisingly, for whiting a significant difference between individuals from the Eastern English Channel and the neighboring Southern North Sea were found when comparing immature and mature individuals (but not when considering only mature individuals). Yet, whiting in the North Sea and Eastern English Channel is considered as a single population for fish stock assessment purposes. Our results may suggest some further structuring.

For blue whiting, the allometric relationship for individuals from the Celtic Sea differed from both the Bay of Biscay and the Gulf of Lions. This was rather unexpected considering that important exchanges occur between populations from the Celtic Sea and the Bay of Biscay. However, these populations seem to show clear differences concerning their otolith weight-fish length relationship, as we can see on Fig. 2c, with individuals from the Celtic Sea having lighter otoliths for the same length.

Previous studies have emphasized the influence of exogenous factors, and particularly water temperature, on the relationship between otolith growth and somatic growth. Thus, difference in the otolith weight-fish length relationship across areas as different as the North Sea and the Mediterranean were expected. In spring, the maximum temperature difference was 5°C between the bottom water masses in the Gulf of Lions and North Sea; under the same range of temperature Mosegaard *et al.* (1988) found fish growth rate differences for Arctic char *Salvelinus alpinus* L. raised in experimental conditions. However, only few across-areas differences were observed, and not always were we expected to see them.

The otolith weight-fish length relationship could also be due to an impact of salinity on otolith growth, as salinity has been found to impact otolith formation and chemical composition (Thorrold *et al.*, 1997; Elsdon and Gillanders, 2002; Kerr *et al.*, 2007). This can also be an explanation for the difference observed for poor cod between the saltier Gulf of Lions and all other areas.

In the present study, samples were collected in the different areas at different periods of the year. For blue whiting and poor cod, for which differences in the otolith weight-fish length relationship were found across areas, additional models were fitted using age as an explanatory variable. The results demonstrated the explanatory power of age, however, age differences were not responsible for any of the observed area differences, either for blue whiting or poor cod. In contrast, unequal size ranges in the sample seemed to have created an apparent area effect for poor cod, making the allometric relationship in Eastern English Channel appear different from the other areas.

Food supply has also an impact on growth. Here, the five sampled areas are productive and biologically rich (ICES, 2008a-c) and the selected species were all generalist feeders. Thus, we consider that fish growth was not limited by the abundance of food in the different areas, but rather by biological processes.

The allometric relationships between otolith weight and fish length and/or weight seemed not to be influenced by sex. Results obtained here showed no influence of the sex on the coefficient a and the exponent b of the model, showing that otolith and somatic growth have the same proportionality across sexes, at least for the size ranges investigated here. In a previous study, Vallisneri *et al.* (2008) found a marked sex-effect on the otolith weight-fish weight relationship for poor cod, and for whiting to a lesser extent, in the Adriatic Sea. Our sample was unbalanced between sex (299 female poor cod for 106 males, and 215 female whiting for 155 males), while the sample in Vallisneri *et al.* (2008) was more balanced. Furthermore, the methodology used in their study was different than ours, as they collected fish each month during a year and pooled the data together. This difference of sampling design may explain the difference in results. Also, this highlights the importance of sampling design on results.

Uncoupling between otolith growth and fish growth through life is well known, and was described in several studies (Campana, 1984; Hare and Cowen, 1995). In this study, differences between immature and mature fish were found for three out of five species. Results obtained for red gurnard and poor cod are not surprising, considering that fish growth rate is expected to be affected when individuals become sexually mature and deflect energy from somatic growth into their gonads. The same pattern was observed, for example, by Katakura *et al.* (2007) for walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas).

On the contrary, results obtained for whiting suggest that the onset of maturity had a greater effect on otolith growth than on somatic growth. This pattern has been observed by Trippel *et al.* (1995) in Georges Bank cod (*Gadus morhua* L.). For this species, mature

individuals showed faster growth than immature ones. Results obtained in this study and the present results for whiting contradict the theory of a somatic cost of reproduction. Thus these results show that the effect of maturity on the otolith weight-fish length relationship is rather species-dependant.

For blue whiting and plaice, the otolith-somatic relationship was not affected by sexual maturation. For these species, the acquisition of maturity seems to affect otolith growth proportionally to somatic growth. The same observation was made for Atlantic salmon *Salmo salar* (L.) by Aubin-Horth and Dodson (2002).

Yet, the impact of maturity on the otolith weight-fish length relationship seems to be linked to where we decide to set the boundary between immature and mature fish, *i.e.* the moment we assume that reproduction will affect somatic growth. Here, we based our assumption on Kooijman's Deficit Energy Budget (DEB) theory (Kooijman, 2000) who states that the cost of reproduction is effective when fish began to spawn. However, for red gurnard a group formed by unsexed individuals (corresponding to group 1 on De Silva's 7-point scale) was clearly separated from the other individuals (bottom left corner of Fig. 3.1.2a). If we had consider that energy is detracted from soma when gonad development begins and when sex differentiation becomes possible, *i.e.* that immature fish are unsexed individuals, we would still have observed a maturity effect for red gurnard, but the slope for mature individuals would have been steeper than for immature ones. Thus, results are also conditioned by choices made when considering the onset of maturity.

The fact that areas were not sampled at the same period raises the concern of fish not being sampled at the same stages of their reproductive cycle (Table 3.1.2). For example, blue whiting and poor cod were sampled during the spawning period in the Gulf of Lions while they were in a (re)maturing phase in the Celtic Sea. Somatic growth rate may change at different stages of the reproduction cycle, and thus the otolith weight-fish length relationship may be affected by the difference of sampling time. However, differences in sampling time did not prevent the detection of an effect of maturity status on allometric relationships.

In conclusion, this study empirically demonstrates some variability in the relationship between otolith weight and fish length across a range of environmental conditions, across sexes and, for some species, across life stages. The implications of these results with regards to the increasing use of back-calculations of body growth from otolith size (Francis, 1990; Wilson *et al.*, 2009) are that differences in otolith size can reflect the impact of the environment on otolith formation in addition to differences in body growth.

Acknowledgements

We wish to thank our colleagues for helping with the collection of data on board, and the “Ressources Halieutiques” laboratory (IFREMER-Boulogne-sur-mer) team, particularly Romain Elleboode, Jean-Louis Dufour and Kelig Mahé, for the age reading of all otoliths and their advice on sclerochronology. Cécile Persohn was funded by a scholarship granted by the Pays de la Loire regional council.

References

- Aubin-Horth, N.; Dodson, J. J., 2002: Impact of differential energy allocation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) precocious males on otolith-somatic size proportionality: a longitudinal approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59, 1575-1583.
- Bailey, R. S., 1982: The population biology of blue whiting in the North Atlantic. *Adv. Mar. Biol.* 19, 257-355.
- Bervian, G.; Fontoura, N. F.; Haimovici, M., 2006: Statistical model of variable allometric growth: otolith growth in *Micropogonias furnieri* (Actinopterygii, Sciaenidae). *J. Fish Biol.* 68, 196-208.
- Campana, S. E., 1984: Microstructural growth patterns in the otoliths of larval and juvenile starry flounder, *Platichthys stellatus*. *Can. J. Zool.* 62, 1507-1512.
- Cooper, A., 1983: The reproductive biology of poor-cod, *Trisopterus minutus* L., whiting, *Merlangius merlangus* L., and Norway pout, *Trisopterus esmarkii* Nilsson, off the West coast of Scotland. *J. Fish Biol.* 22, 317-334.
- Day, T.; Taylor, P. D., 1997: Von Bertalanffy's growth equation should not be used to model age and size at maturity. *Am. Nat.* 149, 381-393.
- De Silva, S. S., 1973: Aspects of the reproductive biology of the sprat, *Sprattus sprattus* (L.) in inshore waters of the west coast of Scotland. *J. Fish Biol.* 5, 689-705.
- Elsdon, T. S.; Gillanders, B. M., 2002: Interactive effects of temperature and salinity on otolith chemistry: challenges for determining environmental histories of fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59, 1796-1808.
- Francis, R. I. C. C., 1990: Back-calculation of fish length: A critical review. *J. Fish Biol.* 36, 883-902.
- Gerritsen, H. D.; Armstrong, M. J.; Allen, M.; McCurdy, W. J.; Peel, J. A. D., 2003: Variability in maturity and growth in a heavily exploited stock: whiting (*Merlangius merlangus* L.) in the Irish Sea. *J. Sea Res.* 49, 69-82.

- Hare, J. A.; Cowen, R. K., 1995: Effect of age, growth rate, and ontogeny on the otolith size – fish size relationship in bluefish, *Pomatomus saltatrix*, and the implications for back-calculation of size in fish early life history stages *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52, 1909-1922.
- ICES, 2008a: Report of the ICES Advisory Committee. Report of the ICES Advisory Committee Book 5: Celtic Sea and West of Scotland, 267 p.
- ICES, 2008b: Report of the ICES Advisory Committee. Report of the ICES Advisory Committee Book 6: North Sea, 326 p.
- ICES, 2008c: Report of the ICES Advisory Committee. Report of the ICES Advisory Committee Book 7: Bay of Biscay and Western Iberian Seas, 122 p.
- Katakura, S.; Ikeda, H.; Nishimura, A.; Nishiyama, T.; Sakurai, Y., 2007: An allometric smoothing function to describe the relation between otolith and somatic growth over the lifespan of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*). *Fish. Bull.* 105, 447-456.
- Kerr, L. A.; Secor, D. H.; Kraus, R. T., 2007: Stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) and Sr/Ca composition of otoliths as proxies for environmental salinity experienced by an estuarine fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 349, 245-253.
- Kooijman, S. A. L. M., 2000: Dynamic energy and mass budgets in biological systems, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 424p.
- Mosegaard, H.; Svedang, H.; Taberman, K., 1988: Uncoupling of somatic and otolith growth rates in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) as an effect of differences in temperature response. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45, 1514-1524.
- Quéro, J. C.; Vayne, J. J., 1997: Poissons de mer des pêches françaises, Delachaux and Niestlé, Lausanne, Switzerland, 304p.
- Reynolds, W. W., 1977: Temperature as a proximate factor in orientation behavior. *J. Fish. Res. Board. Can.* 34, 734-739.
- Roff, D. A., 1983: An allocation model of growth and reproduction in fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40, 1395-1404.
- Thorrold, S. R.; Campana, S. E.; Jones, C. M.; Swart, P. K., 1997: Factors determining $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ fractionation in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochim. Cosmochim. Acta* 61, 2909-2919.
- Trippel, E. A.; Buzeta, M. I.; Hunt, J. J., 1995: Evaluation of the Cost of Reproduction in Georges Bank Atlantic Cod (*Gadus morhua*): Utility of Otolith Back-Calculation. In: Recent Developments in Fish Otolith Research. Eds: D. H. Secor; J. M. Dean; S. E. Campana, Columbia, SC. pp. 599-616.

- Tuset, V. M.; Lombarte, A.; Assis, C. A., 2008: Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic. *Sci. Mar.* 72S1, 7-198.
- Vallisneri, M.; Trotta, V.; Cavicchi, S.; Piccinetti, C., 2008: Sex-specific somatic–otolith growth relationship in two Gadidae. *J. Fish Biol.* 72, 724-730.
- Whitehead, P. J. P.; Bauchot, M. L.; Hureau, J. C.; Nielsen, J.; Tortonese, E., 1986: Fishes of the north- eastern Atlantic and the Mediterranean, UNESCO, Paris, France, 1473p.
- Wilson, J. A.; Vigliola, L.; Meekan, M. G., 2009: The back-calculation of size and growth from otoliths: Validation and comparison of models at an individual level. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 368, 9-21.
- Wright, P. J.; Metcalfe, N. B.; Thorpe, J. E., 1990: Otolith and somatic growth rates in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L: evidence against coupling *J. Fish Biol.* 36, 241-249.
- Zheng, X.; Pierce, G. J.; Reid, D. G.; 2001: Spatial patterns of whiting abundance in Scottish waters and relationships with environmental variables. *Fish. Res.* 50, 259-270.

3.2. Le poids de l'otolithe est-il un bon prédicteur de l'âge chez les poissons démersaux ?

Contexte et problématique

L'une des utilisations les plus courantes de l'otolithe est l'estimation de l'âge du poisson afin d'estimer la structure en âge d'une population (Begg *et al.*, 2005). En effet, l'alternance saisonnière d'anneaux opaques et hyalins, évoquée dans l'introduction de ce chapitre, permet d'estimer l'âge du poisson. Des estimations d'âge individuel par comptage des anneaux de l'otolithe sont ainsi réalisées régulièrement sur un échantillon des captures débarquées. Ces estimations permettent de réaliser une clé taille-âge pour chaque échantillon, c'est-à-dire un tableau du nombre d'individus de chaque groupe d'âge par classe de taille (en général 1 cm). Ces clés permettent ensuite, par inférence, d'estimer la structure en âge de l'ensemble de la population. Cette estimation est une étape essentielle de la gestion des ressources halieutiques. En effet, la mortalité par pêche ne touche pas toutes les classes d'âge de la même façon, mais touche plus fortement les individus les plus âgés (les engins de pêche sont étudiés pour épargner tant que possible les plus jeunes individus dont le débarquement est interdit ou qui n'ont aucune valeur commerciale). De fait, l'exploitation par la pêche tend à rajeunir les populations. L'étude de la composition en âge permet donc d'obtenir des informations sur l'état du stock et ses fluctuations au cours du temps, les clés taille-âge étant établies chaque trimestre ou chaque année.

La composition en âge permet également d'estimer des paramètres biologiques importants tels que les taux de croissance individuels, le recrutement ou la mortalité dans les populations (Pawson, 1990; Pilling *et al.*, 2003). De fait, il s'agit d'une étape nécessaire à l'établissement de mesures de gestion. Néanmoins, l'estimation de l'âge des poissons grâce aux otolithes est difficile, dans la mesure où elle nécessite un équipement coûteux (tronçonneuse de précision, matériel d'observation, *etc.*) et des « lecteurs » expérimentés car le comptage des anneaux est plus ou moins facile selon l'espèce (Fletcher, 1991 ; Colloca *et al.*, 2003). De plus, la lecture des otolithes est assez subjective et le pourcentage d'agrément entre lecteurs peut être assez faible (Brander, 1974 ; Boehlert, 1985).

Depuis une vingtaine d'années, des méthodes alternatives au comptage des annuli ont été examinées, et l'accent a été mis sur les liens entre la morphométrie de l'otolithe et l'âge du poisson. En particulier, de nombreuses études ont mis en évidence la relation entre le poids de l'otolithe et l'âge du poisson (par exemple Pawson, 1990 ; Cardinale *et al.*, 2000 ; Metin & Ilkyaz, 2008). En effet, alors que la taille des individus ralentit avec l'âge, le poids de l'otolithe croît de façon linéaire durant toute la vie du poisson (Cardinale *et al.*, 2000 ; Steward *et al.*, 2009). La corrélation entre le poids de l'otolithe et l'âge pourrait donc être meilleure que la corrélation taille-âge, en particulier pour les individus les plus âgés. Si la relation entre le poids de l'otolithe et l'âge est suffisamment stable dans le temps, le poids de l'otolithe pourrait donc constituer une bonne alternative, rapide et peu coûteuse, à la lecture des otolithes pour estimer la structure en âge d'une population. C'est ce que nous avons cherché à savoir dans cette section, en observant et comparant les relations taille-âge et poids d'otolithe-âge pour six espèces de poissons : le grondin rouge *Aspitrigla cuculus*, le merlan *Merlangius merlangus*, le merlan bleu *Micromesistius poutassou*, le tacaud commun *Trisopterus luscus*, le petit tacaud *Trisopterus minutus* et la plie *Pleuronectes platessa*. Pour cette étude, les mâles et les femelles ont été traités séparément, une différence de croissance étant fréquemment observée entre les deux sexes chez les espèces sélectionnées (Quéro & Vayne, 1997, voir chapitre 1). Dans un premier temps, la relation âge-poids de l'otolithe a été observée de manière directe. Puis nous avons tenté d'estimer la probabilité pour un individu d'appartenir à un groupe d'âge en fonction de son poids d'otolithe.

Matériels et méthode

Les données utilisées pour cette étude sont les mêmes que celles utilisées dans la section précédente. Le protocole d'échantillonnage est décrit dans la partie « Material and methods » du paragraphe 3.1. Ici, le poids de l'otolithe réfère au poids moyen des deux sagittae, un test de Student ayant démontré l'absence de différence de poids entre otolithes d'une même paire. Le nombre d'individus échantillonnés par espèce, par zone, par sexe et par groupe d'âge est présenté dans le tableau 3.2.1. Les individus non sexés ont été écartés de cette étude.

Table 3.2.1. Nombre d'individus échantillonnés par espèce, par zone, par sexe (les individus non sexés ne sont pas pris en compte dans cette étude) et par groupe d'âge.

Espèce	Sexe	Groupe d'âge	Golfe du Lion	Golfe de Gascogne	Mer Celtique	Manche	Mer du Nord
Grondin	M	1	-	-	25	-	1
		2	5	-	27	1	-
		3	-	-	11	-	-
		4	-	-	18	-	-
		5	-	-	3	-	-
		6	-	-	-	-	-
		7	1	-	-	-	-
	F	1	-	-	8	-	-
		2	5	-	24	9	1
		3	1	-	13	1	-
		4	-	-	16	-	-
		5	-	-	14	-	1
		6	-	-	2	-	-
		7	-	-	1	-	-
Merlan	M	1	-	-	-	13	20
		2	-	-	-	15	7
		3	-	-	-	5	1
		4	-	-	-	-	1
		5	-	-	-	-	3
		6	-	-	-	-	5
		7	-	-	-	-	3
		8	-	-	-	-	2
	F	1	-	-	-	12	37
		2	-	-	-	24	12
		3	-	-	-	5	9
		4	-	-	-	1	-
		5	-	-	-	-	2
		6	-	-	-	-	7
7		-	-	-	-	3	
8		-	-	-	-	5	
Merlan bleu	M	1	10	2	4	-	-
		2	28	-	3	-	-
		3	2	1	2	-	-
		4	1	1	7	-	-
		5	-	-	5	-	-
		6	1	-	2	-	-
		7	-	-	1	-	-
	F	0	-	9	1	-	-
		1	7	10	15	-	-
		2	14	5	14	-	-
		3	5	1	9	-	-
		4	-	1	10	-	-
		5	-	-	5	-	-
		6	-	-	3	-	-
7	-	-	1	-	-		

Chapitre 3. L'otolithe comme indicateur des impacts environnementaux

Espèce	Sexe	Groupe d'âge	Golfe du Lion	Golfe de Gascogne	Mer Celtique	Manche	Mer du Nord
Tacaud commun	M	1	-	-	-	11	-
		2	-	-	-	25	8
		3	-	-	-	4	7
	F	1	-	-	-	7	-
		2	-	-	-	35	7
		3	-	-	-	12	7
		4	-	-	-	1	2
Petit tacaud	M	0	-	2	-	-	-
		1	25	10	1	19	22
		2	4	11	2	-	2
		3	-	1	1	-	1
		4	-	-	3	-	-
	F	0	1	12	-	-	-
		1	36	25	1	32	41
		2	48	31	21	2	6
		3	4	4	7	-	-
		4	-	8	9	-	-
		5	-	1	1	-	-
		6	-	-	1	-	-
Plie	M	1	-	-	-	-	7
		2	-	-	-	2	32
		3	-	-	-	2	17
		4	-	-	-	-	16
		5	-	-	-	-	14
		6	-	-	-	-	5
		7	-	-	-	-	1
		8	-	-	-	-	1
		9	-	-	-	-	2
		10	-	-	-	-	-
		11	-	-	-	-	1
		12	-	-	-	-	1
		13	-	-	-	-	-
		14	-	-	-	-	1
		15	-	-	-	-	1
	F	1	-	-	-	-	9
		2	-	-	-	8	23
		3	-	-	-	14	24
		4	-	-	-	4	20
		5	-	-	-	2	13
		6	-	-	-	-	20
		7	-	-	-	1	8
		8	-	-	-	1	3
		9	-	-	-	-	4
		10	-	-	-	-	-
		11	-	-	-	-	2
		12	-	-	-	-	1

Dans un premier temps les relations taille-âge et poids d'otolithe-âge ont été représentées graphiquement pour chaque espèce, chaque sexe et chaque zone de capture. Puis, la probabilité d'un individu de taille L_t , ou de poids d'otolithe W_o , d'appartenir à un groupe d'âge k a été modélisée en prenant en compte les facteurs espèce, sexe et zone. Un tri a été réalisé dans les données afin d'éliminer, par espèce, zone et sexe, les groupes d'âge contenant moins de quatre individus. Un effet « zone » n'a été estimé que dans les cas où au moins trois groupes d'âge par zone étaient représentés. L'effet de ces facteurs a été estimé sur les groupes d'âge communs aux différentes modalités de ces facteurs.

Les probabilités d'appartenance à un groupe d'âge ont été estimées à l'aide de modèles multinomiaux sans contrainte (les individus plus grands, ou aux otolithes plus lourds, ne sont pas contraints d'appartenir à des groupes d'âge supérieurs) :

$$f(x_1, \dots, x_k, n, p_1, \dots, p_k) = P(X_1=x_1 \text{ et } \dots \text{ et } X_k=x_k)$$

$$= \begin{cases} \frac{n!}{x_1! \dots x_k!} p_1^{x_1} \dots p_k^{x_k}, & \text{quand } \sum_{i=1}^k x_i = n \\ 0, & \text{sinon} \end{cases} \quad (3.2.1)$$

où $(x_1 \dots x_k)$ correspond aux nombres d'individus appartenant aux groupes d'âge 1 à k , n est le nombre total d'individus, $(p_1 \dots p_k)$ correspond aux probabilités d'appartenir aux groupes d'âge 1 à k . Ces probabilités sont modélisées comme fonction de la taille ou du poids de l'otolithe.

Pour chaque espèce, huit modèles ont été ajustés :

- 2 modèles de base :

$$\text{logit}(p_i) = a + b(L_t) \quad i = 1 \dots k \quad (\text{modèle 1})$$

$$\text{logit}(p_i) = a + b(W_o) \quad i = 1 \dots k \quad (\text{modèle 2})$$

où $\text{logit}(p_i) = \ln(p_i/1-p_i)$, L_t correspond à la taille du poisson et W_o correspond au poids de l'otolithe

- 2 modèles avec effet « sexe »

$$\text{logit}(p_i) = a + b_s(L_t) \quad i = 1 \dots k \quad (\text{modèle 3})$$

$$\text{logit}(p_i) = a + b_s(W_o) \quad i = 1 \dots k \quad (\text{modèle 4})$$

- 2 modèles avec effet « zone »

$$\text{logit}(p_i) = a + b_z(L_t) \quad i = 1 \dots k \quad (\text{modèle 5})$$

$$\text{logit}(p_i) = a + b_z(W_o) \quad i = 1 \dots k \quad (\text{modèle 6})$$

- 2 modèles avec effet « zone + sexe »

$$\text{logit}(p_i) = a + b_{sz}(L_t) \quad i = 1 \dots k \quad (\text{modèle 7})$$

$$\text{logit}(p_i) = a + b_{sz}(W_o) \quad i = 1 \dots k \quad (\text{modèle 8})$$

Afin de choisir le meilleur ajustement parmi ces différents modèles, l'AIC ou *Akaike's Information Criterion* a été calculé pour chacun des huit modèles :

$$\text{AIC} = 2k - 2 \ln(L)$$

où k est le nombre de paramètres du modèle et L représente la vraisemblance maximisée. L'AIC permet d'évaluer la qualité de l'ajustement en estimant la quantité d'information perdue lorsque le modèle est ajusté, et en tenant compte du nombre de paramètres (la déviance du modèle - $2\ln(L)$ - est pénalisée par 2 fois le nombre de paramètres). De fait, plus l'AIC est bas et plus le modèle est une bonne représentation de la relation que l'on cherche à décrire. Nous avons donc comparé les huit différents modèles ajustés pour chaque espèce en fonction de leur AIC, afin de savoir lequel de ces modèles permettait de mieux prédire l'âge.

Résultats

Analyse préliminaire

Les relations taille-âge et poids d'otolithe âge ont été étudiées pour chaque sexe de chaque espèce dans chacune des zones d'étude. Les résultats pour les six espèces, dans les zones où le nombre d'individus échantillonnés est maximum, sont visibles sur la figure 3.2.1.

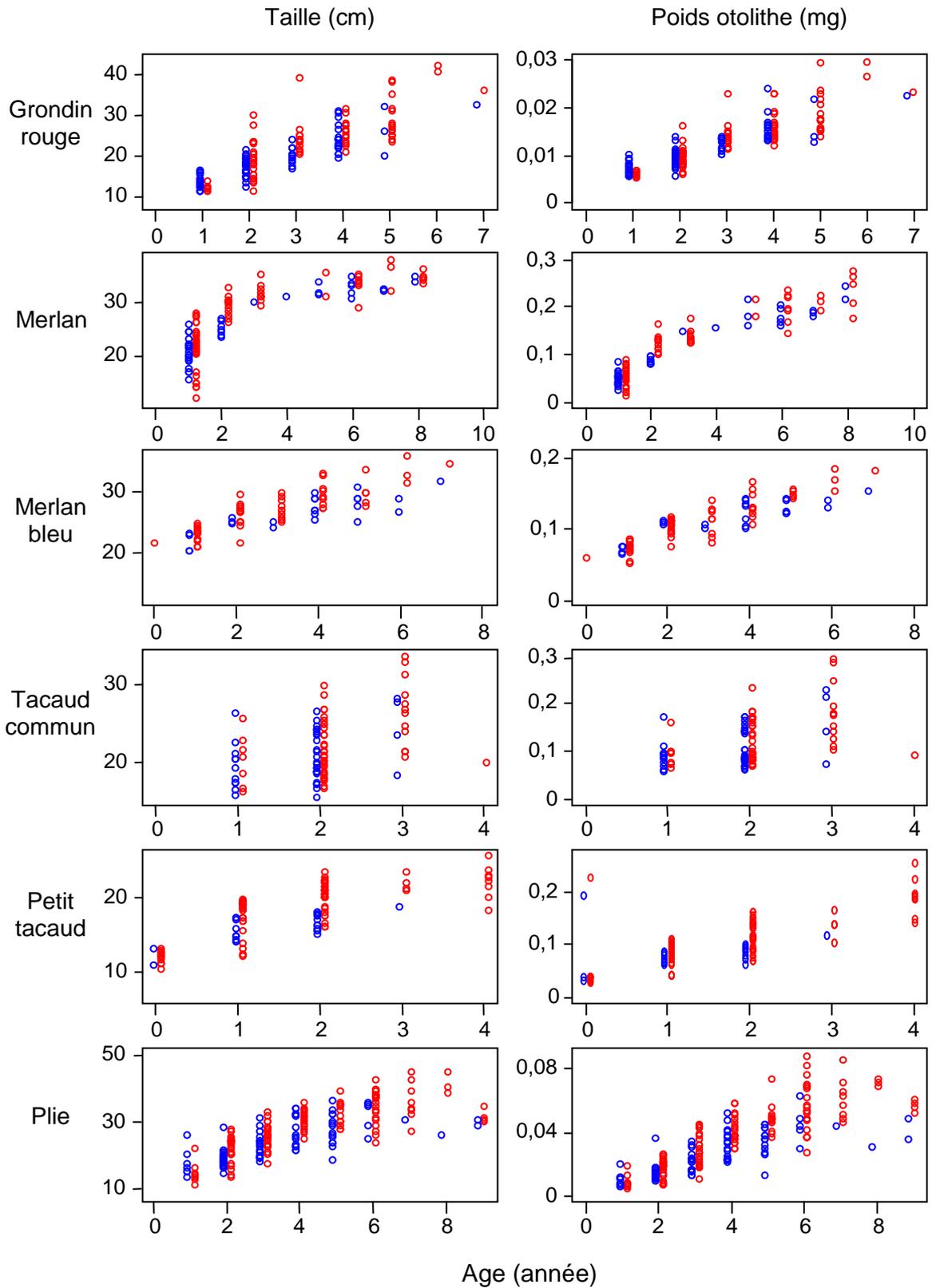


Fig. 3.2.1. Relation âge-taille et âge-poids d'otolithe par sexe (mâles en bleu, femelles en rouge) pour les six espèces dans la zone où le plus grand nombre d'individus a été capturé : grondin rouge en mer Celtique, merlan en mer du Nord, merlan bleu en mer Celtique, tacaud commun en Manche, petit tacaud dans le golfe de Gascogne et plie en mer du Nord.

D'après la figure 3.2.1, les relations taille-âge et poids d'otolithe-âge présentent de grandes similitudes. Dans les deux cas la relation semble linéaire, à l'exception du merlan pour qui la relation taille-âge semble plutôt logarithmique. Les deux types de relation semblent présenter le même niveau de variabilité. En effet, dans les deux cas le recouvrement entre les différents groupes d'âge est important, et pour certaines espèces comme la plie, un même poids d'otolithe peut appartenir à cinq groupes d'âge différents. À la vue de ces relations, aucune des deux variables ne semble être un meilleur prédicteur de l'âge. Nous avons donc cherché à décrire les relations taille-âge et poids d'otolithe-âge d'une manière analytique, et à représenter puis comparer ces relations à l'aide de modèles multinomiaux.

Modélisation

Pour toutes les espèces, les modèles présentant les plus petits AIC sont ceux ajustés avec le poids d'otolithe comme variable explicatrice de la probabilité d'appartenance aux groupes d'âge (tableau 3.2.2).

Tableau 3.2.2. Valeur de l'AIC des différents modèles ajustés pour chaque espèce. Les valeurs en rouge correspondent aux plus faibles AIC et donc au meilleur ajustement. Pour le grondin rouge, le tacaud commun et la plie les données n'étaient pas suffisantes pour pouvoir comparer les différentes zones (moins de quatre individus par classe de taille) ; de même, pour le merlan bleu le nombre de mâles, ou de groupes d'âge représentés n'était pas suffisant pour effectuer une comparaison entre les deux sexes.

Modèle	Grondin rouge	Merlan	Merlan bleu	Tacaud commun	Petit tacaud	Plie
1	334,1	228,5	167,9	210,9	419,3	504,0
2	322,8	161,9	124,3	207,9	338,7	477,3
3	286,4	223,6	-	215,5	418,0	504,1
4	268,5	161,9	-	212,9	341,2	476,6
5	-	201,5	167,9	-	383,2	-
6	-	129,7	128,8	-	321,8	-
7	-	198,0	-	211,3	401,1	-
8	-	136,3	-	210,3	342,2	-

Pour le grondin rouge et le tacaud commun, les données n'étaient pas suffisantes pour tester un effet zone, seuls les grondins de mer Celtique et les tacauds de Manche ont pu être testés (tableau 3.2.2). Pour le grondin le meilleur ajustement est celui qui prend en compte l'effet du sexe des individus. Le même résultat est obtenu pour la plie, mais la différence d'AIC induite par l'ajout du facteur sexe étant inférieure à 1, il est peut probable que cette différence soit significative. Il n'y aurait donc pas d'effet « sexe » significatif chez la plie. Pour le merlan (avec suffisamment de données dans deux zones) et le petit tacaud (avec suffisamment de données dans trois zones), le meilleur modèle selon le critère AIC est le modèle 3, incluant le poids d'otolithe et un effet « zone ». Pour le merlan bleu et le tacaud commun le meilleur modèle est le modèle de base incluant seulement le poids d'otolithe. Sur les figures 3.2.2 à 3.2.7, les probabilités estimées à l'aide de ces modèles multinomiaux sont représentées pour chaque espèce, par zone ou par sexe en fonction des résultats obtenus précédemment. Pour apprécier la différence entre les prédicteurs taille et poids d'otolithe, les deux sont présentés.

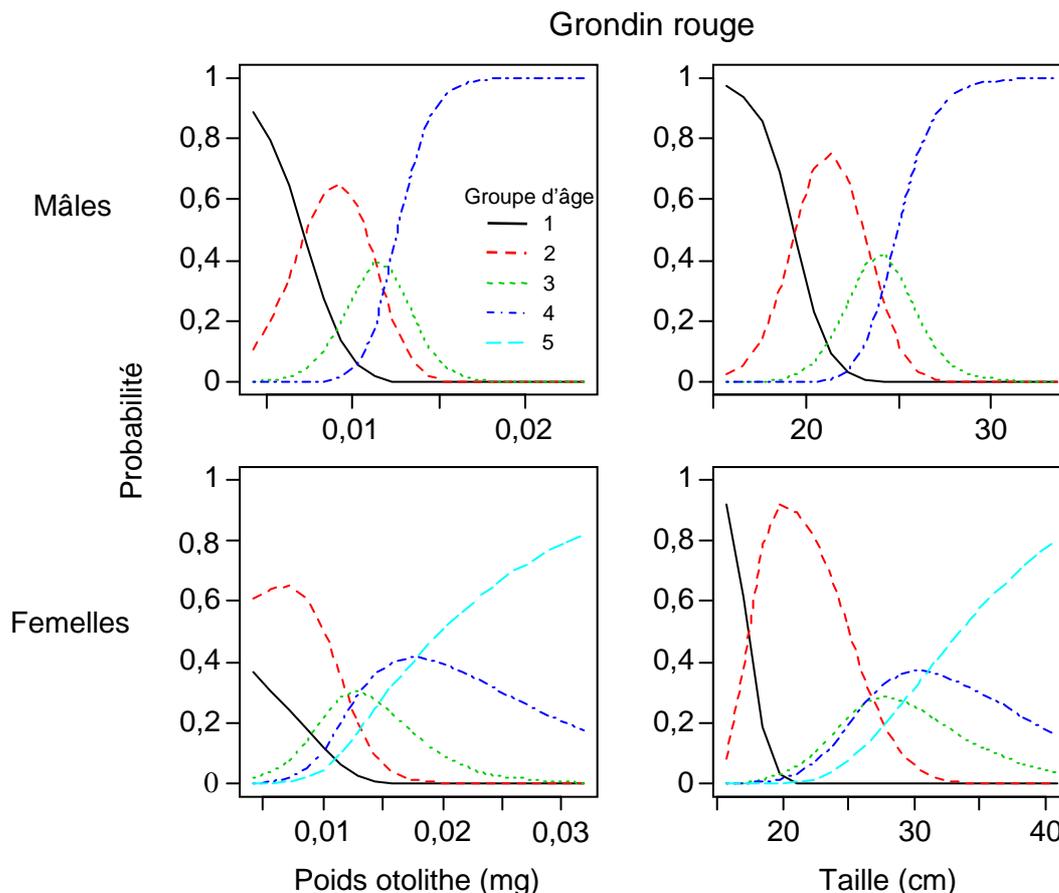


Figure 3.2.2. Grondin rouge. Probabilité d'un individu d'appartenir à un groupe d'âge en fonction du poids d'otolithe ou de la taille, pour les mâles et femelles de mer Celtique.

Pour le grondin rouge, les modes des probabilités obtenus avec le poids ou avec la taille sont dans l'ordre attendu ; ils sont plutôt bien séparés pour les mâles, par contre ces modes se chevauchent de façon importante chez les femelles (fig. 3.2.2).

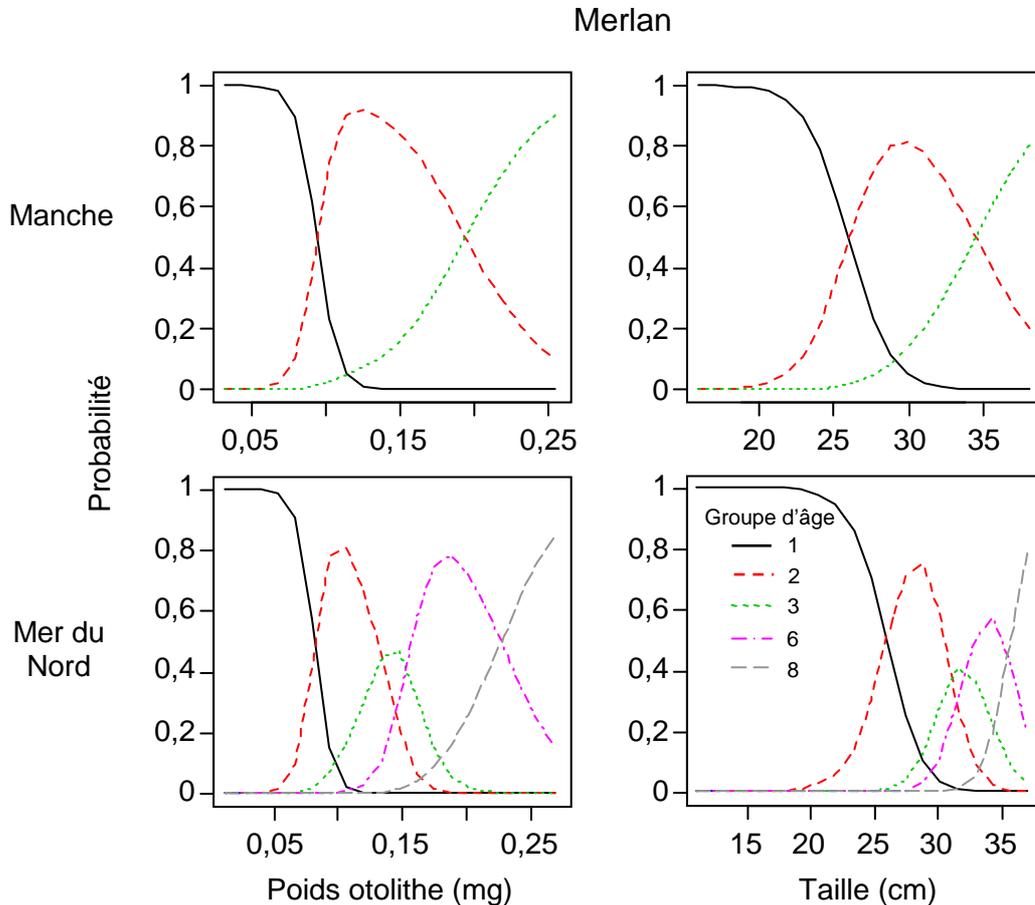


Figure 3.2.3. Merlan. Probabilité d'un individu d'appartenir à un groupe d'âge en fonction du poids d'otolithe ou de la taille, pour les individus de Manche et de Mer du Nord.

Pour le merlan, seuls les groupes d'âge 1, 2 et 3 sont représentés en Manche, tandis qu'en mer du Nord des individus des groupes 6 et 8 ont également été échantillonnés (fig.3.2.3). Les modes des probabilités sont correctement ordonnés et bien séparés pour les deux zones, à l'exception du mode correspondant à la probabilité d'appartenir au groupe 3, estimée avec la taille en mer du Nord.

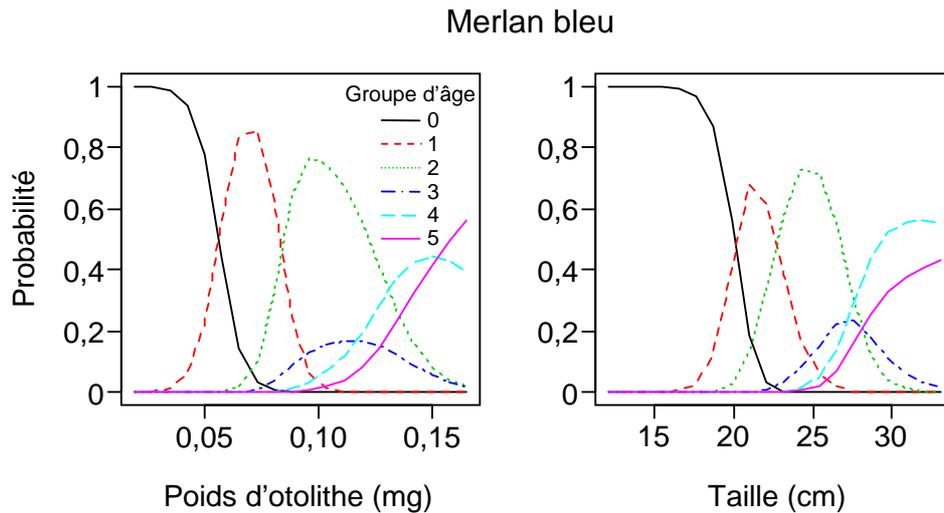


Figure 3.2.4. Merlan bleu. Probabilité d'un individu d'appartenir à un groupe d'âge en fonction du poids d'otolithe ou de la taille.

Pour le merlan bleu, les modes des probabilités d'appartenir à un groupe d'âge, qu'elles soient estimées avec le poids de l'otolithe ou la taille, sont bien séparés pour les deux premiers groupes, mais un chevauchement important empêche de discriminer les groupes d'âge supérieurs (fig. 3.2.4). Il n'est d'ailleurs pas possible de discriminer les individus du groupe 4 de ceux du groupe 5.

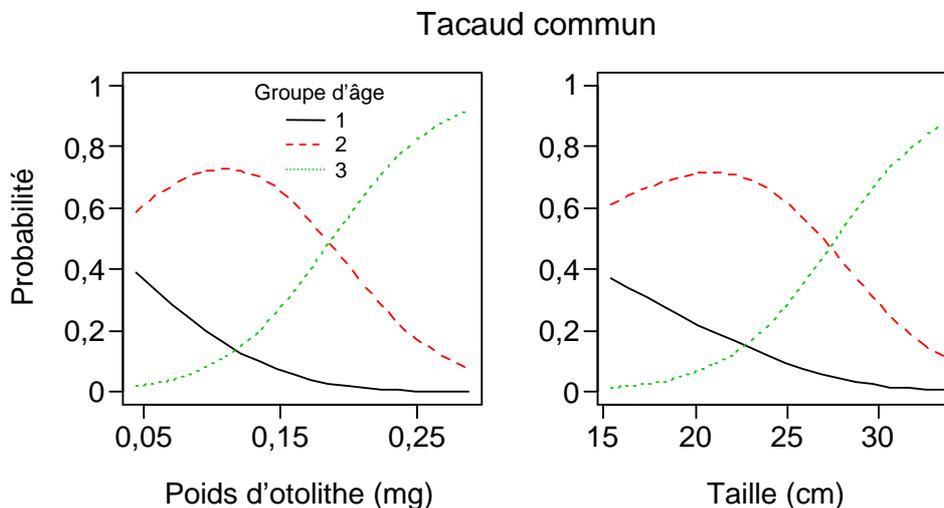


Figure 3.2.5. Tacaud commun. Probabilité d'un individu d'appartenir à un groupe d'âge en fonction du poids d'otolithe ou de la taille.

Pour le tacaud commun, les modes des probabilités estimées avec le poids de l'otolithe ou avec la taille ne sont pas clairement séparés (fig. 3.2.5). Les individus du groupe d'âge 1 ne sont pas séparables du groupe 2.

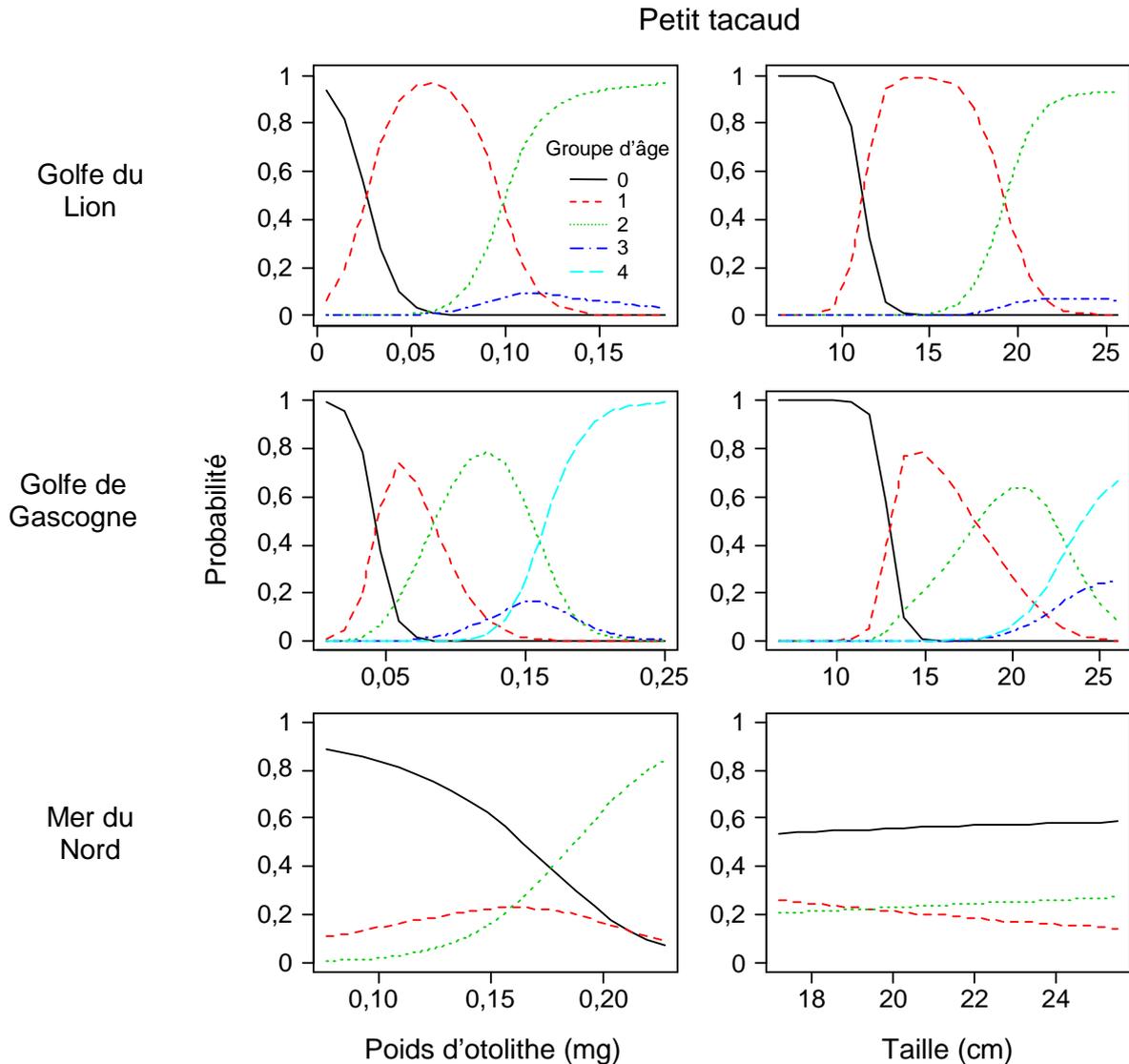


Figure 3.2.6. Petit tacaud. Probabilité d'un individu d'appartenir à un groupe d'âge en fonction du poids d'otolithe ou de la taille, pour les individus du golfe du Lion, du golfe de Gascogne et de mer du Nord.

Pour le petit tacaud, les modes des probabilités estimées avec le poids de l'otolithe ou la taille, sont bien ordonnés et séparés dans le golfe de Gascogne et le golfe du Lion, à l'exception du groupe d'âge 4 qui est impossible de discriminer des groupes contigus (fig. 3.2.6). Par contre, en mer du Nord, les modes sont très étalés lorsque les probabilités sont estimées avec les poids d'otolithes, ils n'y a même pas de mode visible lorsque l'on utilise la taille comme variable explicatrice.

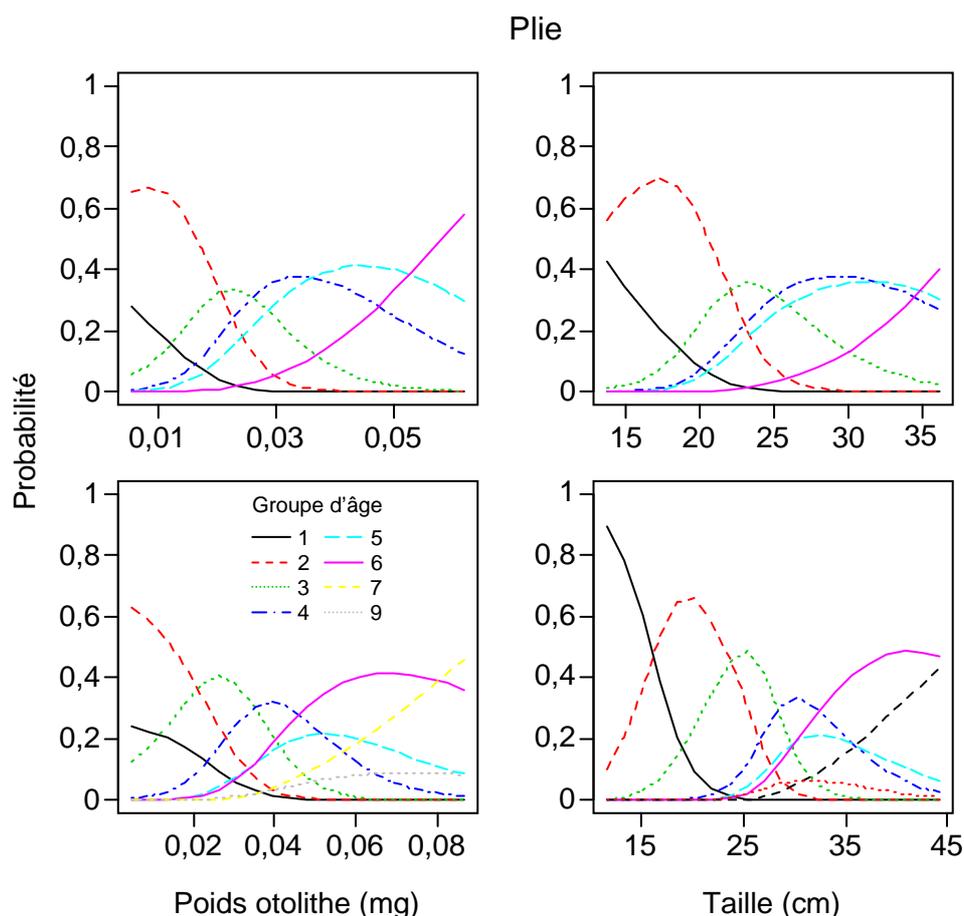


Figure 3.2.7. Plie. Probabilité d'un individu d'appartenir à un groupe d'âge en fonction du poids d'otolithe ou de la taille, pour les plies mâles et femelles de mer du Nord.

Enfin pour la plie, les modes, même s'ils sont bien ordonnés, ne sont pas clairement séparables pour les mâles, et ce que les probabilités soient estimées avec le poids de l'otolithe ou la taille (fig. 3.2.7). Pour les femelles un important chevauchement des distributions est observé lorsque les probabilités sont estimées avec le poids de l'otolithe, tandis que les modes sont mieux séparés lorsque l'on utilise la taille comme variable explicatrice.

Discussion

La possibilité d'une estimation de l'âge du poisson par le poids de l'otolithe a été suggérée il y a une cinquantaine d'années (Templeman & Squires, 1956). Depuis, plusieurs études ont confirmé cette hypothèse, certains auteurs allant même jusqu'à suggérer d'utiliser le poids de l'otolithe comme technique standard d'estimation de l'âge pour certaines espèces comme la sardine du pacifique *Sardinops sagax*

neopilchardus (Fletcher & Blight, 1996). Pour la plie, le poids de l'otolithe a déjà été proposé comme un prédicteur fiable de l'âge du poisson (Cardinale *et al.*, 2000).

Les résultats obtenus ici montrent de forts recouvrements des gammes de poids d'otolithe entre les différents groupes d'âge (fig. 3.2.1), ce qui ne permet pas d'attribuer avec certitude un âge à un individu sur la seule base du poids de ses otolithes. Ce recouvrement est probablement dû pour partie à l'étalement des périodes de ponte. En effet, lors de l'estimation de l'âge par comptage des anneaux saisonniers, la date de naissance des individus est par convention fixée au 1^e janvier (Panfili *et al.*, 2002). Or les individus n'ont pas la même période de ponte en fonction des zones dans lesquelles ils ont été capturés, tout comme les dates de capture diffèrent en fonction des régions (voir chapitre 1). Cette dispersion peut également être aggravée par d'éventuelles erreurs dans l'attribution d'un groupe d'âge lors du comptage des anneaux de croissance. S'ajoute encore une vraie variabilité individuelle de croissance qui ne peut être estimée. L'impossibilité d'attribuer un groupe d'âge à un individu par pesée directe de ses otolithes limite l'intérêt de ces pesées pour estimer des compositions en âge à des fins de gestion des stocks halieutiques. Toutefois, le poids d'otolithe contient une information sur l'âge, et cette information est statistiquement meilleure que celle apportée par la taille. En effet, les résultats obtenus ici montrent que le poids de l'otolithe est un meilleur prédicteur de l'âge, quelle que soit l'espèce. C'est du moins ce que nous apprennent les critères AIC calculés pour chaque modèle (tableau 3.2.2), car les figures de distributions de probabilités (fig. 3.2.2 à 3.2.7) montrent une différence assez mineure. En effet sur ces figures les distributions de probabilités ne semblent pas très différentes, qu'elles soient ajustées avec la taille ou le poids de l'otolithe. D'ailleurs pour les plies femelles (fig. 3.2.7) la taille semble mieux discriminer les groupes d'âge que le poids de l'otolithe.

Les travaux de Bermejo (2007) montrent que, chez la morue, la taille du poisson est un meilleur estimateur de l'âge du poisson. Cet auteur suggère de combiner plusieurs paramètres tels que la taille, le poids, le sexe du poisson et le poids de l'otolithe pour obtenir un modèle qui prédise de façon précise et fiable l'âge du poisson. D'autres paramètres morphométriques de l'otolithe, comme l'épaisseur, peuvent également donner de bons résultats comme le suggèrent Steward *et al.* (2009). Le meilleur prédicteur de l'âge pourrait donc différer selon l'espèce. D'après

les résultats obtenus ici, il semble possible de prédire, avec une bonne précision, l'âge d'un individu à partir du poids de ces otolithes pour le merlan et les grondins mâles. Pour le merlan bleu et le petit tacaud (à l'exception de la mer du Nord), cela semble également possible pour les individus jusqu'à 3 ans. Pour la plie et le tacaud, cela semble plus compromis aux vues des résultats obtenus ici.

Néanmoins, la discrimination des classes d'âge aurait probablement été plus marquée si notre échantillonnage avait été plus important, et si tous les groupes d'âge avaient été mieux représentés ; l'échantillonnage était fortement déséquilibré entre les groupes d'âge, l'ajustement des modèles multinomiaux n'était donc pas optimal. Nous avons choisi d'échantillonner 10 individus par classe d'un cm, ce qui est clairement insuffisant pour ce type d'étude. De plus, il aurait fallu veiller à équilibrer le sex-ratio. En effet il est apparu que le nombre de femelles était souvent plus important que le nombre de mâles, ce qui nous a posé problème pour tester l'influence du sexe sur les relations taille-âge et poids d'otolithe-âge.

3.3. Conclusion générale

Les deux études de ce chapitre confirment le fait que l'environnement physique d'un poisson peut impacter la formation de ses otolithes, ce qui se ressent sur les relations poids otolithe-taille du poisson et poids otolithe-âge. Des différences dans ces deux types de relations ont d'ailleurs été observées dans des zones pourtant géographiquement proches comme la Manche et la mer du Nord. Il est intéressant de voir que des études sur la morphométrie de l'otolithe permettent de mettre en évidence ces différences. A l'échelle de la microstructure et de la chimie de l'otolithe ces différences sont peut-être encore plus marquées.

Les résultats obtenus dans ce chapitre mettent également en évidence le caractère spécifique des relations poids otolithe-taille et poids otolithe-âge. En effet, nous avons pu remarquer dans les deux cas des différences entre espèces, même si ces différences sont moins marquées à l'intérieur d'une même famille en ce qui concerne la relation poids otolithe-taille.

Chapitre 4.

Impact de l'environnement sur la
croissance des poissons

Dans le chapitre 2, nous avons pu constater que les variations de température ou de salinité n'affectent pas la distribution des espèces étudiées : les individus des espèces sélectionnées (merlu, merlan, merlan bleu, tacaud, petit tacaud, grondin rouge, cardine et petite roussette), même s'ils ont des préférences pour certaines conditions de température et salinité, sont plutôt inféodés à une certaine profondeur et ne se déplacent pas lorsque les conditions varient (à l'échelle des variations observées dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique).

Si ces variations environnementales sont subies, on peut alors se demander si elles affectent le poisson de façon intrinsèque. En effet, l'environnement physique du poisson a un effet important sur sa physiologie et son métabolisme (Brett, 1979). Le taux de croissance, notamment, est connu pour être particulièrement sensible aux conditions physiques du milieu (Jørgensen, 1992, Dutil *et al.*, 2008) : en été, lorsque la durée d'ensoleillement et la température sont les plus élevées et que la nourriture est abondante, la croissance est maximale, alors que celle-ci diminue considérablement en hiver (Brett, 1979). L'impact de l'environnement sur la croissance est d'ailleurs particulièrement important au tout début de la vie du poisson, lorsque celui-ci évolue de larve à juvénile et que le taux de croissance est élevé (Miller, 1997).

Mais la croissance n'est pas seulement gouvernée par des facteurs environnementaux, et peut également être affectée par des facteurs biotiques. Parmi ceux-ci, la disponibilité en nourriture apparaît comme un facteur limitant de l'anabolisme (Brett, 1979). De même, la prédation et la compétition intraspécifique (densité dépendance) et interspécifique pour l'espace et la ressource trophique peuvent avoir un impact négatif sur la croissance des individus (Fox & Flowers, 1990 ; Folkvord *et al.*, 2009).

Dans ce chapitre, nous avons cherché à savoir quel pouvait être l'impact des variations environnementales sur la croissance individuelle, en se focalisant sur les individus de moins d'un an (groupe 0+), qui correspondent au premier mode sur un histogramme de distribution en taille. L'évolution interannuelle de la taille modale du groupe 0+ a été observée. Nous avons tout d'abord étudié l'effet de la densité des individus du groupe 0+ sur cette taille modale en posant plusieurs hypothèses :

(i) Plus les individus sont nombreux et plus la quantité de nourriture disponible par individu est limitée. Les effets densité-dépendants devraient donc être plus visibles dans les régions les moins productives

(ii) Si la densité-dépendance dépend de la productivité de la zone, alors dans une même zone plusieurs espèces devraient être affectées de la même façon par des effets densité-dépendants

(iii) Les espèces capables d'étendre leur distribution à des habitats potentiellement moins favorables lorsque leur abondance augmente (ex. le merlan bleu d'après le chapitre 2.1) devraient moins souffrir des effets densité-dépendants

Après avoir évalué l'impact de la densité, nous avons observé les effets de trois variables environnementales, la température, la salinité et la concentration en chlorophylle *a* sur la taille des individus du groupe 0+. L'effet de la température sur la croissance des individus a été évoqué dans de nombreuses études (Reynolds, 1977 ; Brander, 2000). La température peut agir sur la croissance de différentes façons : elle peut avoir un effet positif direct sur le taux de croissance en stimulant les réactions d'anabolisme (Brett, 1979), mais elle peut également avoir un impact négatif en augmentant les besoins en nourriture et en énergie nécessaire au maintien de l'organisme car plus l'individu grandit, plus il a besoin de se nourrir (Shin & Rochet, 1998). De fait, l'effet attendu de la température sur la croissance peut être représenté par une courbe en forme de cloche (fig. 4.1), dont l'apogée correspond à la température optimale de croissance (Brett, 1979). Or, il est possible que dans un écosystème donné toute la gamme de conditions ne soit pas disponible et que seule une partie de la courbe soit observée. Il ne faut donc pas s'attendre à constater un effet strictement positif ou strictement négatif de la température sur la croissance, cela peut dépendre de la zone d'étude. De même, l'effet de la température peut varier d'une espèce à l'autre si elles n'ont pas la même température optimale de croissance.

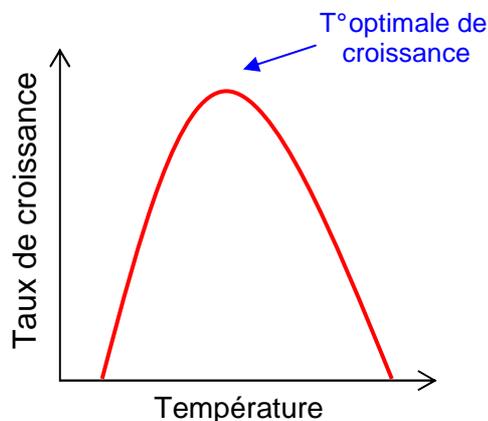


Figure 4.1. Effet attendu de la température de l'eau sur le taux de

La salinité peut affecter la croissance à travers les phénomènes de régulation. En effet l'osmorégulation des fluides corporels effectuée par les poissons en milieu marin est coûteuse en énergie et une augmentation de la salinité, entraînant une augmentation des processus de régulation, pourrait impacter négativement la croissance des individus (Brett, 1979).

Ici, la concentration en chlorophylle *a* est utilisée comme proxy de la disponibilité en nourriture. Les espèces se nourrissant plus longtemps sur les bas niveaux trophiques, comme le merlu, le merlan, le merlan bleu ou le petit tacaud (tableau 4.1), devraient donc être plus directement affectées par la variabilité de ce facteur environnemental.

Tableau 4.1. Rappel de quelques caractéristiques biologiques des espèces étudiées

Espèce	Période de ponte	Régime alimentaire du groupe 0+	Habitat du groupe 0+
Grondin rouge	mars-mai en Manche fév-juin en Atlantique NE jan-juin en Méditerranée	crustacés	fonds sableux à graveleux
Merlu	déc-juin en Méditerranée fév-mai dans le golfe de Gascogne mars-juin en mer Celtique mai-août en mer du Nord	larves de copépodes puis copépodes adultes	vasières
Merlan	jan-juin dans le golfe de Gascogne, la mer Celtique et la Manche avril-juin en mer du Nord	crustacés (euphausiacés)	estuaires
Merlan bleu	fév-mai en Méditerranée fév-mars dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique	copépodes, euphausiacés	océanique
Tacaud commun	jan-juin dans le golfe de Gascogne fév-juin en Manche mars-juillet en mer du Nord	petits crustacés présents dans les estuaires (crabes verts, crevettes)	estuaires
Petit tacaud	déc-mai en Méditerranée fév-mars dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique fév-mai en Manche mars-juin en mer du Nord	crustacés (euphausiacés, crevettes, <i>Calocaris spp.</i>) puis polychètes	fonds sableux, peu profonds

Pour cette étude nous nous sommes intéressés aux mêmes espèces que celles sélectionnées dans la première section du chapitre 2 : le merlu, le merlan, le merlan bleu, le tacaud commun, le petit tacaud et le grondin rouge. La cardine franche et la petite roussette n'ont pas été retenues pour cette étude qui porte sur les plus jeunes individus, la première parce que les jeunes poissons plats sont mal échantillonnés

lors des campagnes océanographiques, la deuxième parce qu'il n'était pas possible de séparer les individus de moins d'un an du reste de la population, la roussette se reproduisant toute l'année.

Matériel & méthode

Collecte et traitement des données

Les poissons utilisés dans cette étude ont été capturés entre 1983 et 2007 dans le sud de la mer du Nord lors de la campagne d'évaluation halieutique IBTS, entre 1992 et 2007 dans le golfe de Gascogne (campagne EVHOE) et entre 1994 et 2007 dans le golfe du Lion (campagne MEDITS). Ces campagnes d'évaluation sont décrites dans le chapitre 1.3.

Pour chacune des zones, des données environnementales ont été rassemblées. Dans le golfe de Gascogne, ces données ont été obtenues à l'aide du modèle ECO-MARS 3D (Lazure & Dumas, 2008). ECO-MARS 3D est un modèle couplé hydrodynamique et biogéochimie qui simule les conditions environnementales dans le golfe de Gascogne depuis 1971. Le domaine géographique de ce modèle s'étend de 43.2°N à 50.8 ° N et de 8 ° W à 0.4°W, segmenté par une grille de 4 km de côté. Ce modèle est forcé par les conditions météorologiques (données issues du Centre Européen de Météorologie et du modèle ARPEGE de Météo France) et le débit et l'apport des fleuves Loire, Gironde, Vilaine et Adour (données issues des agences de l'eau) (Huret *et al.*, 2009). Avec ECO-MARS 3D, température et salinité de fond ont été estimées pour l'ensemble du golfe de Gascogne pour des profondeurs comprises entre 0 et 200 m (là où se situent la plupart des individus d'après le chapitre 2.1), et ce pour chaque mois entre 1992 et 2007. La croissance des poissons étant maximale en été, les valeurs de températures et salinités obtenues chaque année entre juin et septembre inclus ont été moyennées. Ce sont ces moyennes annuelles estivales qui constituent nos valeurs de références. ECO-MARS 3D a également fourni des estimations de la productivité dans le golfe de Gascogne et de la disponibilité en nourriture sous la forme de la concentration moyenne en chlorophylle *a* en surface (trois premiers mètres) pour chaque année entre avril et mai, au moment du bloom de printemps.

En mer du Nord, les mêmes calculs ont été réalisés à l'aide des données issues de l'Ocean Data Centre du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (données disponibles en ligne à www.ices.dk/ocean). Nous disposons donc pour cette zone de moyennes estivales de température et salinité au fond, et de moyennes printanières de la concentration en chlorophylle *a* en surface.

Pour le golfe du Lion les seules données à notre disposition étaient les mesures de températures obtenues *in situ* lors de la campagne MEDITS (voir description du protocole d'échantillonnage dans le chapitre 1.3). Ces valeurs ont été moyennées afin d'obtenir une estimation annuelle de la température estivale moyenne.

Calcul de la taille modale annuelle des individus du groupe 0+

Pour estimer la taille modale annuelle des individus du groupe 0+, des histogrammes de distribution en taille ont été réalisés pour chaque espèce et pour chaque année. Puis, chacun de ces histogrammes de distribution en taille a été représenté sous la forme de plusieurs distributions normales à l'aide d'un algorithme (fonction `mclustBIC` du package `mclust02` avec le logiciel R). Cet algorithme détermine la localisation et le nombre de distributions normales optimales à ajuster sur l'histogramme (fig. 4.2). La moyenne de la première distribution normale est considérée comme la taille modale des individus du groupe 0+. Cet algorithme permet de distinguer plus facilement les différents modes des histogrammes de distribution en taille, qui ne sont pas toujours très bien séparés, et parfois difficiles à distinguer visuellement. La valeur modale ainsi calculée était ensuite validée par vérification visuelle et corrigée manuellement si nécessaire. La valeur obtenue était ensuite arrondie au cm près. La taille modale annuelle des individus du groupe 0+ a été ainsi estimée pour chaque espèce, pour chaque zone, et ce pour toutes les années de la période d'étude.

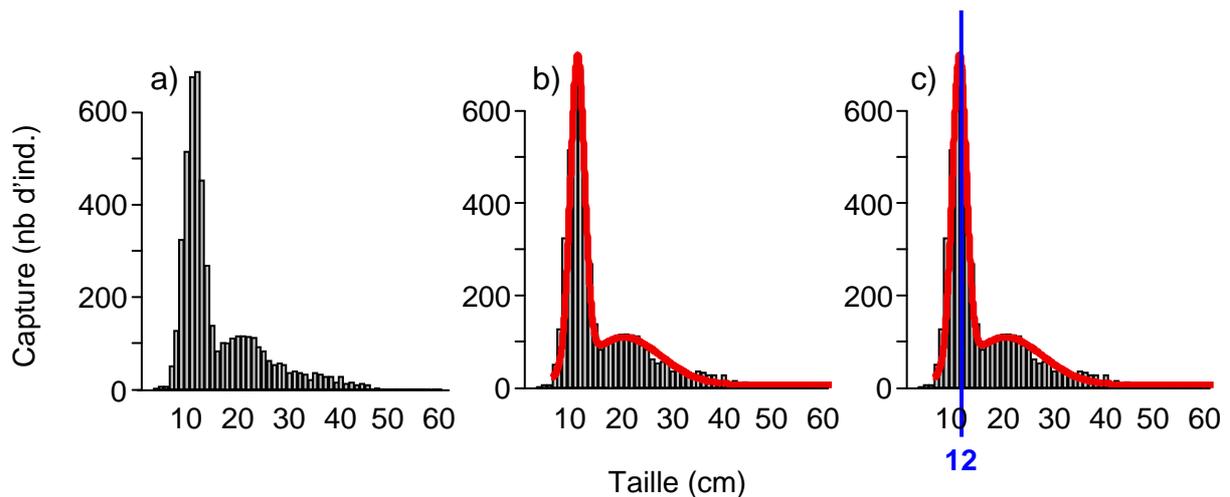


Figure 4.2. Méthode utilisée pour déterminer la taille modale du groupe 0+ pour le merlu en 1992 dans le golfe de Gascogne : a) réalisation d'un histogramme de distribution en taille b) ajustement d'une somme de distribution normale sur l'histogramme c) extraction de la taille au premier mode (moyenne de la première distribution normale).

Estimation des effets densité-dépendant

Pour chaque espèce, chaque zone et chaque année, la densité moyenne des individus à été calculée de la façon suivante :

$$d_t = \sum n_{ti} / \sum S_{ti} \quad (4.1)$$

où n_{ti} correspond au nombre d'individus de l'espèce s capturés dans le trait i de l'année t , et S_{ti} correspond à la surface du trait i de l'année t . Pour chaque espèce, tous les traits d'une même zone ont été pris en compte dans le calcul.

La densité impacte négativement la croissance : plus le nombre d'individus par unité de surface augmente, plus le taux de croissance est ralenti, jusqu'à ce que celui-ci n'augmente plus. On s'attend alors à ce que la relation entre la taille du groupe 0+ et la densité soit de type logarithmique. Pour étudier cette relation, le modèle linéaire suivant a donc été ajusté pour chaque espèce et pour chaque zone :

$$\ln(\text{taille}) = \ln a + b \ln(\text{densité}) \quad (4.2)$$

Estimation des effets environnementaux

Pour expliquer l'effet des facteurs environnementaux (température, salinité, concentration en Chl a) sur la taille des individus du groupe 0+, nous avons choisi d'utiliser des modèles additifs généralisés (Generalized additive models ou GAM). Ces modèles sont dérivés des modèles linéaires généralisés (Generalized Linear

Model ou GLM). Le principe d'un modèle GAM est de prédire une variable réponse y à partir d'une somme de covariables x , transformées à l'aide de fonctions splines (Hastie & Tibshirani, 1990). Les modèles GAM présentent l'avantage d'autoriser des relations non-linéaires entre les variables, tout en gardant la forme additive d'un modèle linéaire. Ainsi, si la relation entre les variables y et x est de type polynomiale (comme attendue pour la relation taille-température), un modèle GAM pourra le détecter. Ici, les modèles GAM ont été ajustés, soit sur les données brutes lorsque qu'aucun effet densité-dépendant n'avait été observé auparavant, soit sur les résidus du modèle 4.2 lorsque des effets densité-dépendants étaient visibles, ceci afin d'éliminer l'effet de la densité sur la taille des individus du groupe 0+ qui pourrait masquer d'éventuels effets environnementaux. Les GAM ont été ajustés pour chaque espèce et pour chaque zone séparément. Le nombre de données étant limité, il n'était pas possible d'ajuster un seul modèle prenant en compte les trois variables environnementales. Nous avons donc ajusté trois modèles, un pour chaque variable environnementale testée :

$$g(E[y])=f_1(\text{température}) \quad (4.3)$$

$$g(E[y])=f_2(\text{salinité}) \quad (4.4)$$

$$g(E[y])=f_3([\text{Chla}]) \quad (4.5)$$

où $E[y]$ correspond à l'espérance de la variable réponse (ici, soit la taille, soit les résidus du modèle 4.2), et f_1 , f_2 , et f_3 correspondent à des fonctions splines qui permettent de lisser la relation entre y et les variables environnementales.

Résultats

Variations environnementales observées

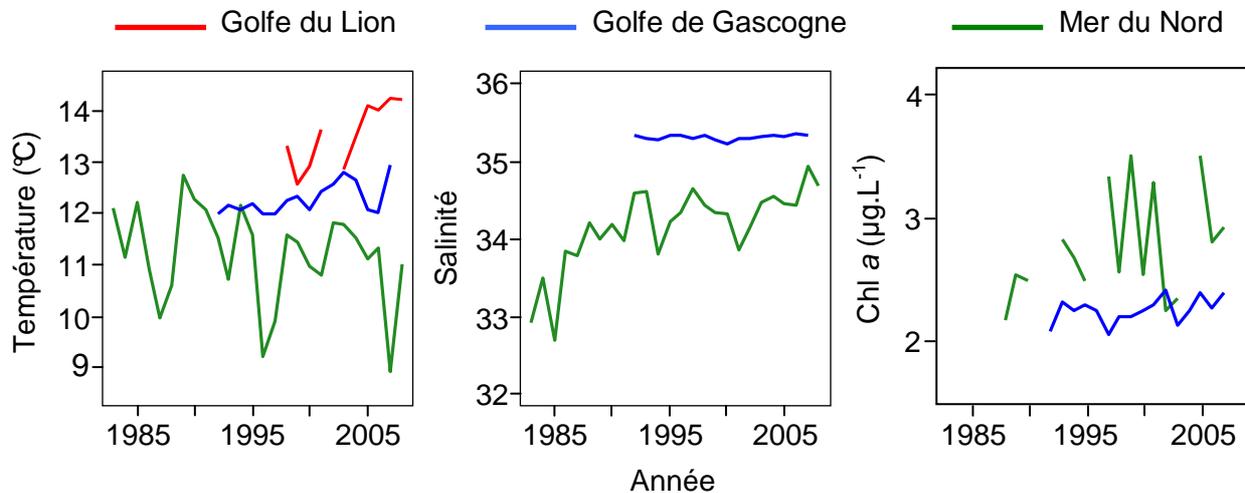


Figure 4.3. Variation de la température de fond, de la salinité de fond et de la concentration en chlorophylle a dans les trois zones étudiées (golfe du Lion, golfe de Gascogne et mer du Nord). Certaines valeurs sont manquantes (ex. température dans le golfe du Lion en 2002), ce qui explique les interruptions dans les courbes.

Les conditions environnementales ont plus ou moins varié au cours de la période d'étude selon la zone observée (fig. 4.3). Les variations interannuelles de la température de fond sont particulièrement importantes en mer du Nord (Coefficient de Variation = 8,3%), où l'on peut observer des différences de plus de 2°C d'une année sur l'autre. Dans cette zone la moyenne des températures de fond en été est de 11,2°C. Dans le golfe de Gascogne les conditions de température restent relativement stables (CV = 2,5%), autour d'une moyenne estivale de 12,3°C. Dans le golfe du Lion la température de fond est en moyenne plus élevée que dans les autres zones (13,5°C) mais les variations interannuelles sont légèrement plus importantes que dans le golfe de Gascogne (CV = 4,5%). Les tendances générales indiquent une stabilité des températures de fond en mer du Nord (pente de la droite de régression = -0.03 ; P-value = 0,194), tandis que dans le golfe de Gascogne et le golfe du Lion les températures de fond auraient tendance à augmenter légèrement sur la période étudiée (pente = 0,04 ; P-value = 0,019 et pente = 0,14 ; P-value = 0,006 respectivement).

La salinité de fond en mer du Nord a sensiblement varié d'une année sur l'autre (CV = 1,5%). La moyenne estivale dans cette zone est de 34,1. Les valeurs de

salinité de fond ont légèrement augmenté en mer du Nord entre 1983 et 2008 (pente=0,05 ; P -value < 0,001). Dans le golfe de Gascogne la salinité de fond est restée très stable (CV = 0,09%), autour d'une moyenne de 35,3.

La concentration en chlorophylle *a* en mer du Nord est beaucoup plus variable que dans le golfe de Gascogne (CV = 16,8% contre 4,8%). La mer du Nord présente également des concentrations plus élevées, avec en moyenne 2,7 $\mu\text{g.L}^{-1}$ de chlorophylle *a* contre 2,2 dans le golfe de Gascogne. La tendance générale tendrait à montrer une faible augmentation de la concentration en chlorophylle *a* en mer du Nord (pente = 0,03 ; P -value = 0,041), tandis que celle-ci reste stable dans le golfe de Gascogne (P -value = 0,097).

Evolution de la taille modale des individus du groupe 0+

La taille modale annuelle (arrondie au cm) des individus du groupe 0+ a varié au cours de la période d'étude pour les six espèces étudiées (fig. 4.4). Pour le merlu, les variations interannuelles de la taille du groupe 0+ sont plus importantes dans le golfe du Lion (CV = 16,0 %), puis en mer du Nord (CV = 13,6 %) et enfin dans le golfe de Gascogne (CV = 9,8 %). Les individus capturés dans le golfe du Lion sont plus jeunes que dans les deux autres zones (la campagne MEDITS moins de temps après la ponte que les deux autres campagnes), ce qui explique la différence de taille : 9,1 cm en moyenne dans le golfe du Lion contre 13,1 et 13,9 cm dans le golfe de Gascogne et la mer du Nord respectivement.

Pour le merlan, la variabilité interannuelle de la taille est plus importante dans le golfe de Gascogne (CV = 9,4%) qu'en mer du Nord (CV = 6,9). La taille modale des individus du groupe 0+ pour cette espèce est de 16,6 cm en mer du Nord et de 14,7 cm dans le golfe de Gascogne.

La taille modale des juvéniles de merlan bleu est plus variable (CV = 14,4%) et plus faible en moyenne (12,4 cm) dans le golfe du Lion que dans le golfe de Gascogne (CV = 9,1 % ; moyenne = 15,3 cm) ou en mer du Nord (CV = 3,9 % ; moyenne = 16,6 cm). On peut remarquer qu'en 1998 les merlans bleus du golfe du Lion sont en moyenne plus grands que ceux du golfe de Gascogne, pourtant plus âgés.

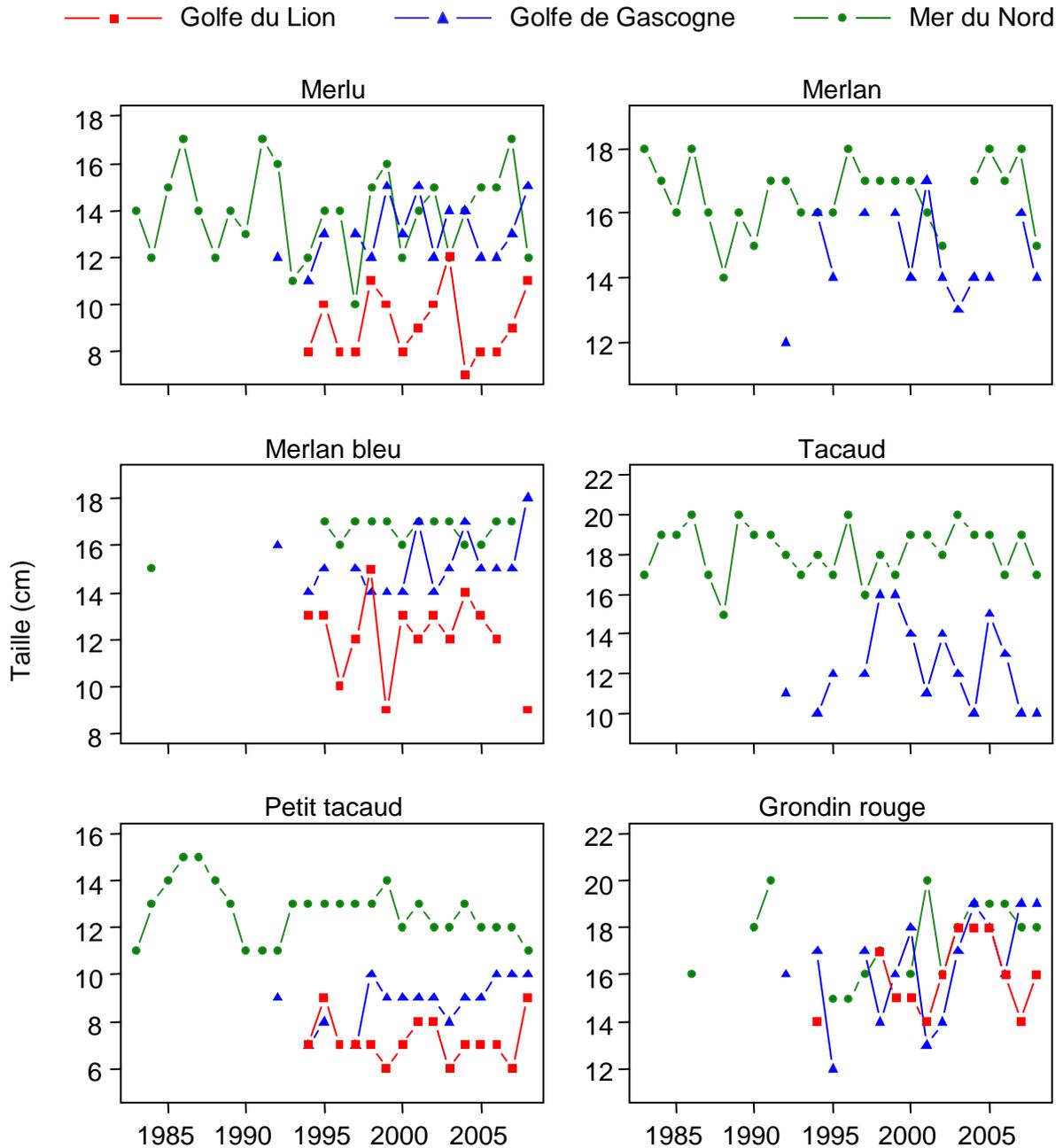


Figure 4.4. Evolution de la taille modale (arrondie au cm) des individus du groupe 0+ au cours du temps pour six espèces et dans 3 zones différentes (golfe du Lion : carrés rouges, golfe de Gascogne : triangles bleus, mer du Nord : cercles verts).

Les tacauds de moins d'un an ont une taille plus variable et plus faible dans le golfe de Gascogne qu'en mer du Nord (CV = 17,5% et moyenne =12,4 cm contre 7,3% et 18,2 cm). La différence de taille entre les deux zones est importante bien que les individus aient sensiblement le même âge (la ponte à lieu de janvier à juin dans le golfe de Gascogne et de mars à juillet en mer du Nord, et la capture a eu lieu

entre octobre et décembre dans le golfe de Gascogne et entre janvier et mars en mer du Nord).

Pour le petit tacaud la variabilité interannuelle de la taille modale des individus du groupe 0+ est à peu près équivalente dans les trois zones : les coefficients de variation sont de 9,2 % en mer du Nord, 11,2% dans le golfe de Gascogne et 13,1% dans le Golfe du Lion. Par contre la taille modale diffère d'une zone à l'autre : les individus du golfe de Gascogne (8,9 cm en moyenne) sont plus proches en taille des individus du golfe du Lion (7,2 cm), pourtant capturés plus jeunes, que de ceux de mer du Nord (12,7 cm) qui ont à peu près le même âge « vrai » (c.à.d en mois).

Enfin, pour le grondin rouge la taille modale des individus du groupe 0+ est plus variable dans le golfe de Gascogne (CV = 13,6%) que dans les deux autres zones (CV = 10,3% en mer du Nord et 9,8% dans le golfe de Gascogne), mais cette taille ne diffère pas beaucoup d'une zone à l'autre : 17,8 cm en moyenne en mer du Nord, 16,3 cm dans le golfe de Gascogne et 15,9 cm dans le golfe du Lion.

Relations taille-densité

Les relations entre la taille modale des individus du groupe 0+ et leur densité diffère selon l'espèce et la zone observée (tableau 4.2 et fig. 4.5 à 4.7).

Tableau 4.2. Résumé statistique du modèle $\ln(\text{taille}) = \ln a + b \ln(\text{densité})$. P-value des coefficients $\ln a$ et b : *** P-value $\leq 0,001$, ** $0,001 < \text{P-value} \leq 0,01$, * $0,01 < \text{P-value} \leq 0,05$, • P-value $> 0,05$. Les valeurs en rouge représentent les relations taille-densité significatives (P-value $< 0,05$).

		Grondin rouge	Merlu	Merlan	Merlan bleu	Tacaud	Petit tacaud
Mer du Nord	$\ln a$	3,325 ***	2,544 ***	3,170 ***	2,811 ***	2,855 ***	2,551 ***
	b	-0,081 ***	0,014 •	-0,031 **	-0,001 •	0,007 •	-0,002 •
	R ²	0,459	0,018	0,338	0,004	0,014	0,001
Golfe de Gascogne	$\ln a$	2,375 ***	2,560 ***	3,075 ***	3,428 ***	3,504 ***	2,978 ***
	b	0,092 *	0,001 •	-0,058 **	-0,065 **	-0,126 **	-0,095 **
	R ²	0,3177	>0,001	0,636	0,510	0,4877	0,546
Golfe du Lion	$\ln a$	3,486 ***	2,113 **	-	2,419 ***	-	1,572 ***
	b	-0,125 **	0,011 •	-	0,008 •	-	0,048 •
	R ²	0,511	0,162	-	0,007	-	0,126

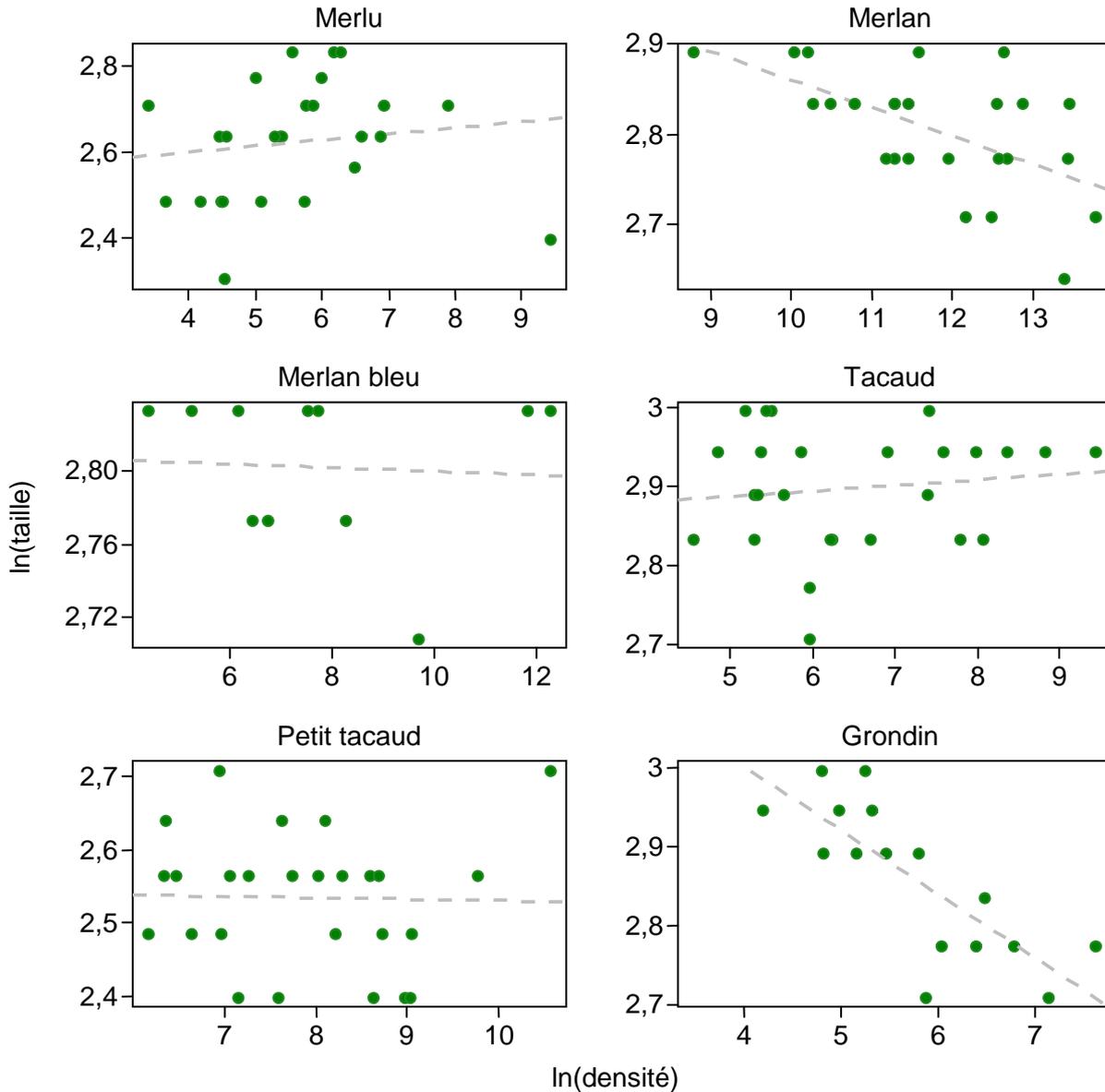


Figure 4.5. Mer du Nord. Relation entre le log de la taille modale des individus du groupe 0+ et le log de leur densité moyenne pour six espèces de poisson. La ligne pointillée grise représente l'ajustement linéaire $\ln(\text{taille}) = a + b \ln(\text{densité})$. La valeur des coefficients de ce modèle ainsi que le R^2 sont présentés dans le tableau 4.3.

En mer du Nord (fig. 4.5), la pente du modèle $\ln(\text{taille}) = a + b \ln(\text{densité})$ est significativement différente de 0 pour seulement deux espèces : le merlan et le grondin rouge. Pour ces deux espèces la taille modale des individus du groupe 0+ diminue de façon logarithmique lorsque la densité augmente. Pour les quatre autres espèces la relation taille-densité n'est pas significative.

Dans le golfe de Gascogne (fig. 4.6), la pente du modèle est significativement différente de 0 pour le merlan, le merlan bleu, le tacaud, le petit tacaud et le grondin rouge (tableau 4.2). Pour les quatre premières espèces, la pente est négative. Par contre, on observe une relation positive pour le grondin rouge. Pour cette espèce la taille augmente avec la densité. Pour le merlu, il n'y a pas de relation significative entre la taille des individus de moins d'un an et leur densité.

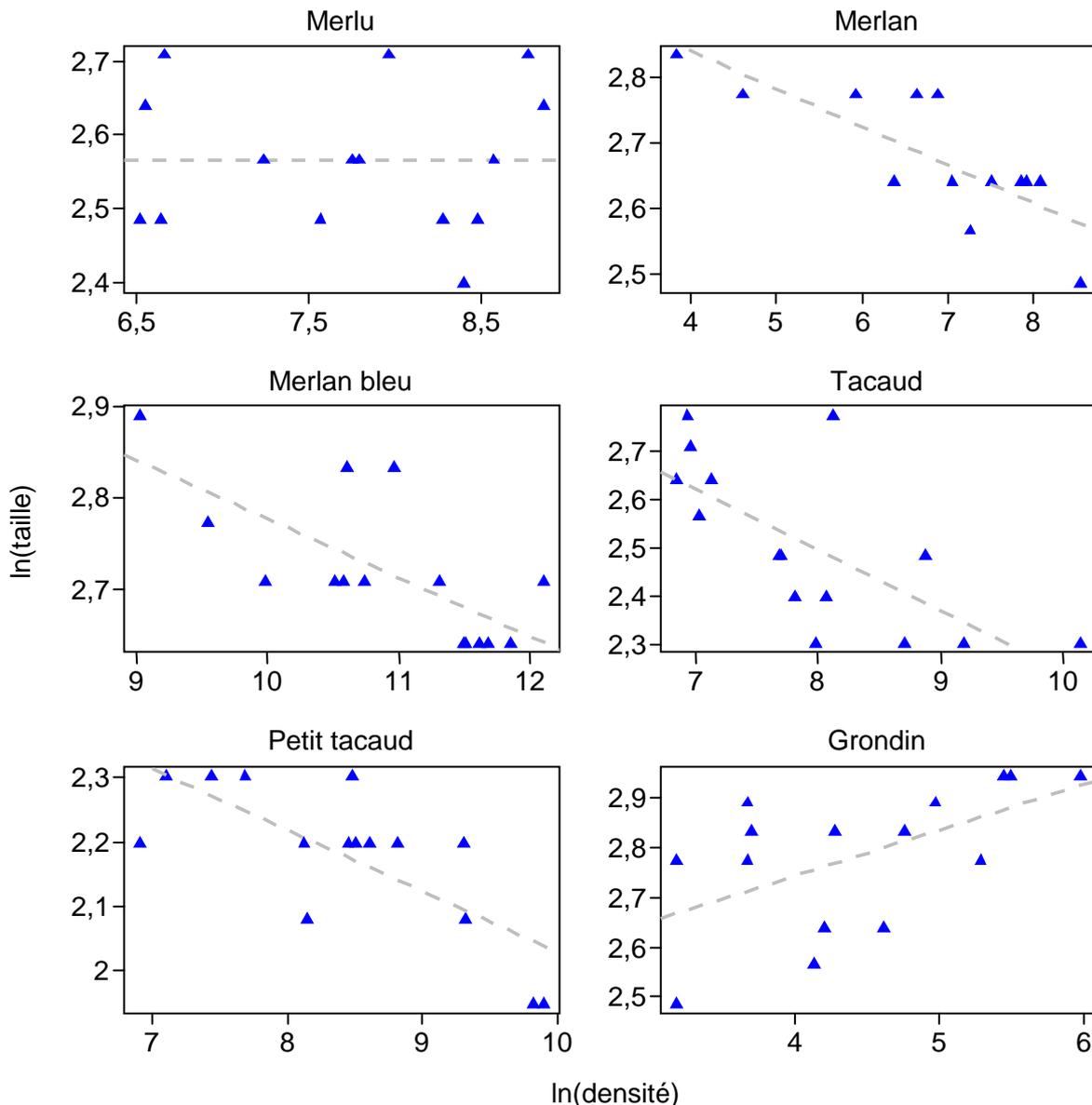


Figure 4.6. Golfe de Gascogne. Relation entre le log de la taille modale des individus du groupe 0+ et le log de leur densité moyenne pour six espèces de poisson. La ligne pointillée grise représente l'ajustement linéaire $\ln(\text{taille}) = a + b \ln(\text{densité})$. La valeur des coefficients de ce modèle ainsi que le R^2 sont présentés dans le tableau 4.3.

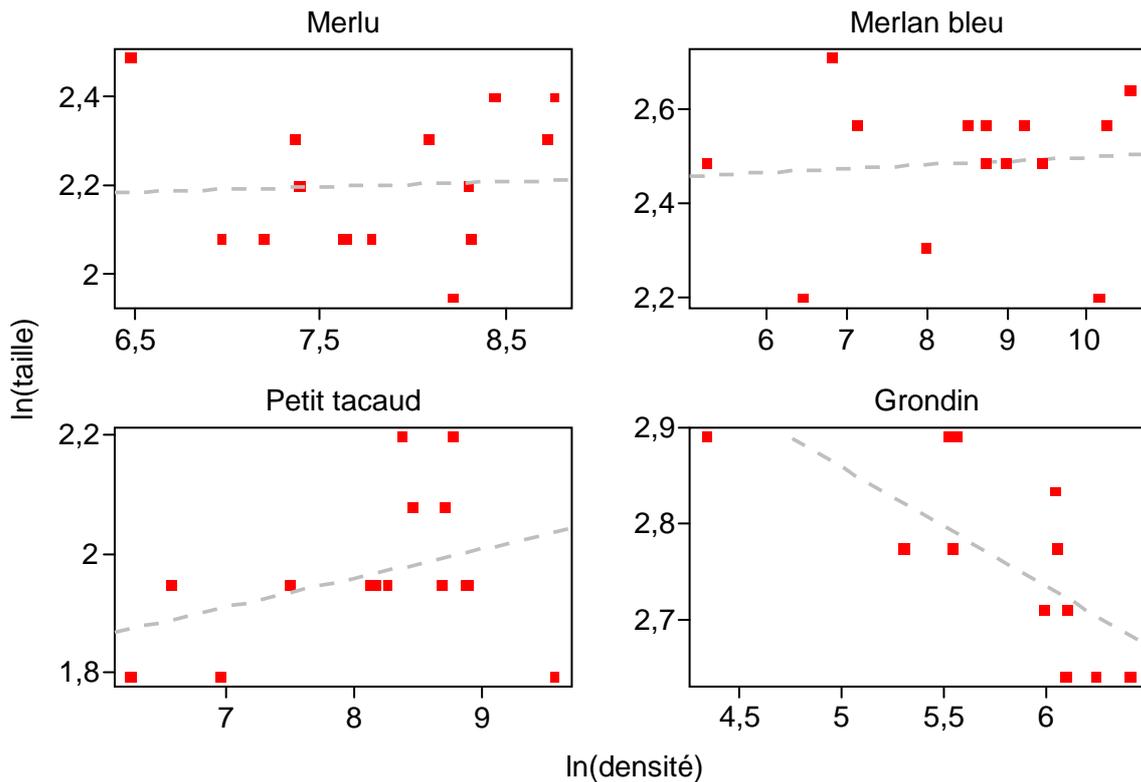


Figure 4.7. Golfe du Lion. Relation entre le log de la taille modale des individus du groupe 0+ et le log de leur densité moyenne pour quatre espèces de poisson. La ligne pointillée grise représente l'ajustement linéaire $\ln(\text{taille}) = \ln a + b \ln(\text{densité})$. La valeur des coefficients du modèle ainsi que le R^2 sont présentés dans le tableau 4.3.

Dans le golfe du Lion, la relation taille-densité n'est pas significative pour le merlu et le merlan bleu et le petit tacaud (tableau 4.2). Pour le grondin rouge, on observe la relation négative : la taille diminue lorsque la densité augmente. Les effets de la densité sur la taille modale des espèces dans chaque zone sont résumés dans le tableau 4.3

Tableau 4.3. Effets de la densité d'individus sur la taille modale du groupe 0+ par espèce et par zone (0 pas d'effet, case jaune : effet densité-dépendant, - effet négatif, + effet positif, case grise : espèce non présente)

	Merlu	Merlan	Merlan bleu	Tacaud	Petit tacaud	Grondin rouge
Mer du Nord	0	-	0	0	0	-
G. Gascogne	0	-	-	-	-	+
G. du Lion	0		0		0	-

Relation taille-variables environnementales

Pour les espèces dont la taille modale des individus du groupe 0+ est affectée par des effets densité-dépendants (cases jaunes du tableau 4.3), les modèles GAM ont été ajustés sur les résidus du modèle $\ln(\text{taille}) = a + b \ln(\text{densité})$, afin de s'affranchir de ces effets. Pour les autres espèces (0 dans le tableau 4.3), les modèles GAM ont été ajustés directement sur la taille modale des individus du groupe 0+.

En mer du Nord, la plupart des ajustements ne sont pas significatifs (tableau 4.4, P -values des modèles GAM $> 0,05$). Seule la taille modale des tacauds communs du groupe 0+ semble liée à la température (P -value $< 0,05$). D'après la figure 4.8, cette relation ne montre pas de tendance particulière. On peut également noter que, si la relation entre la taille des individus du groupe 0+ et la salinité n'est pas significative pour le merlan bleu et le petit tacaud (P -value $> 0,1$), le pourcentage de déviance expliquée par le modèle $g(E[\text{taille}]) \sim f(\text{salinité})$ est supérieur à 50 % (tableau 4.4).

Dans le golfe de Gascogne les résultats sont assez semblables à ceux obtenus en mer du Nord : la plupart des espèces ne montrent aucune relation significative entre la taille modale des individus du groupe 0+ et les variables environnementales (P -value $> 0,05$), à l'exception du tacaud commun. Pour cette espèce, la taille des individus du groupe 0+ est là encore significativement liée à la température (P -value $< 0,05$). D'après la figure 4.9, cette relation est de type polynomial de degré 2 : la taille modale du groupe 0+ augmente jusqu'à ce que la température atteigne 12,25°C, puis diminue. Ici aussi on remarque que, si les relations entre le grondin rouge et la température et entre le petit tacaud et la concentration en chlorophylle *a* ne sont pas significatives, les pourcentages de déviance expliquée par les modèles sont élevés (tableau 4.4).

Dans le golfe du Lion, les seules données environnementales dont nous disposions étaient des données de température de fond. Dans cette zone, les relations entre la taille modale des individus du groupe 0+ et la température ne sont significatives pour aucune espèce. Néanmoins, on remarque que pour le merlu et le merlan bleu le modèle ajusté explique une part importante de la déviance en taille (tableau 4.4).

Tableau 4.4. Relation entre la taille des individus du groupe 0+ et les variables environnementales (T° = température, S = salinité et Chla = concentration en chlorophylle a) estimées à l'aide de modèles GAM, ajustés pour chaque espèce et pour chaque zone. Dév % = pourcentage de déviance expliquée par le modèle, AIC = Akaike's Information Criterion). Les valeurs en rouge représentent les relations significatives (P-value < 0,05).

			Grondin rouge	Merlu	Merlan	Merlan bleu	Tacaud	Petit tacaud
Mer du Nord	T°	R ²	0,093	0,132	0,011	-0,033	0,412	0,16
		Dév%	18,8	24,0	5,25	7,85	59,6	21,6
		AIC	84,49	109,09	-71,10	32,12	83,59	-43,84
		P-value	0,337	0,313	0,271	0,477	0,026	0,070
	S	R ²	0,195	0,040	-0,038	0,363	-0,029	0,441
		Dév %	38,4	20,9	0,515	50,9	1,24	63,6
		AIC	83,80	112,73	-69,89	26,47	93,16	-47,64
		P-value	0,174	0,311	0,733	0,161	0,589	0,123
	Chla	R ²	0,108	-0,056	0,293	-0,083	-0,056	-0,041
		Dév %	21,6	1,01	34	2,51	1,02	9,58
		AIC	45,37	74,90	-56,26	15,98	64,25	-35,83
		P-value	0,316	0,702	0,177	0,642	0,700	0,549
Golfe du Gascogne	T°	R ²	0,394	0,192	0,073	0,019	0,859	0,049
		Dév %	62,2	28,4	15,7	9,46	94,7	17
		AIC	-34,55	46,23	-29,70	-36,99	-40,66	-15,64
		P-value	0,212	0,256	0,202	0,285	0,012	0,424
	S	R ²	0,189	-0,059	0,306	0,004	-0,066	0,194
		Dév %	25,8	2,28	47,7	8,06	1,61	25,6
		AIC	-18,33	49,63	-32,00	-36,77	-14,03	-32,85
		P-value	0,224	0,606	0,172	0,325	0,665	0,165
	Chla	R ²	0,177	-0,061	-0,092	0,055	0,099	0,509
		Dév %	24,1	2,04	0,72	18,7	28,8	56,7
		AIC	-32,56	49,66	-27,74	-36,87	-15,10	-30,46
		P-value	0,075	0,626	0,793	0,411	0,306	0,060
Golfe du Lion	T°	R ²	0,221	-0,0456	-	0,518	-	0,266
		Dév %	31,3	7,06	-	64,9	-	40,8
		AIC	-13,03	42,44	-	38,72	-	-23,71
		P-value	0,212	0,458	-	0,120	-	0,303

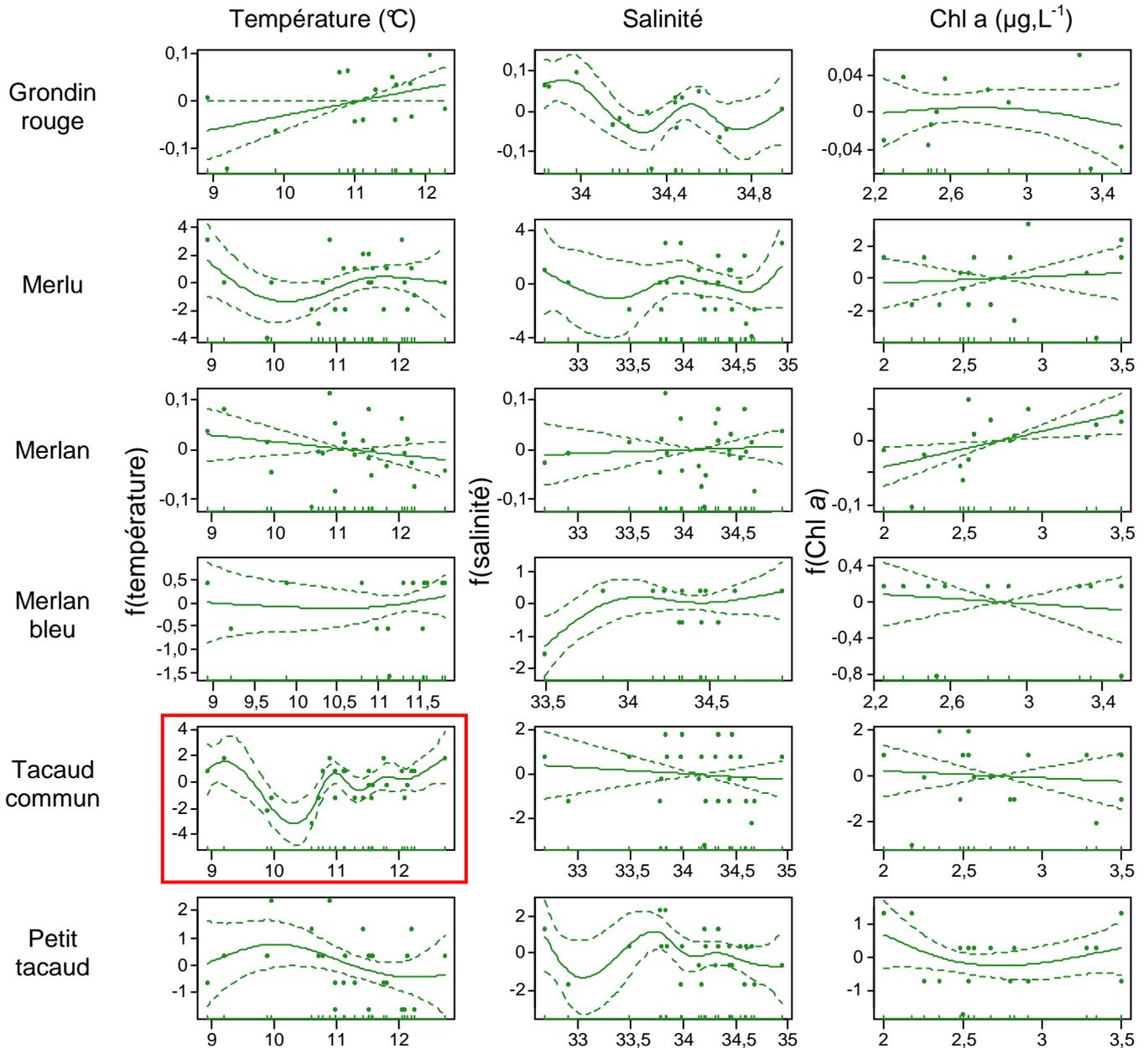


Figure 4.8. Mer du Nord. Relation entre la taille modale des individus du groupe 0+ et les variables environnementales température, salinité et concentration en chlorophylle a pour six espèces de poisson, estimée à l'aide de modèle GAM (voir explication dans le texte). L'axe des ordonnées représente la fonction spline utilisée pour modéliser la relation taille-covariable. Les points sur chaque graphique représentent les résidus du modèle. Les marques de couleur sur l'axe des abscisses localisent les valeurs des observations. Les lignes pointillées représentent l'intervalle de confiance à 95 %. Un résumé statistique de ces ajustements est présenté dans le tableau 4.4. Les relations taille-covariable significatives sont encadrées en rouge.

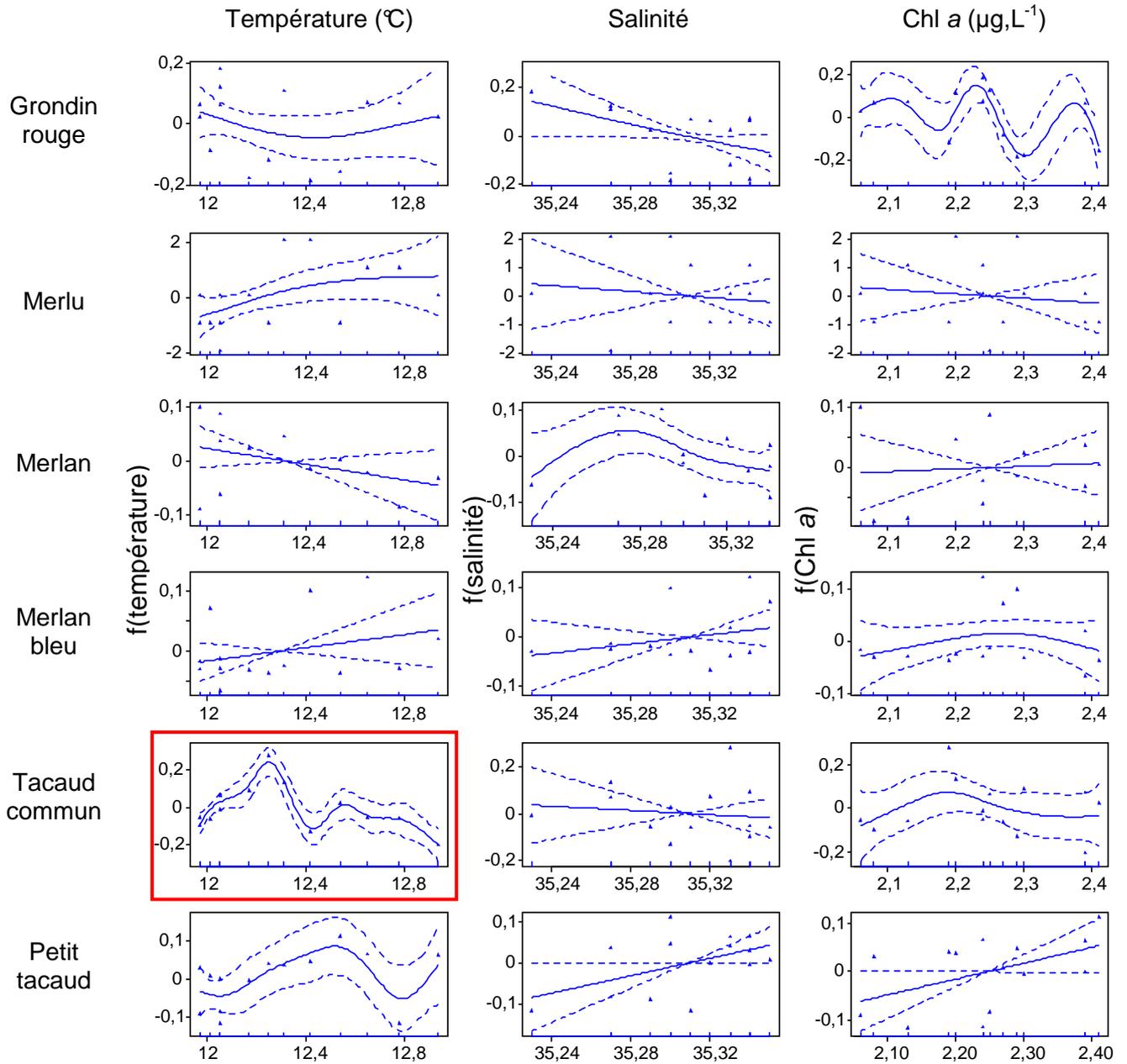


Figure 4.9. Golfe de Gascogne. Relation entre la taille modale des individus du groupe 0+ et les variables environnementales température, salinité et concentration en chlorophylle a pour six espèces de poisson, estimée à l'aide de modèle GAM (voir explication dans le texte). L'axe des ordonnées représente la fonction spline utilisée pour modéliser la relation taille-covariable. Les points sur chaque graphique représentent les résidus du modèle. Les marques de couleur sur l'axe des abscisses localisent les valeurs des observations. Les lignes pointillées représentent l'intervalle de confiance à 95 %. Un résumé statistique de ces ajustements est présenté dans le tableau 4.4.

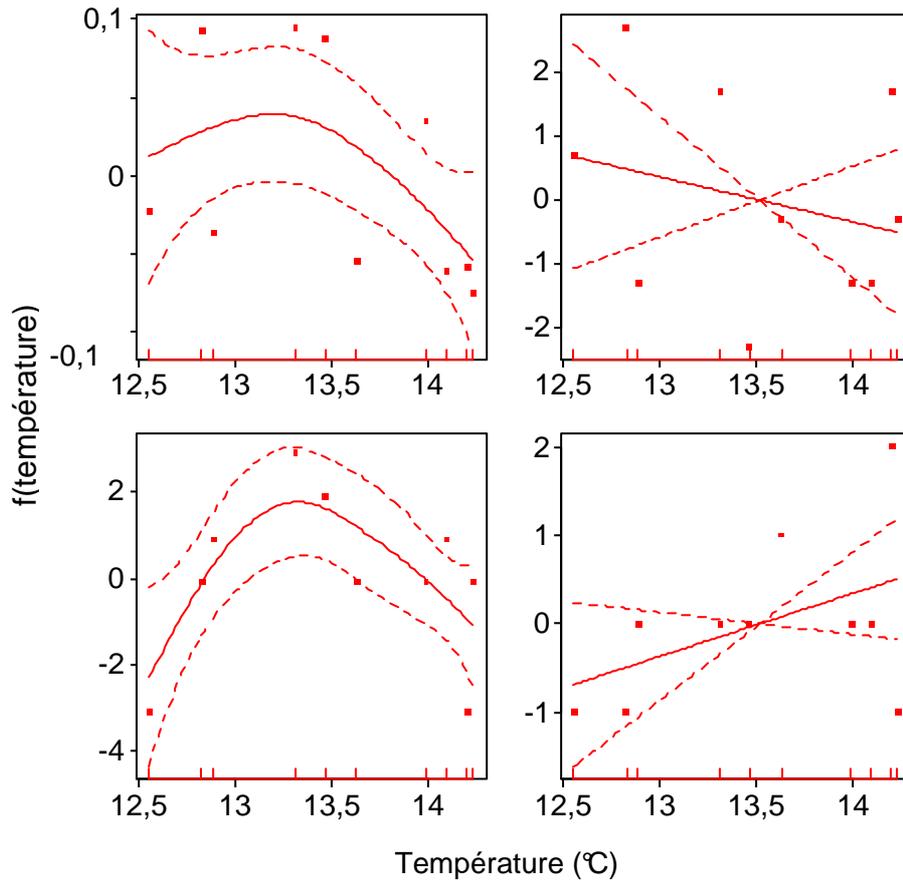


Figure 4.10. Golfe du Lion. Relation entre la taille modale des individus du groupe 0+ et la température pour quatre espèces de poisson, estimée à l'aide de modèle GAM (voir explication dans le texte). L'axe des ordonnées représente la fonction spline utilisée pour modéliser la relation taille-température. Les points sur chaque graphique représentent les résidus du modèle. Les marques de couleur sur l'axe des abscisses localisent les valeurs des observations. Les lignes pointillées représentent l'intervalle de confiance à 95 %. Un résumé statistique de ces ajustements est présenté dans le tableau 4.4.

Discussion

Dans ce chapitre, nous avons étudié l'effet de trois variables environnementales (température, salinité et concentration en chlorophylle *a*) sur la taille des individus de moins d'un an, et ce pour six espèces de poisson dans trois zones différentes. Les résultats obtenus montrent que les variables environnementales testées n'ont que peu d'impact sur la variabilité de la taille modale des individus du groupe 0+ comparé à l'impact des effets densité-dépendants. En effet, sur les six espèces étudiées, seul le tacaud commun semble affecté par l'une des trois variables environnementales testées (la température, cf. tableau 4.4), alors, que cinq espèces sont touchées par des effets densité-dépendants (tableau 4.3).

Sur ces cinq espèces, le merlan et le grondin rouge sont systématiquement sensibles à l'augmentation de la densité, quelle que soit la zone dans laquelle ils se trouvent. Pour le merlan, la taille modale des individus du groupe 0+ diminue lorsque la densité augmente, et ce dans le golfe de Gascogne comme en mer du Nord (le merlan est rare dans le golfe du Lion). Pourtant, en termes de densité relative le merlan est beaucoup plus présent en mer du Nord que dans le golfe de Gascogne (entre 50 et 500 individus/km² dans le golfe de Gascogne contre 650 à 960000 individus/km² en mer du Nord), et il est surprenant d'observer les mêmes effets densité-dépendants dans deux zones où le niveau de densité est si différent. Cela peut s'expliquer partiellement par le fait que la productivité est plus importante en mer du Nord, la compétition pour la nourriture pourrait donc y être moins forte. Peut-être que cela est dû également au fait que les jeunes merlans, qui affectionnent les zones peu profondes (Zheng *et al.*, 2001), trouvent plus d'habitats favorables en mer du Nord que dans le golfe de Gascogne, la capacité d'accueil est donc plus importante en mer du Nord et la compétition pour l'espace est moindre.

Pour le grondin rouge, l'impact de la densité sur la taille modale du groupe 0+ est négatif en mer du Nord et dans le golfe du Lion, alors qu'il est positif dans le golfe de Gascogne. Dans les deux premières zones, le grondin rouge est en compétition pour l'espace et la nourriture avec d'autres espèces de grondins, telles que le grondin gris *Eutrigla gurnardus*, très présent en mer du Nord (Quéro & Vayne, 1997), ou les grondins lyre *Trigla lyra*, camard *Trigloporus lastoviza*, et morrude *Aspitrigla obscura* (Colloca *et al.*, 2003). L'effet négatif de la densité sur la taille modale des individus

du groupe 0+ dans ces zones peut donc s'expliquer par la compétition interspécifique. Par contre, le constat d'un effet positif de la densité dans le golfe de Gascogne est plus difficile à expliquer. Jusqu'à présent, les études sur les effets de la densité sur la taille des individus tendent plutôt à montrer un impact négatif (Rosenfeld *et al.*, 2005 ; Davey, *et al.*, 2006 ; Lorenzen, 2008, par exemple), comme ce qui est observé ici pour les autres espèces. Néanmoins, l'augmentation de la taille modale des individus du groupe 0+ avec la densité est peut être à mettre en relation avec un troisième facteur. En effet, d'autres facteurs non pris en compte ici pourraient également avoir un impact sur la taille du groupe 0+. Par exemple, une meilleure survie larvaire pourrait entraîner l'augmentation conjointe de la taille et de la densité.

Contrairement aux autres espèces étudiées, la taille des merlus de moins d'un an ne semble pas être affectée par des effets densité-dépendants. Cependant, les stocks de merlu dans les trois zones étudiées sont en mauvais état (Aldebert, 1997 ; ICES, 2008b ; ICES, 2008c) et le nombre d'individus par km², bien qu'en augmentation dans le golfe de Gascogne depuis 2005, est relativement bas. Un effet densité-dépendant n'était donc pas particulièrement attendu pour cette espèce.

Pour les autres espèces étudiées, merlan bleu, tacaud et petit tacaud, des effets densité-dépendants sur la taille modale des individus du groupe 0+ ne sont visibles que dans le golfe de Gascogne. Ce n'est pas surprenant dans la mesure où ces espèces, et particulièrement le merlan bleu, sont observées en plus fortes densités dans cette zone (fig. 4.5 à 4.7). Le golfe de Gascogne est également moins productif que la mer du Nord en termes de concentration en chlorophylle *a*, ce qui explique peut-être aussi l'observation d'effets densité-dépendants pour ces espèces dans le golfe de Gascogne et pas en mer du Nord.

Nous avons vu dans le chapitre 2.1 que le merlan bleu dans le golfe de Gascogne était capable d'étendre sa distribution lorsque le nombre d'individus augmentait, et nous avons émis l'hypothèse au début de ce chapitre que, de part cette faculté à étendre son aire de distribution le merlan bleu devrait moins être affectée que les autres espèces par des effets densité-dépendants. Or, les résultats obtenus ici montrent bien que dans cette zone la taille des individus du groupe 0+ diminue avec l'augmentation de la densité. Cela signifie que lorsque le nombre d'individus augmente, les juvéniles de merlan bleu étendent certes leur distribution,

mais pas suffisamment pour limiter l'augmentation du nombre d'individus par unité de surface.

L'effet des variables environnementales testées sur la taille modale des individus du groupe 0+ est, d'après nos résultats, plutôt marginal. En effet, seul le tacaud réagit aux variations de température observées en mer du Nord et dans le golfe de Gascogne. Or, l'effet de la relation entre la taille des jeunes tacauds et la température en mer du Nord ne montre pas de tendance particulière (fig. 4.8). Par contre, dans le golfe de Gascogne cette relation est de type polynomial de degré 2, ce qui correspond à la relation attendue décrite en introduction (fig. 4.1). Toutefois, il est surprenant d'observer ce type de relation dans le golfe de Gascogne où les variations de température sont relativement faibles (fig. 4.3), et chez le tacaud dont les juvéniles vivent en milieu estuarien et sont donc habitués à subir d'importantes variations environnementales.

Les résultats obtenus ne nous ont pas permis de mettre en évidence une influence de la salinité ou de la concentration en chlorophylle *a* sur la taille modale des individus du groupe 0+. Dans les précédents chapitres nous n'avions pas non plus constaté d'effet significatif de la salinité, que ce soit sur la distribution des individus ou sur les relations allométriques étudiées. Ce résultat n'est donc pas surprenant. Par contre, l'absence d'effet significatif de la concentration en chlorophylle *a* est plus inattendu. Cependant, nous ne disposons pas d'une quantité importante de données en mer du Nord, et les variations de ces concentrations dans le golfe de Gascogne sont relativement faibles. Il faudrait pouvoir compléter la série temporelle de mer du Nord, par exemple avec des données issues de modèles, pour pouvoir confirmer cette absence de relation entre la concentration en chlorophylle *a* et la taille modale des individus du groupe 0+.

Pour certaines autres espèces les relations taille-variable environnementale ne sont pas significatives, mais le pourcentage de déviance expliquée par le modèle est supérieur à 50%, ce qui laisse penser que la variabilité de la taille modale des individus du groupe 0+ n'est pas complètement indépendante des fluctuations de cette variable environnementale. C'est le cas par exemple des relations taille-température pour le grondin rouge dans le golfe de Gascogne et pour le merlan bleu dans le golfe du Lion, des relations taille-salinité pour le petit tacaud et le merlan bleu en mer du Nord, et de la relation taille-chlorophylle pour le petit tacaud dans le golfe

de Gascogne. Pour ces cas précis, une série temporelle plus longue permettrait peut-être de mettre en évidence une relation significative.

D'après les résultats obtenus dans ce chapitre, nous avons pu constater que la densité ainsi que la température ont un effet sur la taille modale des individus du groupe 0+. Ces facteurs peuvent agir de deux façons : soit en influençant le taux de croissance des juvéniles, soit en modifiant la période de ponte des individus adultes. En effet, si l'impact de la densité et de la température sur le taux de croissance est bien connu (nous l'avons évoqué dans l'introduction de ce chapitre), des études ont également montré que ces facteurs pouvaient affecter la maturation et décaler ou réduire la période de ponte (Wright & Trippel, 2009). Par exemple, Carscadden *et al.*, (1997) ont montré qu'une température anormalement basse au printemps retardait la ponte de plusieurs semaines chez le capelan *Mallotus villosus*. Ici, nos données ne nous permettent pas d'identifier clairement ce qui cause la variabilité en taille observée chez les individus de moins d'un an. Pour cela, il faudrait pouvoir observer précisément, chaque année et dans chaque zone, la période de ponte de chacune des espèces sélectionnées. Néanmoins, il est fort probable qu'en milieu naturel, où les facteurs interagissent, la variabilité de la taille des individus du groupe 0+ soit due à une combinaison de ces effets, et que densité et température agissent conjointement, même si probablement dans des proportions différentes, sur le taux de croissance et la période de ponte.

Conclusion

Cette étude confirme les résultats obtenus dans le chapitre 2 concernant l'importance des mécanismes densité-dépendants. Il confirme également quelques unes des hypothèses posées en introduction de ce chapitre. Premièrement, nous nous attendions à constater des effets densité-dépendants plus marqués dans les zones moins productives. Dans le golfe de Gascogne la concentration en chlorophylle *a* est légèrement plus faible qu'en mer du Nord. Or c'est aussi dans le golfe de Gascogne que les populations sont le plus affectées par les effets densité-dépendants. Deuxièmement, il était attendu que dans les zones les moins productives plusieurs espèces soient touchées par ces effets densité-dépendants ;

c'est le cas ici dans le golfe de Gascogne. Par contre, l'hypothèse stipulant que les populations capables d'étendre leur distribution devraient être moins sensibles à ces effets n'est pas confirmée, puisque, malgré cette capacité, la taille des merlans bleus du groupe 0+ est affectée par l'augmentation de la densité.

Les variables environnementales testées ici ont peu d'effet sur la taille des individus de moins d'un an. Seul le tacaud est sensible à la température. Les espèces sélectionnées apparaissent donc encore une fois plutôt tolérantes aux variations environnementales. Néanmoins, des séries temporelles plus longues seraient nécessaires pour confirmer ces résultats.

Discussion générale et perspectives

Dans le cadre d'une approche écosystémique de la gestion des pêches, il est important de prendre en compte l'effet de l'environnement physique sur les stocks de poissons. C'est particulièrement vrai dans le contexte actuel où le changement climatique contraint les poissons à s'adapter aux variations environnementales.

Durant ce travail de thèse, nous avons étudié l'impact de ces variations sur les populations d'une sélection d'espèces présentes dans plusieurs régions. Ces espèces ont été sélectionnées afin qu'elles présentent des caractéristiques biologiques différentes. De par ces différences, il était probable que ces espèces ne soient pas toutes affectées de la même façon par les effets du changement climatique. Nous avons listé en introduction un certain nombre d'effets attendus des variations climatiques. Voici un bilan des réponses apportées à ces attentes par nos résultats.

a) Modification de la distribution des populations pour se maintenir dans une gamme de preferendum

Afin de fuir les effets du changement climatique, et notamment le réchauffement, les populations sensibles se déplaceraient pour se maintenir là où les conditions environnementales leur sont favorables. Cela se traduirait par un mouvement des populations vers le nord, comme observé par Perry *et al.* (2005). Les résultats obtenus ici pour le golfe de Gascogne et la mer Celtique ne vont pas dans ce sens. Aucune des espèces sélectionnées n'a semblé se maintenir dans une gamme de température ou de salinité particulière quand les conditions environnementales variaient. Pour les juvéniles de merlu, le merlan bleu, le grondin rouge, la cardine et la roussette, habitat occupé et habitat disponible était significativement corrélés, ce qui signifie que ces espèces subissent les variations environnementales sans modifier leur distribution (chapitre 2.1). Pour le tacaud et le merlan, les conditions environnementales sélectionnées variaient de façon importante d'une année sur l'autre, indiquant que ces espèces ne sont pas inféodées à des conditions particulières de température et salinité. Enfin le petit tacaud n'avait pas de préférence significative pour des conditions de température ou de salinité particulière (voir chapitre 2.1). Néanmoins, il faut quand même noter que l'étude de l'effet des variations environnementales sur la distribution et l'abondance a été réalisée dans le golfe de Gascogne et la même Celtique. De tels mouvements auraient peut être été plus visible en mer du Nord.

b) Les populations en limite de distribution sont plus affectées que celles situées au centre de la distribution

Les populations situées en limite de distribution occupent déjà un habitat moins favorable, ou les conditions environnementales sont proches des valeurs extrêmes de leur gamme de tolérance. Elles vont donc être particulièrement sensibles aux variations environnementales (Brunel & Boucher, 2006). De fait, sous l'effet d'une augmentation de température, l'abondance des populations situées près de la limite sud de leur distribution devrait diminuer et l'abondance de celles situées en limite nord devrait augmenter. C'est ce qu'ont pu constater Poulard & Blanchard (2005) pour un certain nombre d'espèces dans le golfe de Gascogne. Les résultats obtenus ici vont à l'encontre de ces observations. Dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique, le grondin rouge, et le tacaud commun se trouvent près de la limite nord de leur distribution (figure 1.2.13). Leur abondance n'a pas pour autant fluctué en fonction des variations environnementales (chapitre 2.1). De même nous n'avons pas constaté chez ces espèces de mouvement vers de plus grandes profondeurs, comme le suggéraient Rijnsdorp *et al.* (2009). Néanmoins, en mer du Nord les résultats auraient peut être été différents. Quant au merlan, espèce pour laquelle la zone d'étude se trouve relativement proche de la limite sud de l'aire de répartition, son abondance varie mais nous n'avons pas observé de corrélations significatives entre ces variations et les variations environnementales.

c) Les espèces pélagiques devraient réagir différemment des espèces démersales

Les espèces pélagiques ont à leur disposition un habitat beaucoup plus vaste en trois dimensions, comparé aux espèces démersales qui, passé le stade larvaire et une fois qu'elles ont rejoint le fond, sont contraintes à un habitat plus restreint et physiquement compartimenté. Les espèces pélagiques devraient donc réagir plus rapidement aux variations climatiques que les espèces démersales (Rijnsdorp *et al.*, 2009). Les espèces pélagiques se nourrissant essentiellement de zooplancton, elles peuvent sur le long terme être affectées par les perturbations causées par le climat sur les blooms planctoniques (effets négatifs ou positifs, Mueter *et al.*, 2009). Ici, les variations environnementales observées n'affectent pas différemment le merlan bleu des autres espèces. Pour cette espèce, nous n'avons pas constaté d'effet de

l'environnement sur l'abondance, la distribution ou la taille, comme pour la plupart des espèces démersales ou benthiques étudiées.

d) Les espèces habituées aux environnements changeants devraient être moins sensibles aux variations climatiques

Les espèces côtières, habituées aux variations saisonnières de température et salinité, de même que les espèces réalisant d'importantes migrations en traversant de larges gammes de conditions environnementales, devraient être plus tolérantes aux variations environnementales (Rijnsdorp *et al.*, 2009). Ce n'est pas ce que nous avons observé ici. Dans cette étude, le tacaud et le merlan, espèces toutes deux très côtières, sont affectées à différents niveaux par les variations environnementales. Pour ce qui est du tacaud, nous avons observé un effet des variations de température sur la taille des individus du groupe 0+ en mer du Nord et dans le golfe de Gascogne. Chez le merlan, les relations poids de l'otolithe-taille du poisson et poids de l'otolithe-âge diffèrent entre la mer du Nord et la Manche, laissant penser que l'environnement a un effet sur ces relations. Concernant le merlan bleu, qui effectue d'importantes migrations entre l'ouest de l'Ecosse et le golfe de Gascogne, nous avons également remarqué un effet « zone » sur la relation allométrique poids de l'otolithe-taille du poisson, les individus de mer Celtique présentant des otolithes relativement plus légers. A ce titre, ces espèces supposées être peu sensibles aux variations environnementales le sont autant que le petit tacaud, espèce sédentaire confinée à un habitat restreint.

e) Les espèces à croissance rapide et courte durée de vie devraient s'adapter plus rapidement

Les espèces qui grandissent rapidement et dont le turn-over est important, d'une part passent moins de temps sous forme d'œuf et de larve, stades où elles sont plus sensibles à l'environnement physique (Irvin, 1974), et d'autre part sont susceptibles de déceler plus tôt les variations environnementales et de s'y adapter plus rapidement que les espèces longévives à croissance lente (Perry *et al.*, 2005 ; Rijnsdorp *et al.*, 2009). D'après nos résultats, les tacauds, espèce à croissance rapide et courte durée de vie, sont autant affectés que le merlan, espèce beaucoup plus longévive. A l'opposé, une espèce à croissance relativement lente comme la petite roussette n'est pas affectée, ni dans son abondance, ni dans sa distribution,

par les variations environnementales. Nos résultats une fois de plus ne confirment pas les hypothèses de départ.

f) Les populations fragilisées par la pêche seront d'autant plus sensibles aux variations environnementales

La pêche réduit la biomasse de géniteurs, et donc la capacité d'un stock à se maintenir au-dessus des limites biologiques. Une population affaiblie par la surexploitation aura donc plus de mal à faire face aux variations environnementales. C'est ce qui a été observé avec la morue d'Atlantique Nord après la fermeture de la pêche au large du Canada (Brander, 2005). Parmi les espèces observées, le merlu et le merlan étaient particulièrement impactés par la surexploitation. Pour ce qui est du merlu, ni l'abondance ni la distribution, ni la taille des individus ne semblent affectées par des effets environnementaux. Quant au merlan, il réagit face aux variations environnementales à travers les relations poids de l'otolithe-taille et poids de l'otolithe-âge, c'est-à-dire exactement comme le petit tacaud qui n'est pas une espèce ciblée par la pêche. Contrairement à la morue, le merlu et le merlan ne semblent pas être plus affectés par les variations environnementales du fait de la pression de pêche qui pèse sur leurs stocks. Par contre la pêche, en réduisant l'abondance, contribue aux effets densité-dépendants. Nous reviendrons sur cet aspect un peu plus loin.

En résumé, les variations environnementales observées dans les différentes zones d'étude n'ont eu aucun effet, ni sur l'abondance ni sur la distribution des espèces sélectionnées (tableau D.1). Sur six espèces testées, seul le tacaud commun a réagit aux variations de température via la taille des individus du groupe 0+ : en mer du Nord les variations de température affectent la taille mais sans tendance particulière, dans le golfe de Gascogne les tailles maximales sont observées aux températures intermédiaires. Ceci peut être dû à un effet de la température sur le taux de croissance des individus de moins d'un an, ou sur la date de ponte des géniteurs. Ces résultats tendent à montrer que les espèces sélectionnées sont toutes peu sensibles aux variations environnementales observées dans les différentes zones d'études, et ce quels que soient leurs affinités et leur traits d'histoire de vie. Néanmoins, il faut tout de même rappeler que les séries temporelles dont nous disposons sont relativement restreintes (26 ans en mer du

Nord, 15 ans dans le golfe de Gascogne et le golfe du Lion, 12 ans en mer Celtique) ; quelques années d'échantillonnage supplémentaires permettront d'affiner ces résultats.

Pour trois espèces sur les quatre testées, un effet « zone » sur les relations poids de l'otolithe-taille et/ou poids de l'otolithe-âge a pu être observé. Cet effet « zone » peut être le reflet d'un impact environnemental. Dans ce cas, l'otolithe pourrait être un bon indicateur de l'effet des variations environnementales sur la physiologie des poissons. Cette hypothèse nécessite d'être confirmée par des études sur un échantillon de taille supérieure à celui prélevé ici.

Tableau D.1. Effets environnementaux et densité-dépendants sur l'abondance, la distribution, la taille et les relations poids otolithe-taille et poids otolithe-âge pour les différentes espèces étudiées : **X** = pas d'effet, **✓** = effet significatif, case grise = effet non testé.

Espèce	Effet environnementaux sur...				Effets densité-dépendants sur...			
	Abon- dance	Distri- bution	Taille	Rel. pds oto-taille	Rel. pds oto-taille	Distri- bution	Taille	
Boréale	Merlan	X	X	X	✓	✓	X	✓
	Merlan bleu	X	X	X	✓	X	✓	✓
	Plie				X	X		
Tempérée	Merlu	X	X	X			X	X
	Tacaud commun	X	X	✓			X	✓
	Petit tacaud	X	X	X	✓	✓	X	✓
	Cardine	X	X				X	
Sub- tropicale	Grondin rouge	X	X	X			✓	✓
	Petite roussette	X	X				✓	

Les effets environnementaux observés ici interagissent dans certains cas avec l'effet de facteurs biotiques. Par exemple, la relation poids de l'otolithe-taille chez le merlan et le petit tacaud est également affectée par l'acquisition de la maturité. Mais les résultats obtenus ici mettent surtout en évidence l'importance des effets densité-dépendants sur la distribution et la taille des individus. En effet, six des neuf espèces sélectionnées montrent des effets densité-dépendants, qui se manifestent par un changement de distribution spatiale ou une modification de la taille chez les plus

jeunes individus. Parmi les espèces testées, seul le merlu ne montre aucun effet de la densité, ni sur sa distribution, ni sur la taille des individus du groupe 0+ et ce dans aucune des zones d'étude. Ceci est probablement à mettre en relation avec le mauvais état des stocks de merlu en Atlantique Nord (fig. 1.2.3). Le niveau d'abondance de cette espèce étant bien plus bas aujourd'hui que dans les années 80, et l'on peut supposer que la capacité d'accueil de l'écosystème pour cette espèce est loin d'être atteint. A l'inverse, les trois espèces qui montrent un changement de distribution induit par des effets densité-dépendants sont des espèces dont le stock est en augmentation (roussette), stable (grondin), ou dont le niveau d'abondance est élevé (merlan bleu).

D'une manière générale, les résultats obtenus ici confirment la nécessité de prendre en compte les effets densité-dépendants dans l'étude des variations physiologiques et comportementales induites par le changement climatique. Par exemple, les résultats obtenus par Dulvy *et al.* (2008), montrent que de nombreuses espèces en mer du Nord ont tendance à se déplacer vers de plus grandes profondeurs. Mais cette étude ne prend pas en compte l'évolution des abondances de ces espèces. Or ce mouvement vers de plus grands fonds pourrait être motivé par une augmentation du nombre d'individus autant que par les variations environnementales, notamment pour des espèces comme le grondin gris ou la plie qui ont vu leur abondance en mer du Nord augmenter significativement ces dernières années (source : Ifremer, campagne IBTS).

Lors de cette étude, nous avons principalement utilisé les données issues des campagnes d'évaluation halieutique. Ce choix était motivé par l'avantage que présentent les données acquises *in situ* sur les données issues des pêcheries (pour les données biologiques) ou des modèles environnementaux (pour les données physiques). Pour les données biologiques, les données acquises *in situ* ont l'avantage d'être collectées en suivant un plan d'échantillonnage standardisé, tandis que les données provenant des pêcheries ne reflètent pas correctement l'abondance et la distribution des populations puisque les pêcheurs ciblent des zones où le poisson est abondant. Pour ce qui est des données physiques, les données *in situ* présentaient tout d'abord l'intérêt d'être immédiatement disponibles, les données collectées lors des campagnes étant consignées dans des bases de données facilement accessibles, regroupant à la fois les données biologiques et physiques.

De plus, les données acquises *in situ* donnent une valeur fiable des variables observées, là où le modèle ne donne qu'une approximation (Huret *et al.*, 2009). Les valeurs estimées par les modèles sont accompagnées d'un pourcentage d'erreur, et ce pourcentage peut varier considérablement dans le temps et dans l'espace. Par exemple, les valeurs estimées à la limite de la zone d'emprise du modèle sont généralement de mauvaises approximations. De même, les particularités géographiques comme les ruptures de pente, sont souvent mal appréhendées par les modèles, et il est difficile d'obtenir des données fiables pour ces zones.

Cependant, les données *in situ* présentent également des inconvénients, et, parmi ceux-ci, celui dont nous avons le plus pâti ici est la limitation de la couverture temporelle de données. En effet les campagnes ont lieu à la même saison chaque année (voir chapitre 1.3). Il n'était donc pas possible d'avoir des informations en dehors de ces périodes de campagne, que ses informations concernent l'environnement physique ou le compartiment biotique. Ainsi, pour obtenir des données de température et de salinité au printemps dans le golfe de Gascogne, il nous a fallu avoir recours à aux estimations fournies par le modèle ECOMARD-3D. Ces deux types de données sont donc complémentaires et l'utilisation d'estimations de modèles en complément de données *in situ* n'est pas à exclure.

Les travaux de cette étude ne permettent pas de séparer directement l'effet de la pêche des effets environnementaux sur les différentes populations observées. Il est en effet très difficile de séparer ces deux types d'effets, d'autant que si les différentes zones étudiées présentent des différences écologiques, elles présentent également des différences en termes d'exploitation. Néanmoins, la pression de pêche a tout de même été prise en compte via la comparaison entre populations fortement impactées et populations stables. Cette comparaison tend à montrer que les populations surexploitées sont moins sensibles aux effets densité-dépendants. La pêche affecte donc indirectement la distribution et la taille à travers l'effet de la densité.

Conclusions et perspectives

Les résultats obtenus lors de ce travail de thèse ne permettent pas de mettre en évidence un effet marqué des variations environnementales sur l'abondance, la distribution ou la taille des espèces sélectionnées, et ce quels que soient les traits d'histoire de vie de ces espèces ou leur localisation géographique. Nous n'avons donc pas pu établir de « profils biologiques » d'espèce plus ou moins sensibles aux effets du changement global. Par contre, cette étude souligne l'importance des effets densité-dépendants sur la distribution des populations et sur la taille des plus jeunes individus. Ces effets densité-dépendants n'affectent pas toutes les populations de la même façon, ils sont dépendant de la localisation de ces populations et de l'état du stock. Cette étude souligne la nécessité de prendre en compte les facteurs biotiques dans les études de l'effet de l'environnement sur les populations.

L'utilisation d'une approche comparative pour réaliser ce type d'étude est intéressante. Tout d'abord, ce type d'approche permet une analyse à grande échelle spatiale. L'observation conjointe de plusieurs populations permet aussi de mettre en évidence la capacité de chaque population à réagir différemment aux effets environnementaux comme aux effets densité-dépendants. Les résultats obtenus ici ne permettent pas de savoir si cette capacité est génétique ou phénotypique. Des travaux complémentaires pourraient être réalisés pour préciser ces aspects.

Pour compléter ces travaux de thèse, il serait intéressant de réaliser une étude des préférences d'habitat en mer du Nord. A ces latitudes plus élevées les effets des variations environnementales, et notamment les variations de salinité beaucoup plus élevées dans cette zone que dans le golfe de Gascogne ou la mer Celtique, pourraient être plus marqués. Cela permettrait de compléter les résultats obtenus dans cette zone et qui n'intègrent pas l'effet de la densité (Perry *et al.*, 2005 ; Dulvy *et al.*, 2009). Aussi, l'ajout du compartiment benthique dans l'étude de la distribution des communautés devrait apporter des résultats complémentaires intéressants.

Enfin, une étude de l'effet des variations environnementales sur le recrutement pourrait également constituer une piste intéressante et complémentaire à ce travail. En effet, à la variabilité naturelle de recrutement propre à chaque population s'ajoute un effet environnemental qui a déjà été étudié de façon locale. Une approche comparative comme celle-ci appliquée à l'effet de l'environnement sur le

recrutement pourrait peut-être permettre de mieux comprendre quelles sont les conditions physiques propices au maintien des stocks, et ainsi de pouvoir prédire l'effet des changements climatiques sur cette composante de la dynamique de la population.

Bibliographie

- Agoumi, A., Enderlé, M.J. & Gras, R.A., 1983. Modélisation du régime thermique de la Manche. *Oceanologica Acta* 6(4): 393-406.
- Aldebert, Y., 1997. Demersal resources of the gulf of Lions (NW Mediterranean). Impact of exploitation on fish diversity. *Vie et Milieu* 47(4): 275-284.
- Aloïsi J.C., 1986. Sur un modèle de sédimentation deltaïque : contribution à la connaissance des marges passives. Thèse de doctorat d'état, Université de Perpignan, 162 p.
- Alonso-Fernández, A., Dominguez-Petit, R., Bao, M., Rivas, C. & Saborido-Rey, F., 2008. Spawning pattern and reproductive strategy of female pouting *Trisopterus luscus* (Gadidae) on the Galician shelf of north-western Spain. *Aquatic Living Resources* 21(4): 383-393.
- Alvarez, P., Motos, L., Uriarte, A. & Egana, J., 2001. Spatial and temporal distribution of European hake, *Merluccius merluccius* (L.), eggs and larvae in relation to hydrographical conditions in the Bay of Biscay. *Fisheries Research* 50(1-2): 111-128.
- Armstrong, M. J., 1982. The predator-prey relationships of Irish Sea poor-cod (*Trisopterus minutus* L.), pouting (*Trisopterus luscus* L.), and cod (*Gadus morhua* L.). *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 40, 135-152.
- Aubin-Horth, N. & Dodson, J.J., 2002. Impact of differential energy allocation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) precocious males on otolith-somatic size proportionality: a longitudinal approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59(10): 1575-1583.
- Aubin-Ottonheimer, G., 1985. The megrim (*Lepidorhombus whiffiagonis*). Study of the Celtic Sea stock. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 49(3-4): 205-214.
- Bailey, R.S., 1982. The Population Biology of Blue Whiting in the North Atlantic. *Advances in Marine Biology* 19: 257-355.
- Baron, J., 1985. Les Triglidés (Teleosteens, Scorpaeniformes) de la baie de Douarnenez. 1. La croissance de *Eutrigla gurnardus*, *Trigla lucerna*, *Trigloporus lastoviza* et *Aspitrigla cuculus*. *Cybium* 9(2): 127-144.
- Begg, G.A., Campana, S.E., Fowler, A.J. & Suthers, I.M., 2005. Otolith research and application: current directions in innovation and implementation. *Marine & Freshwater Research* 56(5): 477-483.

- Belcari, P., Ligas, A. & Viva, C. 2006. Age determination and growth of juveniles of the European hake, *Merluccius merluccius* (L., 1758), in the northern Tyrrhenian Sea (NW Mediterranean). *Fisheries Research* 78(2-3): 211-217.
- Bermejo, S., 2007. Fish age classification based on length, weight, sex and otolith morphological features. *Fisheries Research* 84(2): 270–274.
- Bertrand, J.A. (ed.), 2004. L'état des communautés exploitées au large des côtes de France. Rapport groupe de travail « Indicateurs de population et de peuplement ». 170 p.
- Bervian, G., Fontoura, N.F. & Haimovici, M. 2006. Statistical model of variable allometric growth: otolith growth in *Micropogonias furnieri* (Actinopterygii, Sciaenidae). *Journal of Fish Biology* 68(1): 196-208.
- Beaugrand G., Brander K.M., Lindley J.A., Souissi S. & Reid P.C., 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426(6967): 661–664.
- Blanchard, F., 2001. Dynamics of harvested demersal fish communities: analysis of the species diversity in the Bay of Biscay (Atlantic Ocean) and in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). *Aquatic Living Resources* 14(1): 29-40.
- Blanchard, F., 2006. Effets de la pêche et du réchauffement climatique sur la coexistence spatiale des espèces de poissons du golfe de Gascogne. Conséquences pour les pêcheries. Rapport final du projet « Biodiversité et Changement Global ». IFREMER, Plouzané, 64 p.
- Blanchard, F. & Vandermeirsch, F., 2005. Warming and exponential abundance increase of the subtropical fish *Capros aper* in the Bay of Biscay (1973-2002). *Comptes rendus Biologies* 328(5): 505-509.
- Blanchard, J.L., Mills, C., Jennings, S., Fox, C.J., Rackham, B.D., Eastwood, P.D. & O'Brien, C.M., 2005. Distribution-abundance relationships for North Sea Atlantic cod (*Gadus morhua*): observation versus theory. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62(9): 2001-2009.
- Boehlert, G.W., 1985. Using objective criteria and multiple regression models for age determination in fishes. *Fishery Bulletin* 83(2): 103-117.
- Brander, K., 1974. The effects of age-reading errors on the statistical reliability of marine fishery modelling. *In: The Ageing of Fish*. T.B. Begenal (ed.), Unwin Brothers Ltd, Old Woking, UK, pp. 181–191.

- Brander, K., 2000. Effects of environmental variability on growth and recruitment in cod (*Gadus morhua*) using a comparative approach. *Oceanologica Acta* 23(4): 485-496.
- Brander, K., 2005. Cod recruitment is strongly affected by climate when stock biomass is low. *ICES Journal of Marine Science* 62(3): 339-343.
- Brett, J.R., 1979. Environmental factors and growth. *In: Fish Physiology* vol. VIII, Bioenergetics and Growth. W.S. Hoar, D.J. Randall & J.R. Brett (eds), Academic Press, New York, pp. 599–675.
- Brunel, T. & Boucher, J., 2006. Pattern of recruitment variability in the geographical range of the exploited northeast Atlantic fish species. *Journal of Sea Research* 55(2): 156-168.
- Cameron, T.D.J., Crosby, A., Balson, P.S., Jeffery, D.H., Lott, G.K., Bulat J. & Harrison, D.J., 1992. United Kingdom Offshore Regional Report: the Geology of the Southern North Sea. British Geological Survey (ed.), London, 152 p.
- Campana, S. E., 1984. Microstructural growth patterns in the otoliths of larval and juvenile starry flounder, *Platichthys stellatus*. *Canadian Journal of Zoology* 62(8): 1507-1512.
- Campana, S.E., 1990. How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47(11): 2219-2227.
- Campana, S. E. & Neilson, J.D., 1985. Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 42(5): 1014-1032.
- Campana, S.E. & Thorrold, S.R., 2001. Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58(1): 30-38.
- Capapé, C., Tomasini, J.A. & Bouchereau, J.L., 1991. Observations sur la biologie de la reproduction de la petite roussette *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Scyliorhinidae) du Golfe du Lion (France meridionale). *Ichthyophysiological acta* 14:87-109.
- Capapé, C., Vergne, Y., Reynaud, C., Guelorget, O. & Quignard, J.P., 2008. Maturity, fecundity and occurrence of the smallspotted catshark *Scyliorhinus canicula* (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) off the languedocian coast (southern France, North-Western Mediterranean). *Vie et milieu* 58(1): 47-55.

- Cardinale, M., Arrhenius, F. & Johnsson, B., 2000. Potential use of otolith weight for the determination of age-structure of Baltic cod (*Gadus morhua*) and plaice (*Pleuronectes platessa*). *Fisheries Research* 45(3): 239-252.
- Carscadden, J., Nakashima, B.S. & Frank, K.T. 1997. Effects of fish length and temperature on the timing of peak spawning in capelin (*Mallotus villosus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54(4): 781-787.
- Casey, J. & Periero, J., 1995. European hake (*Merluccius merluccius*) in the North-East Atlantic. *In: Hake: Biology, fisheries and markets*. J.Alheit & T.J. Pitcher (eds) Chapman & Hall, London, pp.125-147.
- Chassot, E., Mélin, F., Le Pape, O. & Gascuel, D., 2007. Bottom-up control regulates fisheries production at the scale of eco-regions in European seas. *Marine Ecology Progress Series* 343: 45-55.
- Cohen, D.M., Inada, T., Iwamoto T. & Scialabba N., 1990. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of Cods, Hakes, Grenadiers and other Gadiform Fishes known to date. *FAO Fisheries Synopsis* 10(125), 442 p.
- Colloca, F., Ardizzone, G.D., Gravina, M.F., 1994. Trophic ecology of gurnards (Pisces: Triglidae) in the Central Mediterranean Sea. *Marine Life* 4(2): 45-57.
- Colloca, F., Cardinale, M., Marcello, A., Ardizzone, G.D., 2003. Tracing the life history of red gurnard (*Aspitrigla cuculus*) using validated otolith annual rings. *Journal of Applied Ichthyology* 19(1): 1-9.
- Compagno, L.J.V., 1984. Sharks of the world: an annotated and illustrated guide of sharks species known to date. Part 2, Carcharhiniformes. *FAO Fisheries Synopsis* 125(4): 251-655.
- Cooper, A., 1983. The reproductive biology of poor-cod, *Trisopterus minutus* L., whiting, *Merlangius merlangus* L., and Norway pout, *Trisopterus esmarkii* Nilsson, off the West coast of Scotland. *Journal of Fish Biology* 22(3): 317-334.
- Crowder, L. & Norse, E., 2008. Essential ecological insights for marine ecosystem-based management and marine spatial planning. *Marine Policy* 32(5): 772-778.
- Crowder, L. B., Osherenko, G., Young, O. R., Airamé, S., Norse, E. A., Baron, N., Day, J. C., Douvère, F., Ehler, C. N., Halpern, B. S., Langdon, S. J., McLeod, K. L., Ogden, J. C., Peach, R. E., Rosenberg, A. A. & Wilson, J. A., 2006. Resolving Mismatches in U.S. Ocean Governance. *Science* 313(5787): 617-618.

- D'Amours, D., 1993. The distribution of cod (*Gadus morhua*) in relation to temperature and oxygen level in the Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Oceanography* 2(1): 24-29.
- Davey, A.J.H., Turner, G.F., Hawkins, S.J. & Doncaster, C.P., 2006. Mechanisms of density dependence in stream fish: exploitation competition for food reduces growth of adult European bullheads (*Cottus gobio*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63(3): 597-606.
- Day, T. & Taylor, P.D., 1997. Von Bertalanffy's growth equation should not be used to model age and size at maturity. *The American Naturalist* 149(2): 381-393.
- Degens, E.T., Deuser W.G. & Haedrich, R.L., 1969. Molecular structure and composition of fish otoliths. *Marine Biology* 2(2): 105–113.
- de Pontual, H., Bertignac, M., Battaglia, A., Bavouzet, G., Moguelet, P. & Groison, A., 2003. A pilot tagging experiment on European hake (*Merluccius merluccius*): methodology and preliminary results. *ICES Journal of Marine Science* 60(6): pp. 1318-1327.
- de Pontual, H., Groison, A.L. & Bertignac, M., 2004. Evidence of underestimation of European hake growth in the Bay of Biscay, and its relationship with bias in the agreed method of age estimation. *ICES Journal of Marine Science* 63(9): 1674-1681.
- De Silva, S.S., 1973. Aspects of the reproductive biology of the sprat, *Sprattus sprattus* (L.) in inshore waters of the west coast of Scotland. *Journal of Fish Biology* 5(6): 689-705.
- Dubrulle, C., Jouanneau, J. M., Lesueur, P., Bourillet, J.F. & Weber, O., 2007. Nature and rates of fine-sedimentation on a mid-shelf: "La Grande Vasière" (Bay of Biscay, France). *Continental Shelf Research* 27(16): 2099-2115.
- Du Buit, M.H., 1996. Diet of hake (*Merluccius merluccius*) in the Celtic Sea. *Fisheries Research* 28(4): 381-394.
- Du Buit, M.H. & Merlinat, F., 1987. Alimentation du merlan *Merlangius merlangus* L. en mer Celtique. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes* 49(1-2): 5-12.
- Dulvy, N.K., Rogers, S.I., Jennings, S., Stelzenmueller, V., Dye, S.R. & Skjoldal, H.R., 2008. Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. *Journal of Applied Ecology* 45(4): 1029-1039.

- Durrieu de Madron, X., Radakovitch, O., Heussner, S., Loyer-Pilot, M.D., Monaco, A., 1999. Role of the climatological and current variability on shelf-slope exchanges of particulate matter: evidence from the Rhône continental margin (NW Mediterranean). *Deep-Sea Research I* 46(9): 1513–1538.
- Dutil, J.D., Jabouin, C., Larocque, R., Desrosiers, G. & Blier, P.U., 2008. Atlantic cod (*Gadus morhua*) from cold and warm environments differ in their maximum growth capacity at low temperatures. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65(12): 2579-2591.
- Eldson, T.S. & Gillanders, B.M., 2002. Interactive effects of temperature and salinity on otolith chemistry: challenges for determining environmental histories of fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59(11): 1796-1808.
- Ellis, J.R. & Shackley, S.E., 1997. The reproductive biology of *Scyliorhinus canicula* in the Bristol Channel, U.K. *Journal of Fish Biology* 51(2): 361-372.
- Ellis, J.R., Pawson, M.G. & Shackley, S.E., 1996. The Comparative Feeding Ecology of Six Species of Shark and Four Species of Ray (Elasmobranchii) In The North-East Atlantic *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76(1): 89-106.
- FAO, 2003. Aménagement des pêches. 2. L'approche écosystémique des pêches. FAO Directives techniques pour une pêche responsable 4(Suppl.2), 120 p.
- Fletcher, W.J., 1991. A test of the relationship between otolith weight and age for the pilchard *Sardinops neopilchardus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48(1): 35-38.
- Fletcher, W.J. & Blight, S.J., 1996. Validity of using translucent zones of otoliths to age the pilchard *Sardinops sagax neopilchardus* from Albany, Western Australia. *Marine and Freshwater Research* 47(4): 617-624.
- Folkvord, A., Høie, H., Johannessen, A. & Solbakken, T., 2009. Effects of prey concentration, light regime, and parental origin on growth and survival of herring larvae under controlled experimental conditions. *ICES Journal of Marine Science* 66(8): 1702-1709.
- Fox, M.G. & Flowers, D.D., 1990. Effect of fish density on growth, survival, and food consumption by juvenile walleyes in rearing ponds. *Transactions of the American Fisheries Society* 119(1): 112-121.
- Francis, R.I.C.C., 1990. Back-calculation of fish length: A critical review. *Journal of Fish Biology* 36(6): 883-902.

- Francis, R.I.C.C., Harley, S.J., Campana, S.E. & Doering-Arjes, P., 2005. Use of otolith weight in length-mediated estimation of proportions at age. *Marine and Freshwater Research* 56(5): 735-743.
- Fretwell, S.D. & Lucas, H.L., 1970 (1969). On the territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*, 19(1): 16-36.
- Furnestin, J., 1935. La cardine (*Lepidorhombus megastoma*, Donovan = *Lepidorhombus whiffiagonis*, Walbaum). Résumé des connaissances acquises sur la biologie de ce poisson. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes* 8(2): 203-249.
- Gaertner, J.C., Mazouni, N., Sabatier, R. & Millet, B., 1999. Spatial structure and habitat associations of demersal assemblages in the Gulf of Lions: A multicompartmental approach. *Marine Biology* 135(1): 199-208.
- Garreau P., 1993. Hydrodynamics of the North Brittany coast: a synoptic study. *Oceanologica Acta*. 16(5-6): 469-477.
- Gerritsen, H.D., Armstrong, M.J., Allen, M., McCurdy, W.J. & Peel, J.A.D., 2003. Variability in maturity and growth in a heavily exploited stock: whiting (*Merlangius merlangus* L.) in the Irish Sea. *Journal of sea research* 49(1): 69-82.
- Guérin, A., 2003. La Normandie : la géologie, les milieux, la faune, la flore, les hommes. Delachaux & Niestlé (eds), Lausanne, 360 p.
- Guichet, R., 1995. The diet of European hake (*Merluccius merluccius*) in the northern part of the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science* 52(1): 21-31.
- González-Pola, C., Lavín, A., and Vargas-Yáñez, M. 2005. Intense warming and salinity modification of intermediate water masses in the southeastern corner of the Bay of Biscay for the period 1992–2003. *Journal of Geophysical Research*, 110, C05020, 14 p.
- Gordon, J.D.M., 1997. The fish populations of inshore waters of the west coast of Scotland. The unusual occurrence of the blue whiting (*Micromesistius poutassou*) and some notes on its biology. *Journal of Fish Biology* 11(2): 121-124.
- Hare, J.A. & Cowen, R.K., 1995. Effect of age, growth rate, and ontogeny on the otolith size – fish size relationship in bluefish, *Pomatomus saltatrix*, and the implications for back-calculation of size in fish early life history stages *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52(9): 1909-1922.

- Hastie, T. & Tibshirani, R., 1990. Generalized Additive Models. Chapman & Hall, London, 356p.
- Heino, M., Engelhard, G.H. & Godø, O.R., 2008. Migrations and hydrography determine the abundance fluctuations of blue whiting (*Micromesistius poutassou*) in the Barents Sea. Fisheries Oceanography 17(2): 153-163.
- Hinz, H., Bergmann, M., Shucksmith, R., Kaiser, M.J. & Rogers, S.I., 2006. Habitat association of plaice, sole, and lemon sole in the English Channel. ICES Journal of Marine Science 63(5): 912-927.
- Houghton, R.G. & Harding, D., 1976. The plaice of the English Channel: spawning and migration. Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer 36(3): 229-239.
- Hunter, E., Metcalfe, J.D. & Reynolds, J.D., 2003. Migration route and spawning area fidelity by North Sea plaice. Proceedings of The Royal Society of London 270(1529): 2097-2103.
- Huret, M., Struski, C., Léger, F., Petitgas, P., Lazure, P., Sourisseau, M., 2009. Modélisation couplée physique-biogéochimique du golfe de Gascogne sur la période 1971-2007. Rapport technique IFREMER, R.INT.DOP/EMH/2009-01, Nantes. Disponible en ligne : <http://www.ifremer.fr/docelec/doc/2009/rapport-5164.pdf>
- ICES, 2006. Report of the Working Group on Elasmobranch Fishes (WGEF). ICES CM 2006/ACFM:31, 291 pp.
- ICES, 2008a. Report of the ICES Advisory Committee. ICES Advice, 2008. Book 5: Celtic Sea and West of Scotland, 267 pp. Disponible en ligne : <http://www.ices.dk/products/icesadvice.asp>
- ICES, 2008b. Report of the ICES Advisory Committee. ICES Advice, 2008. Book 6: North Sea, 326 p. Disponible en ligne : <http://www.ices.dk/products/icesadvice.asp>
- ICES, 2008c. Report of the ICES Advisory Committee. ICES Advice, 2008. Book 7: Bay of Biscay and Western Iberian Seas, 122 pp. Disponible en ligne : <http://www.ices.dk/products/icesadvice.asp>
- ICES. 2008d. Report of the ICES Advisory Committee, 2008. ICES Advice, 2008. Book 9: Widely Distributed and Migratory Stocks, 345 pp. Disponible en ligne : <http://www.ices.dk/products/icesadvice.asp>

- Irvin, D.N., 1974. Temperature tolerance of early development stage of Dover sole, *Solea solea* (L.). In: Proceedings of an International Symposium on the Early Life History of Fish. J.H.S. Blaxter (ed.), Springer Verlag, New York, pp 449-463.
- Ivory, P., Jeal, F. & Nolan, C.P., 2001. Age determination, growth and reproduction in the lesser-spotted dogfish, *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 35: 89-106.
- Johnson, M.W., Rooker, J.R., Gatlin, D.M.I. & Holt, G.J., 2002. Effects of variable ration levels on direct and indirect measures of growth in juvenile red drum (*Sciaenops ocellatus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 274(2): 141-157.
- Jørgensen, T., 1992. Long-term changes in growth of North-east Arctic cod (*Gadus morhua*) and some environmental influences. *ICES Journal of Marine Science* 49(3): 263-278.
- Kacher, M. & Amara, R., 2005. Distribution and growth of 0-group European hake in the Bay of Biscay and Celtic Sea: a spatial and inter-annual analyses. *Fisheries Research* 71(3): 373-378.
- Kaschner, K., Ready, J.S., Agbayani, E., Rius, J., Kesner-Reyes, K., Eastwood, P.D., South, A.B., Kullander, S.O., Rees, T., Close, C.H., Watson R., Pauly D. & Froese, R., 2008. AquaMaps: Predicted range maps for aquatic species. World wide web electronic publication, www.aquamaps.org, Version 10/2008.
- Katakura, S., Ikeda, H., Nishimura, A., Nishiyama, T. & Sakurai, Y., 2007. An allometric smoothing function to describe the relation between otolith and somatic growth over the lifespan of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*). *Fishery Bulletin* 105(4): 447-456.
- Kerr, L.A., Secor, D.H. & Kraus, R.T., 2007. Stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) and Sr/Ca composition of otoliths as proxies for environmental salinity experienced by an estuarine fish. *Marine Ecology Progress Series* 349: 245-253.
- Kooijman, S.A.L.M., 2000. Dynamic energy and mass budgets in biological systems, Cambridge University Press, Cambridge, 424 p.
- Koutsikopoulos, C & Le Cann, B., 1996. Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Scientia Marina* 60(Suppl.2): 9-19.
- Labarta, U. & Ferreiro, M.J., 1982a. Spawning season and first maturity and age of the Galician Coast pouting (*Trisopterus luscus* L.). *ICES CM* 1982/G:64.

- Labarta, U. & Ferreiro, M.J., 1982b. Age and growth of the Galician Coast pouting (*Trisopterus luscus* L.). Preliminary data. ICES CM 1982/G:65.
- Lambert, T.C., 1987. Duration and intensity of spawning in herring *Clupea harengus* as related to the age structure of the mature population. Marine Ecology Progress Serie 39: 209-220.
- Lancelot, C., Rousseau, V., Billen, G. & Van Eeckhout, D., 1997. Coastal eutrophication of the southern bight of the North Sea: assesment and modelling. *In: Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea*. E. Özsoy & A. Mikaelyan (eds), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 439-453.
- Landa, J., and Piñeiro, C., 2000. Megrim (*Lepidorhombus whiffiagonis*) growth in the North-eastern Atlantic based on back-calculation of otolith rings. ICES Journal of Marine Science, 57(4): 1077–1090.
- Larsonneur, C., Bouysee, P. & Auffret, J.P., 1982. The superficial sediments of the English Channel and its Western Approaches. Sedimentology 29(6): 851-864.
- Lazure P. & Dumas F., 2008. An external-internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). Advances in Water Resources 31(2): 233-250.
- Lecchini, D., Adjeroud, M., Pratchett, M.S., Cadoret, L. & Galzin, R., 2003. Spatial structure of coral reef fish communities in the Ryukyu Islands, southern Japan. Oceanologica acta 26(5-6): 537-547.
- Lévêque, C., 1995. Role and consequences of fish diversity in the functioning of African freshwater ecosystems: a review. Aquatic Living Ressources 8(1): 59-78.
- Levitus, S., Antonov, J.I., Boyer, T.P. & Stephens, C. 2000. Warming of the World Ocean. Science 287(5461): 2225 - 2229.
- Lorenzen, K., 2008. Fish Population Regulation Beyond "Stock and Recruitment": The Role of Density-Dependent Growth in the Recruited Stock. Bulletin of Marine Science 83(1): 181-196.
- Lough, R.G., Valentine, P.C., Potter, D.C., Auditore, P.J., Bolz, G.R., Neilson, J.D. & Perry, R.I. 1989. Ecology and distribution of juvenile cod and haddock in relation to sediment type and bottom currents on eastern Georges Bank. Marine Ecology Progress Series 56(1-2): 1-12.
- MacCall, A.D., 1990. Dynamic Geography of Marine Fish Population. University of Washington Press, Seattle, 153 pp.

- Magnussen E. & Magnussen M.D., 2009. Ecology of poor-cod (*Trisopterus minutus*) on the Faroe Bank. *Marine Biology Research* 5(2): 133-142.
- Mahé, J.C. & Poulard, J.C., 2005. Spatial distribution and abundance trends of main Elasmobranchs species in the Bay of Biscay and the Celtic Sea from bottom trawl surveys. ICES CM/N:04, 27pp.
- Mahe, K., Amara, R., Bryckaert, T., Kacher, M. & Brylinski, J. M., 2007. Ontogenetic and spatial variation in the diet of hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay and the Celtic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 64(6): 1210–1219.
- Mahon, R. & Smith, R.W., 1989. Demersal fish assemblage on the Scotian Shelf, Northwest Atlantic: spatial distribution and persistence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46(S1): 134-152.
- Maravelias, C.D., Tsitsika, E.V. & Papaconstantinou, C. 2007. Seasonal dynamics, environmental preferences and habitat selection of John Dory (*Zeus faber*). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72(4): 703-710.
- Martinet, V., Thébaud, O. & Doyen, L., 2007. Defining viable recovery paths toward sustainable fisheries. *Ecological Economics* 64(2): 411-422.
- Massé, 1996. Acoustic observation in the Bay of Biscay: Schooling, vertical distribution, species assemblages and behaviour. *Scientia Marina* 60(S2): 227-234.
- Mattiangeli, V., Bourke, E.A., Ryan, A.W., Mork, J. & Cross, T.F., 2000. Allozyme analyses of the genus *Trisopterus*: taxonomic status and population structure of the poor cod. *Journal of Fish Biology* 56(3): 474-494.
- Mattson, S., 1990. Food and feeding habits of fish species over a soft sublittoral bottom in the Northeast Atlantic. 2. Poor-cod (*Trisopterus minutus* (L.)) (Gadidae). *Sarsia* 75(3): 261-267.
- Merayo, C.R., 1996. Reproduction and fecundity of the bib *Trisopterus luscus* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Gadidae) in the central region of the Cantabrian Sea (northern Spain). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 12(1): 17-29.
- Methratta, E.T. & Link, J.S., 2006. Seasonal variation in groundfish habitat associations in the Gulf of Maine - Georges Bank region. *Marine Ecology Progress Series* 326: 245-256.
- Metin, G. & Ilkyaz, A.T. 2008. Use of otolith length and weight in age determination of poor cod (*Trisopterus minutus* Linn., 1758). *Turkish Journal of Zoology* 32(3): 293-297.

- Michel, S., Treguier, A.M. & Vandermeirsch, F., 2009. Temperature variability in the Bay of Biscay during the past 40 years, from an in situ analysis and a 3D global simulation. *Continental Shelf Research* 29(8): 1070-1087.
- Michel, S. Vandermeirsch, F., Lorance P., in press. Evolution of upper layer temperature in the Bay of Biscay during the last 40 years. *Aquatic Living Resources* 22(3), in press.
- Miller, T.J., 1997. The use of field studies to investigate selective processes in fish early life history. *In: Early life history and recruitment in fish populations*. R.C. Chambers & E.A. Trippel (eds), Chapman & Hall, London, pp. 197-223.
- Millot, C., 1990. The Gulf of Lion's hydrodynamics. *Continental Shelf Research* 10 (9-11): 85-894.
- Mittelbach, G.G., 2002. Fish foraging and habitat choice: a theoretical perspective. *In: Handbook of Fish Biology and Fisheries*. P.J.B. Hart & J.D. Reynolds (eds), Blackwell Science Ltd, Malden, pp 251-266.
- Morales-Nin, B., 1989. Growth determination of tropical fish by means of otolith interpretation and length frequency analysis. *Aquatic living resources* 2(4): 241-253.
- Morris, D.W., 1989. Density-dependent habitat selection: testing the theory with fitness data. *Evolutionary Ecology* 3(1): 80-94.
- Mosegaard, H., Svedang, H. & Taberman, K., 1988. Uncoupling of somatic and otolith growth rates in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) as an effect of differences in temperature response. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45(9): 1514-1524.
- Mueter, F.J., Broms, C., Drinkwater, K.F., Friedland, K.D., Hare, J.A., Hunt, G.L., Melle, W. & Taylor, M., 2009. Ecosystem responses to recent oceanographic variability in high-latitude Northern Hemisphere ecosystems. *Progress in Oceanography* 81(1-4): 93-110.
- Murawski, S.A. & Finn, J.T., 1988. Biological bases for mixed-species fisheries: Species co-distribution in relation to environmental and biotic variables. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45(10): 1720-1735.
- North Sea Task Force, 1993. North Sea Quality Status Report 1993. Oslo & Paris Commission, London. Olsen & Olsen (eds), Fredensborg, 132 p.

- Otterlei, E., Folkvord, A. & Nyhammer, G. 2002. Temperature dependent otolith growth of larval and early juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). ICES Journal of Marine Science 59(4): 851-860.
- Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H. & Wright, P.J. (eds), 2002. Manuel de sclérochronologie des poissons. Ifremer-IRD, Plouzané, 464 p.
- Pawson, M. G. 1990. Using otolith weight to age fish. Journal of Fish Biology 36(4): 521-531.
- Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R. & Reynolds, J. D., 2005 Climate change and distribution shifts in marine fishes. Science 308(5730): 1912–1915.
- Perry, R.I. & Smith, S.J., 1994. Identifying Habitat Associations of Marine Fishes Using Survey Data: An Application to the Northwest Atlantic. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 51(3): 589-602.
- Petitgas, P., 1998. Biomass-dependent dynamics of fish spatial distributions characterized by geostatistical aggregation curves. ICES Journal of Marine Science 55(3): 443-453.
- Petrenko, A., Leredde, Y. & Marsaleix, P., 2005. Circulation in a stratified and wind-forced Gulf of Lions, NW Mediterranean Sea: in situ and modeling data. Continental Shelf Research 25(1): 7-27.
- Pilling, G. M., Grandcourt, E. M. & Kirkwood, G. P., 2003. The utility of otolith weight as a predictor of age in the emperor *Lethrinus mahsena* and other tropical fish species. Fisheries Research 60 (2-3): 493-506.
- Piñeiro C.G., Morgado C., Sainza M. & McCurdy W.J. (eds), 2009. Hake age estimation: state of the art and progress towards a solution. ICES cooperative report n°294, 43 p.
- Planque, B., Beillois, P., Jégou, A.M., Lazure, P., Petitgas, P. & Puillat, I., 2003. Large-scale hydroclimatic variability in the Bay of Biscay: the 1990s in the context of inter decadal changes. ICES Marine Science Symposia. 219: 61-70.
- Planque, B., Lazure, P. & Jegou, A.M., 2004. Detecting hydrological landscapes over the Bay of Biscay continental shelf in spring. Climate Research 28(1): 41-52.
- Popper, A.N., Ramcharitar, J. & Campana, S.E., 2005. Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology. Marine and Freshwater Research 56(5), 497-504.

- Poulard, J.C., 2001. Distribution of hake (*Merluccius merluccius*, Linnaeus, 1758) in the Bay of Biscay and the Celtic sea from the analysis of French commercial data. *Fisheries Research* 50(1-2): 173-187.
- Poulard, J.C. & Blanchard, F., 2005. The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science* 62(7): 1436-1443.
- Puillat, I., Lazure, P., Jégou, A.M., Lampert, L. & Miller, P.I., 2004. Hydrographical variability on the French continental shelf in the Bay of Biscay, during the 1990s. *Continental shelf research* 24(10): 1143-1163.
- Quéro, J.C. & Vayne, J.J., 1997. Poisson de mer des pêches françaises. Delachaux & Niestlé (eds), Lausanne, 304 p.
- Quéro, J.C., Du Buit, M.H. & Vayne, J.J., 1998. The records of tropical fishes and the warming of the European Atlantic waters. *Oceanologica acta* 21(2): 345-351.
- Reynolds, W.W., 1977. Temperature as a proximate factor in orientation behavior. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34(5): 734-739.
- Rijnsdorp, A.D. & Storbeck, F., 1991. A method to determine the onset of sexual maturity from back-calculated growth curves from otoliths of individual female North Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L. *ICES C.M.* 1991/G:48.
- Rijnsdorp, A.D., Van Stralen, M. & Van Der Veer, H.W., 1985. Selective Tidal Transport of North Sea Plaice Larvae *Pleuronectes platessa* in Coastal Nursery Areas. *Transactions of the American Fisheries Society* 114(4): 461-470.
- Rijnsdorp, A.D., Peck, M.A., Engelhard, G.H., Mollmann, C. & Pinnegar, J.K., 2009. Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES Journal of Marine Science* 66(7): 1570-1583.
- Riley, J.D., Symonds, D.J. & Woolner, L., 1981. On the factor influencing the dispersion of 0-group demersal fish in coastal waters. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du CIEM*, 178: 223-228.
- Rochet, M.J., Péronnet, I. & Trenkel, V.M., 2002. An analysis of discards from the French trawler fleet in the Celtic Sea. *ICES Journal of marine Science* 59(3): 538-552.
- Rochet, M.J., Prigent, M., Bertrand, J.A., Carpentier, A., Coppin, F., Delpech, J-P., Fontenelle, G., Foucher, E., Mahe, K., Rostiaux, E. & Trenkel, V.M., 2008. Ecosystem trends: evidence for agreement between fishers' perceptions and scientific information. *ICES Journal of Marine Science* 65(6): 1057-1068.

- Rodriguez-Cabello, C., De la Gándara, F. & Sanchez, F., 1998. Preliminary results on growth and movements of dogfish *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758) in the Cantabrian Sea. *Oceanologica Acta* 21(2): 363-370.
- Rodriguez-Cabello, C., Sanchez, F., Fernandez, A. & Olaso, I., 2004. Is the lesser spotted dogfish (*Scyliorhinus canicula*) population from the Cantabrian Sea a unique stock? *Fisheries Research* 69(1): 57-71.
- Roff, D.A., 1983. An allocation model of growth and reproduction in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40(9): 1395-1404.
- Rogers, S.I. & Ellis, J.R., 2000. Changes in the demersal fish assemblages of British coastal waters during the 20th century. *ICES Journal of Marine Science*, 57(4): 866-881.
- Rose, G.A., 2004. Reconciling overfishing and climate change with stock dynamics of Atlantic cod (*Gadus morhua*) over 500 years. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61(9): 1553-1557.
- Rose, G.A., 2005. On distributional responses of North Atlantic fish to climate change. *ICES Journal of Marine Science* 62(7): 1360-1374.
- Rosenfeld, J.S., Leiter, T., Lindner, G. & Rothman, L., 2005. Food abundance and fish density alters habitat selection, growth, and habitat suitability curves for juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62(8): 1691-1701.
- Scott, J.S., 1982. Depth, Temperature and Salinity Preferences of Common Fishes of the Scotian Shelf. *Journal of Northwest Atlantic fishery science* 3(1): 29-39.
- Serrano, A., Preciado, I., Abad, E., Sánchez, F., Parra, S. & Frutos, I., 2008. Spatial distribution patterns of demersal and epibenthic communities on the Galician continental shelf (NW Spain). *Journal of Marine System* 72 (1-4): 87-100.
- Servain, J., 1976. Etude statistique de l'ensemble des données hydrologiques recueillies depuis le début du siècle en mer Celtique. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 143 p.
- Sharples, J., Ross, O., Scott, B. E., Greenstreet, S. & Fraser, H. 2006. Inter-annual variability in the timing of stratification and the spring bloom in a temperate shelf sea. *Continental Shelf Research* 26(6): 733–751.
- Shepherd, T.D. & Litvak, M.K., 2004. Density-dependent habitat selection and the ideal free distribution in marine fish spatial dynamics: considerations and cautions. *Fish and Fisheries* 5(2): 141-152.

- Shin, Y.J. & Rochet, M.J., 1998. A model for the phenotypic plasticity of North sea herring growth in relation to trophic conditions. *Aquatic Living Ressources* 11(5): 315-324.
- Sinclair, A. & Murawski, S., 1997. Why have groundfish stocks declined? *In: Northwest Atlantic Groundfish: Perspectives on a Fishery Collapse*. J. Boreman, B.S. Nakashima, J.A. Wilson & R. Kendall (eds), The American Fisheries Society, Bethesda, pp.71 - 93.
- Smith, S.J., Perry, R.I. & Fanning, L.P., 1991. Relationships between water mass characteristics and estimates of fish population abundance from trawl surveys. *Environmental Monitoring and Assessment* 17: 227-245.
- Sogard, S.M., 1991. Interpretation of otolith microstructure in juvenile winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*): ontogenetic development, daily increment validation, and somatic growth relationships. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48(10): 1862-1871.
- Souissi, S., Ibanez, F., Ben Hamadou, R., Boucher, J., Cathelineau, A.C., Blanchard, F. & Poulard, J.C., 2001. A new multivariate mapping method for studying species assemblages and their habitats: example using bottom trawl surveys in the Bay of Biscay (France). *Sarsia* 86(6): 527-542.
- Steward, C.A., DeMaria, K.D. & Shenker, J.M., 2009. Using otolith morphometrics to quickly and inexpensively age in the gray angelfish (*Pomacanthus arcuatus*). *Fisheries Research* 99(2): 123–129.
- Swain, D.P., 1999. Changes in the distribution of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St Lawrence - effects of environmental change or change in environmental preferences? *Fisheries Oceanography* 8(1): 1-17.
- Swain, D.P. & Benoît, H.P., 2006. Change in habitat associations and geographic distribution of thorny skate (*Amblyraja radiata*) in the southern Gulf of St Lawrence: density-dependent habitat selection or response to environmental change? *Fisheries Oceanography* 15(2): 166-182.
- Swain, D.P. & Morin, R. 1996. Relationships between geographic distribution and abundance of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences* 53(1): 106-119.

- Swain, D.P. & Sinclair, A.F., 1994. Fish distribution and catchability: What is the appropriate measure of distribution? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51(5): 1046-1054.
- Swain, D.P., Chouinard, G.A., Morin, R. & 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. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55(12): 2548-2561.
- ter Braak, C.J.F., 1986. Canonical correspondance analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67(5): 1167-1179.
- Templeman, W. & Squires, H.J., 1956. Relationship of otolith lengths and weights in the haddock *Melanogrammus aeglefinus* (L.) to the Rate of Growth of the Fish. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 13(4): 467-487.
- The DRAKKAR group, 2007. Eddy-permitting ocean circulation hindcasts of past decades. *CLIVAR exanges*, 42 12(3): 8-10.
- Théret, F., 1983. Biologie et pêche du grondin rouge en Manche. Rapport de stage de DEA, Université des sciences et techniques de Lille, Lille, 42 p.
- Thorrold, S.R., Campana, S.E., Jones, C.M. & Swart, P.K. 1997. Factors determining $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ fractionation in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 61(14): 2909-2919.
- Thresher, E.R., Koslow, A.J., Morison, K.A. & Smith, C.D., 2007. Depth-mediated reversal of the effects of climate change on long-term growth rates of exploited marine fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(18): 7461-7465.
- Trippel, E.A., Buzeta, M.-I. & Hunt, J.J., 1995. Evaluation of the Cost of Reproduction in Georges Bank Atlantic Cod (*Gadus morhua*): Utility of Otolith Back-Calculation. *In: Recent Developments in Fish Otolith Research*. D.H. Secor, J.M. Dean & S.E. Campana (eds), University of South Carolina Press, Columbia, pp. 599-616.
- Tuset, V.M., Lombarte, A. & Assis, C.A., 2008. Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic. *Scientia Marina* 72(S1): 7-198.
- Vallisneri, M., Trotta, V., Cavicchi, S. & Piccinetti, C., 2008. Sex-specific somatic-otolith growth relationship in two Gadidae. *Journal of Fish Biology* 72(3): 724-730.
- Vargas-Yáñez, M., Moya, F., Tel, E., García-Martínez, M.C., Guerber, E. & Bourgeon, M., 2009. Warming and salting in the western Mediterranean during the

- second half of the 20th century: inconsistencies, unknowns and the effect of data processing. *Scientia Marina* 73(1): 7-28.
- Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.L., Hureau, J.C., Nielson, J. & Tortonese, T., 1986. *Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO (ed.), Paris, vol. I-III, 1473 p.
- Wilson, J.A., Vigliola, L. & Meekan, M.G., 2009. The back-calculation of size and growth from otoliths: Validation and comparison of models at an individual level. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 368(1): 9-21.
- Wuillez, M., Poulard, J.C., Rivoirard, J., Petitgas, P. & Bez, N. 2007. Indices for capturing spatial patterns and their evolution in time, with application to European hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science* 64(3): 537-550.
- Wright, P.J. & Trippel, E.A., 2009. Fishery-induced demographic changes in the timing of spawning: consequences for reproductive success. *Fish and Fisheries* 10(3): 283-304.
- Wright, P. J., Metcalfe, N. B., Thorpe, J. E., 1990. Otolith and somatic growth rates in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L: evidence against coupling *Journal of Fish Biology* 36(2): 241-249.
- Zheng, X., Pierce, G.J. & Reid, D.G., 2001. Spatial patterns of whiting abundance in Scottish waters and relationships with environmental variables. *Fisheries Research* 50(3): 259-270.

Sensibilité des populations de poissons aux changements globaux en fonction de leurs traits d'histoire de vie étudiée par une approche empirique.

L'effet attendu des variations environnementales sur la biologie des poissons peut varier selon les espèces et selon leurs traits d'histoire de vie. De même, les conséquences des changements globaux n'étant pas les mêmes selon la latitude, différentes populations d'une même espèce pourront être affectées différemment selon leur localisation. Durant cette thèse, nous avons étudié l'impact des variations environnementales sur une sélection d'espèces présentes au large des côtes françaises. Une comparaison inter-espèces et inter-zones a été réalisée.

Des modèles monospécifiques d'habitat ont été réalisés sur différentes populations du golfe de Gascogne et de mer Celtique afin d'établir leurs préférences pour certaines conditions de profondeur, température et salinité, et l'impact des variations environnementales sur la distribution de ces populations a été étudié. Des analyses multivariées ont permis de compléter cette étude en observant la variabilité de la distribution à l'échelle des communautés. Les espèces sélectionnées (merlu, merlan, merlan bleu, tacaud commun, petit tacaud, grondin rouge, cardine et petite roussette) montrent de fortes préférences pour des conditions particulières de profondeur, mais ne sélectionnent pas, ou rarement, des conditions particulières de température ou de salinité. De fait, les variations de ces paramètres n'ont que peu d'effet sur la distribution des populations. Par contre pour certaines espèces telle que le grondin rouge, la petite roussette ou le merlan bleu, cette distribution est affectée par des effets densité-dépendants.

La relation entre le poids de l'otolithe et la taille du poisson a ensuite été étudiée pour différentes espèces, et ceci en fonction de la zone où elles ont grandi, de leur sexe et de leur stade de maturité. Des différences ont été observées entre les espèces, avec une certaine stabilité de la relation poids otolithe-taille du poisson au sein d'une même famille taxonomique. Le sexe ne semble pas jouer un rôle important sur cette relation allométrique alors que la zone de capture et le stade de maturité peuvent provoquer un découplage entre croissance de l'otolithe et croissance somatique.

Nous avons également cherché à savoir si le poids de l'otolithe était un bon estimateur de l'âge du poisson. Des distributions de probabilités ont été calculées en utilisant soit le poids de l'otolithe soit la taille comme prédicteur de l'âge du poisson. Le poids de l'otolithe apparaît systématiquement comme un meilleur prédicteur de l'âge que la taille du poisson, mais aucune de ces deux variables ne permet à elle seule de déterminer avec précision l'âge du poisson.

Enfin, l'effet des variations environnementales sur la taille modale des poissons de moins d'un an a été étudié. Les variations en taille d'une sélection d'espèces ont été comparées avec celles des facteurs environnementaux (température, salinité, concentration en chlorophylle *a*) dans différentes zones. Les effets densité-dépendants ont également été pris en compte. De nouveau, ces effets densité-dépendants semblent avoir plus d'impact que les facteurs environnementaux sur les variations de la taille des individus de moins d'un an. Ceci est particulièrement vrai dans le golfe de Gascogne où cinq des six espèces étudiées voient leur taille diminuer sous l'effet de la densité.

D'une manière générale, ce travail de thèse fait ressortir l'importance de facteurs biotiques comme la densité-dépendance sur la biologie des espèces, dont l'effet domine ici systématiquement l'effet des facteurs abiotiques tels que les variations en température et salinité.

Mots clés : impacts environnementaux, abondance, distribution, taille, densité-dépendance, otolithe, relation allométrique