

ÉCOLOGIE ALIMENTAIRE DES MACROURIDAE ⁽¹⁾

par Patrick GEISTDOERFER

⁽¹⁾ Cet article constitue une partie d'une thèse de Doctorat d'Etat, soutenue le 13 novembre 1975, à l'Université Pierre-et-Marie-Curie à Paris.

SOMMAIRE

	PAGES
INTRODUCTION	177
L'ALIMENTATION DES MACROURIDAE	
I. Introduction et méthodologie	189
1° <i>Examen des contenus stomacaux</i>	190
2° <i>Expression des résultats</i>	190
II. Régime alimentaire des espèces étudiées	193
1° <i>Trachyrhynchus trachyrhynchus</i>	193
2° <i>Hymenocephalus italicus</i>	195
3° <i>Nezumia aequalis</i>	197
4° <i>Nezumia sclerorhynchus</i>	199
5° <i>Ventri fossa occidentalis</i>	204
6° <i>Coelorhynchus coelorhynchus</i>	208
7° <i>Macrourus berglax</i>	210
8° <i>Macrourus holotrachys</i>	214
9° <i>Données sur le régime alimentaire de quelques autres espèces</i> ..	215
III. Caractères de l'alimentation des Macrouridae	216
1° <i>Caractères généraux</i>	216
2° <i>La sélection des proies</i>	218
3° <i>Les types écologiques d'alimentation des Macrouridae</i>	221
4° <i>Comparaison entre l'alimentation des Macrouridae étudiés et celle d'autres poissons</i>	224
5° <i>Conclusion</i>	228
IV. Les Macrouridae dans l'océan : chaîne alimentaire profonde et biogéographie	229
1° <i>Les Macrouridae dans la chaîne alimentaire profonde</i>	229
1. <i>Rôle trophique des différents groupes proies</i>	230
2. <i>La chaîne alimentaire profonde</i>	237
2° <i>Les Macrouridae dans les océans</i>	238
Conclusion	247
Bibliographie	248
Annexe : brèves descriptions des espèces étudiées	255

INTRODUCTION

Les Macrouridae.

Les Macrouridae constituent la plus importante des familles de poissons de profondeur qui vivent au voisinage du fond. Ils sont d'assez grande taille en général et certaines espèces, comme *Coryphaenoides rupestris* ou *Macrourus berglax*, peuvent atteindre un mètre de longueur, mais d'autres, comme *Hymenocephalus italicus*, ne dépassent guère une vingtaine de centimètres ; la majorité d'entre eux ont des tailles maximales de l'ordre de 30 à 50 centimètres.

Plus de trois cents espèces benthopélagiques vivent sur le talus continental (90 % d'entre elles) et sur la plaine abyssale où les genres *Chalinura*, *Lionurus* et *Nematonurus* sont les plus nombreux. Deux genres *Cynomacrus* et *Odontomacrus* sont bathypélagiques (MARSHALL, 1964). La plupart des espèces, selon HUBBS (1954), ont une distribution géographique assez limitée, en raison principalement des caractéristiques des eaux de surface où vivent les larves.

Quelques membres de cette famille sont connus depuis l'époque de STRÖM (1762) et de FABRICIUS (1780). Le nom de genre *Macrurus* dont dérive celui de la famille est dû à BLOCH (1786), bien que GUNNERUS (1765) ait créé auparavant celui de *Coryphaenoides*. C'est en effet l'espèce *Coryphaenoides rupestris* qui fut la première décrite (GUNNERUS, 1765). FABRICIUS (1780) réutilisa cette dénomination, sous la forme *Coryphaena rupestris*. En 1786, BLOCH substitua *Macrourus* à *Coryphaenoides*, avec l'espèce *Macrourus rupestris*. Enfin l'espèce de FABRICIUS et de BLOCH fut redéfinie par LACÉPÈDE, en 1801, qui créa l'espèce *Macrourus berglax* ; le nom de ce poisson « vient, écrit-il, des rapports qu'il a paru présenter avec le saumon que l'on nomme *lachs* ou *lax* dans plusieurs langues du nord, et des rochers au milieu desquels il séjourne fréquemment » (LACÉPÈDE, 1802). Ces deux espèces *Coryphaenoides rupestris* GUNNERUS, 1765, et *Macrourus berglax* LACÉPÈDE, 1801, ont subsisté.

LACÉPÈDE (1802), dans sa "Table générale des poissons", place le genre *Macrourus*, avec l'espèce *Macrourus berglax*, parmi les "Osseux" dont l'épine dorsale est composée de vertèbres osseuses et qui ont, première division des "Osseux", un opercule et une membrane branchiale. Les Macroures sont des "Thoracins", c'est-à-dire des poissons qui ont une ou deux nageoires sous la poitrine, et constituent le 19^e ordre de la classe des poissons. Aujourd'hui les Macrouridae font partie de l'ordre des Gadiformes, dont ils sont la famille la plus primitive.

Les Macrouridae sont généralement appelés "Grenadiers". Cette dénomination, déjà utilisée par CUVIER, aurait, selon RISSO (1810), pour origine la ressemblance qui existerait entre un casque de soldat et le museau de *Coelorhynchus coelorhynchus*. Avec mépris, les pêcheurs boulonnais donnent le nom de "rats" à ces "faux poissons".

Avec la campagne du "Challenger" et les travaux de GÜNTHER (1887) qui en résultèrent, puis avec ceux de VAILLANT (1888) qui étudia les poissons recueillis lors des pêches profondes du "Travailleur" et du "Talisman" durant les années 1880 à 1883, avec la publication de l'ouvrage de GOODE et BEAN, "Oceanic ichthyology" (1896), les Macrouridae, comme les autres formes profondes, furent mieux connus. Depuis le début du siècle ils ont été l'objet de nombreux travaux de systématique parmi lesquels on peut citer ceux de GILBERT et HUBBS (1916, 1920), de OKADA et MATSUBARA (1938), de PARR (1946), de OKAMURA (1970 a), MARSHALL (1973 b) vient de publier une étude de la famille qui, sans constituer à proprement parler une révision de celle-ci, déborde cependant largement l'examen des espèces du nord-ouest Atlantique auxquelles



FIG. 1. — Origine géographique des Macrouridae dont l'alimentation a été étudiée; A: *Nezumia aequalis*; B: *Macrourus berglax*; C: *Coelorhynchus coelorhynchus*; H: *Macrourus holotrachys*; I: *Hymenocephalus italicus*; S: *Nezumia sclerorhynchus*; T: *Trachyrhynchus trachyrhynchus*; V: *Ventrifossa occidentalis*.

elle est plus spécialement consacrée ; c'est à ce travail que nous nous sommes référés, ainsi qu'au Catalogue des Poissons de l'Atlantique du nord et de la Méditerranée (Macrouridae, MARSHALL, 1973 b). *Trachyrhynchus trachyrhynchus*, *Coryphaenoides zaniophorus* et *Macrourus holotrachys* ne sont cependant pas traités par cet auteur, car étrangers aux régions qu'il a étudiées.

L'étude taxonomique des espèces a non seulement été conduite de façon traditionnelle, mais, pour certaines, nous avons utilisé l'analyse électrophorétique des protéines du cristallin, qui fait apparaître de nouveaux critères de discrimination entre elles.

1° Origine des Macrouridae étudiés.

Nos poissons proviennent de chalutages benthiques effectués par grandes profondeurs par les navires océanographiques "Jean Charcot" du Centre national pour l'Exploitation des Océans, en Atlantique nord et en Méditerranée [ROUX et HUREAU, 1969 ; GEISTDOERFER, HUREAU et RANNOU, 1970 (1971), 1971 ; GEISTDOERFER et RANNOU, 1970 (1971), 1972], "Thalassa" de l'Institut scientifique et technique des Pêches maritimes, sur le talus nord-ouest africain et en mer de Barents, et "Marion Dufresne" du Territoire des terres australes et antarctiques françaises dans le sud de l'océan Indien (tabl. 1, fig. 1).

"Jean Charcot" ; campagne d'essai ; décembre 1968

St. 14	47° 56,3' N	-	7° 32,8' O	214 - 235 m
St. 16	47° 39,8' N	-	8° 05,3' O	1120 - 900 m

"Jean Charcot" ; campagne Noratlante ; août-octobre 1969

St. 3	55° 07' N	-	15° 07' O	2165 m
St. 5	54° 16,4' N	-	27° 53,8' O	3050 m
St. 10	55° 42,7' N	-	49° 20,5' O	3680 m
St. 24	36° 47' N	-	27° 21' O	3520 m
St. 27	38° 19,8' N	-	25° 21,4' O	2770 m
St. 44	44° 06,6' N	-	4° 06,9' O	1856 m
St. 46	45° 12' N	-	5° 30' O	4665 m
St. 48	47° 29,6' N	-	8° 22,6' O	2110 m
St. 49	47° 40,9' N	-	8° 05,7' O	1163 m

"Jean Charcot" ; campagne Polymède I ; juillet-août 1970

St. 6	41° 17,7' N	-	8° 08' E	2450 m
St. 12	39° 07,8' N	-	6° 25,7' E	2800 m
St. 13	37° 56,7' N	-	7° 31,6' E	2830 m
St. 31	38° 54' N	-	3° 57' E	2640 m
St. 35	38° 32,3' N	-	4° 07' E	2370 m

"Jean Charcot" ; campagne Polymède II ; avril-juin 1972

St. 47	35° 36,3' N	-	2° 10' E	580 m
St. 50	35° 55,2' N	-	2° 39,8' O	1116 m
St. 59	35° 31,8' N	-	4° 35,8' O	538 m
St. 63	36° 20,9' N	-	4° 11,5' O	720 m

"Thalassa" ; campagne nord-ouest Afrique ; juin-juillet 1973

St. Z 121	26° 53,6' N	-	14° 06,6' O	26° 58' N	-	13° 59,5' O	727 - 570 m
St. Z 122	26° 44,6' N	-	14° 09,9' O	26° 48,5' N	-	14° 04,9' O	425 - 395 m
St. Z 125	26° 50,8' N	-	14° 08,5' O	26° 48,1' N	-	14° 09,6' O	565 - 690 m
St. Z 128	26° 56,5' N	-	14° 12,6' O	26° 50,4' N	-	14° 17,1' O	1200 - 1250 m
St. Z 205	21° 28,6' N	-	17° 40,5' O	21° 22' N	-	17° 39,8' O	600 - 605 m
St. Z 207	21° 28,8' N	-	17° 45,2' O	21° 21,4' N	-	17° 47' O	696 - 708 m
St. Z 209	21° 23,9' N	-	17° 36,4' O	21° 17,9' N	-	17° 41,1' O	472 - 507 m
St. Z 210	20° 22,7' N	-	17° 49,2' O	20° 15,8' N	-	17° 45,3' O	705 - 692 m
St. Z 239	18° 45' N	-	16° 40,3' O	18° 49' N	-	16° 43,7' O	185 - 236 m
St. Z 241	18° 51,4' N	-	16° 47,6' O	18° 44,4' N	-	16° 43,6' O	300 - 305 m
St. Z 247	15° 04,2' N	-	17° 21,6' O				327 - 440 m

" Marion Dufresne " ; campagne MDO3 - ichtyo. ; mars-avril 1974

St. 7	52° 12,7' S	- 75° 38,4' E	560-525 m
St. 21	48° 29,7' S	- 70° 55,4' E	360-345 m

" Thalassa " ; campagne mer de Barents ; juin-juillet 1974

St. A 169	77° 34,2' N	- 11° 14' E	77° 21' N	- 11° 18' E	465-500 m
St. A 171	76° 40,4' N	- 13° 20' E	76° 44,1' N	- 13° 06' E	818-800 m
St. A 179	74° 36,2' N	- 16° 05,5' E	74° 45,5' N	- 15° 48' E	660 m

TABL. 1. - Liste des chalutages où les *Macrouridae* étudiés ont été pêchés ; navires et missions, coordonnées géographiques, profondeurs ; lorsque deux positions sont indiquées, elles correspondent au début et à la fin du traict ; lorsqu'il y a deux sondes données, elles correspondent aux profondeurs extrêmes auxquelles a travaillé le chalut.

Ces poissons appartiennent à 3 sous-familles, à 11 genres, à 15 espèces.

Seules 8 espèces ont été récoltées en quantité suffisante pour qu'une étude du régime alimentaire puisse être menée à bien : *Trachyrhynchus trachyrhynchus* ("Thalassa", 1973), *Hymenocephalus italicus* ("Thalassa", 1973), *Nezumia aequalis* ("Jean Charcot", 1968, 1969), *Nezumia sclerorhynchus* ("Jean Charcot", 1972, et "Thalassa", 1973), *Ventriofossa occidentalis* ("Thalassa", 1973), *Coelorhynchus coelorhynchus* ("Jean Charcot", 1968, et "Thalassa", 1973), *Macrourus berglax* ("Thalassa", 1974), *Macrourus holotrachys* ("Marion Dufresne", 1974).

Sous-famille des *TRACHYRHYNCHINAE*

Trachyrhynchus trachyrhynchus (Risso, 1810)

Décrite comme *Lepidoleprus trachyrhynchus*, cette espèce vit entre 400 et 1 500 m (MARSHALL, 1973 b), en Méditerranée et en Atlantique oriental, du talus continental irlandais jusqu'aux îles du cap Vert.

C'est le *Trachyrhynchus scabrus* de GOODE et BEAN (1896) et le *Macrurus trachyrhynchus* de VAILLANT (1888).

Nos exemplaires proviennent tous des pêches de la "Thalassa" sur le talus nord-ouest africain (st. Z 122, Z 125, Z 205, Z 207, Z 209, Z 210) où l'espèce est bien connue (FURNESTIN *et al.*, 1958 ; MAURIN, 1968).

Sous-famille des *BATHYGADINAE*

Bathygadus melanobranchus VAILLANT, 1888

Cette espèce connue dans tout l'Atlantique (du talus continental irlandais jusqu'au Cap, au large du Mexique, de l'Amérique centrale et de la Guyane) a une vaste répartition verticale puisqu'elle vit, selon MARSHALL (1973 a) entre 700 et 1 400 m avec un centre de distribution entre 800 et 1 400 m pour GREY (1956) qui signale qu'elle a été pêchée à 2 560 m au large de l'Afrique du Sud.

Nous ne l'avons trouvée que lors d'un traict de la "Thalassa" (st. Z 128).

Sous-famille des *MACROURINAE*

Hymenocephalus italicus GIGLIOLI, 1884

Cette petite espèce qui correspond à l'*Hymenocephalus cavernosus* de GOODE et BEAN (1896) se trouve entre 300 et 800 m et a une très large répartition : Méditerranée, Atlantique oriental et occidental, océan Indien (MARSHALL, 1973 a).

Nous l'avons récoltée avec la "Thalassa" en plusieurs stations (st. Z 121, Z 122, Z 125), au large de la côte nord-ouest africaine où FURNESTIN *et al.* (1958) et MAURIN (1968) l'y avaient déjà récoltée.

Nezumia aequalis (GÜNTHER, 1878)

Cette espèce, appelée par erreur *Macruroplus serratus* par FOWLER (1936), correspond à une partie des individus décrits par VAILLANT (1888) sous le nom de *Macrurus smiliophorus* (et comme *Macrurus aequalis* dans l'appendice de son ouvrage) mais pas au *Coryphaenoides aequalis* de cet auteur (= *Ventri fossa occidentalis*, *Hymenocephalus italicus* et *Malacocephalus laevis*) (BAUCHOT *et al.*, 1971).

Nezumia aequalis vit entre 200 et 2 320 m en Méditerranée, dans l'Atlantique est (du détroit de Davis aux Açores et à l'Angola) et ouest (MARSHALL, 1973 a). Son centre de distribution serait entre 400-1 000 m environ (GREY, 1956).

Les *Nezumia aequalis* que nous avons étudiés proviennent de deux chalutages du "Jean Charcot" sur le talus continental européen, au large des côtes bretonnes (st. Muséum 16 et Noratlante 49).

Nezumia sclerorhynchus (VALENCIENNES, 1838)

Cette espèce décrite comme *Macrurus sclerorhynchus* par VALENCIENNES est synonyme du *Macrurus violaceus* de ZUGMAYER (1911 a, b) et de *Macruroplus sclerorhynchus* (FOWLER, 1936).

Les exemplaires regroupés par VAILLANT (1888) sous le nom de *Macrurus sclerorhynchus* ont été depuis placés dans les trois espèces *Nezumia sclerorhynchus*, *Sphagemacturus hirundo* et *Coryphaenoides guentheri* (BAUCHOT *et al.*, 1971).

Nezumia sclerorhynchus vit entre 500 et 3 200 m en Méditerranée, en Atlantique nord-est (des Açores au golfe de Guinée) et nord-ouest (au nord du détroit de Floride) (MARSHALL, 1973 a). Son centre de distribution serait entre 800 et 1 600 m en Atlantique, selon GREY (1956), et entre 457 et 731 m, selon MARSHALL (1973 b); nous l'avons capturée à moins de 500 m en Atlantique. Elle a été abondamment capturée par FURNESTIN *et al.* (1958) sur la côte nord-ouest africaine.

Cette espèce est voisine de la précédente dont, comme le remarque MAURIN (1968) ⁽¹⁾, il est difficile de la distinguer. Nous avons, pour notre part, utilisé les critères donnés par MARSHALL (1973 b), pour la détermination de ces deux espèces.

Nos individus proviennent de chalutages effectués en Méditerranée par le "Jean Charcot" (st. Polymède II, 47, 50, 59, 63) et sur le talus nord-ouest africain par la "Thalassa" (st. Z 121, Z 122, Z 125, Z 128, Z 205, Z 207, Z 209, Z 210).

Ventri fossa occidentalis (GOODE et BEAN, 1885)

Décrite dans le genre *Malacocephalus*, l'espèce *occidentalis* a été placée dans le genre *Ventri fossa* par MARSHALL (1973 b); six exemplaires appelés par VAILLANT (1888) *Coryphaenoides aequalis* lui appartiennent (BAUCHOT *et al.*, 1971).

Ventri fossa occidentalis est connu, entre 150 et 585 m dans l'Atlantique occidental de l'Argentine à Terre-Neuve, dans l'Atlantique oriental du nord de l'Angola au Sénégal selon MARSHALL (1973 b), mais MAURIN (1968) l'a trouvé au large des côtes de Mauritanie (plus au nord, *Malacocephalus laevis* remplace progressivement *V. occidentalis*).

Nous avons pêché *Ventri fossa occidentalis* au large des côtes nord-ouest africaines, avec la "Thalassa" (st. Z 239, Z 241, Z 247).

Coelorhynchus coelorhynchus coelorhynchus (RISSE, 1810)

Décrit par RISSE (1810) comme *Lepidoleprus coelorhynchus*, *Coelorhynchus coelorhynchus* est le *Macrourus rupestris* (d'après BLOCH) et le *Macrourus atlanticus* de LOWE (1839) et le

(1) GEISTDOERFER (P.), 1976. — Identification des espèces de poissons par électrophorèse des protéines du cristallin. — *J. océanogr.*, I (1) : 2 p.

Coelorhynchus carminatus de GOODE (1880). Il est appelé *Macrurus coelorhynchus* par VAILLANT (1888).

MARSHALL et IWAMOTO (1973) reconnaissent au sein de l'espèce *Coelorhynchus coelorhynchus*, 5 sous-espèces dont certaines correspondent à d'anciennes espèces du genre : *C. c. marinii* HUBBS, 1934, *C. c. geronimo subsp. nov.*, *C. c. carminatus* (GOODE, 1880), *C. c. polli subsp. nov.*, *C. c. coelorhynchus* (Risso, 1810). C'est dans cette dernière sous-espèce qu'il faut ranger nos individus.

Coelorhynchus coelorhynchus coelorhynchus est connu en Méditerranée, dans le nord-est Atlantique, du nord des îles du cap Vert jusqu'à la Norvège, le long des côtes ouest-africaines et européennes, aux Açores, entre 140 et 633 m, surtout entre 200 et 500 m. La sous-espèce *carminatus* le remplace dans l'Atlantique occidental.

Nous avons étudié des individus pêchés au large des côtes européennes par le "Jean Charcot" (st. Muséum 14) et au large des côtes africaines par la "Thalassa" (st. Z 128, Z 239, Z 241, Z 247) où FURNESTIN *et al.* (1958) et MAURIN (1968) ont déjà récolté cette espèce.

***Coryphaenoides guentheri* (VAILLANT, 1888)**

Coryphaenoides guentheri est le *Macrurus holotrachys* de VAILLANT (1888), nommé *Macrurus guentheri* dans l'appendice de l'ouvrage, mais le type est le *Macrurus sclerorhynchus* (*nec* VAL.) de GÜNTHER (1887) (BAUCHOT *et al.*, 1971; MARSHALL, 1973 a). Il fut placé dans le genre *Chalinura* par NYBELIN (1948), GREY (1956), GEISTDOERFER et RANNOU [1970 (1971)].

Cette espèce, selon MARSHALL (1973 a) vit en Méditerranée et en Atlantique des îles Canaries aux îles Féroë, au large de l'Islande et dans le détroit de Danemark, entre 1 200 et 2 600 m. A bord du "Jean Charcot" (st. Polymède I, 6, 13, 31, 35) nous l'avons pêchée en Méditerranée occidentale [GEISTDOERFER et RANNOU, 1970 (1971)] entre 2 370 et 2 830 m, ce qui a constitué la première capture de l'espèce en cette mer.

***Coryphaenoides zaniophorus* (VAILLANT, 1888)**

Placée dans le genre *Macrurus* par VAILLANT (1888), cette espèce, à laquelle n'appartient pas le *Cariburus zaniophorus* de PARR (1946) (= *Coryphaenoides colon*, *sp. nov.*, MARSHALL, 1973 b), vit au large des îles Canaries, de la Mauritanie et (GEISTDOERFER *et al.*, 1971) à l'ouest de l'Irlande et dans le golfe de Gascogne, entre 830 et 1 365 m (MARSHALL, 1973 a).

Nous avons récolté des *C. zaniophorus* entre 1 856 et 2 165 m (GEISTDOERFER *et al.*, 1971) en Atlantique nord avec le "Jean Charcot" (st. Noratlante, 3, 44, 48).

***Macrourus berglax* LACÉPÈDE, 1801**

Coryphaenoides rupestris (*nec* GUNNERUS) pour FABRICIUS (1870), *Macrourus rupestris* (*nec* GUNNERUS) pour BLOCH (1786), l'espèce *Macrourus berglax* est due à LACÉPÈDE (1801).

Cette espèce est couramment trouvée dans le nord de l'Atlantique est et ouest, dans l'océan Arctique, en mer de Norvège et en mer de Barents, entre 100 et 600 m (MARSHALL, 1973 a).

Nos individus furent pêchés par la "Thalassa" en trois stations (A 169, A 171, A 179) sur le talus continental de la mer de Barents, au large des côtes occidentales du Spitzberg et de l'île de l'Ours.

***Macrourus holotrachys* (GÜNTHER, 1878)**

Le genre *Macrourus* est anti-boréal : *M. berglax* est subarctique, *M. holotrachys* et *M. whitsoni* subantarctiques ou antarctiques.

GÜNTHER (1878) a distingué deux espèces, *M. holotrachys* et *M. carinatus* ; elles sont aujourd'hui réunies. La description de GÜNTHER a été reprise par GOODE et BEAN (1896).

Le *Macrourus holotrachys* de COLLETT (1896) est en fait un *Macrourus berglax* (MARSHALL, 1973 b).

Nous avons récolté cette espèce mal connue, en assez grande abondance au large des îles

Kerguelen et Heard, sur des fonds de 345 à 560 m, au cours de la mission du " Marion Dufresne " dans l'océan Indien sud (st. 7, 21). GÜNTHER l'avait pêchée près des îles du Prince Edouard, par 620 m ; elle est également connue dans le bassin argentin.

Nematonurus armatus (HECTOR, 1875)

Placée dans le genre *Macrurus* par son descripteur, cette espèce a une large répartition verticale et géographique puisqu'elle habite des profondeurs de 282 à 4 700 m (GREY, 1956 ; MARSHALL, 1973 a) dans l'Atlantique nord-ouest et dans l'Atlantique sud, et qu'elle a été capturée dans les océans Indien et Pacifique.

Nos exemplaires proviennent de pêches du " Jean Charcot " en Atlantique nord (st. Noratlante 5, 10, 27).

Chalinura brevibarbis GOODE et BEAN, 1896

Chalinura brevibarbis vit entre 1 500 et 3 200 m selon MARSHALL (1973 a) dans l'Atlantique nord, du Groenland aux Açores, mais c'est à 3 680 et à 4 605 m que nous l'avons récolté [GEISTDOERFER et RANNOU, 1970 (1971)] en deux stations en Atlantique nord, avec le " Jean Charcot " (st. Noratlante 10 et 46).

Chalinura mediterranea GIGLIOLI, 1893

Chalinura murrayi europea (NYBELIN, 1948) et *Coryphaenoides murrayi* (FARRAN, 1924) appartiennent en fait à l'espèce *Chalinura mediterranea* [GEISTDOERFER et RANNOU, 1970 (1971)].

On peut donc résumer la distribution de l'espèce ainsi : Atlantique est, des Hébrides aux Açores, et Méditerranée occidentale.

Nos exemplaires, qui constituent la deuxième récolte de l'espèce en Méditerranée, ont été pêchés par le " Jean Charcot " en quatre stations (st. Polymède I, 12, 13, 31, 35). Il convient de leur adjoindre celui de la mission Noratlante (st. Noratlante 44) présenté comme *Chalinura europea* [GEISTDOERFER et al., 1970 (1971)].

Chalinura mediterranea vit entre 1 200 (MARSHALL, 1973 a) et 2 830 m [GEISTDOERFER et RANNOU, 1970 (1971)].

Lionurus carapinus (GOODE et BEAN, 1883)

Macrurus carapinus pour KOEFOED, 1927, *Chalinura carapina* pour PARR (1946), cette espèce avait été placée dans le genre *Coryphaenoides* par GOODE et BEAN, 1883.

Elle se rencontre en Atlantique oriental de l'Islande à l'équateur et en Atlantique occidental entre le cap Hatteras et la Nouvelle-Ecosse, entre 1 440 et 5 610 m (MARSHALL, 1973 a).

Nos exemplaires proviennent de pêches faites en Atlantique nord par le " Jean Charcot " (st. Noratlante 3, 10, 24, 27).

2° Etude électrophorétique des protéines du cristallin des Macrouridae.

Aux caractères classiques permettant de séparer les espèces sont venus s'ajouter ceux que fournissent les études par électrophorèse des protéines du sérum, mais les résultats de ces études ont été fréquemment critiqués car les conditions de vie et l'état physiologique peuvent, qualitativement et quantitativement, modifier les protéines. Au contraire, les protéines du cristallin semblent être essentiellement spécifiques. C'est pourquoi, à la suite des travaux de RABAEY (1964) et de SMITH et GOLDSTEIN (1967) qui montrent que, non seulement le cristallin contient de nombreuses fractions protéiques, mais aussi que celles-ci sont bien caractéristiques de l'espèce, PICHOT a développé l'analyse par électrophorèse des protéines du cristallin des poissons et a mis au point des méthodes permettant l'identification des différentes espèces et même des populations d'une même espèce (PICHOT, 1971, 1973 ; PICHOT et DUCLERC, 1971 ; PICHOT et POLLARD, 1970 ; PICHOT et PICHOT, 1973 ; BONNET et PICHOT, 1970 ; POLLARD et PICHOT, 1972) (1).

(1) Cf. note p. 181.

Il nous a paru intéressant d'appliquer cette technique d'électrophorèse des protéines du cristallin à l'étude des Macrouridae. C'est ce que nous avons commencé à faire, en collaboration avec Paul et Yves PICHOT au laboratoire de Sète de l'Institut scientifique et technique des Pêches maritimes, et ce sont les résultats préliminaires de ce travail que nous présentons ici.

Les sept espèces proviennent des chalutages effectués par la "Thalassa" sur le talus nord-ouest africain en 1973 : six Macrouridae, *Trachyrhynchus trachyrhynchus*, *Bathygadus melanobranchus*, *Hymenocephalus italicus*, *Nezumia sclerorhynchus*, *Ventrifossa occidentalis*, *Coelorhynchus coelorhynchus* et un Eretmophoridae, *Mora moro*.

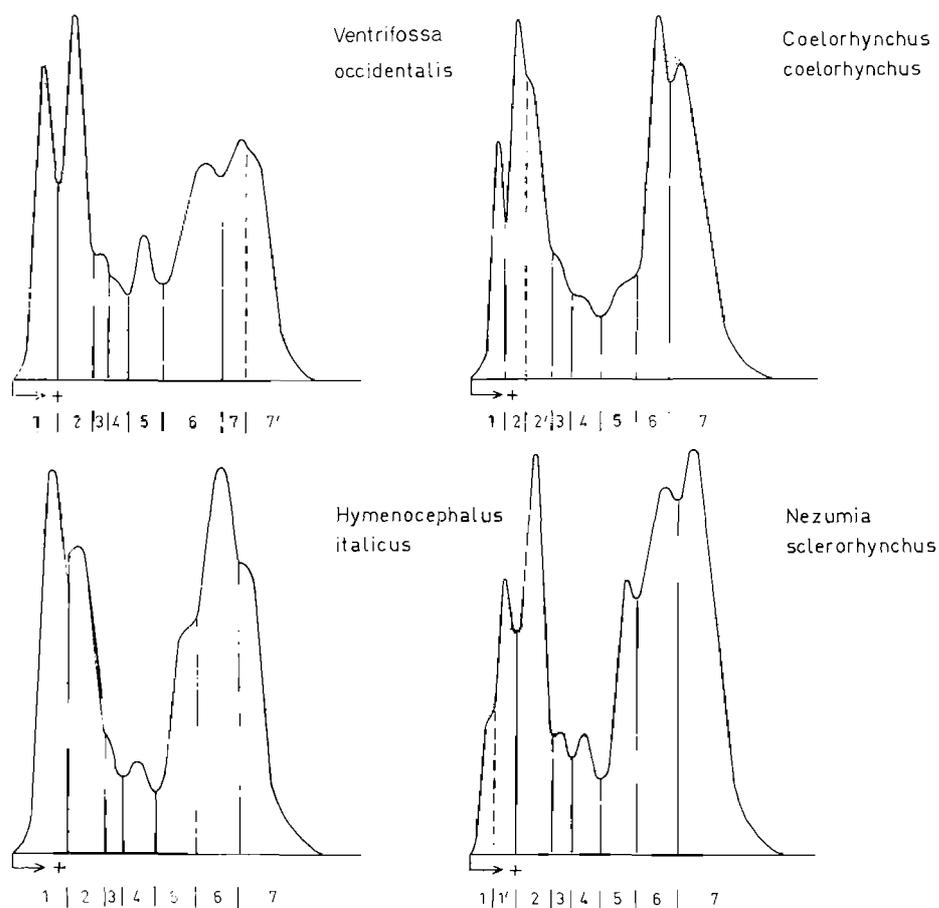


FIG. 2. — Enregistrement photométrique des protéines du cristallin séparées par électrophorèse sur acétate de cellulose.

1. Méthodes.

Les cristallins sont prélevés aussitôt le poisson pêché ; chacun d'eux est débarrassé des tissus qui y adhèrent puis rincé à l'eau distillée. Ils sont conservés à -20° C. à sec.

Les protéines solubles sont analysées au laboratoire par électrophorèses sur acétate de cellulose et en gel de polyacrylamide. Ces deux méthodes ont été décrites en détail par PICHOT et POLLARD (1970 ; électrophorèse sur acétate de cellulose) et PICHOT (1973 ; électrophorèse en gel de polyacrylamide), aussi nous nous contenterons ici d'en rappeler les grandes lignes.

L'échantillon décongelé, les protéines solubles dans l'eau sont extraites par broyage dans une solution saline, puis après que le poids des protéines totales ait été déterminé par colorimétrie, elles sont diluées. Après centrifugation, le surnageant est recueilli et soumis à l'électrophorèse. L'échantillon est étalé sur l'acétate de cellulose ou sur le gel de polyacrylamide et une différence

de potentiel, fonction de la longueur de la bande, est appliquée. La migration terminée, les protéines sont révélées par l'Amidoschwarz en solution acétique. La photométrie des bandes ou gels est réalisée au moyen d'un densitomètre enregistreur.

A partir de la courbe densitométrique chaque fraction protéique est individualisée et sa position déterminée ; la dernière fraction, restant proche du point de dépôt, définit le zéro ; la valeur 100 correspond à la position de l'albumine du sérum humain normal, dont une électrophorèse est effectuée en parallèle. Enfin la courbe permet d'apprécier la valeur relative de chaque fraction.

2. Résultats.

a) *Electrophorèses sur acétate de cellulose* (fig. 2 ; tabl. 2).

L'électrophorèse sur acétate de cellulose des protéines du cristallin de *Hymenocephalus italicus*, de *Nezumia sclerorhynchus*, de *Ventri fossa occidentalis* et de *Coelorhynchus coelorhynchus*, permet de mettre en évidence 7 fractions bien définies qui, d'une espèce à l'autre, occupent les mêmes positions, et une grande similitude des courbes densitométriques : les fractions 1-2 et 6-7 sont nettement plus importantes que les autres.

Espèces \ Fractions	Fractions						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Coelorhynchus coelorhynchus</i>	13,13	10,20 14,27	5,37	4,30	7,08	18,63	27,02
<i>Ventri fossa occidentalis</i>	13,24	21,50	4,81	3,92	9,08	21,86	9,91 15,68
<i>Nezumia sclerorhynchus</i>	4,41 9,30	13,71	17,70	3,83	4,60	10,29	22,60 27,27
<i>Hymenocephalus italicus</i>	15,99	16,38	2,77	7,63	10,03	23,64	23,56

TABLE. 2. — Valeurs relatives moyennes des protéines du cristallin obtenues par électrophorèse sur acétate.

Les espèces se distinguent par la valeur relative moyenne des protéines et aussi par l'hétérogénéité de certaines fractions : fraction 2 chez *Coelorhynchus coelorhynchus*, 7 chez *Ventri fossa occidentalis*, 1 chez *Nezumia sclerorhynchus*.

b) *Electrophorèses en gel de polyacrylamide* (fig. 3 et 4 ; tabl. 3).

Cette électrophorèse a été faite pour cinq Macrouridae, *Trachyrhynchus trachyrhynchus*, *Bathygadus melanobranchus*, *Nezumia sclerorhynchus*, *Ventri fossa occidentalis*, *Coelorhynchus coelorhynchus* et l'Eretmophoridae, *Mora moro*.

Un nombre important de fractions permettant une bonne discrimination des espèces apparaît. La comparaison des fractions anodiques montre que :

les deux premières fractions (1-2) sont toujours présentes et ont des valeurs relatives voisines ; on peut classer les espèces en 4 groupes :

a) *Nezumia sclerorhynchus*, *Ventri fossa occidentalis* et *Coelorhynchus coelorhynchus* chez qui les fractions 1 à 11 sont toutes présentes ;

b) *Bathygadus melanobranchus* chez qui les fractions 1 à 11 sont toutes présentes, mais deux nouvelles fractions (12-13) s'y ajoutent ;

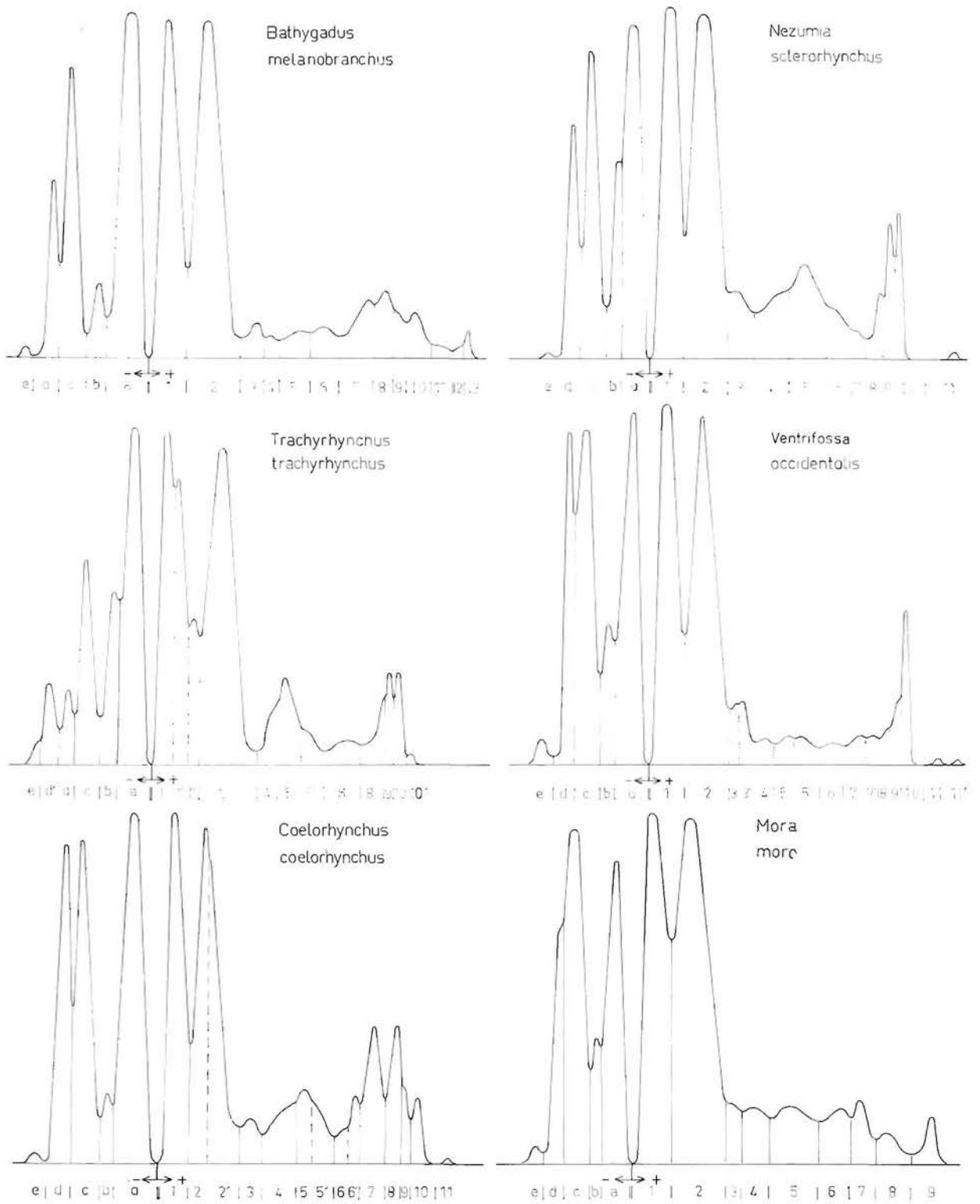


FIG. 3. — Enregistrement photométrique des protéines du cristallin séparées par électrophorèse en gel de polyacrilamide.

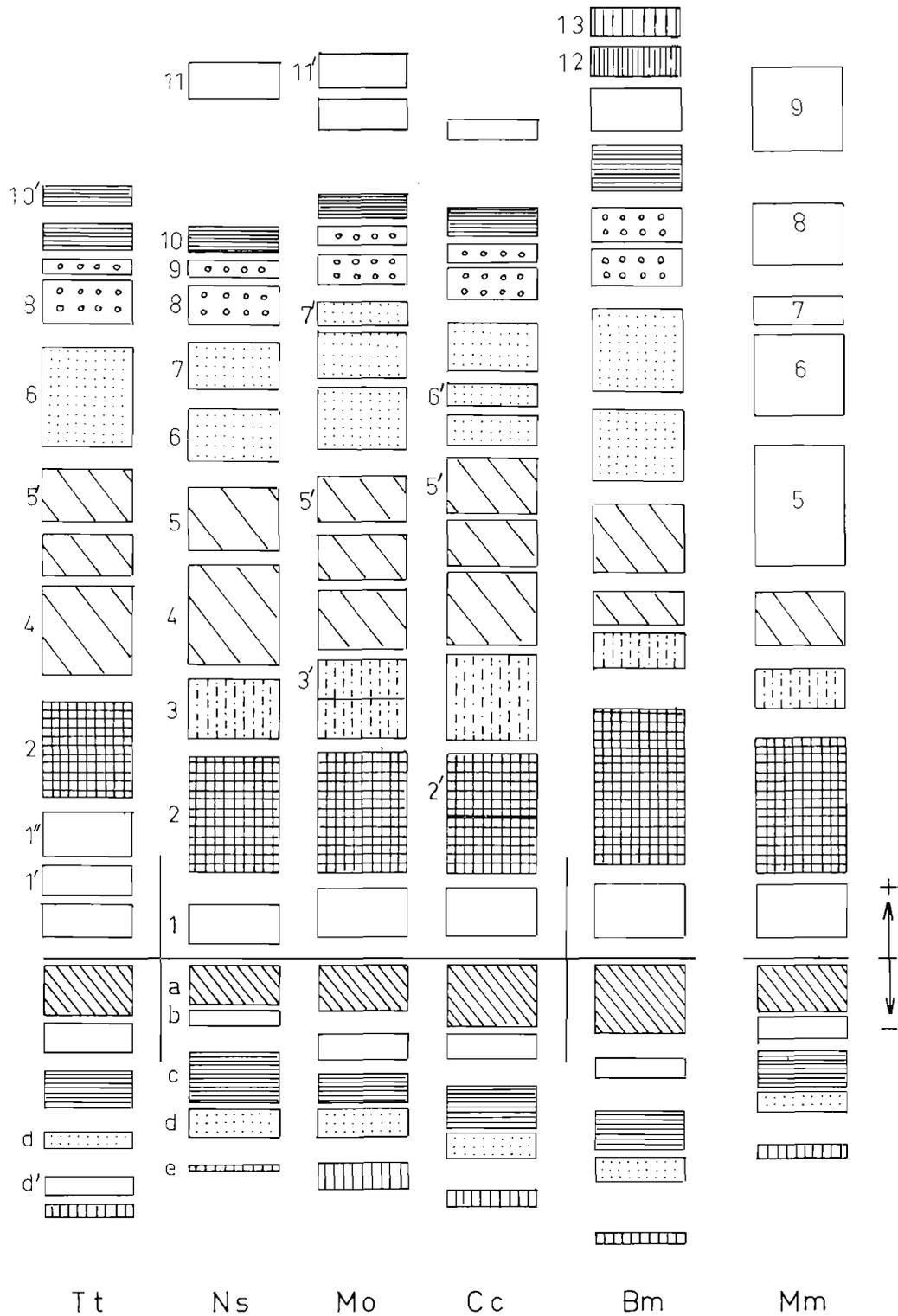


FIG. 4. — Représentation schématique des électrophorégrammes des protéines solubles du cristallin séparées sur gel de polyacrilamide.

c) *Trachyrhynchus trachyrhynchus* chez qui manquent les fractions 3, 7 et 11, mais où les fractions 1 à 10 sont hétérogènes (1, 1', 1'' et 10, 10') ;

d) *Mora moro* chez qui il n'y a que les fractions 1 à 9, cette dernière espèce se sépare ainsi nettement des cinq autres.

Les différences significatives entre espèces, notamment entre celles du groupe a, portent sur les valeurs relatives des différentes fractions et sur l'existence des fractions 2', 3', 5', 6' et 7'.

	<i>Trachyr. trachyr.</i>	<i>Nezumia scleror.</i>	<i>Ventri-fossa occid.</i>	<i>Coelorhynchus coelor.</i>	<i>Bathygadus melanob.</i>	<i>Mora moro</i>
e	0,63	0,10	1,65	0,85	0,45	1,18
d'	5,24	—	—	—	—	—
d	5,49	14,42	20,87	14,78	8,14	7,67
c	15,93	35,48	30,54	26,42	20,36	42,37
b	14,74	16,00	7,52	5,22	5,43	8,03
a	57,97	34,00	39,42	52,73	65,62	40,75
1	32,78	31,71	44,74	34,93	38,66	41,40
1'	9,36	—	—	—	—	—
1''	4,24	—	—	—	—	—
2	35,05	37,50	34,92	19,60	34,16	32,85
2'	—	—	—	14,56	—	—
3	—	4,04	2,09	2,93	4,01	3,45
3'	—	—	2,62	—	—	—
4	3,02	7,31	1,65	4,88	2,28	4,29
5	4,99	7,84	1,80	3,12	5,41	7,96
5'	2,34	—	2,16	2,96	—	—
6	2,96	2,75	1,02	1,65	3,52	3,85
6'	—	—	—	2,96	—	—
7	—	1,67	1,41	6,31	3,67	2,84
7'	—	—	0,67	—	—	—
8	1,31	1,67	1,01	3,13	3,10	2,01
9	1,89	3,29	1,49	1,11	1,39	1,35
10	1,72	1,94	3,12	1,34	2,16	—
10'	0,34	—	—	—	—	—
11	—	0,28	0,67	0,52	0,59	—
11'	—	—	0,63	—	—	—
12	—	—	—	—	0,47	—
13	—	—	—	—	0,58	—

TABLE 3. — Pourcentage relatif moyen des fractions mises en évidence par électrophorèse en gel de polyacrylamide.

Chez toutes les espèces, les fractions cathodiques a, b, c, d, e, existent, avec des valeurs relatives élevées pour a et c, mais chez *Trachyrhynchus trachyrhynchus*, la fraction d est dédoublée (d-d'). La fraction a est chez tous les Macrouridae, mais pas chez *Mora moro*, celle qui a la valeur relative la plus élevée; *Mora moro* se distingue ainsi des cinq autres espèces. Chez *Bathygadus melanobranchus* et surtout chez *Mora moro*, la fraction d a une importance relative plus faible que chez les 3 Macrourinae. Les fractions cathodiques permettent donc de regrouper les trois espèces voisines *Nezumia sclerorhynchus*, *Coelorhynchus coelorhynchus* et *Ventri-fossa occidentalis*, nettement distinctes de *Trachyrhynchus trachyrhynchus* et *Bathygadus melanobranchus*, et d'opposer les Macrouridae à *Mora moro*.

En conclusion, ces recherches préliminaires sur les protéines du cristallin par électrophorèse montrent la parenté des espèces étudiées, toutes appartenant à l'ordre des Gadiformes, mais la distinction Macrouridae-Eretmophoridae est nette.

Au sein des Macrouridae on peut réunir les espèces de la sous-famille des Macrourinae qui ne présentent entre elles que des différences quantitatives (valeurs relatives et dédoublement de

fractions), et séparer les trois sous-familles Trachyrhynchinae, Bathygadinae et Macrourinae par des différences qualitatives (absence de fractions ou fractions supplémentaires).

Les données de la biochimie confirment donc la validité des subdivisions de la taxonomie classique.

Ce travail, portant sur des espèces entre lesquelles aucune confusion n'est possible, présente l'intérêt non pas tant d'être le premier de ce type sur des poissons profonds, que de nous permettre de poursuivre systématiquement les électrophorèses des espèces de poissons que nous récoltons, qui sont parfois difficiles à distinguer les unes des autres par les critères habituels.

L'ALIMENTATION DES MACROURIDAE

I. Introduction et méthodologie.

Le régime et le comportement alimentaire de nombreux poissons marins, néritiques et épipélagiques, sont assez bien connus. La plupart des travaux ne portent cependant que sur des espèces exploitées commercialement comme les Gadidae, les Pleuronectiformes, les Clupeidae, les Thunnidae, les Scombridae.

Parmi les premiers auteurs ayant travaillé sur l'alimentation des poissons, on trouve dès 1862 COUCH en Angleterre, et en France, MOREAU en 1881, POUCHET et GUERNE en 1887, SAUVAGE en 1888, 1889, 1891, 1892 ; ils ont décrit l'alimentation d'espèces côtières. Viennent ensuite les travaux de SMITH (1888, 1891, 1892) en mer du Nord, et de SCOTT (1902-1903) en mer d'Irlande. STEVEN (1930) a étudié les relations existant entre les régimes alimentaires de poissons du " Corner Fishing ground " et la faune démersale, et BLEGVAD (1914, 1917, 1926, 1928, 1930, 1951), au large des côtes danoises, a précisé le rôle trophique joué par les communautés benthiques dans la nourriture des poissons.

Parmi les travaux français, on peut citer, entre les deux guerres, ceux des chercheurs de l'Office des Pêches, BELLOC (1923, 1924, 1935), sur *Merluccius merluccius*, DESBROSSES (1933, 1935, 1936) sur *Mullus surmuletus*, PRIOL (1932) sur les Triglidae, CHEVEY (1930) sur *Gadus luscus* et plus récemment ceux de NOUVEL (1950) sur les Triglidae, de REYS (1960) sur les espèces démersales du golfe du Lion, de HUREAU (1970) sur des poissons antarctiques, de LEFRANC (1970) sur la morue du sud de la mer du Nord et de la Manche, de SORBE (1972) sur l'ichtyofaune chalutable du plateau sud-Gascogne, de DU BUIT (1974) sur les raies de la pêche hauturière française.

L'éthologie alimentaire des poissons des récifs coralliens a été abordée par plusieurs auteurs dont HIATT et STRASBURG (1960), BAKUS (1967), RANDALL (1967) et VIVIEN (1973).

Durant les dernières années, un certain nombre de recherches a été consacré à l'étude de la biologie de poissons méso- et épipélagiques, de Myctophidae en particulier, et elles ont fourni des données sur leur alimentation. Au contraire, la biologie (la biologie alimentaire notamment) des poissons benthiques et benthopélagiques du talus continental et de la plaine abyssale demeure encore presque totalement inconnue.

Pour les Macrouridae, nos connaissances restent donc très fragmentaires et approximatives, sauf pour *Coryphaenoides rupestris* qui, parce que pêché dans l'Atlantique nord par des chalutiers soviétiques, a été étudié par les chercheurs du Laboratoire d'océanographie polaire de Mourmansk, et pour quelques espèces des côtes du Japon. Pour les autres Macrouridae, nous ne possédons que des observations occasionnelles et très partielles faites lors d'études de systématique. Pour les huit espèces dont nous avons étudié l'alimentation, aucun travail analogue à celui-ci n'avait été fait, et s'il y a quelques résultats d'examen de contenus stomacaux de *Macrourus berglax*, quelques vagues données pour *Coelorhynchus coelorhynchus* et *Ventrifossa occidentalis*, il n'y a absolument aucun renseignement concernant la nourriture de *Trachyrhynchus trachyrhynchus*, *Hymenocephalus italicus*, *Nezumia aequalis*, *Nezumia sclerorhynchus* et *Macrourus holotrachus*.

Il semble bien que la description des Macrouridae " mangeurs de vase " de JOUBIN (1933) ait subsisté longtemps ; BERTIN (1958) n'écrit-il pas en effet que les Macrouridae « cherchent leur nourriture en fouillant la vase des grands fonds ». Pourtant quelques observations permettaient, de longue date, de penser que la vision de ces poissons fouillant la vase était sinon fautive, du moins insuffisante ; des animaux nectoniques et planctoniques avaient été identifiés dans des tubes digestifs de Macrouridae. Aussi MARSHALL (1954) suppose que si les Macrouridae retournent la vase avec leur museau pour dégager les invertébrés qui s'y trouvent, ils ne doivent cependant pas se limiter à ces animaux benthiques, puisqu'est connue la présence dans leurs contenus stomacaux, de crustacés pélagiques et de Myctophidae.

1° Examen des contenus stomacaux.

Tous les poissons ont été pêchés par des chaluts travaillant sur le fond. Aussitôt à bord, ils ont été fixés par le formol 10 % neutralisé, après que la cavité viscérale des moyens et gros individus ait été ouverte pour permettre une fixation rapide du contenu stomacal.

Ce n'est qu'au laboratoire que chaque poisson fut mesuré (longueur standard) et pesé, et la totalité des aliments contenus dans l'œsophage et l'estomac de chaque poisson, prélevée et pesée. Les proies furent ensuite identifiées et dénombrées, sous la loupe binoculaire. Pour les huit espèces étudiées, 388 poissons qui contenaient 3 059 proies furent examinés.

Lors de la remontée du chalut, de nombreux poissons dévaginèrent plus ou moins complètement leur estomac. Quelle que soit la profondeur du traict, presque tous les *Trachyrhynchus trachyrhynchus* subissent cet accident, alors que c'est plus rare chez d'autres espèces. Tout individu présentant, à quelque degré que ce soit, des signes de dévagination fut écarté.

Dans les estomacs voisinaient des proies dont la digestion était inégalement avancée et qui étaient plus ou moins bien conservées. Par exemple pour les Annélides Polychètes, il ne restait bien souvent que les soies ou de petits fragments du corps, très rarement l'extrémité antérieure (sauf évidence contraire, dans ce cas, l'ensemble des débris de Polychètes a été considéré comme une proie unique), alors que la carapace chitineuse des crustacés avait mieux résisté à l'action du suc digestif.

Les pesées d'exemplaires isolés des proies étant beaucoup trop imprécises en raison de leur petite taille ou de leur faible nombre, en l'absence de collection de référence, c'est le poids de l'ensemble des individus de chaque groupe proie, préalablement essoré, qui fut déterminé. Le poids moyen individuel fut ensuite calculé pour chacun des groupes proies. Cette estimation faite de surcroît sur du matériel fixé ne peut être, à proprement parler, considérée comme fournissant un poids ; c'est en fait d'un coefficient pondéral affecté ainsi à chaque groupe proie qu'il s'agit. Cette approche, la seule possible, étant données les conditions de ce travail, a permis de tenir compte de l'importance des proies et de mettre en œuvre la méthode d'analyse et d'expression des résultats choisie.

En complément de l'étude des contenus stomacaux, nous avons examiné qualitativement les contenus intestinaux, ce qui a été utile dans quelques cas.

2° Expression des résultats.

Nombreuses sont les méthodes d'analyse des contenus stomacaux. HYNES (1950) et PILLAY (1952) en ont fait des révisions critiques. Les principales méthodes sont : 1. la méthode des présences ; 2. la méthode numérique ; 3. la méthode pondérale et sa variante, la méthode volumétrique ; 4. la méthode des points ; 5. la méthode du degré de remplissage.

La méthode des présences permet de mettre en évidence les préférences alimentaires ; on calcule le nombre de fois où une proie est présente, nombre que l'on exprime en pourcentage du nombre total de poissons examinés.

La méthode numérique, où le nombre total de chaque proie est donné en pourcentage du nombre total des proies, introduit une source d'erreurs en négligeant la taille des proies et fournit ainsi une image déformée du régime alimentaire.

La méthode pondérale (ou la méthode volumétrique) où l'on détermine le poids (ou le volume) de chaque proie, que l'on exprime en pourcentage du poids (ou du volume) total des proies.

La méthode des points est une tentative pour combiner les deux méthodes précédentes : l'importance de chaque proie dans un contenu stomacal est estimée visuellement et chaque proie se voit attribuer un nombre de points d'autant plus grand qu'elle est jugée plus abondante.

La méthode de l'estimation du degré de remplissage consiste également en une attribution de points, faite en fonction de l'appréciation qu'a l'observateur du remplissage de chaque estomac par rapport à un estomac estimé totalement rempli, ceci, essentiellement, afin d'étudier les variations saisonnières de l'alimentation.

HYNES considère que la méthode des points est la plus satisfaisante car elle permet d'attribuer peu de points aux proies de petites dimensions. Il est cependant évident qu'une telle méthode, de même que celle d'estimation du degré de remplissage, est subjective et ne peut être retenue ; en outre, elle rend difficile, voire impossible la comparaison des résultats de différentes publications entre eux et ceci même s'ils ont tous été établis par cette méthode. Quant à PILLAY, il préfère la méthode volumétrique, tandis que REIMERS (1964) combine les deux. JONES (1952) juge que la méthode numérique est la meilleure dans le cas où l'on veut comparer l'importance relative d'une proie dans la nourriture d'un poisson par rapport à celle qu'elle a dans le milieu.

REYS (1960) puis ARNAUD et HUREAU (1966) et HUREAU (1970) reprennent l'examen des différents modes d'analyse et, négligeant les méthodes d'appréciation visuelle, ne reconnaissent que trois groupes de méthodes : les méthodes numériques, pondérales et les méthodes mixtes de BLEGVAD (1928) qui associent le dénombrement et la pesée et que HUREAU applique à l'étude de l'alimentation des Nototheniidae. La méthode volumétrique ne représente qu'une variante de la méthode pondérale lorsque l'observateur préfère déterminer un volume plutôt qu'un poids (SORBE, 1972).

Avec HUREAU (1970) nous utiliserons la méthode mixte qui, qualitative et quantitative, par le jeu d'un certain nombre de coefficients que cet auteur définit, permet d'apprécier de façon fine les différents régimes alimentaires et la nature de leurs variations éventuelles :

le coefficient de vacuité, V, pourcentage d'estomacs vides par rapport au nombre total d'estomacs examinés ;

l'indice de réplétion, Ir, pourcentage du poids du contenu stomacal par rapport au poids du poisson ;

l'indice de fréquence d'une proie, f, rapport entre le nombre de poissons dont l'estomac contient cette proie, n , et le nombre total d'estomacs examinés ;

le pourcentage en nombre ⁽¹⁾, C_n , rapport entre le nombre d'individus d'une proie déterminée, N , et le nombre total des diverses proies, exprimé en pourcentage ;

le pourcentage en poids ⁽¹⁾, C_p , rapport entre le poids total des individus d'une proie déterminée, P , et le poids total des diverses proies absorbées par une même espèce ;

le nombre moyen de proies par estomac, rapport du nombre total des diverses proies par le nombre d'estomacs examinés ;

le poids moyen des proies, rapport du poids total des diverses proies par le nombre total des diverses proies ;

le coefficient alimentaire d'une proie, Q, produit du pourcentage en nombre d'une proie donnée par son pourcentage en poids.

Ce dernier coefficient introduit par HUREAU en 1970 « permet une bonne appréciation de l'importance relative et de la valeur des différentes proies dans le régime alimentaire des poissons en tenant compte à la fois du poids et du nombre des proies ». Il permet en particulier

(1) Nous avons calculé pour les pourcentages C_n , lorsqu'ils étaient supérieurs à 1 %, les limites de confiance à 95 % (colonne i des tableaux 4 à 17), à partir de la formule de l'écart type : $\sigma = \sqrt{\frac{C_n (1-C_n)}{N}}$ (LAMOTTE, 1962).

Nous avons fait figurer dans ces tableaux les pourcentages en nombre inférieurs à 1 %, pour lesquels un tel calcul n'est pas applicable (LAMOTTE, 1962), uniquement à titre indicatif ; ils signalent en fait simplement la présence du groupe proie dans l'alimentation. Un tel calcul n'a pas été fait pour les pourcentages en poids, C_p , qui résultent d'une approximation non chiffrable, sur les poids et pour lesquels un tel calcul n'aurait donc pas de sens.

à cet auteur de répartir les proies en proies préférentielles pour lesquelles Q est supérieur à 200, en proies secondaires pour lesquelles Q est compris entre 20 et 200 et en proies accidentelles pour lesquelles Q est inférieur à 20.

Ce coefficient alimentaire a été utilisé par SORBE (1972) et VIVIEN (1972), le premier, cependant, séparant les proies en préférentielles, secondaires et accidentelles sur la base des fréquences et non des coefficients alimentaires.

Les pourcentages en poids, et donc le coefficient alimentaire, sont établis à partir du poids moyen individuel de chaque proie. Pour les petits crustacés bathybenthiques et bathypélagiques, le pourcentage en poids traduit bien la part relative des uns par rapport aux autres. Dans certains cas néanmoins, ce mode de calcul minimise la part de certains groupes proies comme, par exemple, chez *Ventriofossa occidentalis* qui mange de grosses proies, celle des grandes crevettes et des poissons, tandis qu'à l'opposé, il tend à exagérer la part de ces mêmes groupes proies chez des poissons qui capturent surtout des organismes de petites tailles. Cela étant dit, il s'est avéré que l'usage du poids moyen individuel a permis de rendre compte de façon satisfaisante des différents régimes alimentaires. Le poids moyen des proies est bien sûr calculé à partir des poids réels obtenus lors de la pesée des contenus stomacaux. Aucune valeur pondérale n'a pu être calculée pour les Céphalopodes car il n'en subsistait en général que les cristallins ou les becs.

Pour notre part, nous avons réparti les groupes proies en trois catégories, chacune subdivisée en deux sous-catégories, en utilisant à la fois le coefficient alimentaire Q et l'indice de fréquence f :

a) *proies principales* pour lesquelles Q est supérieur à 100, proies principales préférentielles pour lesquelles f est supérieur à 0,30, et proies principales occasionnelles pour lesquelles f est inférieur à 0,30 ;

b) *proies secondaires* pour lesquelles Q est compris entre 10 et 100, proies secondaires fréquentes pour lesquelles f est supérieur à 0,10, et proies secondaires accessoires pour lesquelles f est inférieur à 0,10 ;

c) *proies complémentaires* pour lesquelles Q est inférieur à 10, proies complémentaires de premier ordre pour lesquelles f est supérieur à 0,10, et proies complémentaires de deuxième ordre pour lesquelles f est inférieur à 0,10.

Les catégories principales, secondaires et complémentaires ne correspondent pas à une sélection des proies, au choix que peut effectuer le poisson, mais traduisent la part prise dans la nourriture par tel ou tel groupe proie. Une proie secondaire comme les Copépodes chez *Hymenocephalus italicus* a un indice de fréquence élevé, $f = 0,88$, c'est-à-dire est présente dans presque tous les estomacs, soit par suite d'un choix délibéré du poisson, soit parce qu'elle est abondante dans le milieu ; l'apport alimentaire d'un Copépode est cependant plus faible que celui d'un poisson ou d'une crevette. C'est précisément pour rendre compte de cette idée de « sélection » que nous avons subdivisé chaque catégorie en deux sous-catégories qui, elles, expriment la fréquence avec laquelle chaque proie est capturée par le poisson. Une telle division permet de mieux appréhender le rôle joué par chaque groupe proie et finalement de mieux comprendre le type alimentaire de chaque espèce de poisson.

Le terme de sélection n'implique pas obligatoirement, dans notre esprit, un choix subjectif, « volontaire », du poisson, mais simplement le fait que les groupes proies ne sont pas tous utilisés par une espèce de poisson aussi fréquemment.

IVLEV (1961), pour étudier la sélection des proies par les poissons, a mis au point un indice de sélectivité :

$$-1 \leq \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i} \leq +1$$

avec r_i , concentration de la proie i dans la ration alimentaire et p_i concentration de la proie i dans le milieu, ou dans le sous-ensemble des proies accessibles. Ainsi -1 correspond à une proie jamais consommée et $+1$ à une proie choisie préférentiellement malgré sa faible abondance dans le milieu (THOMAS (1966) a également utilisé un indice établi sur le même principe que celui d'IVLEV, pour rechercher la corrélation entre l'alimentation des poissons et la faune benthique).

L'utilisation d'un tel indice est évidemment impossible pour nous puisque nous n'avons pas de prélèvements de micronecton, de plancton et de faune benthique associés à nos pêches, et qu'il nous est déjà très difficile d'apprécier qualitativement l'environnement faunistique dans lequel vivent les Macrouridae. A la limite, ce type d'indice n'est facilement utilisable que dans un élevage où tous les paramètres sont parfaitement connus.

Si nous déterminons un régime alimentaire moyen des Macrouridae (établi en faisant la somme de toutes les proies d'un même groupe chez les huit espèces), nous pouvons définir un nouvel indice E , indice de sélectivité relative; le rôle de chaque groupe proie est alors comparé à celui qu'il tient dans le régime moyen.

On peut apprécier ainsi dans quelle mesure un poisson sélectionne tel ou tel groupe proie. Nous posons alors :

$$E = \frac{r_j - r_i}{r_j + r_i}$$

avec r_j concentration du groupe proie (en pourcentage en nombre) dans le régime alimentaire du poisson j , et r_i concentration moyenne de la proie dans le régime alimentaire moyen établi à partir des huit régimes alimentaires spécifiques.

Les méthodes d'étude de l'alimentation des poissons marins sont obligatoirement basées sur l'examen des organismes présents dans leur tube digestif au moment de la pêche. Elles fournissent donc une idée générale de la nourriture, mais il faudrait pouvoir, ce qui n'est généralement pas possible, notamment pour les poissons de profondeur, apprécier la durée de digestion des différents types de proies. La probabilité de trouver, par exemple, un échinoderme ou un mollusque qui doivent être digérés lentement, est plus grande que celle de trouver un annélide. Cela peut amener à surestimer l'importance de certains groupes. ABRAHAM, HIYAMA et YASUDA (1962), utilisant du phosphore marqué, ont conclu que les proies qui sont absorbées le plus rapidement sont les poissons, et ceci d'autant plus que la parenté entre le prédateur et la victime est grande.

II. Régime alimentaire des espèces étudiées.

1° *Trachyrhynchus trachyrhynchus* (fig. 5, tabl. 4).

La plupart des *Trachyrhynchus trachyrhynchus* ont dévaginé leur estomac lors du virage du chalut et bien qu'ils aient été pêchés en assez grande quantité sur le talus nord-ouest africain, 34 estomacs seulement ont pu être analysés.

Les individus étudiés proviennent de six stations (Z 122, Z 125, Z 205, Z 207, Z 209, et Z 210), s'étageant entre 395 et 708 m, toutes situées sur des fonds vaseux ou sablo-vaseux; un tel étagement en profondeur se situe dans la partie supérieure de la répartition verticale de l'espèce (403-1 495 m selon MARSHALL, 1973 a; 200-900 m, au large de la côte algérienne, selon MOTAIS, 1960).

15 individus ont des tailles comprises entre 140 et 280 mm, 16 entre 280 et 340 mm et 3 entre 340 et 420 mm; une telle distribution de taille couvre les stades adultes de l'espèce qui, selon MOTAIS (1960), en Méditerranée, va de 316 à 436 mm pour les classes III à VII.

31 estomacs contenaient de la nourriture ($V = 8,8$) avec au total 128 proies. Le nombre moyen de proies par estomac est le plus faible rencontré (3,76), ce qui est dû en partie à ce que 8 des estomacs ne contenaient que des débris indéterminables (sur 26 estomacs, dont 3 vides, le nombre moyen de proies par estomac est de 4,92). Le poids moyen des proies est: 0,447 g.

L'indice de réplétion varie pour les estomacs pleins de 0,10 à 8,63 %.

9 groupes proies sont représentés. Comme chez les autres Macrouridae, les Crustacés dominent avec 83,6 % des proies. Les plus abondants sont les Copépodes (65,6 %) dont certains ont été reconnus comme appartenant à la famille pélagique des Aetideidae (famille qui vit aussi bien dans les eaux superficielles qu'à des profondeurs considérables); ils ont quelques millimètres de longueur. Exception faite des Mysidacés, aucun des autres groupes n'atteint 10 %

des proies. Chez *Trachyrhynchus trachyrhynchus* les poissons atteignent leur plus fort pourcentage (7 %) et représentent en poids 67.5 % de l'alimentation ; tous ceux qui ont pu être iden-

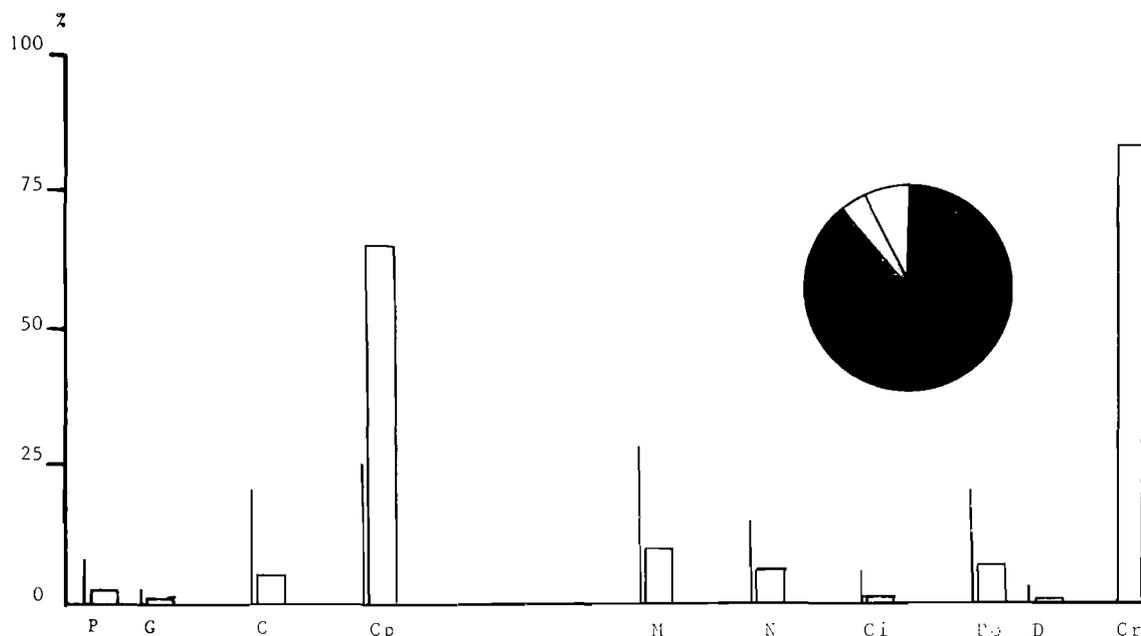


FIG. 5. — Régime alimentaire de *Trachyrhynchus trachyrhynchus*.

De la figure 5 à la figure 12 : le graphique circulaire représente la part (en nombre d'individus) occupée dans l'alimentation par les groupes pélagiques (noir), benthiques (tramé) et pélagiques ou benthiques (blanc). Le graphique inférieur indique pour chaque groupe proie, par un trait vertical, la fréquence exprimée en pourcentage et, par une colonne, le pourcentage en nombre (Cn) ; abréviations : P, Polychètes ; G, Gastéropodes ; L, Lamellibranches ; C, Céphalopodes ; Cp, Copépodes ; A, Amphipodes ; I, Isopodes ; T, Tanaïdacs ; Cm, Cumacés ; M, Mysidacés ; E, Euphausiacés ; N, Natantia ; R, Reptantia ; Ci, Crustacés indéterminés ; Ec, Echinodermes ; Po, Poissons ; D, Divers ; Cr, ensemble des Crustacés.

	N	n	f	Cn	i	P	Cp	Q
Polychètes	3	3	0,09	2,3	5,0- 0	0,095	0,3	0,75
Gastéropodes	1	1	0,03	0,8	—	0,091	0,3	0,23
Céphalopodes	7	7	0,21	5,5	9,5- 1,4			
Copépodes	84	9	0,26	65,6	74,0-57,2	0,013	0,04	2,62
Mysidacés	13	10	0,29	10,2	15,5- 4,8	2,125	7,1	72,27
Natantia :								
} Caridea	1	1	0,03	6,2	10,5- 2,0	7,368	24,7	154,07
} Indéterminés ..	7	5	0,15					
Crustacés indéterminés	2	2	0,06	1,6	3,8- 0			
Divers	1	1	0,03	0,8	—			
Poissons	9	7	0,21	7,0	11,5- 2,5	20,152	67,5	474,74

TABL. 4. — *Trachyrhynchus trachyrhynchus*.

tifiés sont des Myctophidae (notamment deux *Notoscopelus sp.*) ; leur taille va de 40 à 80 mm. Les Natantia, en raison de leur grande taille (40 à 50 mm) correspondent également à un

pourcentage en poids assez élevé (24,7 %) malgré leur faible nombre (6,2 %). Ainsi l'importance de ces deux groupes, poissons et crevettes, auxquels il faut sans doute ajouter les Céphalopodes, est supérieure à celle des Copépodes et Mysidacés qui, cependant, regroupent 75,8 % des proies. Des Mysidacés et Copépodes sont présents dans plus du quart des estomacs, mais aucun groupe n'a un indice de fréquence élevé.

Les groupes pélagiques, planctoniques et nectoniques, sont les mieux représentés en nombre et en fréquence, les seuls animaux benthiques étant les Annélides Polychètes et les Gastéropodes. En nombre, 89 % des proies sont pélagiques, 3,9 % benthiques, 7 % pélagiques ou benthiques.

Le régime alimentaire est traduit d'une façon encore plus accentuée par les coefficients alimentaires qui, faibles pour les Copépodes (2,62), atteignent 154,07 pour les Natantia et 474,74 pour les poissons. Les Mysidacés, quoique de tailles réduites, occupent une place importante dans l'alimentation ($Q = 72,27$).

Les proies peuvent donc être réparties en :

- | | |
|---|--------------|
| a) proies principales occasionnelles .. | Natantia |
| | Poissons |
| b) proies secondaires fréquentes | Mysidacés |
| c) proies complémentaires : | |
| de 1 ^{er} ordre | Copépodes |
| de 2 ^e ordre | Polychètes |
| | Gastéropodes |

Les Céphalopodes, aussi fréquents, mais moins abondants que les poissons, se situeraient sans doute parmi les proies principales occasionnelles.

Les *Trachyrhynchus trachyrhynchus* sont donc des prédateurs actifs qui capturent des proies très vagiles, essentiellement pélagiques. Les Copépodes, malgré leur nombre, ne constituent qu'un apport de nourriture secondaire.

BINI (1970), sans justification, indique que l'espèce est carnivore, et MOTAIS (1960) qui, en Méditerranée, a étudié la biologie de *Trachyrhynchus trachyrhynchus* (croissance, cycle sexuel et hépatique, thyroïde), dit qu'il effectuait ses captures au moyen de palangres boîtées avec des *Boops boops* ou avec des morceaux de seiche.

Variations du régime alimentaire.

L'étude de deux lots de *Trachyrhynchus trachyrhynchus*, l'un de poissons de 140 à 200 mm, l'autre de poissons de 280 à 340 mm, montre que pour le premier toutes les proies sont pélagiques : 2,7 % de Céphalopodes, 91,8 % de Copépodes, 1,4 % de Natantia, 2,7 % de Poissons, tandis que pour les animaux de plus grandes tailles il y a apparition d'organismes strictement benthiques (5,4 % de Polychètes et 2,7 % de Gastéropodes), diminution du nombre des Crustacés bathypélagiques de petites tailles (21,6 % de Copépodes), capture de Mysidacés (35,2 %) et augmentation considérable du nombre des Natantia (16,2 %). Lorsque l'espèce grandit l'alimentation reste donc de type pélagique mais se diversifie, le benthos est utilisé comme source de nourriture, et il y a surtout prédation accrue des grands Natantia.

2° *Hymenocephalus italicus* (fig. 6, tabl. 5).

Cette espèce est connue en Atlantique et en Méditerranée entre 300 et 800 m de profondeur. Provenant de trois chalutages (Z 121, Z 122, Z 125) effectués au large de la côte nord-ouest africaine, entre 395 et 725 m sur des fonds de vase, 51 individus furent examinés : 35 d'entre eux de longueurs comprises entre 100 et 140 mm, les longueurs extrêmes étant 70 et 180 mm (MARSHALL, 1973, signale que l'espèce peut atteindre au moins 250 mm). BINI (1970) pense que l'espèce est carnivore.

50 estomacs contenaient de la nourriture ($V = 2\%$) représentée par 8 groupes proies et 395 proies. Le nombre moyen de proies par estomac est donc de 7,74. L'indice de réplétion va de 0,10 à 4,12, le poids moyen d'une proie est : 0,004 g.

Hymenocephalus italicus se nourrit exclusivement de Crustacés, à part un *Cyclothone sp.*

(7 mm) qui à lui seul représente 0,3 % des proies. Aussi bien en nombre qu'en fréquence, les Copépodes (2 à 4 mm) sont très largement prépondérants (Cn = 82,5 %, f = 0,88). Ce sont des Copépodes pélagiques parmi lesquels on peut noter la présence de 199 *Pleuromamma* sp. (Metridiidae), de 20 Aetideidae, de 5 Calanidae, de 3 Candaciidae, de 1 Corycaeidae. Viennent

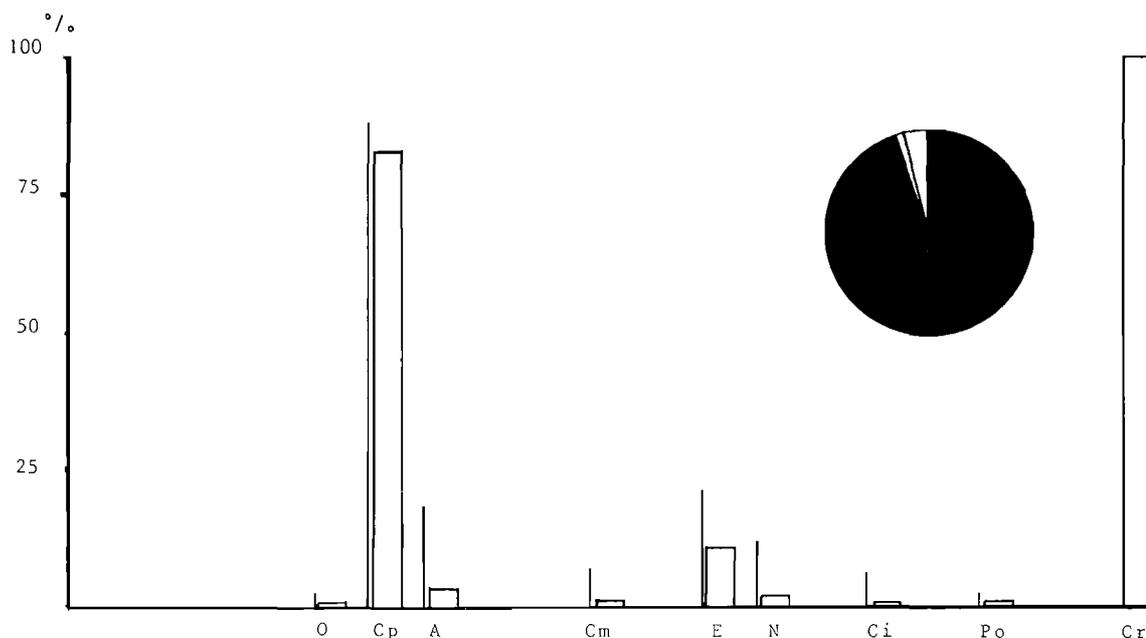


Fig. 6. — Régime alimentaire de *Hymenocephalus italicus*.

ensuite (longueurs de 6 à 15 mm) les Euphausiacés (Cn = 10,6 %, f = 0,21). Les Amphipodes Gammariens (Cn = 2,8 %, f = 0,18) et les petits Natantia, d'une dizaine de millimètres de

	N	n	f	Cn	i	P	Cp	Q
Ostracodes	2	1	0,02	0,5	—	0,004	0,1	0,04
Copépodes	326	45	0,88	82,5	86,4-78,7	0,049	0,8	69,33
Amphipodes :								
} Gammariens ..	11	9	0,18	3,0	4,8- 1,3	0,021	0,4	1,09
} Autres et ind.	1	1	0,02					
Cumacés	3	3	0,06	0,8	—	0,001	0,02	0,02
Euphausiacés	42	11	0,21	10,6	13,7- 7,5	0,256	4,4	46,45
Natantia	6		0,12	1,5	2,7- 0,3	(5,526)	(94,3)	(142,44)
Crustacés ind.	3		0,06	0,8	—	—	—	—
Poissons	1	1	0,02	0,3	—	—	—	—

Tabl. 5. — *Hymenocephalus italicus*.

longueur (Cn = 1,5 %, f = 0,12) ne représentent qu'une faible part de la nourriture et c'est encore plus vrai des Ostracodes et Cumacés.

Les coefficients alimentaires des Natantia et du poisson ne sont pas pris en considération, car à la différence de ce qui se passe généralement pour ces groupes proies, nous avons affaire ici à de très petites proies.

L'importance des Copépodes et des Euphausiacés est confirmée par les valeurs relativement

élevées des coefficients alimentaires (respectivement 69,33 et 46,45) qui atteignent ici leur maximum en particulier celui des Euphausiacés.

Etant donné la faible taille des proies, les coefficients alimentaires restent inférieurs à 100 aussi ne peut-on reconnaître que trois catégories de proies :

- a) proies secondaires fréquentes .. Copépodes
Euphausiacés
- b) proies complémentaires :
 - de 1^{er} ordre Amphipodes
 - de 2^e ordre Ostracodes
Cumacés

H. italicus a donc un régime alimentaire presque exclusivement pélagique, et même presque strictement planctonophage (94,9 % de proies pélagiques, 0,8 % de proies benthiques, 4,3 % de proies benthiques ou pélagiques), et très sélectif, que le choix de la nourriture soit conditionné ou non par l'impossibilité pour ce petit poisson de saisir de grands animaux.

Quelle que soit la taille des *H. italicus*, on n'observe pas de différence marquée dans l'alimentation qui reste à base de Copépodes et d'Euphausiacés : 79 % de Copépodes, 8 % d'Amphipodes, 9,7 % d'Euphausiacés, 3,3 % de Natantia pour des individus de longueurs comprises entre 90 et 110 mm ; 1,4 % d'Ostracodes, 84 % de Copépodes, 0,7 % d'Amphipodes, 0,7 % de Cumacés, 11,1 % d'Euphausiacés, 2,1 % de Natantia pour des individus entre 120 et 140 mm, qui capturent cependant plus de petits crustacés benthiques que les précédents.

3° *Nezumia aequalis* (fig. 7, tabl. 6).

Cette espèce, sur l'alimentation de laquelle il n'existe aucune donnée, vit entre 200 et 1 000 à 2 320 m (MARSHALL, 1973 a, b) ; elle aurait son centre de distribution entre 400 et 1 000 m (GREY, 1956). Elle peut atteindre une taille de 360 mm.

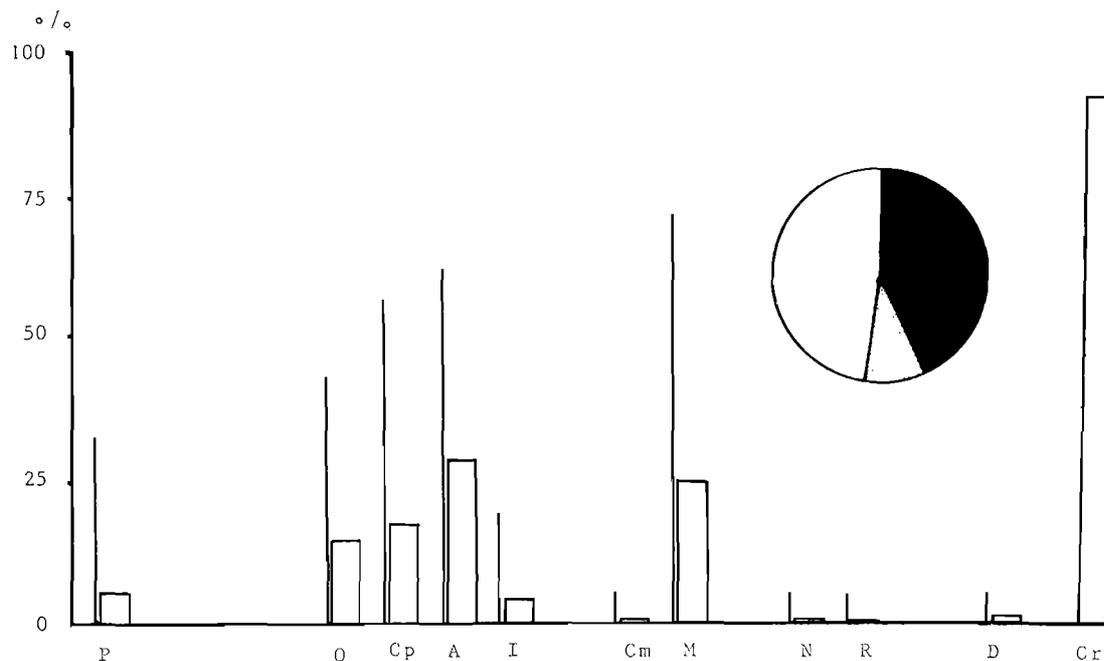


FIG. 7. — Régime alimentaire de *Nezumia aequalis*.

Les 21 individus étudiés proviennent de deux chalutages profonds effectués en Atlantique nord : Muséum 16 (1 120-900 m) et Noratlante 49 (1 130 m), et sont tous de longueurs comprises entre 160 et 220 mm (sauf un de 277 mm).

c) proies complémentaires :	
de 1 ^{er} ordre	Ostracodes
	Copépodes
	Isopodes
de 2 ^e ordre	Cumacés
	Reptantia

L'alimentation de *Nezumia aequalis* est mixte, benthopélagique, à base de petites proies vagiles, avec une dominance relative des Mysidacés : 43 % des proies sont pélagiques, 9,1 % benthiques et 47,8 % soit benthiques, soit pélagiques.

4° *Nezumia sclerorhynchus* (fig. 8, tabl. 7. 8 et 9).

L'alimentation de *Nezumia sclerorhynchus*, jusqu'ici inconnue, a pu être particulièrement bien étudiée car l'espèce a fait l'objet de pêches abondantes en Méditerranée occidentale et sur le talus nord-ouest africain.

Pouvant atteindre une longueur supérieure à 300 mm, cette espèce est connue entre 130 et 3 200 m, avec un centre de distribution en Atlantique, entre 800 et 1 600 m selon GREY (1956) et entre 457 et 731 m selon MARSHALL (1973 b). Les 125 exemplaires (44 en Méditerranée, 81 de l'Atlantique) dont les contenus stomacaux ont été examinés proviennent de 12 chalutages sur des fonds allant de 395 à 1 250 m : en Méditerranée occidentale, Polymède II 47, 50, 59 et 63 ; en Atlantique, Z 121, Z 122, Z 125, Z 128, Z 205, Z 207, Z 209 et Z 210, tous sur des fonds vaseux ou sablo-vaseux.

80 % des poissons sont de longueur comprise entre 140 et 260 mm, les longueurs extrêmes étant 120 et 360 mm.

963 proies furent recensées : 259 pour les exemplaires méditerranéens, 704 pour ceux de l'Atlantique. Le nombre moyen de proies par estomac est de 7,70 (5,88 en Méditerranée, 8,69 en Atlantique), et le coefficient de vacuité de 3,2 % (4,5 en Méditerranée ; 2,5 en Atlantique).

L'indice de réplétion n'a été calculé que pour les poissons de l'Atlantique : il va de 0,02 à 1,35.

Le poids moyen d'une proie est 0,009 g en Méditerranée, 0,013 g en Atlantique.

Les proies se répartissent en 18 groupes zoologiques. Cette variété peut résulter du nombre relativement élevé d'individus examinés. Cependant, puisque pour les exemplaires méditerranéens il y a 16 groupes proies et seulement 13 pour ceux de l'Atlantique, ce large éventail de proies doit correspondre à un régime alimentaire faisant appel à de nombreux groupes, d'autant qu'il y a plus de deux fois plus de proies dénombrées chez les *N. sclerorhynchus* de l'Atlantique que chez ceux de la Méditerranée, ce qui ne serait pas le cas si le nombre de groupes proies présents dans la nourriture augmentait avec celui des tubes digestifs examinés. On peut penser que les poissons méditerranéens qui disposent de ressources alimentaires plus réduites que ceux de l'Atlantique nord-ouest africain se nourrissent aux dépens d'une plus grande variété de groupes zoologiques. Une telle interprétation semble être confirmée par la valeur du coefficient de vacuité (supérieur chez les exemplaires méditerranéens), et par le nombre moyen de proies par estomac (supérieur chez les exemplaires atlantiques).

En réunissant 58,3 % des proies, les Copépodes (Cn = 32,8 %) et les Amphipodes (Cn = 25,5 %) dominent dans la nourriture des *N. sclerorhynchus* de Méditerranée, tandis que ne viennent qu'assez loin derrière les Annélides Polychètes (Cn = 8,5 %), les Ostracodes (8,1 %), les Cumacés (Cn = 7,7 %). Figurent également dans les contenus stomacaux des Tanaïdacés, groupe qui n'est rencontré qu'ici, des Gastéropodes, des Lamellibranches, des Isopodes, des Mysidacés, des Euphausiacés, des Natantia, des Reptantia et des Echinodermes.

Si la part des Crustacés dans le régime alimentaire des *N. sclerorhynchus* de l'Atlantique est identique à celle trouvée pour ceux de Méditerranée (respectivement 87,5 % et 88,4 %), il n'en est pas de même pour ce qui est du rôle joué par les différents groupes proies ; les Copépodes sont en effet largement représentés (Cn = 73,6 %) alors que les Annélides Polychètes (Cn = 8,9 %) et les Amphipodes (Cn = 7,7 %) sont fort peu abondants, ce qui est particulièrement remarquable

pour ces derniers qui, sauf chez *Trachyrhynchus trachyrhynchus* et *Hymenocephalus italicus*, sont toujours assez nombreux.

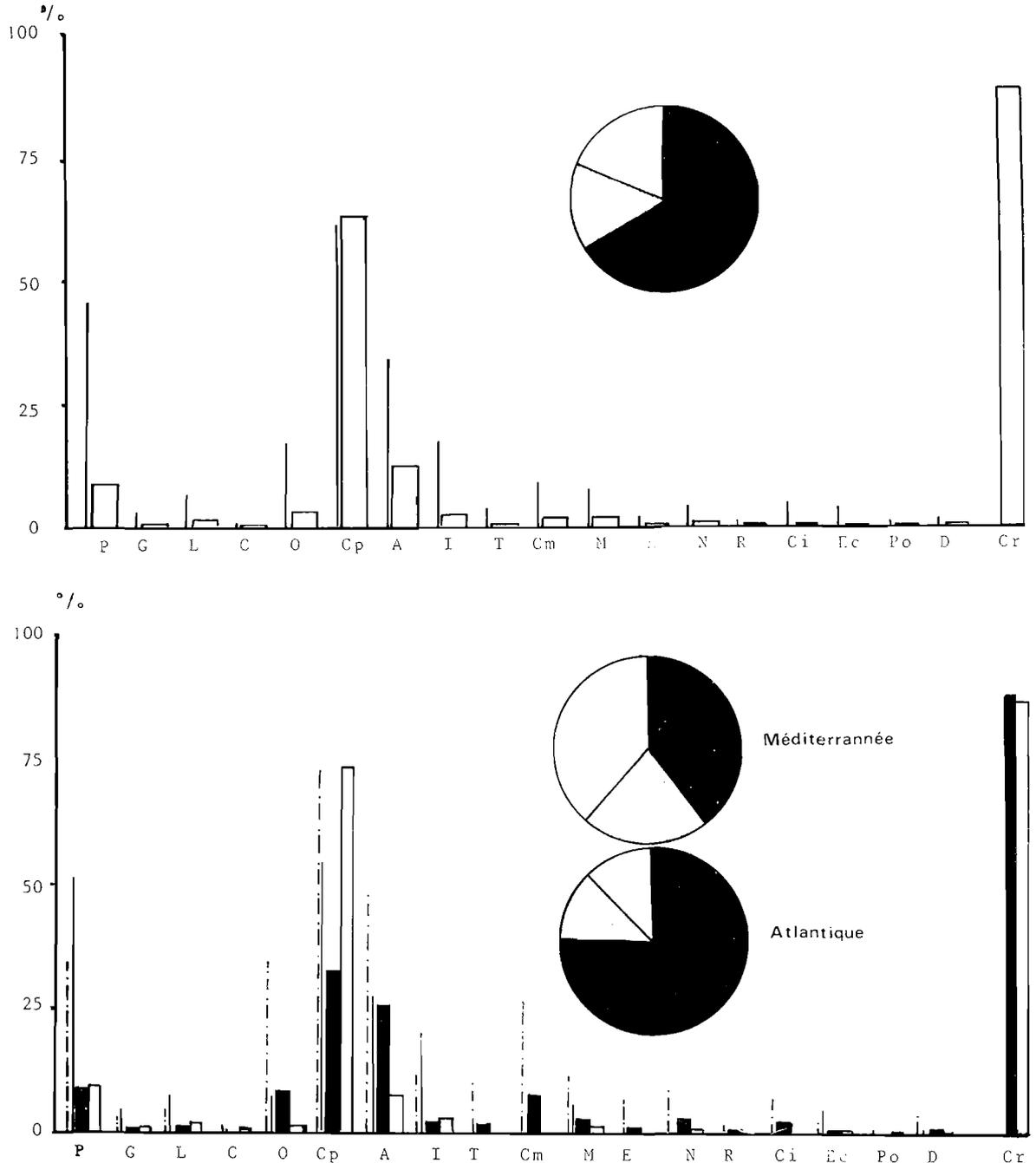


FIG. 8. — Régime alimentaire de *Nezumia sclerorhynchus*; en haut, ensemble des *Nezumia sclerorhynchus*; en bas, *N. sclerorhynchus* de Méditerranée (pointillés et colonnes noires) et *N. sclerorhynchus* d'Atlantique (traits continus et colonnes blanches).

L'augmentation du nombre de Copépodes se fait à la fois aux dépens des groupes proies présents en Méditerranée et absents en Atlantique, et aux dépens des Amphipodes. Les Céphalopodes et poissons absents chez les individus méditerranéens, ont chacun un représentant chez

	N	n	f	Cn	i	P	Cp	Q
Polychètes	22	15	0,34	8,5	12,0- 5,0	0,693	6,2	52,64
Gastéropodes	1	1	0,02	0,4	—	0,091	0,8	0,31
Lamellibranches	2	2	0,04	0,8	—	0,040	0,4	0,27
Ostracodes	21	15	0,34	8,1	11,5- 4,7	0,040	0,4	2,92
Copépodes	85	32	0,73	32,8	38,6-27,0	0,013	0,1	3,94
Amphipodes :								
} Gamhariens ..	46	21	0,48	17,8	22,5-13	0,115	1,0	26,24
} Autres et ind.	20	11	0,25	7,7	11,0- 4,4			
Isopodes	6	5	0,11	2,3	4,2- 0,4	0,020	0,2	0,42
Tanaïdacés	5	5	0,11	1,9	3,6- 0,2	0,003	0,02	0,05
Cumacés	20	11	0,25	7,7	11,0- 0,4	0,009	0,1	0,62
Mysidacés	8	5	0,11	3,1	5,2- 0,9	1,308	11,7	36,04
Euphausiacés	3	3	0,07	1,2	2,5- 0	0,018	0,2	0,18
Natantia :								
} Caridea	4	4	0,09	1,5	3,1- 0	7,368	65,9	203,03
} Indéterminés ..	4	4	0,09	1,5	3,1- 0			
Reptantia :								
Brachyours ..	1	1	0,02	0,4	—	0,290	2,6	0,98
Crustacés :								
Autres et ind.	6	3	0,07	2,3	4,2- 0,4	—	—	—
Divers invertébrés	3	2	0,04	1,2	2,5- 0,4	—	—	—
Echinodermes	2	1	0,02	0,8	—	1,169	10,5	7,95

TABLE 7. — *Nezumia sclerorhynchus* (individus méditerranéens).

	N	n	f	Cn	i	P	Cp	Q
Polychètes	63	41	0,51	8,9	11,1- 6,8	1,986	16,2	145,10
Gastéropodes	3	3	0,04	0,4	—	0,274	2,2	0,94
Lamellibranches	13	6	0,07	1,8	2,8- 0,8	0,258	2,1	3,88
Céphalopodes	1	1	0,01	0,1	—	—	—	—
Ostracodes	7	6	0,07	1,0	—	0,013	0,1	0,11
Copépodes	518	44	0,54	73,6	76,9-70,3	0,078	0,6	47,09
Amphipodes :								
} Gamhariens ..	53	22	0,27	7,5	9,5- 5,5	0,094	0,8	5,90
} Autres et ind.	1	1	0,01	0,1	—			
Isopodes	21	16	0,20	3,0	4,3- 1,7	0,071	0,6	1,73
Mysidacés	13	5	0,06	1,8	2,8- 0,8	2,125	17,4	31,94
Natantia	3	1	0,01	0,4	—	2,763	22,6	9,48
Divers invertébrés	3	1	0,01	0,4	—	—	—	—
Echinodermes	4	4	0,05	0,6	—	2,337	19,1	10,89
Poissons	1	1	0,01	0,1	—	2,239	18,3	2,56

TABLE 8. — *Nezumia sclerorhynchus* (individus atlantiques).

ceux de l'Atlantique qui, cependant, ne consomment ni Tanaïdacés, ni Cumacés, ni Euphausiacés, ni Reptantia. *N. sclerorhynchus* est une des deux espèces, parmi les Macrouridae étudiés, qui se nourrit, en Méditerranée comme en Atlantique, d'Echinodermes (Ophiurides) : Cn = 0,6 % (0,8 % en Méditerranée ; 0,6 % en Atlantique) et f = 0,04 (0,02 en Méditerranée ; 0,05 en Atlantique).

Près de la moitié des *N. sclerorhynchus* de Méditerranée ont des Amphipodes (Gammariens) dans leur estomac (f = 0,48) et près des trois quarts des Copépodes (f = 0,73) ; les indices de fréquence des autres proies étant faibles (f = 0,34 pour les Polychètes et les Ostracodes ; f = 0,25 pour les Cumacés et est voisin ou inférieur à 0,1 pour les autres groupes). Il faut noter que tous les Tanaïdacés ont été trouvés chez des poissons provenant d'un même traict (Polymède 59).

	N	n	f	Cn	i	P	Cp	Q
Polychètes	85	56	0,45	8,8	10,6- 7,0	2,679	11,4	100,90
Gastéropodes	4	4	0,03	0,4	—	0,365	1,6	0,64
Lamellibranches	15	8	0,06	1,6	2,4- 0,8	0,298	1,3	1,99
Céphalopodes	1	1	0,008	0,1	—	—	—	—
Ostracodes	28	21	0,17	2,9	4,0- 1,8	0,054	0,2	0,67
Copépodes	603	76	0,61	62,6	65,7-59,5	0,091	0,4	84,42
Amphipodes :								
} Gammariens	99	43	0,34	10,3	12,2- 8,3	0,210	0,9	11,21
} Autres et ind.	21	12	0,09	2,2	3,1- 1,2			
Isopodes	27	21	0,17	2,8	3,8- 1,7	0,091	0,4	1,09
Tanaïdacés	5	5	0,04	0,5	—	0,003	0,01	0,005
Cumacés	20	11	0,09	2,1	3,0- 1,2	0,009	0,04	0,08
Mysidacés	21	10	0,08	2,2	3,1- 1,2	3,432	14,7	31,96
Euphausiacés	3	3	0,02	0,3	—	0,018	0,1	0,02
Natantia :								
} Caridea	4	4	0,03	0,4	—	10,131	43,3	48,90
} Indéterminés	7	5	0,04	0,7	—			
Reptantia :								
} Brachyourses	1	1	0,008	0,1	—	0,290	1,2	0,12
Crustacés :								
} Autres et ind.	6	6	0,05	0,6	—	—	—	—
Echinodermes	6	5	0,04	0,6	—	3,506	15,0	9,28
Divers invertébrés	6	3	0,02	0,6	—	—	—	—
Poissons	1	1	0,008	0,10	—	2,239	9,6	0,96

TABLE 9. — *Nezumia sclerorhynchus* (ensemble des individus).

Malgré leur abondance, les Copépodes n'apparaissent que chez la moitié des *N. sclerorhynchus* de l'Atlantique (f = 0,54), mais en « essais » de 10, 20, 40, 50 dans un même estomac. Les Polychètes ont un indice de fréquence du même ordre de grandeur (f = 0,51). Amphipodes et Isopodes ont des fréquences voisines (respectivement f = 0,27 et 0,20). Quant aux Lamellibranches, ils furent trouvés chez des poissons d'un même traict (Z 210).

L'espèce a donc un régime alimentaire à base de deux groupes qui représentent trois quarts des proies (75,1 %), les Copépodes et les Amphipodes, les premiers, parmi lesquels figurent de nombreux Calanidae, Aetideidae et *Pleuromamma*, étant les plus fréquents. Les Polychètes dont le nombre ne peut être que sous-estimé sont présents dans près de la moitié des estomacs (f = 0,45). Tous les autres groupes proies sont peu abondants (Cn inférieur à 3 %) et, sauf les Ostracodes

et les Isopodes (parmi lesquels 7 *Cyathura*, 3 *Idotea*, 1 *Cirolanidae*, 2 *Aselles*), peu fréquents (f inférieur à 0,10).

Amphipodes et Copépodes, en raison de leur petite taille, ne jouent cependant pas le rôle principal dans la nourriture de *N. sclerorhynchus*; les Polychètes (Q = 100,90) sont, eux, proie principale, notamment parce qu'ils tiennent le premier rang dans l'alimentation des individus atlantiques (145,10). Les Natantia peu abondants mais d'un bon apport nutritif, prédominants chez les individus méditerranéens (Q = 203,03), ont un coefficient alimentaire relativement élevé (Q = 48,90). En Méditerranée et en Atlantique, les Mysidacés, malgré un indice de fréquence de l'ordre de 0,1 et un nombre de représentants réduit (environ 2 à 3 %), constituent une source de nourriture non négligeable de l'alimentation (Q = 31,96).

On peut répartir les proies comme suit :

- a) pour les *N. sclerorhynchus* de Méditerranée occidentale :
- | | |
|--------------------------------------|-----------------|
| proies principales occasionnelles .. | Natantia |
| proies secondaires fréquentes | Polychètes |
| | Amphipodes |
| | Mysidacés |
| proies complémentaires : | |
| de 1 ^{er} ordre | Ostracodes |
| | Copépodes |
| | Isopodes |
| | Tanaïdacés |
| | Cumacés |
| de 2 ^e ordre | Gastéropodes |
| | Lamellibranches |
| | Euphausiacés |
| | Reptantia |
| | Echinodermes |
- b) pour les *N. sclerorhynchus* du talus nord-ouest africain :
- | | |
|---------------------------------------|-----------------|
| proies principales préférentielles .. | Polychètes |
| proies secondaires : | |
| fréquentes | Copépodes |
| accessoires | Mysidacés |
| | Echinodermes |
| proies complémentaires : | |
| de 1 ^{er} ordre | Amphipodes |
| | Isopodes |
| de 2 ^e ordre | Gastéropodes |
| | Lamellibranches |
| | Ostracodes |
| | Natantia |
| | Poissons |
| | Céphalopodes |
- c) pour l'espèce *N. sclerorhynchus* :
- | | |
|---------------------------------------|------------|
| proies principales préférentielles .. | Polychètes |
| proies secondaires : | |
| fréquentes | Amphipodes |
| | Copépodes |
| accessoires | Mysidacés |
| | Natantia |
| proies complémentaires : | |
| de 1 ^{er} ordre | Ostracodes |
| | Isopodes |

de 2 ^e ordre	Gastéropodes
	Lamellibranches
	Tanaïdacés
	Cumacés
	Euphausiacés
	Reptantia
	Echinodermes
	Poissons
	Céphalopodes

Toutes ces proies sont de petite taille : 1 à 8 mm pour les Amphipodes Gammariens, 4 à 8 mm pour les Mysidacés, 1 à 5 mm pour les Isopodes, 1 à 3 mm pour les Ostracodes et les Tanaïdacés, 2 à 3 mm pour les Cumacés, 1 à 2,5 mm pour les Copépodes ; les disques d'Ophiures ont 3 à 5 mm de diamètre, les Bivalves et Gastéropodes 2 à 6 mm. Les Natantia ne sont généralement pas entiers ; ils peuvent atteindre 2 à 3 cm. Le poisson était indéterminable et mesurait 2 cm.

N. sclerorhynchus capture donc un grand nombre de groupes zoologiques. 66,3 % de ceux-ci sont pélagiques, 14,7 % benthiques et 18,9 % pélagiques ou benthiques. Les exemplaires de Méditerranée semblent dépendre plus du benthos (21,6 % des proies) que ceux de l'Atlantique (12,2 % des proies). On peut rappeler que la décroissance du benthos en biomasse est moins rapide que celle du plancton, ce qui pourrait laisser penser que dans une mer réputée pauvre (ce qui est d'ailleurs contesté par certains auteurs, cf. SOURNIA, 1973) les poissons de profondeur utiliseraient pour une plus grande part les ressources benthiques.

Malgré des variations géographiques qualitatives et quantitatives, le régime alimentaire de cette espèce offre les mêmes caractéristiques dans les deux régions où il a pu être étudié : large éventail de proies, dominance des deux groupes, Amphipodes Gammariens et Copépodes, rôle des Mysidacés, existence dans les contenus stomacaux de groupes zoologiques peu ou pas représentés chez les autres Macrouridae (Gastéropodes, Lamellibranches, Echinodermes), même abondance de Crustacés. L'originalité du régime alimentaire apparaît ; elle justifie la confusion des données méditerranéennes et atlantiques pour définir le régime alimentaire de l'espèce *Nezumia sclerorhynchus*.

Variations du régime alimentaire avec la taille des poissons (tabl. 10).

L'étude de trois lots de *N. sclerorhynchus* atlantiques, de classes de tailles croissantes, nous a permis de mettre en évidence les variations de l'alimentation avec l'âge (en pourcentage en nombre).

Il apparaît à la lecture du tableau que le régime alimentaire, même chez les jeunes où il est pourtant à dominante de zooplanctontes et rappelle celui de *Hymenocephalus italicus*, est toujours mixte, benthique et pélagique. En vieillissant, les poissons utilisent de nouveaux groupes proies et la part des animaux benthiques croît (8,2 % puis 47,9 %, enfin 85 %). A l'apparition des grandes proies qui nécessitent rapidité et force (Céphalopodes, Natantia, Poissons), correspond un déclin du nombre des Amphipodes et des Mysidacés et surtout des Copépodes, mais non une disparition, et en conséquence le nombre de groupes zoologiques capturés augmente (5 puis 9, enfin 10). *N. sclerorhynchus* est de moins en moins planctonophage et de plus en plus prédateur.

La tendance à la diversification de la nourriture avec l'augmentation de taille est d'autant plus affirmée que, dans cet exemple, le lot trois a moitié moins d'individus (8) que les deux autres.

5° *Ventri fossa occidentalis* (fig. 9, tabl. 11).

Cette espèce vit entre 150 et 585 m. Les 49 exemplaires dont les contenus stomacaux furent examinés proviennent de trois traicts effectués entre 185 et 440 m sur des fonds de vase noire du talus continental nord-ouest africain (Z 239, Z 241 et Z 247).

V. occidentalis atteint, selon MARSHALL (1973 b), au moins 385 mm. Nos individus sont de longueurs comprises entre 180 et 390 mm, dont 15 entre 280 et 300 mm et 37 entre 240 et 340 mm.

Le nombre total de proies est relativement faible (208), ce qui correspond à un nombre moyen de proies par estomac réduit : 4,24. Le coefficient de vacuité est particulièrement élevé : 10,2.

Les indices de réplétion vont de 0,07 à 7,01. Ce sont là des valeurs du même ordre de grandeur que celles trouvées chez *Trachyrhynchus trachyrhynchus* ; en effet, bien que nettement différents.

Proies	<i>Nezumia sclero.</i>		
	Poissons de 120 à 160 mm	Poissons de 200 à 240 mm	Poissons de 280 à 380 mm
Polychètes	2,1	16,3	50
Gastéropodes	—	1,1	—
Lamellibranches	—	1,1	2,5
Céphalopodes	—	—	2,5
Ostracodes	—	3,3	5,0
Copépodes	91,8	41,3	7,5
Amphipodes	4,3	22,8	12,5
Isopodes	0,9	3,3	12,5
Mysidacés	—	9,8	2,5
Natantia	—	—	2,5
Echinodermes	0,9	—	—
Invertébrés indét. ..	—	1,0	—
Poissons	—	—	2,5
Nombre de groupes proies	5	9	10

TABLEAU 10

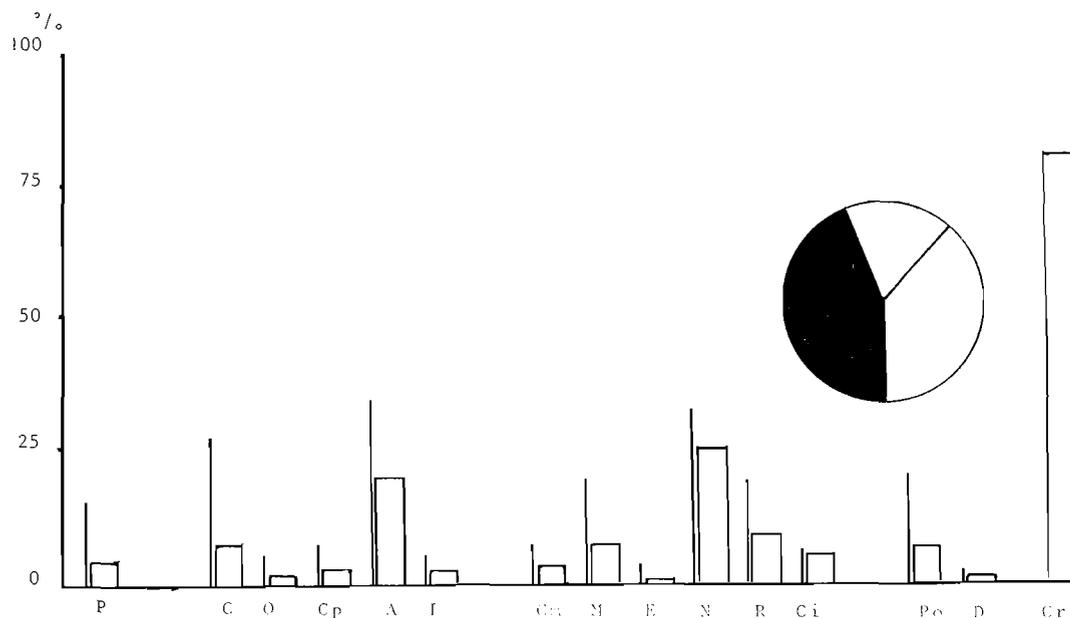


FIG. 9. — Régime alimentaire de *Ventrifossa occidentalis*.

les régimes alimentaires de ces deux espèces offrent des similitudes. Le poids moyen des proies est 0,308 g.

Les proies se répartissent en 14 groupes : 80,3 % sont des Crustacés. Il y a prédominance nette des Natantia (Cn = 26,0 %) et des Amphipodes Gammariens (Cn = 20,7 %) ; les premiers pour la plupart de grandes tailles, 40 à 75 mm (une dizaine seulement entre 10 et 30 mm), les seconds ayant entre 2 et 6 mm. Les Reptantia (Cn = 9,1 %) sont des Galathées de 10 à 20 mm.

	N	n	f	Cn	i	P	Cp	Q
Polychètes	9	8	0,16	4,3	7,1- 1,5	0,284	0,30	1,38
Céphalopodes	17	14	0,28	8,2	12,0- 4,4	—	—	—
Ostracodes	4	3	0,06	1,9	3,8- 0	0,008	0,01	0,02
Copépodes	7	4	0,08	3,4	5,9- 0,9	0,001	0,001	0,003
Amphipodes :								
Gammariens ..	43	17	0,35	20,7	26,3-15,1	0,075	0,1	1,65
Isopodes	5	3	0,06	2,4	4,5- 0,3	0,017	0,02	0,05
Cumacés	7	4	0,08	3,4	5,9- 0,9	0,003	0,003	0,01
Mysidacés	15	10	0,20	7,2	10,8- 3,6	2,452	2,7	19,76
Euphausiacés	2	2	0,04	1,0	—	0,012	0,01	0,01
Natantia :								
Caridea	13	9	0,18	6,3	9,6- 2,9	49,735	55,6	1 442,82
Peneidea	8	3	0,06	3,8	6,5- 1,2			
Indéterminés ..	33	16	0,33	15,9	20,9-10,8			
Reptantia :								
Anomoures ..	17	10	0,20	8,2	12,0- 4,4	5,512	6,2	56,24
Brachyours ..	2	2	0,04	1,0	—			
Crustacés :								
Autres et ind.	11	3	0,06	5,3	8,4- 2,2	—	—	—
Divers invertébrés	1	1	0,02	0,5	—	—	—	—
Poissons	14	10	0,20	6,7	10,2- 3,3	31,347	35,1	235,89

TABL. 11. — *Ventriřossa occidentalis*.

On trouve ensuite les Céphalopodes (Cn = 8,2 %), les Mysidacés (Cn = 7,2 %) et les Poissons (Cn = 6,7 %). Sur les 14 poissons dont les longueurs allaient de 10 à 80 mm, il y avait deux *Synagrops microlepis* (longueur : 65 et 63 mm), un *Capros aper* dont il ne restait que la tête (longue de 30 mm), 3 Myctophidae (80, 60 et 57 mm), 3 poissons appartenant probablement à des familles bathypélagiques, qui contenaient des débris de Crustacés dans leur estomac, les autres étaient totalement inidentifiables.

Polychètes, Ostracodes, Copépodes, Isopodes, Cumacés, Euphausiacés ne représentent chacun que moins de 5 % des proies.

Plusieurs groupes ont des indices de fréquence élevés : les Natantia (f = 0,51), les Amphipodes (f = 0,35) puis les Céphalopodes (f = 0,28), les Reptantia (f = 0,24), les Mysidacés et les Poissons (f = 0,20).

Les Poissons et les Céphalopodes atteignent chez *V. occidentalis* des fréquences comparables seulement à celles observées chez les *Trachyrhynchus trachyrhynchus*. A la différence, cependant, de ce qui a été vu chez celui-ci, les proies d'origine benthique (Amphipodes et Reptantia) ont une représentation équivalente à celles d'origine pélagique (Mysidacés, Céphalopodes et Poissons).

Bien que non chiffré, l'apport alimentaire des Céphalopodes doit être important, mais ce sont surtout les Natantia (Q = 1 442,82) qui constituent l'aliment de base de *V. occidentalis*. Comme chez *Trachyrhynchus trachyrhynchus*, les Poissons sont une des proies principales occasionnelles

chez cette espèce plus complexe que celles décrites ci-dessus. Elle est dominée de façon particulièrement marquée par la recherche de grandes proies, et la rapidité du poisson augmentant avec sa taille, il chassera plus activement, négligeant les Anomoures qu'il s'était mis à capturer.

	Poissons de 180 à 220 mm	Poissons de 280 à 300 mm	Poissons de 320 à 400 mm
Nombre de groupes proies	7	11	8
Proies benthiques ..	56,2 %	38 %	50 %
Proies pélagiques ..	43,8 %	52 %	50 %
Proies pélagiques ou benthiques	—	10 %	—
Poissons + Céphalopodes + Natantia	31,3 %	38 %	42,3 %
Poissons + Céphalopodes + Natantia + Anomoures	37,6 %	60 %	57,7 %

TABEAU 13

au profit des Natantia dont la carapace est plus mince et qui doivent donc être plus faciles à digérer pour une meilleure valeur nutritive.

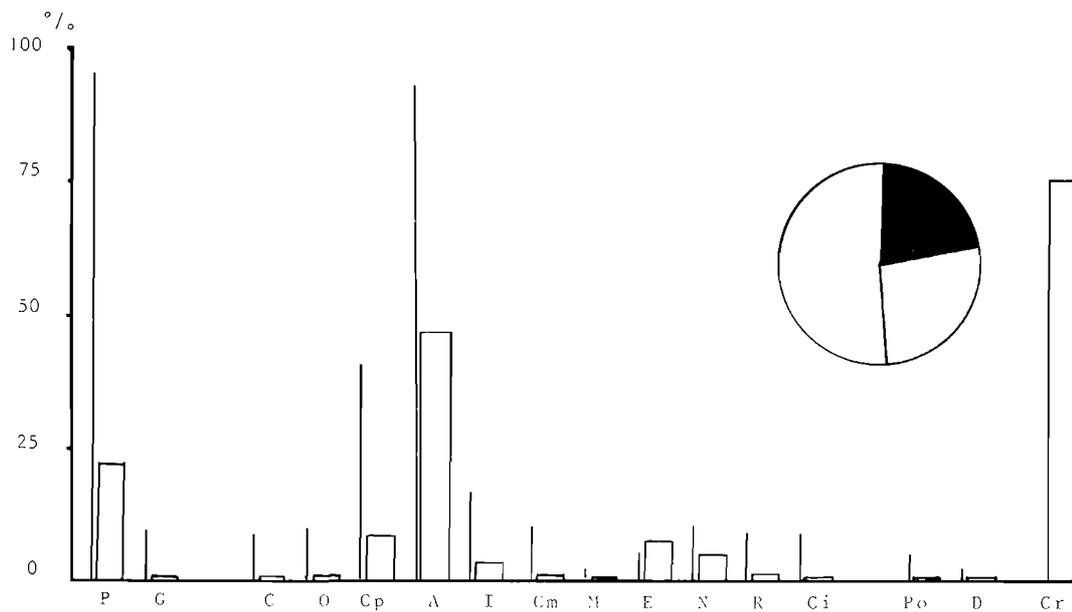


FIG. 10. — Régime alimentaire de *Coelorhynchus coelorhynchus*.

6° *Coelorhynchus coelorhynchus* (fig. 10, tabl. 14).

Coelorhynchus coelorhynchus coelorhynchus est l'un des Macrouridae qui est pêché à des profondeurs inférieures à 200 m ; il vit entre 140 et 600 m environ selon MARSHALL (1973 a et b).

C'est cependant entre 185 et 1 250 m, en cinq stations de l'Atlantique nord, que les 58 individus examinés furent récoltés (Muséum 14, Z 128, Z 239, Z 241 et Z 247). Leurs longueurs sont comprises entre 140 et 200 mm (sauf 5 de 200 à 240 mm et un de 79 mm), ce qui correspond, l'espèce pouvant atteindre 380 mm, à des individus de tailles moyennes.

Tous les estomacs étaient pleins ($V = 0$). Ils contenaient 719 proies. Le nombre moyen de proies par estomac est donc élevé : 12,39. Les indices de réplétion varient de 0,16 à 3,48. Le poids moyen des proies est de 0,028 g.

	N	n	f	Cn	i	P	Cp	Q
Polychètes	160	54	0,93	22,3	25,4-19,1	5,043	9,6	21,40
Gastéropodes	7	5	0,09	1,0	—	0,639	1,2	1,18
Céphalopodes	5	5	0,09	0,7	—	—	—	—
Ostracodes	7	6	0,10	1,0	—	0,013	0,03	0,03
Copépodes	61	24	0,41	8,5	10,6- 6,4	0,009	0,02	0,17
Amphipodes :								
} Gammariens ..	326	54	0,93	45,3	49,1-41,6	0,582	1,1	51,40
} Autres et ind.	7	3	0,05	1,0	—			
Isopodes	23	10	0,17	3,2	4,5- 1,9	0,077	0,2	0,48
Cumacés	8	6	0,10	1,1	1,9- 0,3	0,004	0,01	0,01
Mysidacés	1	1	0,02	0,1	—	0,163	0,3	0,04
Euphausiacés	53	3	0,05	7,4	9,3- 5,4	0,323	0,6	4,57
Natantia :								
} Caridea	2	1	0,02	0,3	—	33,156	63,2	315,47
} Indéterminés ..	34	6	0,10	4,7	6,3- 3,1			
Reptantia :								
} Anomoures ..	2	1	0,02	0,3	—	3,481	6,6	11,02
} Brachyourses ..	10	5	0,09	1,4	2,3- 0,5			
Crustacés autres et ind.	5	5	0,09	0,7	—	—	—	—
Divers invertébrés	4	1	0,02	0,6	—	—	—	—
Poissons	4	3	0,05	0,6	—	8,956	17,1	9,39

Tabl. 14. — *Coelorhynchus coelorhynchus*.

En nombre, les Amphipodes sont de loin les plus nombreux ($Cn = 46,3\%$ dont $45,3\%$ de Gammariens), suivis par les Annélides Polychètes ($Cn = 22,3\%$). Avec des pourcentages beaucoup plus faibles, toujours inférieurs à 10% , viennent ensuite les Copépodes (Calanidae, Candaciidae, Centropagidae, *Pleuromamma sp.*) et les Euphausiacés, puis en faible quantité les Gastéropodes, les Céphalopodes, les Ostracodes, les Isopodes, les Cumacés, les Mysidacés, les Natantia, les Reptantia et les Poissons.

Bien qu'ils soient peu représentés, l'importance pondérale des Natantia ($Cn = 5\%$; $Cp = 63,2\%$), des Reptantia ($Cn = 1,7\%$; $Cp = 6,6\%$) et des Poissons ($Cn = 0,6\%$; $Cp = 17,1\%$) est assez grande.

$74,9\%$ des proies seulement appartiennent aux Crustacés.

Polychètes et Gammariens présents dans presque tous les estomacs ($f = 0,93$) ont une importance prépondérante.

Les Copépodes, peu abondants mais fréquents ($f = 0,41$), ne sont, à la différence de ce qui a été observé chez *Nezumia sclerorhynchus* par exemple, représentés que par quelques individus dans les contenus stomacaux où ils figurent.

Les Natantia ($Q = 315,47$) contribuent efficacement à l'alimentation mais sont peu capturés

($f = 0,10$), ainsi que les Amphipodes ($Q = 51,40$) en raison de leur grand nombre, et que les Polychètes ($Q = 21,40$). Poissons ($Q = 9,39$) et Reptantia ($Q = 11,02$) sont d'un apport nutritif non négligeable au contraire des autres groupes proies.

Les proies peuvent être distribuées en cinq catégories :

a) proies principales occasionnelles ..	Natantia
b) proies secondaires :	
fréquentes	Amphipodes Polychètes
accessoires	Reptantia Poissons (Céphalopodes)
c) proies complémentaires :	
de 1 ^{er} ordre	Copépodes Isopodes Ostracodes Cumacés
de 2 ^e ordre	Gastéropodes Mysidacés Euphausiacés

Toutes ces proies sont de petites tailles (2 à 8 mm), sauf les Natantia (10 à 30 mm) généralement fragmentés et les Poissons (20 à 30 mm) qui n'ont pu être identifiés car trop digérés.

En nombre, la part du domaine pélagique n'est que de 21,5 %, celle du domaine benthique de 26,5 % ; les groupes pouvant appartenir à l'un ou l'autre de ces domaines constituent, avec les Amphipodes, 51,9 %.

C. coelorhynchus fait donc appel pour se nourrir surtout aux animaux benthiques mais aussi aux animaux pélagiques (plancton et necton), comme *Nezumia aequalis*, *N. sclerorhynchus* et *Ventrifossa occidentalis* : alimentation de type benthique. Comme ces espèces, *C. coelorhynchus* capture une grande variété de groupes zoologiques, manifestant, semble-t-il, une préférence pour les Amphipodes et les Polychètes.

Ces résultats précisent le régime alimentaire d'une espèce, qui n'était jusqu'ici connu que par quelques données disparates. KOEFOED (1927) a signalé, chez une femelle de 384 mm, la présence dans l'estomac d'Euphausiacés et d'Isopodes, POLL (1953), celle de débris de poissons dans quelques estomacs. FRIEB, EKSTRÖM et SUNDEVALL (1895), se basant sur sa dentition, estimaient que l'espèce mangeait principalement des Crustacés à faible carapace et des Annélides.

Variations du régime alimentaire.

L'alimentation de *C. coelorhynchus* ne semble pas subir d'importantes modifications au cours de la vie adulte. Quand les animaux grandissent, les proies se diversifient et celles d'origine pélagique diminuent légèrement en nombre par rapport à celles d'origine benthique.

En effet, pour des poissons de longueurs comprises entre 140 et 160 mm, la nourriture est composée de 38 % de Polychètes, 8 % de Copépodes, 48 % d'Amphipodes, 4 % de Cumacés, 2 % de Natantia ; et pour des poissons de 180 à 200 mm de longueur, de 28,2 % de Polychètes, 1,5 % de Gastéropodes, 1,5 % d'Ostracodes, 7,4 % de Copépodes, 56,4 % d'Amphipodes, 0,99 % d'Isopodes, 0,5 % de Cumacés, 0,5 % de Natantia, 0,99 % de Brachyours, 0,99 % de Poissons. Le régime alimentaire s'affirme en permanence essentiellement benthique.

7° *Macrourus berglax* (fig. 11, tabl. 15).

Macrourus berglax est un poisson de l'océan Arctique et de l'Atlantique nord. Il vit à de relativement faibles profondeurs, 200 à 600 m. Il peut atteindre une taille supérieure à un mètre. Les 26 exemplaires dont les estomacs ont été examinés furent pêchés entre 465 et 818 m, aux trois stations (A 169, A 171, A 179) de la mer de Barents, sur les fonds vaseux du talus continental.

au large des côtes occidentales du Spitzberg et de l'île de l'Ours. La longueur de ces poissons va de 164 à 727 mm.

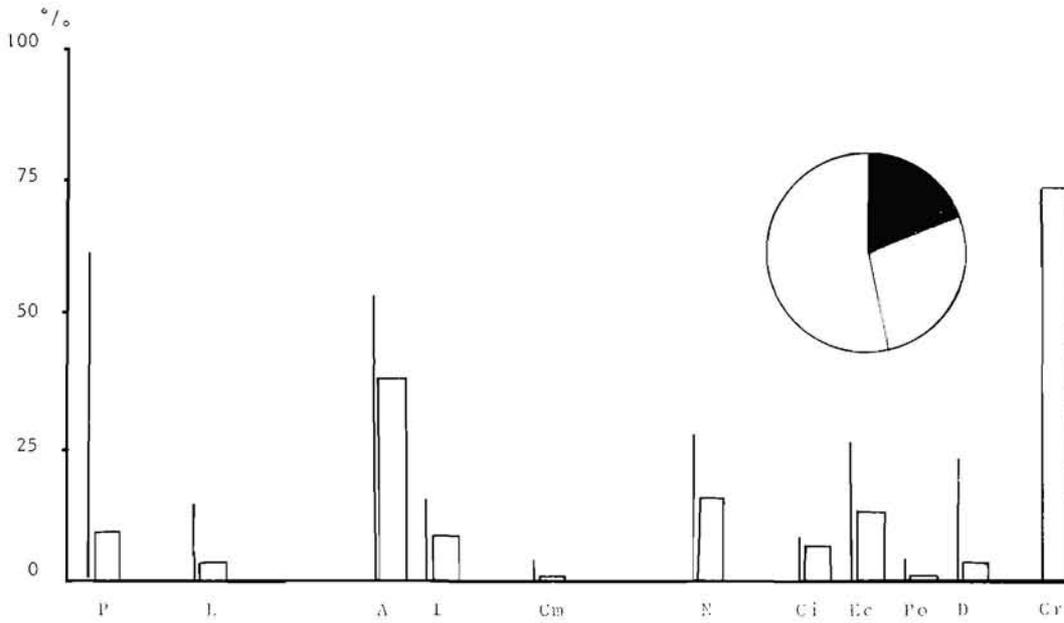


FIG. 11. — Régime alimentaire de *Macrourus berglax*.

	N	n	f	Cn	i	P	Cp	Q
Polychètes	18	16	0,62	9,3	13,5-5,1	0,567	1,3	11,65
Lamellibranches	7	4	0,15	3,6	6,3-0,9	0,139	0,3	1,11
Amphipodes :								
} Gammariens ..	67	14	0,54	34,7	6,4-1,0	0,131	0,3	11,22
} Autres et ind.	8	6	0,23	4,1	7,0-1,3			
Isopodes	17	4	0,15	8,8	12,9-4,7	0,057	0,1	1,11
Cumacés	1	1	0,04	0,5	—	0,0005	0,001	0,0006
Natantia :								
} Caridea	8	3	0,12	4,1	7,0-1,3	27,630	60,9	944,51
} Peneidea	4	3	0,12	2,1	4,1-0			
} Indéterminés ..	18	7	0,27	9,3	13,5-5,1			
Crustacés autres et ind.	13	2	0,08	6,7	10,3-3,1	—	—	—
Cténaires	6	6	0,23	3,1	5,6-0,6	—	—	—
Echinodermes	25	7	0,26	13,0	17,8-8,1	14,608	32,2	416,93
Poissons	1	1	0,04	0,5	—	2,239	4,9	2,52

TABL. 15. — *Macrourus berglax*.

Le coefficient de vacuité est nul, tous les estomacs contenant, en plus ou moins grande abondance, des aliments : au total 193 proies, appartenant à 10 groupes zoologiques. L'indice de réplétion, toujours faible, est compris entre 0,10 et 1,78. Le poids moyen des proies est de 0,552 g.

De même que chez *Coelorhynchus coelorhynchus*, la part numérique des Crustacés est faible (70,4 %) et les Amphipodes (de 2 à 8 mm de long) sont nombreux ; 38,9 % des proies (dont 34,7 % de Gammariens et 3 Caprelliens). Les Natantia qui n'existent que dans le tube digestif des *M. berglax* les plus grands (longueurs supérieures à 484 mm) sont des grosses proies de 30-40 mm, souvent de 60-80 mm, qui peuvent être à plusieurs dans un même estomac (par exemple chez un *M. berglax* de 727 mm de longueur standard il y avait 5 crevettes de 60 à 70 mm, 2 de 30 mm, 1 de 15 mm, et une tête ; et chez un de 517 mm, 4 de 60 à 70 mm) ; ils représentent 15,5 % des proies. Les Echinodermes (Ophiurides) sont ici particulièrement abondants (Cn = 13 %), nettement plus que chez *Nezumia sclerorhynchus* (Cn = 0,6 %), et il en est de même des Lamellibranches (Cn = 3,6 %) (1,6 % chez *Nezumia sclerorhynchus*). Les Annélides Polychètes sont peu nombreux (Cn = 9,3 %). Les Crustacés rangés parmi les "Crustacés indéterminés" doivent être des Nébaliciés. Il faut ajouter à la liste des Invertébrés 6 Cténaïres (Beroë ?), les Beroës étant abondantes dans le plancton de cette région.

M. berglax ne manifeste pas de préférence bien marquée et les seules proies fréquemment rencontrées sont les Polychètes (f = 0,62), les Amphipodes (f = 0,58) et les Natantia (f = 0,42). Si les Lamellibranches ne sont présents que chez les poissons pêchés à la station A 179, les Ophiures le sont aux deux stations A 171 et A 179 (un seul poisson de la station A 169 a été examiné), mais de façon fort inégale puisque dans 3 estomacs sur 8 à A 171 et seulement dans 4 sur 17 à A 179. La fréquence des Ophiures (f = 0,26) est bien supérieure ici à celle trouvée chez *N. sclerorhynchus* (f = 0,04), et il en est de même pour les Lamellibranches (f = 0,15 contre f = 0,06 chez *N. sclerorhynchus*).

Quant aux Poissons, malgré l'existence dans nos pêches de grands *M. berglax*, ils n'ont qu'un seul représentant, de surcroît indéterminable.

Les coefficients alimentaires élevés des Natantia (Q = 944,51) et des Echinodermes (Q = 416,93) soulignent la place tenue par ces deux proies dans l'alimentation, bien qu'il faille noter que la valeur énergétique des Ophiures est ainsi très surestimée, le poids du squelette primant largement celui de la matière consommable. Polychètes et Amphipodes complètent l'alimentation.

Les proies se répartissent en :

a) proies principales :	
préférentielles	Natantia
occasionnelles	Ophiures
b) proies secondaires fréquentes ..	Polychètes
	Amphipodes
c) proies complémentaires :	
de 1 ^{er} ordre	Lamellibranches
	Isopodes
	(Cténaïres)
de 2 ^e ordre	Cumacés
	Poissons

19,1 % des proies appartiennent à des groupes pélagiques, 26,4 % à des groupes benthiques et 54,4 % à des groupes pélagiques et benthiques.

Le régime alimentaire de *Macrourus berglax* est, malgré la place qu'y tiennent les Natantia, fondamentalement benthophage.

L'examen de ces contenus stomacaux confirme et précise ce que l'on savait jusqu'ici de l'alimentation de cette espèce. Tandis que FRIEB, EKSTRÖM et SUNDEVALL (1895), se basant sur l'aspect de la dentition, estimaient que *M. berglax* devait se nourrir de petits poissons (capelans) et de crustacés à carapace dure, COLLETT (1904) signale avoir trouvé un capelan dans un estomac et ANDRIYASHEV (1964) indique que les tubes digestifs contiennent des crevettes (*Pandalus borealis*, *Hymenodora glacialis*), des organismes benthiques (*Ophiacantha abyssicola*), des Mollusques (*Buccinum*, *Fusus*) et des Amphipodes, description qui correspond bien à nos observations. JOENSEN et VEDEL TÅNING (1970) se contentent de signaler que *M. berglax* se nourrit de Crustacés, Mollusques et Poissons, et KONSTANTINOV et PODRAZHANSKAYA (1972) décrivent une

nourriture composée d'animaux benthiques et de poissons. Bien que les poissons aient été signalés souvent comme figurant dans la nourriture de cette espèce, pour notre part nous n'en avons trouvé qu'un seul, bien que dans des traicts qui nous ont rapporté des *M. berglax* il y ait eu des poissons de petites tailles susceptibles d'être capturés par *M. berglax*, tels que *Boreogadus saida* ⁽¹⁾.

Variations du régime alimentaire (tabl. 16).

A la station A 171, les 8 *Macrourus berglax* ont des longueurs allant de 430 à 687 mm. à la station A 179 de 164 à 727 mm. Ayant un grand éventail de tailles, à défaut d'un grand nombre d'individus, nous avons étudié trois lots de poissons (en regroupant les deux stations puisque le régime alimentaire ne diffère pas de l'une à l'autre) :

- a) de 160 à 280 mm - 5 exemplaires - 63 proies ;
- b) de 300 à 500 mm - 9 exemplaires - 68 proies ;
- c) de 520 à 727 mm - 10 exemplaires - 51 proies.

	Lot 1	Lot 2	Lot 3
Polychètes	7,9 %	10,3 %	7,8 %
Lamellibranches	—	7,3 %	1,9 %
Amphipodes	63 %	42,7 %	11,8 %
Isopodes	26,9 %	—	—
Cumacés	1,6 %	—	—
Natantia	—	11,7 %	35,3 %
Crustacés indéterminés	—	17,6 %	—
Echinodermes	—	5,8 %	35,3 %
Cténaires	—	4,4 %	5,9 %
Poissons	—	—	1,9 %
Nombre de groupes proies	4	7	7

TABLEAU 16

L'alimentation des poissons les plus petits est à 100 % d'origine benthique ; celle du deuxième lot, à 83,7 % benthique ; celle du troisième, à 56,8 % benthique.

L'évolution de l'alimentation avec les tailles croissantes paraît se faire ici au détriment de la contribution benthique, les grands *M. berglax* étant capables d'attraper des proies rapides et de tailles élevées, les Natantia. Les petits Crustacés benthiques disparaissent rapidement de la nourriture, alors que chez les *M. berglax* les plus jeunes, ils fournissent l'essentiel des proies. Pour les grands *M. berglax* la nutrition dépend donc presque exclusivement des grosses crevettes du talus continental, les poissons semblant n'être guère capturés et les Ophiures, malgré leur nombre, étant de très faible valeur nutritive.

(1) GEISTDOERFER (P.), 1976. — Alimentation de deux Macrouridae de l'Atlantique nord : *Macrourus berglax* et *Coryphaenoides rupestris* (Téléostéens, Gadiformes). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **40** (3 et 4) : 579-580.

— (sous presse). — Recherches sur l'alimentation de *Macrourus berglax* (Macrouridae, Gadiformes). — *Ann. Inst. océanogr.*, Paris.

8° *Macrourus holotrachys* (fig. 12, tabl. 17).

Cette espèce est connue dans l'océan Indien sud par un exemplaire pêché à 620 m. près de l'île du Prince-Edouard. Les 24 exemplaires dont nous avons étudié l'alimentation proviennent de deux stations, l'une au nord-est de l'île Heard par 560-525 m (st. 7), l'autre au nord-est des îles Kerguelen par 360-345 m (st. 21).

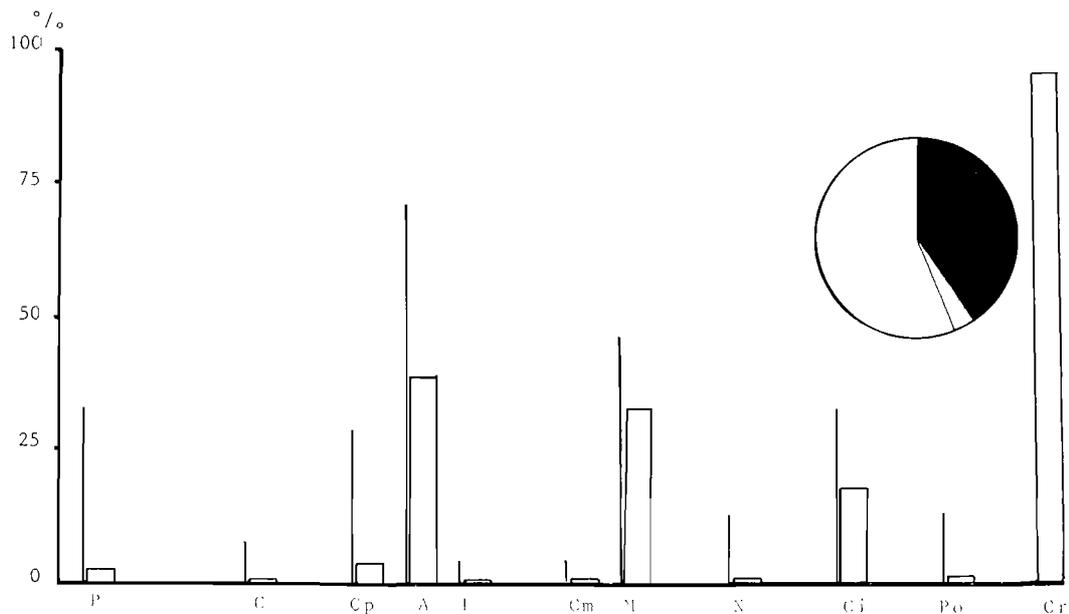


FIG. 12. Régime alimentaire de *Macrourus holotrachys*.

	N	n	f	Cn	i	P	Cp	Q
Polychètes	9	8	0,33	2,7	4,5- 0,9	0,284	0,9	2,38
Céphalopodes	2	2	0,08	0,6		—	—	—
Copépodes	13	7	0,29	3,9	6,0- 1,8	0,002	0,01	0,02
Amphipodes :								
Gammariens ..	125	6	0,71	37,7	43,0-32,3	0,219	0,7	25,52
Hypériens ..	4	1	0,08	1,2	2,4- 0	0,007	0,02	0,03
Isopodes	1	1	0,04	0,3	—	0,003	0,01	0,003
Cumacés	1	1	0,04	0,3	—	0,0005	0,002	0,0005
Mysidacés	109	11	0,46	32,8	38,0-27,7	17,815	55,2	1 811,39
Natantia	3	3	0,13	0,9	—	2,763	8,6	7,73
Crustacés								
Autres et indéterminés.	60	8	0,33	18,1	22,3-13,8	—	—	—
Poissons	5	3	0,13	1,5	2,8- 0,2	11,20	34,7	52,22

TABL. 17. — *Macrourus holotrachys*.

Les longueurs de ces poissons sont de 163 à 459 mm. Un seul estomac était vide (V = 4,2 %) et les autres contenaient un total de 332 proies se répartissant entre 10 groupes zoologiques ; le nombre moyen de proies par estomac est donc élevé : 13,83. Les indices de réplétion varient entre 0,14 et 6,37. Le poids moyen des proies est de 0,215 g.

Mis à part *Hymenocephalus italicus*, c'est chez cette espèce que les Crustacés regroupent le plus grand nombre de proies (95,16 %), pourcentage voisin de celui de *Nezumia aequalis* (92,43 %).

Les Amphipodes, avec le même pourcentage numérique que chez *Macrourus berglax* (Cn = 38,9 %), dominent (37,7 % de Gammariens, 1,2 % d'Hypériens), mais le trait le plus caractéristique de ce régime alimentaire est la place tenue par les Mysidacés (Cn = 32,8 %). Ce groupe a ici une importance du même ordre de grandeur que chez *Nezumia aequalis* (Cn = 24,8 %). Chez *Macrourus holotrachys* l'ensemble Amphipodes-Mysidacés représente 71,7 % des proies, contre seulement 53,6 % chez *N. aequalis*, soit plus de la moitié des proies dans les deux cas.

L'importance des Crustacés rangés sous la rubrique « indéterminés » est due au grand nombre de ceux qui ont pu être dénombrés, grâce aux yeux ou à des fragments de corps, sans cependant pouvoir être identifiés car trop digérés. Ce sont probablement des Mysidacés.

Les Copépodes, généralement des Calanidae, sont peu nombreux (Cn = 3,9 %). Chez *N. aequalis* ce groupe atteint 17,4 % ; c'est par là que le régime alimentaire de *M. holotrachys* et de *N. aequalis* se distingue le plus nettement.

Les Euphausiacés sont totalement absents.

Tandis qu'un tiers des individus a des Polychètes présents dans l'estomac, près d'un tiers des Copépodes (donc avec peu d'exemplaires dans chaque contenu stomacal), 75 % des Amphipodes, l'indice de fréquence des Mysidacés ne s'élève qu'à 0,46. On a en effet la répartition suivante : à la station 7, sur 11 estomacs, 10 contenaient 103 Mysidacés ; à la station 21, sur 13 estomacs, un seul contenait 6 Mysidacés. La situation est inversée pour les Amphipodes Gammariens : à la station 7, 6 estomacs contenaient 11 Gammariens ; à la station 21, 11 estomacs contenaient 114 Gammariens. Seul *Coelorrhynchus coelorrhynchus* a une fréquence plus élevée pour les Gammariens (f = 0,93 pour *C. coelorrhynchus* et f = 0,71 pour *M. holotrachys*).

Les Mysidacés, avec le coefficient alimentaire très élevé de 1 811,39, analogue à celui calculé chez *N. aequalis* (Q = 1 884,04) sont donc des proies principales préférentielles, suivies par les Poissons qui, bien que peu abondants et peu fréquents, ont un coefficient alimentaire de 52,22, grâce à leur taille (115 mm, 110 mm, 100 mm, 80 mm et 55 mm), et par les Amphipodes petits (3 à 8 mm) mais nombreux (Q = 27,17 dont 0,03 pour les Hypériens).

M. holotrachys se nourrit donc de :

- | | |
|---|---------------------------------------|
| a) proies principales préférentielles.. | Mysidacés |
| b) proies secondaires fréquentes | Amphipodes
Poissons |
| c) proies complémentaires : | |
| de 1 ^{er} ordre | Polychètes
Copépodes
Natantia |
| de 2 ^e ordre | Isopodes
Cumacés
(Céphalopodes) |

On a donc affaire ici à un régime alimentaire faisant appel aussi bien à des groupes pélagiques que benthiques. Les parts des proies pélagiques, benthiques ou pélagiques, sont respectivement en pourcentages numériques : 40,4, 3,0 et 56,6, la faiblesse apparente de la seconde catégorie étant due à ce que les Amphipodes sont placés dans la troisième.

Pour cette espèce, il n'est apparu aucune différence entre les régimes alimentaires des grands et des petits individus, sauf toutefois pour les Natantia et les Poissons qui ne figurent que si la taille de *M. holotrachys* est supérieure à 200 mm.

9° Données sur le régime alimentaire de quelques autres espèces.

L'espèce *Bathygadus melanobranchus* a été pêchée à la station Z 128. Sur les 12 estomacs,

qui étaient tous pleins, seuls 7 contenaient des proies identifiables : 9 Copépodes, 2 Amphipodes Gammariens, 2 petits Natantia, 1 petit Anomoure (Galathée). L'alimentation de *B. melanobranchus* serait donc essentiellement à base de petits Crustacés planctoniques et benthiques.

Chez 4 *Coryphaenoides zaniophorus* de la station Noratlante 44, les estomacs étaient pleins, avec un total de 66 proies, soit un nombre moyen de proies par estomac particulièrement élevé : 22. Les Amphipodes Gammariens regroupent 56 % des proies, les Lamellibranches 14 %, les Copépodes 9 %, les Polychètes 8 %, les Ostracodes, Isopodes, Mysidacés, Natantia, Echinodermes, moins de 5 % chacun, 12 % des proies sont d'origine pélagique, 84 % d'origine benthique. Cette espèce doit donc avoir un régime principalement benthophage.

Un *Coryphaenoides guentheri* de Méditerranée (Polymède 16) n'avait qu'un Isopode et un Mysidacé dans son estomac. KOEFOED (1927) a trouvé un Annélide dans la bouche d'un *C. guentheri*.

Un *Nematonurus armatus* de l'Atlantique nord (Noratlante 27) avait avalé, outre un morceau de végétal d'origine terrestre qui était dans un état de digestion avancée, 1 Annélide Polychète, 1 Ostracode, 2 Copépodes, 5 Amphipodes Gammariens, 1 Tanaidacé. Un exemplaire pêché au large de l'Australie contenait dans son estomac des restes de Céphalopodes et des mâchoires d'oursins (WAITE, 1916).

L'estomac d'un *Chalinura brevibarbis* (Noratlante 10) contenait 3 Copépodes, 1 Amphipode Gammarien, 1 Cumacé ; celui d'un *Chalinura mediterranea* (Polymède I, 12) : 2 Copépodes, 1 Isopode, 1 petit Reptantia. KOEFOED (1927) signale avoir trouvé des Crustacés dans l'estomac d'un *Macrurus (Chalinura) murrayi* (= *Chalinura mediterranea*) et d'un *Macrurus (Chalinura) brevibarbis* (= *Chalinura brevibarbis*), avec de plus chez ce dernier des spicules d'éponges, des foraminifères et d'« autres formes de fond »...

Enfin *Lionurus carapinus* doit avoir un régime alimentaire benthopélagique (40 % benthique, 60 % pélagique) puisque 5 individus de cette espèce provenant de deux chalutages en Atlantique nord (Noratlante 24 et 27) avaient avalé 27 proies : 3 Annélides Polychètes, 11 Copépodes, 7 Amphipodes Gammariens, 1 Isopode, 5 Mysidacés.

III. Caractères de l'alimentation des Macrouridae.

1° Caractères généraux.

a) Tous les Macrouridae étudiés ont été pêchés par des chaluts travaillant sur le fond. Ces poissons vivent donc sinon au contact du fond, du moins dans son voisinage immédiat. Ils se nourrissent d'Invertébrés et de Poissons qu'ils chassent dans la couche d'eau épibenthique, sur le fond, peut-être dans les premiers centimètres superficiels du sédiment. A la différence de beaucoup de poissons benthiques du plateau continental, ils sont capables de s'éloigner du fond pour chercher leurs proies en pleine eau.

Ce sont tous des poissons carnivores euryphages.

b) Bien qu'en des proportions différentes tous mangent des organismes benthiques et pélagiques.

c) Les proies sont toujours des proies vagiles ; aucune forme fixée ou pivotante ne figure dans l'alimentation. Seuls font exception les Lamellibranches.

d) Les Crustacés dominent toujours dans la nourriture tant par le nombre des groupes que par celui des individus, et sont surtout représentés par des espèces de petites tailles.

Il faut remarquer à ce sujet que cette prédominance des crustacés, très générale chez les poissons marins, notamment chez ceux du plateau continental, peut résulter simplement de leur abondance dans le milieu, mais qu'elle peut aussi être due au fait que la résistance des carapaces aux enzymes ralentit la digestion des Crustacés. L'apparente absence d'Invertébrés tels que les Chaetognathes, les Salpes..., pourrait être due à leur digestion rapide ; par exemple si l'on ne retrouvait pas les becs et cristallins des Céphalopodes, aucune trace de ce groupe ne subsisterait dans les contenus stomacaux.

Cela dit, ce rôle important joué par les Crustacés a déjà été signalé à plusieurs reprises : par LONGHURST (1957) pour l'estuaire de la Rockel River dans l'ouest africain, par COLLIGNON et ALONCLE (1960) pour le plateau continental atlantique marocain, par STEVEN (1930) pour le "Corner Fishing Ground", par BLEGVAD (1917) pour la côte danoise, par REYS (1960) pour le golfe du Lion, par SORBE (1972) pour le plateau continental sud Gascogne.

e) Les coefficients de vacuité toujours faibles et la présence d'animaux à différents stades de digestion dans un même estomac semblent indiquer que la capture des proies est plus ou moins continue. C'est chez les prédateurs *Trachyrhynchus trachyrhynchus* et *Ventrifossa occidentalis* que les coefficients de vacuité sont les plus élevés. C'est également chez *Trachyrhynchus trachyrhynchus* que le nombre moyen de proies par estomac est le plus faible.

f) Le poids moyen des proies est très faible chez *Hymenocephalus italicus*, plus élevé chez les espèces microphages à alimentation plus ou moins benthique et surtout chez les prédateurs *Ventrifossa occidentalis*, *Trachyrhynchus trachyrhynchus*, *Macrourus berglax*.

g) Lorsque les poissons grandissent, le nombre de groupes proies augmente, et le nombre d'animaux nectoniques aussi. Les poissons à régime à dominante pélagique tendent à se tourner vers le benthos, tandis que ceux à régime benthopélagique et benthique continuent à trouver, malgré l'utilisation nouvelle du necton, l'essentiel de leur nourriture parmi les animaux benthiques (sauf les grands *Macrourus berglax*).

Ventrifossa occidentalis, comme les autres espèces, conserve un même type alimentaire au cours de sa croissance adulte, mais se montre de plus en plus un prédateur de grands animaux très vagiles (beaucoup plus même que des *Macrourus* qui atteignent de plus grandes tailles que lui).

Il y a donc affirmation très tôt du régime alimentaire qui, souvent, présente, dès les jeunes stades adultes, ses principales caractéristiques ; l'évolution que subit l'alimentation avec l'âge s'inscrit donc dans le cadre d'un régime alimentaire parfaitement défini.

De telles variations ont été observées chez d'autres poissons, notamment chez *Gadus morhua* qui a été bien étudié dans le golfe du Saint-Laurent, par CORBEIL (1953, 1954 b) et POWLES (1958). Ces auteurs ont examiné l'alimentation de morues de différentes classes de tailles (de 11 à 100 cm). Les proies contenues dans les estomacs de morues longues de 11 à 20 cm se répartissaient en (pourcentages en nombre) : Téléostéens 6,5 %, Mysidacés 44,9 %, Euphausiacés 30,8 %, Amphipodes 7,4 %, Décapodes 3,9 %, Chaetognathes 3 %, Caprelliens 2,5 %, Cumacés 1 % ; les proies, dans les estomacs de morues longues de 21 à 30 cm, en : Téléostéens 10 %, Mysidacés 15,4 %, Euphausiacés 22 %, Amphipodes 3,6 %, Décapodes 19,5 %, Chaetognathes 12,7 %, Caprelliens, traces, Cumacés, traces, et Annélides 9,6 %, Mollusques 1,8 %.

L'essentiel de la nourriture des morues les plus petites est donc, comme chez les petits Macrouridae, composé de petits crustacés (Mysidacés, Euphausiacés, Amphipodes) ; puis avec l'âge la tendance piscivore s'affirme parallèlement à une diversification de l'alimentation (apparition des Annélides et Mollusques) et à une modification qualitative et quantitative des Crustacés. Ces derniers passent en volume total de 90 % de la nourriture à 60 %, et si les Mysidacés en représentent encore une bonne part, celle des Euphausiacés (en volume) augmente, et surtout, en volume et en nombre, celle des Décapodes avec des grandes crevettes, mais aussi avec des Pagures. Les Amphipodes diminuent de moitié en nombre. Ces tendances se confirment chez des morues de tailles supérieures à 30 cm : diminution du nombre des petits crustacés benthiques et pélagiques et en volume des Euphausiacés et Mysidacés bien qu'ils restent nombreux, augmentation en nombre des Décapodes (des Pagures notamment), maintien des Mollusques, Annélides et Echinodermes (ces derniers très abondants chez les morues les plus grandes), et surtout dominance de plus en plus grande des poissons (25 % du volume des proies chez les morues de 31 à 50 cm ; 32 % chez celles de 51 à 70 cm et 69 % chez celles de 71 à 100 cm). Enfin il est intéressant de noter que les grandes morues capturent des méduses et Cténophores, ce que nous avons observé également chez les grands *Macrourus berglax*.

Dernier trait de cette évolution de l'alimentation des morues : les petites mangent principalement des animaux pélagiques et la nourriture reste en partie pélagique, même chez les poissons les plus grands, bien que des proies benthiques apparaissent. Ces proies pélagiques et leurs migrations nyctémérales sont d'ailleurs peut-être la cause des migrations verticales journalières de la morue (CORBEIL 1954 b ; POWLES, 1958 ; BRUNEL, 1965, 1968).

Cet exemple méritait un aussi long développement car on y retrouve les mêmes caractéristiques que celles que nous avons décrites chez les Macrouridae, augmentation du nombre de groupes proies quand la taille augmente, et de la part des animaux du necton, utilisation à partir d'une certaine taille d'organismes benthiques, mais au sein d'une alimentation qui reste fondamentalement pélagique, réduction du rôle des petits crustacés qui ne disparaissent cependant pas. Il faut en outre souligner que le régime alimentaire de ces morues est peut-être celui qui, chez les poissons du plateau continental, se rapproche le plus du régime alimentaire des Macrouridae, en particulier de celui de *Ventrifossa occidentalis*, sans toutefois être exactement identique à l'un de ceux étudiés ci-dessus.

h) En général, il y a augmentation du nombre de groupes proies, et en particulier des proies complémentaires, quand on passe des régimes à dominante pélagique aux régimes benthopélagiques et à dominante benthique.

Ce sont les Natantia qui, pour l'ensemble des 8 espèces, constituent la principale source de nourriture (7 fois présents en tant que proies principales ou secondaires), puis, en raison de leur nombre, les Mysidacés et les Amphipodes (5 fois), et les poissons et Polychètes en raison de leur poids (4 fois).

i) Les Macrouridae ne sont pas des « mangeurs de sédiment », ou plus exactement des mangeurs de la microfaune psammique. Il n'y a de sédiment (grains de sable, vase) dans le tube digestif que lorsque des Polychètes figurent dans le contenu stomacal et ont du sédiment dans leur propre tube digestif (sur les 388 poissons examinés il n'y a que deux exceptions : un *Trachyrhynchus trachyrhynchus* et un *Nezumia sclerorhynchus*). Cette observation n'implique pas obligatoirement que les Macrouridae ne fouissent pas le sédiment avec leur museau « en forme de pelle », du moins quand la bouche n'est pas terminale, et ne puissent ainsi déterrer puis saisir de petits animaux qui vivent dans le sédiment. Les observations directes ou photographiques n'ont cependant pas permis jusqu'ici de les voir s'alimenter (PÉRÈS, 1958 ; MARSHALL et BOURNE, 1964, 1967).

j) Chacune des huit espèces étudiées a un régime alimentaire bien défini et il est donc possible de reconnaître différents types écologiques de régimes alimentaires.

2° La sélection des proies.

Dans un même contenu stomacal les proies sont de tailles et de valeurs nutritives très variables, souvent très petites par rapport à la longueur du poisson. Elles sont de types et de formes variées, courtes et longues, dures et molles et souvent elles ne paraissent pas, sauf les Polychètes, avoir été sectionnées lors du passage dans les cavités buccale et pharyngienne.

Les groupes les plus richement représentés sont généralement de petits Crustacés bathybenthiques et bathypélagiques dont la valeur nutritive est très faible comparée à celle des crevettes, poissons ou Céphalopodes avalés en même temps qu'eux.

Le problème de l'accessibilité des proies et de leur sélection a été discuté par maints auteurs. ELTON (1927) a mis en évidence l'existence de limites de tailles supérieure et inférieure définies pour la nourriture que peut saisir un poisson, et STEVEN (1930) a établi que, outre sa taille, l'accessibilité d'un animal dépend de ses habitudes et de son activité et de celles de son prédateur. ALLEN (1941) étudiant la biologie de jeunes *Salmo salar* indique parmi les caractéristiques des proies, leur taille, leur aspect, leurs habitudes et leur goût ; c'est l'ensemble de ces facteurs qui intervient pour déterminer l'accessibilité d'une proie, et cet auteur, de même que NEILL (1938), estime que l'accessibilité est probablement plus importante que la sélection pour les poissons qui chassent à vue.

C'est pour essayer de résoudre ce problème que des comparaisons ont été effectuées entre la faune environnant les poissons et les proies qu'ils avalent (LARSEN, 1936 ; JONES, 1952 ; STEVEN, 1930), et que des indices comme ceux d'IVLEV (1961) ou de THOMAS (1966) ont été définis.

Etudiant *Sternoptyx diaphana*, espèce bathypélagique, en cinq régions différentes (une dans l'océan Pacifique, quatre dans l'océan Atlantique), HOPKINS et BAIRD (1973) ont mis en évidence l'importance de l'environnement faunistique pour l'alimentation de cette espèce planctonophage. Les différences en abondance et en espèces de proies potentielles d'une région à une autre se reflètent dans la taille et la composition de la nourriture dominante de *S. diaphana*. Ces auteurs

ont constaté que non seulement il y a de grandes différences d'une région à une autre, mais aussi qu'il y a de grandes variations dans la composition de la nourriture dans une même région (d'une prise à l'autre) et même pour des poissons pêchés dans un même traict. Ils considèrent que *S. diaphana* est un chasseur solitaire qui voit ses proies (éventuellement en raison de leur bioluminescence) mais qui, ayant des capacités de poursuite limitées, n'effectue pas de sélection et capture celles qui sont, dans son voisinage immédiat, utilisables par lui.

D'autres auteurs considèrent également que les différences constatées dans la composition des contenus stomacaux des poissons benthiques ne traduisent pas une sélection, mais ne font que correspondre aux variations du biotope. Ainsi KITAMORI (1962) signale que *Pseudorhombus pentophtalmus* mange des crevettes sur des fonds sableux, des polychètes sur des fonds vaseux.

En fait de telles variations géographiques, et nous en avons observées chez *Nezumia sclerorhynchus*, ont été décrites chez de nombreuses espèces (HERTLING, 1928 ; BLEGVAD, 1930 ; ...). Elles n'impliquent ni l'absence d'un régime alimentaire propre à l'espèce, ni l'absence de sélection des proies.

JONES (1952), s'il constate que chez des poissons plats la composition de la nourriture varie avec la nature du fond, montre qu'il y a également une sélection active : sur le sable fin, *Pleuronectes platessa* et *Limanda limanda* mangent principalement des Lamellibranches *Cultellus* et *Ensis*, sur des sables vaseux *Cultellus* reste l'aliment principal de *Pleuronectes platessa* alors qu'il ne mange l'Ophiure *Amphiura*, très abondante sur ces fonds, que si *Cultellus* est rare, tandis que *Limanda limanda* se nourrit de plus d'*Amphiura* que de *Cultellus* même si ce dernier est présent en grande quantité. DE GROOT (1971) décrit dans les différentes familles de Pleuronectiformes des régimes alimentaires bien individualisés.

Les travaux de CORBEIL (1954 a) et de POWLES (1958) ont mis en évidence chez les petites morues canadiennes qu'il y avait sélection des proies. Dans leurs estomacs une seule proie dominait, *Mysis mixta*, alors qu'elle n'était qu'au 3^e rang, en abondance, dans le milieu ; les crevettes bien que nombreuses dans l'alimentation n'étaient pas capturées aussi abondamment que leur densité sur le fond aurait permis de le penser ; les Euphausiacés et Amphipodes présents en tant que proies étaient pratiquement absents sur le fond, mais les seconds étant des formes pélagiques (Hypériens) ne pouvaient être récoltés ; certaines formes comme les Annélides étant trouvées dans les estomacs et pas sur le fond, tandis que la situation était inversée pour les Echinodermes, même pour ceux de tailles parfaitement accessibles aux poissons.

Dans la mesure où l'on peut parler de régime alimentaire, ce qui est le cas des Macrouridae, l'idée de sélection est nécessairement impliquée. Dans un même traict de chalut nous avons pêché des espèces dont l'alimentation était nettement distincte de l'une à l'autre (proies préférentielles et secondaires différentes, fréquences des groupes proies et abondance, également différentes) : *Ventriofossa occidentalis* et *Coelorhynchus coelorhynchus* sont souvent associés, de même *Bathygadus melanobranchus*, *Nezumia sclerorhynchus* et *Coelorhynchus coelorhynchus*, de même *Trachyrhynchus trachyrhynchus*, *Hymenocephalus italicus* et *Nezumia sclerorhynchus*.

Chez les *Nezumia sclerorhynchus* de Méditerranée et de l'Atlantique on a vu que l'écologie alimentaire est la même.

Cet exemple et l'examen de l'ensemble des contenus stomacaux des huit Macrouridae met en évidence que, s'il y a bien sélection, il y a aussi un certain éclectisme dans le « choix » des proies et ceci de diverses manières : il n'y a pas de Macrouridae qui ne se nourrissent que d'animaux pélagiques ou benthiques ; il n'y a jamais un seul groupe proie présent dans l'alimentation ; il y a dans un estomac des proies variées en nature et en dimensions ; il y a des variations géographiques ; il y a également des changements dans la composition de la nourriture avec l'âge, mais si les poissons les plus grands capturent de grandes proies, à l'utilisation nouvelle de celles-ci ne correspond pas un abandon de celles de petites tailles bien que leur apport énergétique diminue corrélativement.

Des dragages et prises de plancton n'ayant pas été faits parallèlement aux chalutages, nous n'avons pas pu comparer entre les possibilités du biotope et l'utilisation qu'en font les Macrouridae, notamment pour voir si la sélection apparente que l'on remarque lors de l'étude des contenus stomacaux traduit une sélection réelle.

Pour pallier cet inconvénient, nous avons étudié quelques cas particuliers, ce qui nous permet

simplement de conclure qu'il y a sélection puisque les Macrouridae n'utilisent pas pour se nourrir tous les groupes d'animaux disponibles et accessibles sur les fonds où ils vivent.

a) En quatre stations nous avons constaté que les chaluts (chaluts à perche et " Blake ") avaient rapporté des groupes absents dans l'alimentation des Macrouridae.

Coelorhynchus coelorhynchus à la station Muséum 14 (214-235 m) n'a ni Ophiure, ni Branchiopode, ni éponge dans son tube digestif. *Nezumia aequalis* à la station Muséum 16 (1 120-900 m) n'a ni Echinoderme, ni Mollusque, ni Branchiopode dans son tube digestif.

Aux deux stations effectuées dans le sud de l'océan Indien où *Macrourus holotrachys* a été pêché, figurent dans la liste du matériel recueilli, mais pas dans les contenus stomacaux, des Spongiaires, Hydriaires, Madréporaires, Alcyonaires, Némertes, Mollusques (autres que Céphalopodes), Pycnogonides, Cirripèdes, Echinodermes, Bryozoaires, Tanaïdacs, Ascidies et des Euphausiacés dont l'absence dans la nourriture de *M. holotrachys* mérite d'être soulignée.

b) Pour deux traits nous avons comparé la liste des proies trouvées chez les Macrouridae et chez les autres poissons capturés en même temps qu'eux.

A la station du talus continental nord-ouest africain Z 239, avec *Coelorhynchus coelorhynchus* et *Ventri-fossa occidentalis*, il y avait des *Capros aper*, des Scorpaenidae (*Helicolenus dactylopterus* et *Trachiscorpiia cristulata*), des Triglidae, des *Chlorophthalmus atlanticus* et des *Synagrops microlepis*. La présence ou l'absence des différents groupes proies est figurée dans le tableau 18.

	<i>Coelor.</i> <i>coelor.</i>	<i>V. occid.</i>	<i>Capros</i> <i>aper</i>	Scorp.	Trigl.	<i>Chlor.</i> <i>atlan.</i>	<i>Synag.</i> <i>micro.</i>
Polychètes	+	+	—	+	+	+	—
Mollusques (benthiques)	+	—	—	—	—	—	—
Céphalopodes	+	+	—	—	—	—	—
Ostracodes	—	+	—	—	—	—	—
Copépodes	+	+	+	—	—	—	+
Gammariens	++	++	+	+	—	—	—
Isopodes	+	+	—	+	+	—	—
Mysidacés	—	+	++	—	—	—	+
Cumacés	+	+	—	—	+	—	—
Natantia	+	++	—	—	—	—	+
Galathées	—	—	—	+	—	—	—
Pagures	—	—	—	+	—	—	—
Euphausiacés	—	+	—	+	—	++	—
Ophiures	—	—	—	+	—	—	—
Poissons	+	+	—	+	—	+	+

TABLEAU 18

Galathées, Pagures et Ophiures sont totalement absents de la nourriture des deux Macrouridae, et les Euphausiacés et Mysidacés y sont moins bien représentés que chez *Capros aper* et chez les Triglidae.

A la station A 179, sur le talus continental occidental de la mer de Barents au large de l'île de l'Ours, ont été pêchés, en même temps que *Macrourus berglax*, des *Raja radiata* qui avaient mangé des Mysidacés, des Euphausiacés, des Natantia, des Gammariens et des poissons (restes de colonnes vertébrales), des flétans noirs *Reinhardtius hippoglossoides* dont les estomacs étaient vides, des *Anarhichas lupus* qui avaient capturé des *Micromesistius poutassou*, et des *Micromesistius poutassou* dont tous les estomacs étaient remplis d'Euphausiacés. Les Euphausiacés manquent totalement chez *Macrourus berglax* (comme chez *Macrourus holotrachys*) et les Mysidacés également.

c) Enfin l'utilisation de l'indice de sélectivité relative permet d'apprécier, par rapport au régime alimentaire moyen des Macrouridae, le choix de tel ou tel groupe proie par les différentes espèces (tabl. 19).

La préférence pour les zooplanctontes, en particulier pour les Copépodes, apparaît clairement pour *Hymenocephalus italicus* et *Trachyrhynchus trachyrhynchus*; l'indice de sélectivité relative des Copépodes, sauf chez *Nezumia sclerorhynchus*, est toujours négatif chez les autres espèces. Les Céphalopodes et poissons sont sélectivement choisis par les deux espèces prédatrices *Trachyrhynchus trachyrhynchus* et *Ventriofossa occidentalis* et ils ont des indices du même ordre de grandeur et particulièrement élevés. *Ventriofossa occidentalis* et *Macrourus berglax* capturent préférentiellement, par rapport aux autres espèces, les Natantia. Ce n'est que chez les Macrouridae à alimentation benthique, *Ccelorhynchus coelorhynchus*, *Macrourus berglax* et *Macrourus holotrachys* que les Amphipodes, pourtant régulièrement présents, font l'objet d'un choix. La place particulière occupée par les Mysidacés pour *Nezumia aequalis* et *Macrourus holotrachys* apparaît nettement, ainsi que celle des Reptantia pour *Ventriofossa occidentalis*.

	<i>Trachy.</i> <i>trachy.</i>	<i>Hym.</i> <i>ital.</i>	<i>Nez.</i> <i>aeq.</i>	<i>Nez.</i> <i>sclero.</i>	<i>Vent.</i> <i>occid.</i>	<i>Coelo.</i> <i>coelo.</i>	<i>Macr.</i> <i>berglax</i>	<i>Macr.</i> <i>holo.</i>
Polychètes	- 0,60	—	- 0,24	- 0,04	- 0,37	+ 0,40	- 0,01	- 0,56
Gastéropodes	+ 0,33	—	—	+ 0,03	—	+ 0,42	—	—
Lamellibranches	—	—	—	+ 0,37	—	—	+ 0,67	—
Céphalopodes	+ 0,68	—	—	- 0,82	+ 0,77	- 0,20	—	- 0,27
Ostracodes	—	0,59	+ 0,77	+ 0,20	0	- 0,33	—	—
Copépodes	+ 0,28	+ 0,38	- 0,36	+ 0,26	- 0,83	- 0,63	—	- 0,81
Amphipodes	—	- 0,78	+ 0,09	- 0,32	- 0,07	+ 0,31	+ 0,23	0,23
Isopodes	—	—	+ 0,24	0,05	- 0,28	0,11	+ 0,55	- 0,79
Tanaïdacés	—	—	—	+ 0,53	—	—	—	—
Cumacés	—	- 0,28	- 0,24	+ 0,21	+ 0,43	- 0,09	- 0,45	- 0,63
Mysidacés	+ 0,24	—	+ 0,60	- 0,48	+ 0,08	- 0,96	—	0,68
Euphausiacés	—	+ 0,53	—	- 0,83	0,55	+ 0,39	—	—
Natantia	+ 0,13	- 0,53	- 0,71	- 0,62	+ 0,69	+ 0,01	+ 0,52	0,69
Reptantia	—	—	- 0,13	- 0,83	+ 0,79	+ 0,22	—	—
Echinodermes	—	—	—	- 0,24	—	—	+ 0,86	—
Poissons	+ 0,72	- 0,64	—	- 0,84	+ 0,71	- 0,35	- 0,38	+ 0,14

TABLEAU 19

Dans l'ensemble, l'indice de sélectivité relative souligne donc les caractéristiques propres à chaque régime alimentaire et permet de les opposer les uns aux autres en mettant en valeur le choix d'animaux planctoniques pour certaines espèces, nectoniques ou benthiques pour d'autres.

3° Les types écologiques d'alimentation des Macrouridae (fig. 13).

RAUTHER (1940) a classé les poissons en carnivores, herbivores iliophages et omnivores, et subdivisé les carnivores en mangeurs de petits animaux et mangeurs de grands animaux ou véritables prédateurs; AL-HUSSAINI (1947) en mangeurs de plancton, carnivores, omnivores, herbivores, les seconds étant de trois types :

- a) les poissons carnivores qui choisissent leurs proies, avec les mangeurs de Mollusques, de poissons et de Crustacés ;
- b) les poissons qui mangent plusieurs groupes, avec les mangeurs de sable et les « autres » de Poissons et de Crustacés ;
- c) les omnivores, avec les détritivores et les corallivores.

BERTIN (1958) ne fait la séparation qu'entre mangeurs de plancton, prédateurs de pleine eau se nourrissant de crustacés, de mollusques ou de poissons, mangeurs de madrépores, fouilleurs

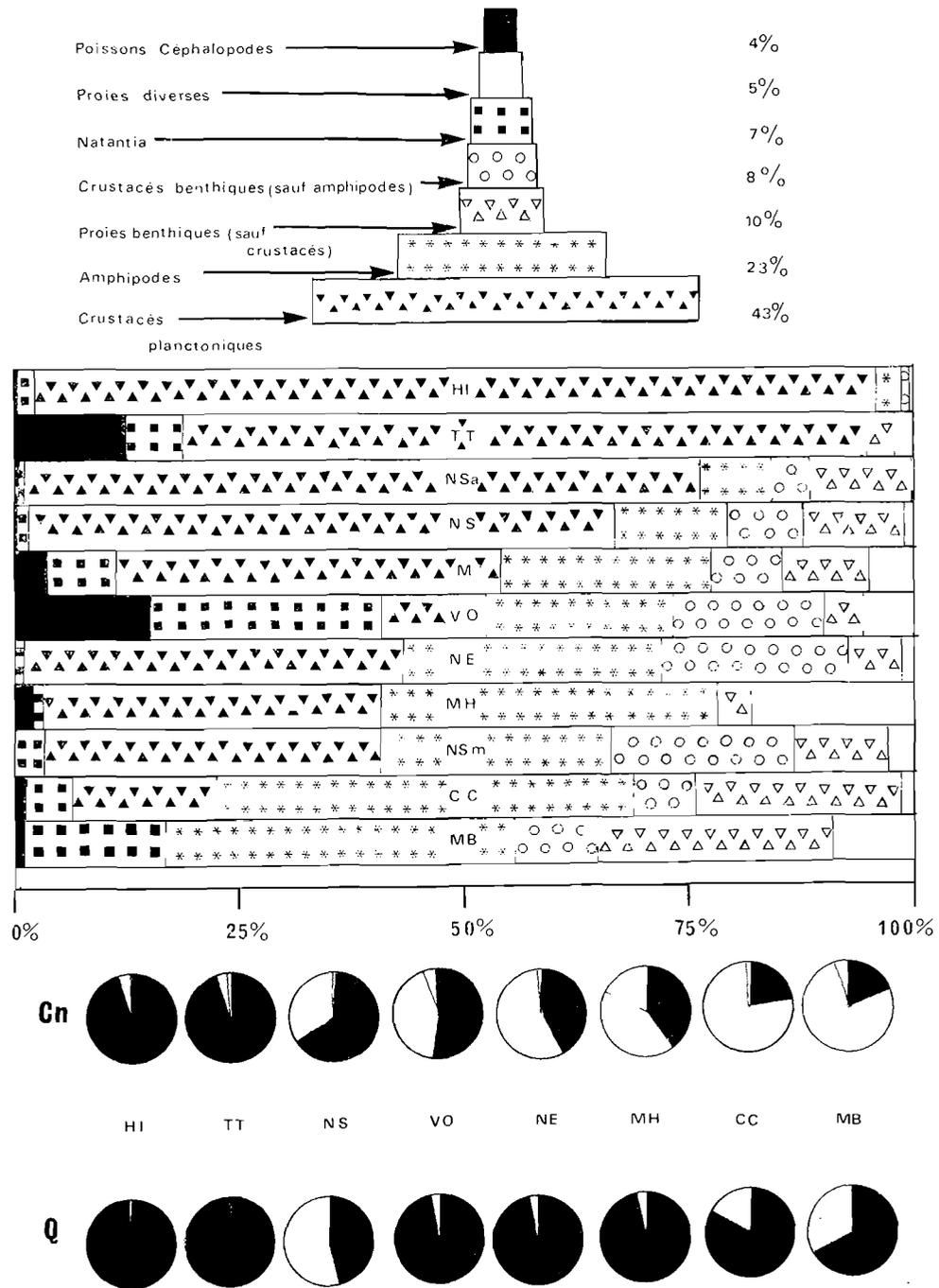


FIG. 13. — Types écologiques d'alimentation; en haut: part des différents groupes proies dans l'alimentation de chaque espèce; au milieu: utilisation des différents groupes proies, exprimée en pourcentage en nombre (Cn), dans le cas d'un régime alimentaire moyen; en bas: part des proies pélagiques (noir), benthiques (tramé), pélagiques ou benthiques (blanc), exprimée en pourcentage en nombre (Cn) pour les cercles de la ligne supérieure, en coefficient alimentaire (Q) pour les cercles de la ligne inférieure; abréviations: HI: *Hymenocephalus italicus*; TT: *Trachyrhynchus trachyrhynchus*; NSa: *Nezumia sclerorhynchus* atlantiques; NSm: *Nezumia sclerorhynchus* méditerranéens; NS: *Nezumia sclerorhynchus* (ensemble des individus); VO: *Ventrifossa occidentalis*; NE: *Nezumia aequalis*; MH: *Macrourus holotrachys*; CC: *Coelorhynchus coelorhynchus*; MB: *Macrourus berglax*.

de vase et herbivores. NIKOLSKY (1963) ne propose que trois catégories : herbivores et détritivores ; carnivores sur Invertébrés ; prédateurs qui mangent des poissons, mais il souligne qu'une telle division est très subjective car la majorité des poissons mangent différents types de proies, et que les carnivores peuvent souvent se comporter en prédateurs et inversement ; il précise donc et répartit les poissons en euryphages qui mangent des proies variées, sténophages qui se contentent de quelques types de proies et monophages qui n'ont qu'un type de proies. Pour RANDALL (1967), il y a les mangeurs de végétaux et de détritus, les zooplanctonophages, les mangeurs d'animaux sessiles, les mangeurs d'Invertébrés à carapace, les carnivores en général, les piscivores, les ectoparasites. VIVIEN (1972) étudiant l'ichtyofaune des récifs coralliens, si elle ne distingue dans un premier temps que herbivores, omnivores et carnivores, elle les subdivise ensuite en faisant intervenir le comportement du poisson, la qualité des proies, l'éthologie du poisson et des proies, ce qui, par coupures successives, lui permet de faire rentrer toutes les espèces envisagées dans la classification au risque cependant d'en faire perdre les grandes lignes. Ceci pose d'ailleurs le problème des limites d'une classification et du but qui lui est fixé. C'est aussi le cas de celle qu'offre VEGAS-VELEZ (1972) ; elle ne comporte pas moins de 24 catégories de régimes alimentaires (auxquels il envisage d'ailleurs la possibilité d'en ajouter d'autres) et, bien qu'elle se veuille générale et synthétique, il est pratiquement impossible d'y trouver la (ou les) place(s) des Macrouridae.

	Cn (en %)		Q (en %)	
	Pél.	Benth.	Pél.	Benth.
<i>Trachyrhynchus trachyrhynchus</i>	94,5	3,1	99,9	0,1
<i>Hymenocephalus italicus</i>	94,9	4,3	99,6	0,4
<i>Nezumia aequalis</i>	43,0	55,3	96,6	3,4
<i>Nezumia sclerorhynchus</i>	66,4	32,3	45,8	54,2
<i>Ventri fossa occidentalis</i>	52,4	41,8	96,7	3,3
<i>Coelorhynchus coelorhynchus</i>	22,2	76,5	83,2	16,8
<i>Macrourus berglax</i>	19,1	76,1	62,2	31,8
<i>Macrourus holotrachys</i>	41,0	41,0	98,5	1,5

TABLEAU 20

SORBE (1972) a le mérite de proposer pour les poissons carnivores une simple division en sténophages à régimes très spécialisés (planctonophages, ichtyophages, conchyliophages), et euryphages à régime composé de 10 à 20 groupes zoologiques où dominent les crustacés. On peut également ne reconnaître parmi les animaux nectoniques que trois catégories : planctivores, prédateurs et benthivores.

Nous avons déjà indiqué que les Macrouridae étaient des poissons carnivores euryphages (selon la classification de SORBE).

Lors de l'étude par espèce, il est bien apparu qu'ils n'avaient pas tous la même alimentation, aussi en utilisant comme critères les relations trophiques des espèces avec le milieu, nous allons pouvoir définir, parmi ces régimes alimentaires, trois types écologiques distincts.

Alors que nous avons placé jusqu'ici un certain nombre de groupes de proies (Amphipodes, Isopodes, ...) parmi les animaux pélagiques ou benthiques, nous allons considérer désormais, ce qui est plus conforme à la réalité malgré quelques exceptions, que sont pélagiques les Céphalopodes, Natantia et Poissons, les Copépodes, Mysidacés et Euphausiacés, et que sont benthiques les Ostracodes, Amphipodes, Isopodes, Tanaidacés, Cumacés et Reptantia, les Polychètes, Gastéropodes, Lamellibranches et Echinodermes. Nous avons alors précisément pour chaque espèce la part de son alimentation qui provient du pélagos et du benthos, comme le montre le tableau 20 (où les coefficients alimentaires pélagiques sont sous-estimés par l'absence d'évaluation pour les Céphalopodes).

A partir de ces valeurs qui permettent d'apprécier les rôles comparés du benthos et du pélagos, nous pouvons définir les types écologiques d'alimentation suivant :

a) pourcentage des proies pélagiques supérieur à 70 % : type pélagique avec une espèce planctonophage, *Hymenocephalus italicus*, et une espèce prédatrice, *Trachyrhynchus trachyrhynchus* ;

b) pourcentage des proies pélagiques compris entre 30 et 70 % : type mixte ou benthopélagique avec une espèce prédatrice, *Ventrifossa occidentalis*, et trois espèces microphages, *Nezumia sclerorhynchus*, *Nezumia aequalis* et *Macrourus holotrachys* ;

c) pourcentage des proies pélagiques inférieur à 30 % : type benthique avec l'espèce microphage *Coelorhynchus coelorhynchus* et l'espèce à tendance prédatrice *Macrourus berglax*.

Bien que l'environnement faunistique de chaque espèce puisse, comme on l'a vu, faire subir des modifications à l'alimentation, celle-ci ne varie qu'entre des limites précises, correspondant à ces différents types écologiques.

Ces trois types, qui découlent de la sélection de la nourriture par chaque espèce, apparaissent notamment lors de l'examen de l'indice de sélectivité relative. En effet, ont des indices positifs et élevés pour les animaux du plancton, les espèces du premier type, pour les animaux du necton, les prédateurs (avec l'opposition entre *V. occidentalis* et *T. trachyrhynchus*) ; pour les espèces microphages à régime benthopélagique ou benthique, les indices ne sont jamais très élevés en général, car ces animaux capturent beaucoup de groupes proies.

En regardant de façon plus précise les régimes alimentaires, nous constatons que le type pélagique est fondamentalement planctonophage (ou planctivore) puisque les Crustacés du plancton (Copépodes, Mysidacés, Euphausiacés) regroupent le plus grand nombre de proies : 93,2 % chez *Hymenocephalus italicus* et 75,8 % chez *Trachyrhynchus trachyrhynchus*. *H. italicus* est un planctonophage strict et *T. trachyrhynchus* un prédateur qui complète sa nourriture en chassant activement les Natantia, Céphalopodes et Poissons qui lui fournissent l'essentiel de son alimentation.

Au sein du type mixte l'opposition est nette entre *Ventrifossa occidentalis*, autre prédateur actif chez qui l'ensemble Natantia-Céphalopodes-Poissons atteint 40,9 % des proies, et les deux *Nezumia* et *Macrourus holotrachys* qui mangent du plancton et de petits animaux vivant à la surface du sédiment et, peut-être, dans les premiers centimètres superficiels. Les zooplanktontes réunissent 65,1 % des proies chez *Nezumia sclerorhynchus*, 42,1 % chez *Nezumia aequalis* et 36,7 % chez *Macrourus holotrachys*.

Enfin, dans le type benthique, la part pélagique n'est faite que d'animaux du plancton pour *Coelorhynchus coelorhynchus* (Cn = 16 %) et de Décapodes Natantia pour *Macrourus berglax* (Cn = 15,5 %).

Si l'on se place du point de vue de l'apport alimentaire effectif des deux domaines pélagique et benthique, en envisageant les coefficients alimentaires, les choses se présentent autrement, car les animaux du necton sont, en règle générale, plus grands que ceux du benthos. Le rôle tenu par les animaux pélagiques est, en conséquence, prépondérant dans l'alimentation des huit espèces envisagées. Le pélagos est la source de nourriture de base des Macrouridae, mais non la seule.

4° Comparaison entre l'alimentation des Macrouridae étudiés et celle d'autres poissons.

a) Comparaison avec d'autres espèces de Macrouridae.

Coryphaenoides rupestris est le seul Macrouridae dont l'alimentation était bien connue jusqu'ici. FRIEB, EKSTRÖM et SUNDEVALL (1895) estimaient que les Crustacés composaient l'essentiel de sa nourriture, des Hypériens et crevettes ayant été trouvés dans des contenus stomacaux. COLLETT (1903), au moyen de lignes mouillées sur des fonds de 200 m dans des fjords norvégiens, a capturé ce Macrouridae et observé de grandes crevettes dans les tubes digestifs. ANDRIYASHEV (1964), reprenant les travaux de CRIEG (1898) et de COLLETT (1903), indique que la nourriture de *C. rupestris* est constituée principalement de *Pandalus borealis* et aussi de *Pandalus annulicornis*, *P. propinquus*, *Pasiphae*, *Hemimysis abyssicola*, *Themisto* et « autres ». Selon PODRAZHANSKAYA (1967), durant l'été au large de l'Islande, les crevettes *Pasiphaea* semblent être l'aliment principal des *C. rupestris* (40 à 170 cm), les Euphausiacés, les *Themisto* étant moins nombreux ; les autres constituants de l'alimentation sont beaucoup plus rares (poissons, *Calanus spp.*, Céphalopodes, *Limacina*, *Ctenophora*). Les travaux ultérieurs (PECHENIK et TROYANOVSKII, 1969 ; KONSTANTINOV et PODRAZHANSKAYA, 1972 ; JOENSEN et VEDEL TANING, 1970 ; NOBLE, ORIAS et ROSELLA, 1972)

confirment ce régime alimentaire à base presque exclusive d'Invertébrés (crevettes, Amphipodes, Cumacés, en moindre quantité des Céphalopodes et des Poissons, PECHENIK et TROYANOVSKII, 1969) ⁽¹⁾.

OKAMURA (1970 a, b) a décrit l'alimentation de 25 espèces et 12 genres de Macrouridae des mers du Japon, mais malheureusement en n'ayant examiné que quelques estomacs pour chaque espèce, sauf pour trois d'entre elles : *Hymenocephalus striatissimus* (20 exemplaires), *Coelorhynchus multispinulosus* (24 exemplaires) et *Coelorhynchus hubbsi* (21 exemplaires). Ses résultats donnent une image de la nourriture de la famille qui diffère par plusieurs points de celle que nous venons de voir : 1) présence régulière de vase dans les estomacs (24 espèces) bien qu'en quantité infinitésimale ; 2) absence absolue d'Amphipodes et de Copépodes, ce qui est très étonnant ; 3) présence quasi constante d'Euphausiacés, constituant souvent une proportion notable des proies, voire la totalité ; 4) importance moindre des Polychètes ; 5) nombre restreint de groupes proies ; 6) faible participation du benthos (surtout représenté par les Polychètes). OKAMURA considère que l'ensemble Euphausiacés-Polychètes-Crevettes-Poissons, qu'il estime à 86 % des proies, est la nourriture essentielle des Macrouridae, et que les autres proies, sauf peut-être les Céphalopodes pour quelques espèces, sont purement accidentelles (crabes, Isopodes, Squilles, Polychètes).

En utilisant les données existant dans la littérature, nous pouvons essayer de faire le point sur l'alimentation des différents genres et espèces de la famille des Macrouridae.

Le genre *Bathygadus* semble être planctonophage, ainsi que nous l'avons constaté pour *B. melanobranchus* et que le pense MARSHALL (1973 b). *B. antrodes* (OKAMURA, 1970 b) se nourrit de petites crevettes et surtout d'Euphausiacés. MARSHALL (1973 b) et OKAMURA (1970 b) indiquent une alimentation analogue pour le genre voisin *Gadomus* : fragments de Copépodes, de petits Décapodes dans l'intestin de deux *G. longifilis* et un *G. dispar* (MARSHALL, 1973 b) ; Euphausiacés et crevettes chez *Gadomus colletti* (OKAMURA, 1970 b).

Hymenocephalus, genre de petite taille, est également planctonophage, et nous avons vu que l'espèce très répandue *H. italicus* mange essentiellement des Copépodes et des Euphausiacés. Pour OKAMURA (1970 b), la seule espèce dont il ait pu réellement étudier l'alimentation, *H. striatissimus*, ne se nourrit que de poissons et d'Euphausiacés, et l'espèce *H. lethonemus* d'Euphausiacés.

Nezumia condylura, dont quelques estomacs ont été examinés par OKAMURA (1970 b), capturerait surtout des Euphausiacés (48 %) et des Polychètes (45 %) et s'y ajouteraient des crevettes (7 %).

Les deux genres voisins, *Malacocephalus* et *Ventrifossa*, sont des prédateurs actifs comme *V. occidentalis* ⁽²⁾. Dans les contenus stomacaux de *M. hawaiiensis*, *V. atherodon* et *V. ctenomelas*, GILBERT (1905) signale des débris de calmars et de crevettes. *M. laevis* se nourrit de *Cirolana borealis*, *Nephrops*, *Pasiphae*, *Pandalus*, Crangonidae, Amphipodes, *Geryon* et *Gonoplax* (HICKLING, 1925), de calmars et d'Euphausiacés (OKAMURA, 1970 b), et, chez un exemplaire de 45 cm, KOEFOED (1927) a signalé un *Chlorotocus* (de 10 cm), quelques Schizopodes de 5 cm, de nombreux Isopodes et Copépodes. *V. garmani* et *V. misakis* mangeraient des Euphausiacés, crevettes et Isopodes (OKAMURA, 1970 b). Chez *Coelorhynchus macrochir*, on a trouvé des Myctophidae, Euphausiacés et crevettes (MARSHALL, 1973). *Coelorhynchus occa* semble capturer principalement des petits poissons (Myctophidae) et des Crustacés benthiques (Pagures et autres Décapodes) (MARSHALL, 1973 b) ; KOEFOED (1927) a trouvé un fragment d'Ascidie, une *Sergestes*, un Ostracode et des débris de Copépodes. RATRAY (1947) estime que *Coelorhynchus fasciatus* vit près ou sur le fond, car il a trouvé comme nourriture de l'espèce de nombreux Polychètes, des Squilles, des Crabes, des Pagures, des Crevettes, de nombreux Mysidacés, de nombreux Copépodes (Calanidae), des débris de Céphalopodes et des poissons (*Paracallionymus*, *Maurolicus*, *Myctophum*, ...) ; DAVIES (1949) confirme ce régime alimentaire. Un Myctophidae a été signalé chez *C. quincunciatus* (GILBERT et HUBBS, 1920) et des Calmars et poissons chez *C. smithi* et *C. asteroides* (OKAMURA, 1963). L'importance que paraissent avoir les poissons bathypélagiques dans l'alimentation de ce genre, supérieure à ce que nous avons constaté chez *C. coelorhynchus*, espèce nettement benth-

(1) GEISTDOERFER (P.), 1979. — Alimentation du grenadier *Coryphaenoides rupestris* dans l'Atlantique nord-est. — *Cons. int. Explor. Mer*, CM, 1979/G : 31.

(2) GEISTDOERFER (P.), 1977. — Etude biomécanique du mouvement de fermeture des mâchoires chez *Ventrifossa occidentalis* et *Coelorhynchus coelorhynchus* (Macrouridae, Gadiformes). — *Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 481, Zoologie 338 : 993-1020.

phage, semble être confirmée par OKAMURA (1970 b) sur 10 espèces du Japon, mais en n'ayant fait un nombre d'observations suffisant que pour deux d'entre elles (*C. multispinulosus* et *C. hubbsi*) : *C. kishinoeyi*, *C. jordani*, *C. multispinulosus*, *C. kamoharai*, *C. hubbsi*, *C. longissimus*, *C. smithi*, *C. anatirostris*, *C. japonicus*, *C. tokiensis*. Toutes ces espèces se nourrissent d'Euphausiacés et de Polychètes, 5 d'entre elles de poissons, certaines également de crevettes, d'Isopodes et de Squilles, mis à part *C. kishinoeyi* qui avait dans son tube digestif surtout des Polychètes. 5 de ces espèces ont plus de 70 % d'animaux pélagiques dans leur alimentation, 9 plus de 40 %. Les *Coelorhynchus* japonais utiliseraient donc plus le pélagos que le benthos à la différence de *C. coelorhynchus*, ce qui est dû à l'absence d'Amphipodes et au rôle des Euphausiacés.

Alors que *Coryphaenoides pectoralis* (OKAMURA, 1970, sur 4 exemplaires) paraît avoir un régime pélagique comme *C. rupestris* et aussi *C. acrolepis* (OKAMURA, 1970 a), au contraire *C. zaniophorus*, on l'a vu, est benthophage, de même que les deux espèces japonaises *C. marginatus* et *C. nasutus* qui capturent surtout des Polychètes mais aussi des Calmars, des Euphausiacés, des Crevettes, des Isopodes. Enfin MARSHALL (1973 b) estime que *C. macrocephalus* doit être, étant données sa morphologie et sa forte dentition, un prédateur, ce qui est confirmé par les nombreux becs de Calmars trouvés dans l'estomac d'un individu.

MARSHALL (1973 b) signale des débris de poissons dans des estomacs de *Trachonurus sulcatus*, de *Sphagemacrurus grenadae*, d'*Odontomacrus murrayi*, de Copépodes et de poissons chez *Cetonurus globiceps*, de Copépodes, d'Amphipodes, d'Isopodes, de Tanaïdacs, de Polychètes chez deux *Echinomacrus mollis*.

b) Comparaison avec d'autres familles profondes.

Parmi les autres familles bathybenthiques, celle des Eretmophoridae semble, comme les Macrouridae, dépendre des animaux qui vivent sur et à proximité du fond, notamment des Crustacés et Polychètes. TEMPLEMAN (1970) a fait la liste des proies contenues dans 13 estomacs de *Lepidion eques* de l'Atlantique nord-ouest : 94,3 % étaient des crustacés (Copépodes, Mysidacés, Cumacés, Isopodes, Amphipodes, Euphausiacés, Natantia), 4,8 % des Polychètes, quelques débris de Céphalopodes. Les espèces *Lepidion lepidion* de Méditerranée et *Lepidion guentheri* de la région de Madère ont une nourriture du même type.

Il en est de même, avec une proportion plus grande de poissons, de l'alimentation du Gadidae *Micromesistius poutassou* étudié par le soviétique ZILANOV (1966-1968) et par TOURNIER (1968) en Méditerranée : Euphausiacés, Hypériens, Natantia, *Cyclothone*, *Paralepis*, *Myctophum*, larves de *Gadiculus argenteus*, de *Coelorhynchus*, de *Trachypterus*, des Céphalopodes, des Polychètes, des Ophiures.

Le régime alimentaire des autres familles profondes reste pratiquement inconnu, cependant celui de *Benthocometes robustus* (Brotulidae) est connu grâce au travail de BOUGIS et RUIVO (1954) qui ont étudié des exemplaires méditerranéens pêchés entre 330 et 500 m. Cette espèce, qui a un tube digestif caractéristique d'un poisson mangeur de la microfaune des sédiments, se nourrit principalement de Crustacés, d'Ostracodes notamment, et semble plus inféodée au fond que les Macrouridae.

Le régime planctonophage de *Hymenocephalus italicus* évoque celui des poissons planctonophages méso et bathypélagiques ; ceux-ci qui, ainsi que l'écrit MAURIN (1966), « du fait de leur taille réduite, ne peuvent consommer des proies nectoniques, se nourrissent de plancton, seul élément nutritif qui soit à leur portée », avec une dominance des Copépodes et des Euphausiacés. La biologie alimentaire des Myctophidae, proies des Macrouridae, est la mieux connue. COLLARD (1970), étudiant 42 espèces de poissons mésopélagiques du Pacifique oriental, dont 18 Myctophidae, indique que 95 % des proies sont des Crustacés, surtout Copépodes et Euphausiacés. Pour cet auteur, les poissons ne sélectionnent pas leurs proies ; la préférence apparente pour telle ou telle proie ne serait que la conséquence de sa dominance dans l'aire d'alimentation, ou bien celle de limites de tailles. ANDERSON (1967) et PAXTON (1967) fournissent des pourcentages de proies analogues à ceux de COLLARD, et le second pense qu'il y a sélection. De même SAMYSHEV et SCHETINKIN (1973) estiment que pour trois espèces de Myctophidae et une de Gonostomatidae du talus continental nord-ouest africain, il y a sélection puisque ne figurent comme aliments que des Euphausiacés (parfois seules, toujours dominantes), des larves de Décapodes Reptantia et, en nombre moindre, des Copépodes, à l'exclusion des autres groupes du

plancton (Chaetognathes, Siphonophores, Tuniciers, ...). Dans la perspective où se placent PAXTON, SAMYSHEV et SCHECHETKIN, on peut également parler de sélection non seulement pour *Hymenocephalus italicus*, mais aussi pour les autres Macrouridae qui capturent des animaux du plancton.

D'autres auteurs confirment le rôle joué par les Copépodes et Euphausiacés dans l'alimentation des espèces de poissons méso et bathypélagiques. Pour certains elle offre une assez grande variété de proies, ce qui est aussi le cas de *Hymenocephalus italicus*. Un Gonostomatidae particulièrement abondant, *Cyclothone*, s'alimente surtout de Copépodes mais aussi d'autres Crustacés, d'Euphausiacés notamment, et de Chaetognathes (GUNTHER et DECKERT, 1952; MARSHALL, 1960; FITCH et LAVENBERG, 1968; LEGAND *et al.*, 1972). L'espèce de profondeur *Cyclothone acclinidens* a une nourriture composée de 10,7 % de Copépodes, 3,6 % de Chaetognathes, 2,4 % d'Ostracodes, 1,2 % d'Amphipodes (DE WITT et CAILLIET, 1972). Le seul poisson rencontré dans l'estomac d'*Hymenocephalus italicus* est précisément un *Cyclothone* et l'on voit que son alimentation ne diffère de celle de son prédateur que parce que lui-même y figure, qu'il ne capture pas d'Euphausiacés, en raison sans doute de sa faible taille, et au contraire qu'il capture des Chaetognathes. Cet exemple souligne la petitesse des proies ingérées par les Macrouridae par rapport à leurs propres dimensions.

Le régime alimentaire des grands prédateurs pélagiques profonds (Stomiatoidei, Alepisauroidei, Lyomeri) n'est en rien comparable à celui d'un quelconque des Macrouridae, puisqu'ils chassent presque exclusivement des animaux du necton, loin du fond, à l'exclusion de toute proie benthique, alors que les Macrouridae vivent près du fond et peu ou prou, mais toujours, selon nous, trouvent sur (ou dans) le sédiment une partie de leurs proies.

c) Comparaison avec des espèces démersales et littorales.

En règle générale on ne trouve pas de poissons démersaux ayant de régime alimentaire analogue à ceux des Macrouridae, c'est-à-dire faisant intervenir dans des proportions importantes à la fois les animaux benthiques et pélagiques. Les types d'alimentation sont moins éclectiques, ce qui peut s'expliquer peut-être par la plus grande richesse des fonds du plateau continental et des eaux superficielles.

De nombreux poissons du plateau continental consomment des stades larvaires planctoniques de crustacés au moment de leur arrivée sur le fond; c'est le cas notamment de *Trachurus trachurus*, *Gadus luscus*, *Trigla obscura*, *Trigla pini*, *Trigla lucerna*, *Cepola rubescens*, *Mullus surmuletus*, *Arnoglossus imperialis*, sur le plateau continental sud-Gascogne (SORBE, 1972). Rien de tel n'a été constaté chez les Macrouridae; les larves doivent d'ailleurs être considérablement moins nombreuses à proximité du fond sur le talus que sur le plateau.

Un des poissons qui a une nourriture proche de celle des Macrouridae, notamment des espèces prédatrices, est, nous l'avons vu, *Gadus morhua* entre 11 et 20 cm. RAE (1966, 1967, 1968) en Atlantique nord et en mer du Nord a décrit la même évolution de l'alimentation pour les grandes Morues que POWLES (1958), ainsi que LEFRANC (1970) dans la Manche orientale et le sud de la mer du Nord.

Le Merlan, prédateur actif, *Merlangius merlangus*, se nourrit également de Poissons, Crustacés, Annélides, Mollusques, parfois d'Echinodermes, tandis que l'Eglefin, *Melanogrammus aeglefinus*, est un poisson benthophage se nourrissant d'Echinodermes, d'Annélides, de Mollusques et de Crustacés (RITCHIE, 1937; JONES, 1954), mais les proportions des différents groupes n'ont pas de rapport avec ce que l'on trouve chez les Macrouridae, et on n'observe pas l'équilibre qui est presque toujours plus ou moins réalisé chez les Macrouridae, entre benthos et pélagos.

Parmi les poissons démersaux, les fouilleurs de sédiment qui se nourrissent de la faune contenue dans les quelques centimètres superficiels du sédiment se distinguent des Macrouridae par l'absence de plancton et necton dans leur alimentation.

Enfin, si l'on envisage les petits poissons de la zone littorale qui vivent dans les conditions écologiques les plus opposées qui soient à celles du talus continental et de la plaine abyssale, il n'y a guère de rapprochement possible avec les Macrouridae. Cependant l'un de ceux étudiés notamment par GIBSON (1968, 1971) à Banyuls et à Roscoff, aussi bien sur la côte catalane que sur celle de Bretagne, a un régime alimentaire qui rappelle celui des Macrouridae, *Gaidropsarus mediterraneus* (Gadidae). Il ne se nourrit que d'animaux vagiles, essentiellement d'Amphipodes et

de Polychètes, et aussi de Gastéropodes, Ostracodes, Isopodes, Mysidacés, Macroures et Brachyoures et, chez les individus roscovites, de poissons et aussi chez quelques-uns d'algues (le Gadidae *Ciliata mustela* de Roscoff a également une nourriture de ce type). On peut aussi signaler le Cottidae *Acanthocottus bubalis* qui vit sur le littoral et qui a une alimentation évoquant celle des Macrouridae : Amphipodes, Crabes, Crevettes, Isopodes, Mysidacés, Polychètes, Téléostéens et, en petit nombre, Mollusques, Copépodes et Pycnogonides (RICE, 1962).

5° Conclusion.

On possède peu de données sur le comportement des poissons bathybenthiques. Celles qui existent résultent d'observations directes ou photographiques faites par des observateurs à partir de bathyscaphes ou par des appareils de prises de vue automatiques (PÉRÈS, 1958 ; MARSHALL et BOURNE, 1964, 1967). Les Macrourinae, poissons benthopélagiques, nagent au-dessus du fond, faiblement inclinés vers celui-ci, ce qui résulte de la forme de leur corps et de celle de leurs nageoires (MARSHALL, 1965). Une telle position selon MARSHALL (1965) ne peut que favoriser la saisie de la nourriture sur le fond et le fouissage. Dans la sous-famille des Bathygadinae, au contraire, le mouvement des nageoires donnerait aux poissons une inclinaison vers le haut, ce qui pourrait être une adaptation à la capture des proies planctoniques. L'existence d'une vessie natatoire bien développée ne peut que faciliter les déplacements verticaux du poisson.

S'il est certain que dans le cas des Bathygadinae l'alimentation semble être effectivement à base de zooplancton, l'affirmation de MARSHALL doit être nuancée pour ce qui est des Macrourinae, car ils associent nourriture d'origine benthique et d'origine planctonique. En outre, des espèces comme *Hymenocephalus italicus*, *Ventrifossa occidentalis*, *Coryphaenoides rupestris*, ont, comme les Bathygadinae, une bouche terminale, et il semble exclu qu'ils puissent fouir le sédiment, ce qui est possible pour les genres dont la bouche est plus ou moins infère comme les *Coelorhynchus*, *Nezumia*, *Macrourus*, ...

Les Macrouridae ont certainement une vision normale car les yeux sont bien développés, voire même volumineux, et les lobes optiques ne sont pas réduits. Ils peuvent donc chasser à vue lorsqu'ils vivent sur le bord supérieur du talus continental et surtout dans le cas de proies lumineuses comme les Myctophidae et de nombreux autres animaux pélagiques comme des Euphausiacés et des Céphalopodes.

La combinaison des bulbes olfactifs bien développés, et des lobes olfactifs aux formes complexes, structures qui existent chez les Macrouridae (OKAMURA, 1966, 1970 b) signifierait, selon UCHIHASHI (1953), que le poisson possède un sens de l'odorat aigu. MARSHALL (1969) indique que la surface olfactive des Macrouridae bathypélagiques, comme *Squalogadus*, est plus réduite que chez les formes benthopélagiques comme *Coelorhynchus*.

Dès 1914, PFÜLLER signalait le développement des canaux sensoriels céphaliques des Macrouridae. MARSHALL (1967) souligne l'importance du système latéral et insiste en particulier sur ceux de la tête ; il écrit : « Macrouridae certainly feed on a wide range of benthic and free swimming organisms. The former organisms may be most readily detected by touch and taste, unless, like crabs, pagurids, etc., they produce respiratory currents and could stimulate the neuromasts. Free swimming organisms, such as euphausiids, decapods, squids and fish should be detected by the head neuromasts at considerable distances ».

TUGE et SHIMAMURA (1958) étudiant l'ensemble canaux céphaliques - nerf V - crêtes cérébelleuses ont montré que les Macrouridae possèdent un sens somatique élevé, tandis que FÄNGE, LARSSON et LIDMAN (1972) ont analysé la composition de l'endolymphe du canal de la ligne latérale de *Coryphaenoides rupestris*. Ces canaux de la ligne latérale sont clos, couverts par la membrane flexible qui empêche l'intrusion de particules sédimentaires ; pour ALEXANDER (1967) il s'agit là d'une adaptation pour des poissons qui fouissent la vase.

Il faut rappeler ici que chez les Macrouridae bathypélagiques (MARSHALL, 1964), la ligne latérale est plus développée que chez les espèces benthopélagiques.

Les organes du goût, superficiels, labiaux et buccaux, de même qu'un barbillon mentonnier riche en bourgeons gustatifs et bien innervé interviennent également dans la recherche de la nourriture.

En conclusion, les Macrouridae sont parfaitement adaptés à la détection des proies vagiles dans et sur le sédiment et dans la couche d'eau épibenthique. Bien que l'on puisse reconnaître des types écologiques d'alimentation nettement distincts les uns des autres, les régimes alimentaires des différentes espèces, toutes carnivores euryphages, présentent un certain nombre de traits communs qui font l'originalité de l'alimentation de cette famille. Ces traits communs ne sont pas retrouvés chez des poissons vivant dans des conditions différentes, notamment sur le plateau continental où les sources de nourriture sont riches et variées.

Fondamentalement, tous les Macrouridae utilisent au mieux la totalité des ressources alimentaires disponibles ; ils sont tous, bien qu'à des degrés variés, benthophages, planctonophages et prédateurs.

IV. Les Macrouridae dans l'océan : chaîne alimentaire profonde et biogéographie.

En 1933, JOUBIN, lors d'une conférence qu'il fit à l'Institut océanographique à Paris, résuma, avec un certain nombre d'inexactitudes, la place des Macrouridae dans la vie des profondeurs des mers :

« Ce sont des poissons adaptés à la vie abyssale ; on les croyait encore très rares, il y a quelques années ; mais maintenant on sait qu'ils abondent sur la pente du plateau continental, d'où ils descendent, en devenant de plus en plus rares, jusqu'à six mille mètres. Ce sont des poissons de taille moyenne, de couleur très foncée, presque noire, qui fouillent la vase avec leur museau en forme de pelle et l'avalent au moyen d'une bouche protractile sans dents. Ces poissons ont des yeux énormes, une longue queue en forme de fouet. C'est un des types les plus caractéristiques de la faune abyssale, se nourrissant de particules végétales et des petites bêtes contenues dans la vase ».

Une des plus remarquables adaptations de ces poissons est certainement leur alimentation qui, au niveau de la famille, permet d'utiliser au mieux les ressources alimentaires disponibles.

Une telle alimentation a, au moins, trois conséquences.

La première est d'ordre technique et nous n'y reviendrons pas. Les Macrouridae, on l'a vu, sont loin d'être inféodés au fond, et ils peuvent s'en éloigner de plusieurs mètres, peut-être de beaucoup plus, aussi pour leur capture, l'engin le plus approprié est-il un chalut à grande ouverture verticale, un chalut semi-pélagique.

La deuxième concerne le niveau où se situent les Macrouridae dans la chaîne alimentaire profonde. Par l'analyse des rapports trophiques entre les groupes proies et entre ceux-ci et les Macrouridae, nous allons voir que ces poissons occupent le sommet de la pyramide alimentaire du talus continental, et de la plaine abyssale, et qu'ils constituent un terme de passage entre, d'une part, le niveau pélagique et le niveau benthique, et, d'autre part, contrairement à la migration nyctémérale qui assure un transfert d'énergie vers les profondeurs, de la chaîne alimentaire profonde vers la chaîne alimentaire du plateau continental. Ce dernier aspect a un intérêt économique puisque les prédateurs des Macrouridae semblent être surtout de grandes espèces pêchées commercialement.

Enfin, l'examen de l'alimentation des différentes espèces de Macrouridae peut constituer une approche à l'étude de leur répartition dans les océans qui, réciproquement, peut nous permettre d'affiner l'analyse de l'adaptation de cette famille à la vie en profondeur.

1° Les Macrouridae dans la chaîne alimentaire profonde.

Les animaux de profondeur se nourrissent d'autres espèces, des débris organiques (en particulier les fèces dont l'importance a été signalée par MOORE, 1958) et des organismes morts provenant des couches d'eau sus-jacentes. La matière organique est continuellement renouvelée en profondeur à partir de la zone euphotique (JORGENSEN, 1966).

L'alimentation des organismes micronectoniques et nectoniques de profondeur est en étroite relation avec la quantité de plancton présente, qui diminue avec la profondeur, mais cette relation ne peut pas être actuellement estimée quantitativement.

Certains représentants du zooplancton et du micronecton peuvent effectuer une migration verticale et assurer ainsi un transfert d'énergie des couches superficielles vers les couches profondes. L'importance de ce transfert actif a été soulignée, en particulier par VINOGRADOV [1962, et dans un ouvrage de synthèse, 1968-(1970)]. En raison de cette migration, il n'est pas indifférent de savoir à quel moment de la journée les chalutages qui ont apporté des Macrouridae ont été effectués. Ceux de la "Thalassa" qui nous ont fourni la plus grande partie des individus étudiés ont tous été faits durant la période d'éclairement.

Pour pouvoir comprendre la situation des Macrouridae benthopélagiques dans la chaîne alimentaire profonde, il est nécessaire tout d'abord de situer le rôle tenu par chaque groupe proie dans l'alimentation de l'ensemble de la famille, et de connaître les sources nutritives des groupes proies.

1. Rôle trophique des différents groupes proies.

Pour préciser le rôle trophique de chaque groupe proie, nous avons utilisé le pourcentage en nombre pour un régime alimentaire moyen déjà défini, et une fréquence cumulée F qui correspond à l'ensemble des observations pour les huit espèces de Macrouridae dont l'alimentation a été étudiée en détail.

a) *Polychètes* (Cn = 9,5 % ; F = 0,39).

Les Polychètes, dont le nombre est sous-estimé, constituent une source appréciable de nourriture pour les Macrouridae ; ils sont un des trois groupes les plus représentés (F > 0,20). Ils sont absents chez le planctonophage *Hymenocephalus italicus*, rares chez *Trachyrhynchus trachyrhynchus* (f = 0,09), fréquents chez les espèces à régime benthopélagique, surtout chez celles à tendance microphage, *Ventrifossa occidentalis* (f = 0,16), *Nezumia aequalis* et *Macrourus holotrachys* (f = 0,33), *Nezumia sclerorhynchus* (f = 0,45), très fréquents chez les deux benthophages *Macrourus berglax* (f = 0,62) et *Coelorhynchus coelorhynchus* (f = 0,93, indice de fréquence le plus élevé de tous les groupes-proies). Les Polychètes sont donc un indicateur révélant la plus ou moins grande benthophagie des espèces.

L'identification des familles de Polychètes est difficile, car, à quelques exceptions près, ils sont toujours tronçonnés, et parfois seules leurs soies signalent leur présence. Ils semblent appartenir tous à des familles errantes ; des Aphroditidae, Nereidae, Nephtyidae, qui ne sont certainement pas les seules familles à être capturées, ont été reconnus.

La présence quasi constante de sédiment dans les tubes digestifs des Polychètes trouvés dans les estomacs indique que l'on a bien affaire à des groupes benthiques, ce qui est, dans une certaine mesure, confirmé par l'absence de Polychètes dans l'alimentation de l'espèce à tendance pélagique *Hymenocephalus italicus*.

S'il n'est pas possible de connaître, en général, la longueur des individus ingérés, leur faible diamètre montre qu'ils sont petits.

Le coefficient alimentaire des Polychètes est souvent relativement important, mais chez *Coelorhynchus coelorhynchus* où ils représentent le groupe proie le plus abondant (Cn = 22,31 %), leur coefficient alimentaire, en raison de la présence des Natantia, n'est que de 21,40, alors qu'il atteint 100,90 chez *Nezumia sclerorhynchus*, car les Natantia ont un coefficient alimentaire faible chez cette dernière espèce. Ce n'est d'ailleurs que pour celle-ci que ce groupe proie constitue une proie préférentielle ; il n'est que proie complémentaire chez *Coelorhynchus coelorhynchus*, *Nezumia aequalis* et *Macrourus berglax*.

L'importance des Polychètes dans l'alimentation des poissons a été soulignée à maintes reprises (FAUVEL, 1923 ; TRÉGOUBOFF et ROSE, 1957 ; SORBE, 1972). SORBE (1972) indique que les Polychètes (sédentaires ou errants représentent « une source de nourriture parfois importante pour des poissons fouisseurs benthiques (Soleidae, *Callionymus lyra*) et nectobenthiques (*Mullus surmuletus* et *Gadus luscus*) ». Au contraire, JONES (1954), étudiant en mer du Nord le merlan, n'en a trouvé que peu dans les estomacs (fréquence moyenne : 9 %) et uniquement chez des individus de tailles inférieures à 40 cm (pour la plupart des espèces errantes). La fréquence cumulée indiquée par SORBE (1972) pour l'ensemble des espèces de poissons demersaux du golfe de Gascogne n'est que de 13,1.

Les Polychètes constituent un terme de passage entre les débris organiques, la faune des

petits organismes du sédiment et les poissons. Il n'est pas exclu que certains Polychètes errants puissent également manger des matières en suspension, ainsi que HARTLEY (1950) l'a observé chez *Nereis diversicolor*.

b) *Gastéropodes* (Cn = 0,39 % ; F = 0,03).

Les Gastéropodes, bien que peu consommés par les Macrouridae, représentent parfois une part importante de la nourriture comme chez certains Nototheniidae (HUREAU, 1970). Absents chez 5 espèces, avec un indice de fréquence cumulé très faible, des pourcentages en nombre toujours inférieurs à 1 % (maximum chez *Coelorhynchus coelorhynchus* : 1 %), des petites tailles (moins de 10 mm), ils ne constituent qu'une proie complémentaire de 2^e ordre et ne jouent qu'un faible rôle dans la nourriture ; nous avons retrouvé à plusieurs reprises dans les contenus intestinaux des coquilles intactes avec, semblait-il, l'animal à l'intérieur.

c) *Lamellibranches* (Cn = 0,72 % ; F = 0,03).

Avec le même indice de fréquence cumulé que les Gastéropodes, les Lamellibranches, qui ne figurent que dans l'alimentation de *Nezumia sclerorhynchus* et de *Macrourus berglax*, ont également une faible valeur alimentaire.

Bien souvent la coquille n'est pas attaquée, ou peu attaquée par les sucs gastriques ; ces animaux passent dans l'intestin et sont rejetés sans avoir contribué à l'alimentation, comme le prouve la présence de très nombreux bivalves, intacts, dans l'intestin de *Nezumia sclerorhynchus* (tabl. 21) ; ceci montre de surcroît que, malgré sa faible contribution à l'alimentation, ce groupe est consommé plus intensément que ne le laisse paraître l'examen des contenus stomacaux.

	Contenu stomacal	Contenu intestinal
1 ^{er} individu	1 Gastéropode (<i>Natice</i>) de 3 mm 8 Lamellibranches (<i>Leda</i>) de 1 à 3 mm	1 Gastéropode de 3,5 mm 44 Lamellibranches de 3,5 mm et de 5 mm Matériel indéterminé
2 ^e individu	1 Polychète 1 Gastéropode de 2 mm 1 Lamellibranche (<i>Leda</i>) de 3 mm 2 Gammariens 1 Isopode du sédiment	39 Lamellibranches, nombreux à avoir la coquille attaquée 1 Gastéropode de 2 mm du matériel indéterminé
3 ^e individu	4 Copépodes 2 Polychètes 1 Ostracode 3 Gammariens 2 Isopodes du sédiment	4 Lamellibranches de 3 à 5 mm du matériel indéterminé 15 Lamellibranches de 2 à 6 mm 4 Gastéropodes de 3 mm du sédiment du matériel indéterminé

TABLEAU 21

Chez *Macrourus berglax*, à plusieurs reprises, bien que le groupe soit absent dans l'estomac, des débris de Lamellibranches ont été observés dans l'intestin, mais il n'a jamais été trouvé de coquille intacte ; cette espèce semble broyer les coquilles avant leur passage dans l'estomac. Tous les Lamellibranches trouvés dans les estomacs sont de petite taille (quelques millimètres).

La plupart des Lamellibranches s'alimentent à partir des matières en suspension dans l'eau et des dépôts de substances organiques dans le sédiment (JORGENSEN, 1966).

d) *Céphalopodes* (Cn = 1,04 % ; F = 0,08).

Les seules traces de Céphalopodes que nous avons trouvées dans les estomacs des Macrouridae sont leurs cristallins et leurs becs cornés.

Ce groupe, bien représenté dans les grandes profondeurs (PÉRÈS et DEVÈZE, 1963), est plus spécialement victime des espèces à tendances prédatrices, qui chassent également les grandes Natantia et les poissons : *Trachyrhynchus trachyrhynchus* (f = 0,21) et *Ventrifossa occidentalis* (f = 0,28). *Nematonurus armatus* (WAITE, 1916) en consomme également.

Chez *Trachyrhynchus trachyrhynchus* et *Ventri fossa occidentalis* il y a, d'une part, un parallélisme net entre la consommation de Poissons et de Céphalopodes, d'autre part, une analogie entre les régimes alimentaires de ces deux Macrouridae (voir tableau ci-dessous).

	Cn		f	
	Céphalopodes	Poissons	Céphalopodes	Poissons
<i>V. occidentalis</i>	8,2	6,7	0,3	0,2
<i>T. trachyrhynchus</i>	5,5	7,0	0,2	0,2

On constate, toutes proportions gardées, une situation de même type chez des Macrouridae moins prédateurs (voir tableau ci-dessous).

	Cn		f	
	Céphalopodes	Poissons	Céphalopodes	Poissons
<i>C. coelorhynchus</i>	5,5	7,0	0,1	0,1
<i>N. sclerorhynchus</i>	0,1	0,1	0,01	0,01
<i>M. holotrachys</i>	0,6	1,5	0,1	0,1

Chez *Trachyrhynchus trachyrhynchus*, *Nezumia sclerorhynchus* (Atlantique), *Coelorhynchus coelorhynchus*, *Macrourus holotrachys*, enfin, il y a également parallélisme entre la consommation de Natantia, de Céphalopodes et de Poissons.

Bien que nous n'ayons pu l'apprécier, les Céphalopodes doivent être de grande valeur alimentaire et constituer une proie principale occasionnelle pour *Ventri fossa occidentalis* et *Trachyrhynchus trachyrhynchus*.

SORBE (1972) signale que pour les poissons du plateau continental les Céphalopodes sont surtout une proie d'espèces ichthyophages (*Merluccius merluccius*, par exemple) et, pour une moindre part, de petits carnivores euryphages (*Trachinus draco* ou *Arnoglossus imperialis*). CLARKE et MERRET (1972) ont trouvé dans l'estomac de poissons, de Sélaciens surtout, pêchés à la ligne entre 1 000 et 2 000 m, des débris de Céphalopodes permettant une détermination spécifique.

Les Céphalopodes sont des prédateurs.

e) Ostracodes (Cn = 1,92 % ; F = 0,10).

Les Ostracodes sont benthiques et vivent dans le sédiment ou à sa surface. Bien qu'une famille soit pélagique (Halocryptidae) et que des formes benthiques puissent être pêchées dans le plancton, surtout en profondeur (TRÉGOUBOFF et ROSE, 1957), ils peuvent être considérés dans leur ensemble comme une source de nourriture d'origine benthique, source de nourriture qui est d'ailleurs faible, sauf pour *Nezumia sclerorhynchus* (Cn = 14,9 % ; Q = 7,88).

Absents chez *Trachyrhynchus trachyrhynchus* et chez les deux *Macrourus*, les Ostracodes constituent toujours une proie complémentaire, mais qui est de 1^{er} ordre chez les Macrouridae à régime alimentaire benthique ou benthopélagique (*Coelorhynchus coelorhynchus*, *Nezumia aequalis*, *Nezumia sclerorhynchus* méditerranéen, *N. sclerorhynchus*), alors qu'elle n'est que de 2^e ordre chez *Hymenocephalus italicus* et *Ventri fossa occidentalis* et chez le *Nezumia sclerorhynchus* atlantique dont le régime alimentaire est plus pélagique que celui des individus méditerranéens.

Les Ostracodes se nourrissent de particules organiques en suspension ou en dépôt, de détritus, de microorganismes.

f) Copépodes (Cn = 36,77 % ; F = 0,45).

Ce groupe, un de ceux qui aurait le plus d'espèces profondes (RUSSELL, 1935), est le plus fréquemment représenté dans l'alimentation des Macrouridae, bien qu'il ne figure pas dans celle de *Macrourus berglax*.

Il constitue la nourriture quasi exclusive de *Hymenocephalus italicus* (Cn = 82,5 %) ; est-ce dû à une préférence du poisson pour les Copépodes, ou est-ce un reflet de l'environnement faunistique ? Cette question se pose pour d'autres poissons planctonophages, comme les Myctophidae qui consomment essentiellement des Copépodes et des Euphausiacés, et les réponses qui lui sont données sont diverses (PAXTON, 1967 ; ANDERSON, 1967 ; COLLARD, 1970 ; SAMYSHEV et SCHETINKIN, 1973).

Chez *Trachyrhynchus trachyrhynchus*, bien que regroupant 65,6 % des proies, les Copépodes ne constituent qu'un faible apport alimentaire, et c'est encore plus vrai dans le cas de *Ventrifossa occidentalis*. Ce n'est donc que pour les Macrouridae microphages que les Copépodes n'ont pas une valeur nutritive négligeable ; chez *Nezumia aequalis* et *Nezumia sclerorhynchus* (surtout chez les individus atlantiques), chez *Coelorhynchus coelorhynchus*, ils sont numériquement, sinon pondéralement importants, mais pas chez *Macrourus holotrachys* (Cn = 3,9 %).

Bathygadus melanobranchus, *Coryphaenoides zaniophorus*, *Nematonurus armatus*, *Chalinura mediterranea*, *Lionurus carapinus* (11 Copépodes sur 27 proies) ingèrent également des Copépodes.

Toutes les familles qui ont pu être identifiées sont pélagiques : Calanidae, Aetideidae et, avec le genre *Pleuromamma*, Metridiidae.

La plupart des grands animaux du plancton de profondeur (taille supérieure à 2 mm), notamment les Copépodes, sont, selon CHINDONOVA (1959), des carnivores ; il existe néanmoins des Copépodes herbivores qui effectuent des migrations verticales entre la surface et une profondeur d'environ 1 000 m (CHINDONOVA, 1959 ; WICSTEAD, 1962). GUEREDRAT et FRIESS (1971) ont, dans le Pacifique central équatorial, observé des migrations verticales de Copépodes bathypélagiques de plusieurs centaines de mètres. HARDING (1974) estime que les Copépodes des grandes profondeurs utilisent pour se nourrir, à la fois les détritiques qui viennent des couches susjacentes, notamment les débris d'organismes, les matières organiques sous forme particulaire et dissoute, la flore bactérienne qui se développe sur ces matières organiques, les zooplanctontes qui effectuent une migration verticale ; ces Copépodes profonds peuvent être des filtreurs (JORGENSEN, 1966, pense qu'il n'y a pas de filtreurs stricts) de suspensions, des carnivores ou des omnivores.

g) *Amphipodes* (Cn = 24,22 % ; F = 0,43).

La quasi-totalité des Amphipodes trouvés dans les estomacs des Macrouridae sont des Gammariens benthiques. Chez les poissons dont l'alimentation est à base de plancton (comme *Hymenocephalus italicus*), il ne sont ni fréquents, ni abondants et ne contribuent guère à l'alimentation ; chez *Ventrifossa occidentalis* leur coefficient alimentaire est très faible (Q = 1,65) et ils manquent chez *Trachyrhynchus trachyrhynchus*.

Au contraire, chez les Macrouridae microphages à alimentation benthopélagique ou benthique, ils sont nombreux et fréquents et interviennent, dans ce type d'alimentation microphage (et même chez *Macrourus berglax*), pour une part relativement importante dans la nourriture ; ce sont des proies secondaires fréquentes (*Nezumia sclerorhynchus*, Q = 11,21 — 5,90 chez les atlantiques, 26,24 chez les méditerranéens — ; *Macrourus berglax*, Q = 11,22 ; *Nezumia aequalis*, Q = 27,39 ; *Coelorhynchus coelorhynchus*, Q = 51,40). Ils figurent également dans l'alimentation de *Bathygadus melanobranchus*, de *Coryphaenoides zaniophorus*, de *Nematonurus armatus*, de *Chalinura brevibarbis* et de *Lionurus carapinus*.

On peut considérer les Amphipodes, ainsi que les Polychètes, comme un indicateur de benthophagie. Ce sont des carnivores et des détritivores.

h) *Isopodes* (Cn = 2,54 % ; F = 0,11).

Absents chez les Macrouridae à alimentation pélagique, peu importants chez *Ventrifossa occidentalis* mais aussi chez *Macrourus holotrachys*, ils ont, chez les autres Macrouridae, des indices de fréquence de même ordre de grandeur (0,10 à 0,20) ; ils sont peu abondants (Cn va de 2,8 % chez *Nezumia sclerorhynchus* à 8,8 % chez *Macrourus berglax*), et donc ne contribuent guère à la nourriture.

i) *Tanaïdacés* (Cn = 0,16 % ; F = 0,11).

Ces crustacés benthiques qui vivent dans des terriers ou des tubes ne figurent que dans la nourriture des individus méditerranéens de *Nezumia sclerorhynchus*. Un Tanaïdacé a également été trouvé dans un estomac de *Nematonurus armatus*.

j) *Cumacés* (Cn = 1,34 % ; F = 0,07).

Les Cumacés passent la plus grande partie de leur existence sur le fond, en contact avec le sédiment qu'ils fouillent et dans lequel ils peuvent disparaître presque entièrement (FAGE, 1951) ; selon TRÉGOUBOFF et RCSE (1957), ils peuvent cependant être capturés au voisinage du fond et certaines espèces (FAGE, 1951) ont une phase de vie pélagique, nocturne, durant laquelle ils nagent activement.

Ces petits Crustacés n'interviennent guère dans la nourriture des Macrouridae, bien qu'ils soient régulièrement trouvés dans les contenus stomacaux (avec des indices de fréquence compris entre 0,04 et 0,25). Ce sont les *Nezumia sclerorhynchus* méditerranéens qui en font la plus grande consommation (Cn = 7,7 % et f = 0,25). Tanaidacés et Cumacés, fousseurs les uns comme les autres caractérisent donc les *Nezumia sclerorhynchus* de Méditerranée.

SORBE (1972) signale que les Cumacés sont des proies habituelles des poissons benthiques fousseurs de sédiment, chez qui ils contribuent beaucoup plus à l'alimentation que chez les Macrouridae (*Mullus surmuletus*, f = 0,15 ; Cn = 4,5 % ; *Trigla obscura*, f = 0,14 ; Cn = 2,4 % ; *Pegusa lascaris*, f = 0,46 ; Cn = 4,6 %).

Les Cumacés consomment tous les détritiques organiques et des microorganismes qu'ils trouvent dans la vase.

k) *Mysidacés* (Cn = 6,16 % ; F = 0,11).

Ces petites crevettes, comme beaucoup d'animaux du plancton, nagent en essaims et sont recherchées par de nombreux poissons. Elles ont de nombreux genres profonds et certaines espèces sont largement eurybathes, effectuant une très importante migration verticale journalière ; elles vivent jusqu'à de grandes profondeurs, avec une concentration maximum entre 100 et 400 m.

Leur indice de fréquence cumulé est faible. Elles sont présentes très irrégulièrement dans les contenus stomacaux, non seulement entre les espèces de Macrouridae, mais aussi au sein d'une espèce.

Absentes chez *Hymenocephalus italicus* et chez *Macrourus berglax*, peu abondantes chez *Nezumia sclerorhynchus* et surtout chez *Coelorhynchus coelorhynchus*, elles participent pour une part à la nourriture de *Ventrifossa occidentalis* (Q = 19,76) et de *Trachyrhynchus trachyrhynchus*. Pour deux espèces à régime alimentaire à tendance microphage et benthopélagique, *Nezumia aequalis* et *Macrourus holotrachys*, les Mysidacés représentent une proie principale préférentielle (respectivement Q = 1 884 et 1 811).

Malgré ces deux exceptions, les Mysidacés ne sont pas un élément fondamental de la chaîne alimentaire qui aboutit aux Macrouridae. Une telle situation est très différente de celle qu'a pu observer SORBE (1972) sur le plateau continental du golfe de Gascogne, où les Mysidacés sont le groupe zoologique qui possède la fréquence moyenne la plus élevée, pour un très faible nombre d'individus.

Certains Mysidacés se nourrissent de débris organiques en suspension ou de microorganismes, mais la majorité d'entre eux sont carnivores et capturent des animaux du zooplancton.

l) *Euphausiacés* (Cn = 3,26 % ; F = 0,05).

Ces petits Crustacés pélagiques effectuent des migrations verticales (LACROIX, 1961 ; ROGER, 1974). Avec les Copépodes, ils constituent un des principaux aliments des poissons de profondeurs pélagiques planctonophages, mais ils ne sont jamais très fréquents chez les Macrouridae, sauf précisément chez *Hymenocephalus italicus* où Copépodes et Euphausiacés regroupent 93,2 % des proies ; ils manquent totalement aussi bien chez un poisson à régime alimentaire benthopélagique comme *Nezumia aequalis* que chez un prédateur pélagique comme *Trachyrhynchus trachyrhynchus*.

Les Euphausiacés sont des animaux essentiellement carnassiers (ROGER, 1974) qui ont recours pour se nourrir au zooplancton, mais certaines espèces sont, dans la couche superficielle, également consommatrices de phytoplancton.

m) *Natantia* (Cn = 4,85 % ; F = 0,17).

Seul groupe présent dans la nourriture des 8 espèces de Macrouridae dont l'alimentation a été étudiée de façon détaillée, les Crustacés Décapodes *Natantia* jouent un rôle important dans l'alimentation de cette famille de poissons, bien qu'ils ne soient assez abondants que chez

Macrourus berglax et *Ventri fossa occidentalis*. Ces grandes crevettes se présentent dans les estomacs, l'abdomen replié sous le céphalothorax, la tête vers l'œsophage et occupent généralement l'ensemble œsophage-estomac dilaté. Les carapaces partiellement digérées, les appendices brisés ne permettent pas, en général, d'établir avec certitude l'appartenance systématique des Natantia.

Les Natantia sont d'un très bon apport énergétique même s'ils ne sont pas nombreux dans l'alimentation, car ils sont généralement d'assez grande taille. Ils sont une proie de choix pour les Macrouridae prédateurs (*Trachyrhynchus trachyrhynchus*, $Q = 154$; *Ventri fossa occidentalis*, $Q = 1\ 443$; *Macrourus berglax*, $Q = 945$) et, comme nous l'avons vu lors de l'étude des Céphalopodes, ils en sont assez caractéristiques. Dans le cas d'espèces de Macrouridae microphages à alimentation plus ou moins benthique comme *Coelorhynchus coelorhynchus* ou les *Nezumia sclerorhynchus* méditerranéens, leur prépondérance dans l'alimentation est la conséquence de la petitesse des autres proies chassées par ces poissons. Chez les deux espèces où les Mysidacés tiennent une place dominante, *Nezumia aequalis* et *Macrourus holotrachys*, ils ne contribuent cependant guère à l'alimentation.

Les crevettes profondes sont, soit benthiques, soit pélagiques, mais il y a passage temporaire d'un milieu à l'autre (CROSNIER et FOREST, 1973).

En 1912, HJORT émit l'hypothèse, confirmée depuis, de l'existence d'un cordon de crevettes associé à la "mud-line" de MURRAY (MURRAY et RENARD, 1891; MURRAY, 1895; MURRAY et HJORT, 1912). Ce cordon est unique dans les régions boréo-arctiques où avait travaillé HJORT, mais, en liaison avec la nature des sédiments, quand on passe du nord au sud, il s'enfonce (100 m dans le nord, 500 m au large de la Mauritanie) et se dédouble dans le golfe de Gascogne entre 200-400 m et entre 900-1 000 m [LAGARDÈRE, 1969-(1970); 1971-(1972)] et dans les régions ibéro-marocaine et mauritanienne et en Méditerranée occidentale (MAURIN, 1962 a, b; 1963). Les crevettes de ces cordons peuvent effectuer des mouvements verticaux de plusieurs centaines de mètres qui les rapprochent de la surface — à 100-150 m de profondeur — [MAURIN, 1962; LAGARDÈRE, 1971-(1972)].

La distribution verticale des Macrouridae à tendance prédatrice correspond à celle de ces cordons de grandes crevettes, localisés sur la partie supérieure du talus continental. *Macrourus berglax* boréo-arctique remonte jusqu'à 100 m de profondeur et *Ventri fossa occidentalis* pêché au large des côtes mauritaniennes se tient entre 150 et 600 m.

L'alimentation des crevettes profondes a été bien étudiée [MAURIN et CARRIÈS, 1968; LAGARDÈRE, 1971 (1972), 1973]. Ce sont des animaux carnassiers eurypages qui utilisent largement les ressources du talus continental, d'une façon similaire à celle des Macrouridae: Copépodes, Amphipodes, Isopodes, Mysidacés, Cumacés, Euphausiacés, Reptantia, Echinodermes, Polychètes, Mollusques, Céphalopodes, cadavres de poissons [LAGARDÈRE, 1971-(1972) a trouvé des écailles provenant d'un cadavre de Macrouridae dans des estomacs de *Parapenaeus longirostris*]; les Euphausiacés tiennent une place particulièrement importante dans cette alimentation.

n) *Reptantia* (Cn = 1,07 % ; F = 0,05).

Souvent absents, jamais fréquents, sauf chez *Ventri fossa occidentalis* ($f = 0,24$; Cn = 9,1 % ; $Q = 56,24$), les Crustacés Décapodes *Reptantia* se répartissent en Anomoures et Brachyours.

Chez *Coelorhynchus coelorhynchus*, ce sont surtout des Brachyours dont la largeur du céphalothorax est de 3 à 10 mm et de petits Thalassinides (4 mm); chez les deux *Nezumia*, ce sont également de petits Brachyours. Chez *Ventri fossa occidentalis*, outre quelques petits Brachyours, l'essentiel des *Reptantia* est constitué par des Galathées pouvant atteindre plusieurs centimètres de longueur.

Les *Reptantia* sont détritivores et nécrophages.

o) *Echinodermes* (Cn = 1,01 % ; F = 0,03).

Représentés (à une exception près) uniquement par des Ophiures, ces animaux n'ont qu'une faible valeur énergétique malgré leur poids, car la matière organique n'y entre que pour une part réduite. Peu fréquents, bien qu'ils pullulent sur certains fonds, les Ophiures ne sont caractéristiques du régime alimentaire que de deux Macrouridae: *Nezumia sclerorhynchus* (en Méditerranée et en Atlantique) et surtout *Macrourus berglax*. Chez cette dernière espèce des fragments de bras ont été observés à plusieurs reprises dans l'intestin, alors qu'il n'y avait pas d'Ophiures

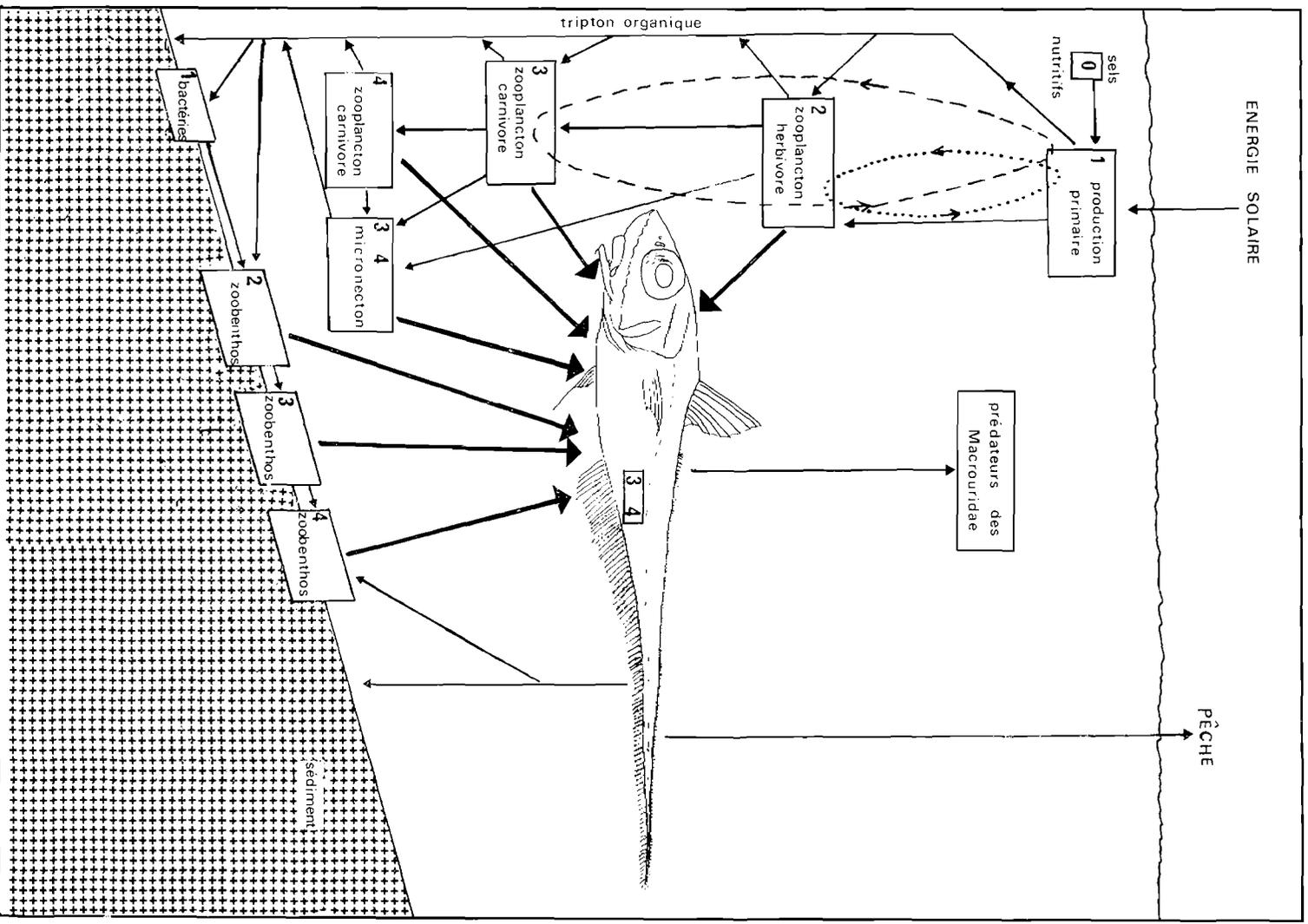


FIG. 14. — Les Macrouridae dans la chaîne alimentaire profonde (les chiffres indiquent les niveaux trophiques).

dans les contenus stomacaux correspondants. Dans l'estomac du poisson, les bras sont toujours brisés et souvent seul le disque, toujours petit, est retrouvé.

Les Ophiures sont des animaux carnivores, mais certains peuvent se nourrir surtout de particules en suspension comme *Ophiotrix fragilis* ou *Ophropholis aculeata* (WINTZELL, 1918; ROUSHDY et HANSEN, 1960).

p) *Téléostéens* (Cn = 1,14 % ; F = 0,07).

De toutes les proies avalées par les Macrouridae, les poissons sont certainement celles qui ont la plus grande valeur alimentaire. HERTLING (1938) étudiant l'alimentation du merlan, en mer du Nord, a calculé qu'à poids égal la valeur énergétique des Poissons est environ égale à deux fois celle des Crustacés.

Le rôle joué dans l'alimentation des espèces à tendances prédatrices par les poissons et le lien existant entre les trois groupes proies, Céphalopodes, Natantia et poissons, ont déjà été signalés lors de l'étude du premier de ceux-ci. Les poissons ne contribuent guère à la nourriture des espèces microphages, mal armées pour les capturer, et peuvent même être absents de leur nourriture.

Les poissons capturés appartiennent aux familles bathypélagiques, en particulier aux Myctophidae (*Notoscopelus*, *Myctophum*...) et aux Gonostomatidae (*Cyclothone*, *Maurolicus*...), qui sont planctonophages, et aussi à des familles du plateau continental qui descendent sur la partie supérieure du talus comme *Synagrops microlepis* (planctonophage et prédateur) et *Capros aper* (planctonophage).

2. La chaîne alimentaire profonde (fig. 14).

On peut, au sein de la production secondaire, définir avec BOUGIS (1974) différents niveaux de production, « niveau 2 pour les herbivores, niveau 3 pour les carnivores, niveau 4 pour les carnivores prédateurs de carnivores, le niveau 1 étant réservé, pour éviter toute équivoque, à la production primaire (dans ces conditions, le niveau 0 représente les éléments précurseurs de la matière organique, encore à l'état minéral) ». Nous pouvons ainsi préciser le (ou les) niveau de production où se situent les Macrouridae.

La nourriture micronectonique est constituée de Céphalopodes (niveaux 3 et 4), de Natantia (niveaux 3 et 4 et détritivores), de Poissons bathypélagiques essentiellement planctonophages (niveaux 3 et 4) ; les Macrouridae se placent donc toujours au niveau 4.

La nourriture planctonique est constituée d'animaux du zooplancton, parfois herbivores (niveau 2), généralement carnivores (niveaux 3 et 4), et filtreurs de matières en suspension.

Les proies benthiques, épigées ou endogées, ces dernières pouvant d'ailleurs être capturées lorsqu'elles quittent temporairement le sédiment sans que les poissons aient à le fouir, peuvent être, soit des filtreurs de matières organiques en suspension, ce qui correspond parfois au niveau 2, soit des mangeurs du film organique superficiel du sédiment, soit des mangeurs de la micro-faune psammique, soit des carnivores se nourrissant aux dépens des groupes précédents ; souvent ces animaux sont également nécrophages.

Les bactéries autotrophes qui vivent sur les substances organiques en dépôt ou en suspension correspondent à une production primaire profonde utilisable par les animaux benthiques et planctoniques.

Les Macrouridae se situent donc au sommet de la chaîne alimentaire, sur le talus continental et sur la plaine abyssale, mais leur prédation s'exerce à différents niveaux de cette chaîne alimentaire avec une intensité variable, fonction du type du régime alimentaire ; les prédateurs vivent essentiellement aux dépens du niveau 4 pélagiques, les microphages pélagiques, aux dépens des niveaux 2 et surtout 3 et 4 pélagiques, les microphages benthiques ou benthopélagiques, aux dépens des niveaux 2 et surtout 3 et 4 pélagiques et benthiques.

Les Macrouridae, dans leur ensemble, constituent donc une famille qui utilise au mieux le potentiel alimentaire des zones profondes dont ils sont, avec les Sélaciens, les plus grands habitants.

Rappelons que des substances en solution dans l'eau peuvent être absorbées au niveau

branchial (LOVE, 1970), comme c'est le cas, par exemple, du glucose chez *Salvelinus fontinalis* (PHILLIPS *et al.*, 1953).

Les Macrouridae ne semblent pas devoir être victimes des autres Poissons bathyaux et abyssaux (sauf peut-être des Sélaciens). Pour ce que l'on sait, les Téléostéens de profondeur semblent être le plus souvent euryphages et microphages, comme *Benthocometes robustus* (BOUGIS et RUIVO, 1954), *Lepidion eques* (TEMPLEMAN, 1970), *Bathypterois longipes* (MARSHALL, 1971)... Les plus grands de ces téléostéens ont généralement des tailles du même ordre de grandeur que les Macrouridae, ou sont plus petits.

Les Macrouridae doivent surtout être la proie des grands Gadidae qui font des incursions temporaires sur le haut du talus continental. FRIEB *et al.* (1895) signale qu'un *Coelorhynchus coelorhynchus* a été trouvé dans l'estomac d'une morue; RATTRAY (1947) étudiant l'alimentation du merlu du Cap (*Merluccius capensis*) a constaté que *Coelorhynchus coelorhynchus* figure peu mais régulièrement (avec des Myctophidae, des Gonostomatidae, des Céphalopodes...) dans les contenus stomacaux lorsque le merlu était pêché entre 300 et 400 m, ce qui confirme, en partie, l'observation de GILCHRIST (1922); celui-ci remarquant que le merlu du Cap était trouvé fréquemment vers 600 m, voire 1 000 m, écrit en effet: « Its presence in deeper water is explained by the fact that it seems to feed almost exclusively on *Macrurus fasciatus*, which is so abundant in these regions ».

Et FARRAN (1924) a trouvé un *Coelorhynchus coelorhynchus* dans l'estomac de *Molva dypterygia dypterygia*.

Une espèce de petite taille comme *Hymenocephalus italicus*, trouvée dans l'estomac de *Centrolophus niger* et *Chlorophthalmus agassizi* (BOMBACE et LI GRECI, 1970) peut être fréquemment victime de prédateurs de tailles moyenne ou grande.

Par leurs fèces et par leurs cadavres, les Macrouridae peuvent jouer un rôle important dans l'apport de matière organique en profondeur. Puisqu'ils ne sont pas inféodés au fond, les Macrouridae représentent un facteur de transfert d'énergie important du talus vers le fond par leurs prédateurs, du milieu pélagique vers le benthos par leurs dépouilles et excréments, d'une profondeur à une autre par leurs déplacements verticaux au-dessus du talus continental et de la plaine abyssale.

Enfin, les Macrouridae peuvent être l'objet de la pêche. Leur chair fine est en effet bonne pour la consommation humaine; elle était déjà appréciée des Esquimaux (dans le cas de *Macrurus berglax*) selon FRIEB *et al.* (1895) et FARRAN (1924) écrit: « With a suitable cooking, as experiments made on board the " Helga " have shown, they are just as palatable as many other fishes commonly exposed for sale ». Actuellement, seuls les *Coryphaenoides rupestris*, dans l'Atlantique nord, sont pêchés commercialement par les chalutiers soviétiques (et aussi pour une faible part par des chalutiers polonais et de République démocratique allemande).

Selon l'Annuaire statistique des pêches de la F.A.O. (vol. 32, 1972), les apports de *Coryphaenoides rupestris* ont été en 1967 de 18 000 tonnes, en 1968 de 33 000 t, en 1969 de 15 000 t, en 1970 de 29 000 t et en 1971 de 84 000 t. Les Macrouridae interviennent donc indirectement, en tant que proies d'espèces commerciales, ou directement, dans l'alimentation humaine.

2° Les Macrouridae dans les océans.

a) La répartition géographique des Macrouridae.

Les Macrouroidinae essentiellement bathypélagiques ont une très vaste aire de distribution (MARSHALL, 1965, 1973 b): *Macrouroides inflaticeps* vit au large des Philippines, dans l'océan Indien et dans l'Atlantique sud. *Squalogadus modificatus*, au large du Japon, dans l'Atlantique équatorial et dans le golfe du Mexique. Il en est de même pour les deux Macrouridae méso ou bathypélagiques: *Cynomacrus piriei* a probablement une distribution circumantarctique, et *Odontomacrus murrayi* est connu dans le nord-ouest Atlantique, dans l'Atlantique est (des Açores à la côte africaine et au golfe de Guinée), dans l'océan Indien occidental, en mer de Chine. Des aires de répartition aussi étendues sont fréquemment observées dans d'autres familles, pour des espèces pélagiques de profondeur comme, par exemple, *Lampadena luminosa* (Atlantique nord-ouest, Atlantique équatorial et mer des Antilles, océan Indien, Pacifique équatorial, НАРРАК-

TITIS et PAXTON, 1968) ou *Argyropelecus hemigymnus* (ensemble du Pacifique, de l'Arctique à l'Antarctique; Indonésie; océan Indien; ensemble de l'Atlantique des régions subantarctiques à l'Arctique; Méditerranée, BAIRD, 1971).

Il est donc logique de chercher une relation entre la répartition géographique d'une espèce et son comportement, benthique ou pélagique. Ici, comme expression du mode de vie, nous avons utilisé le type écologique d'alimentation de chacune des espèces.

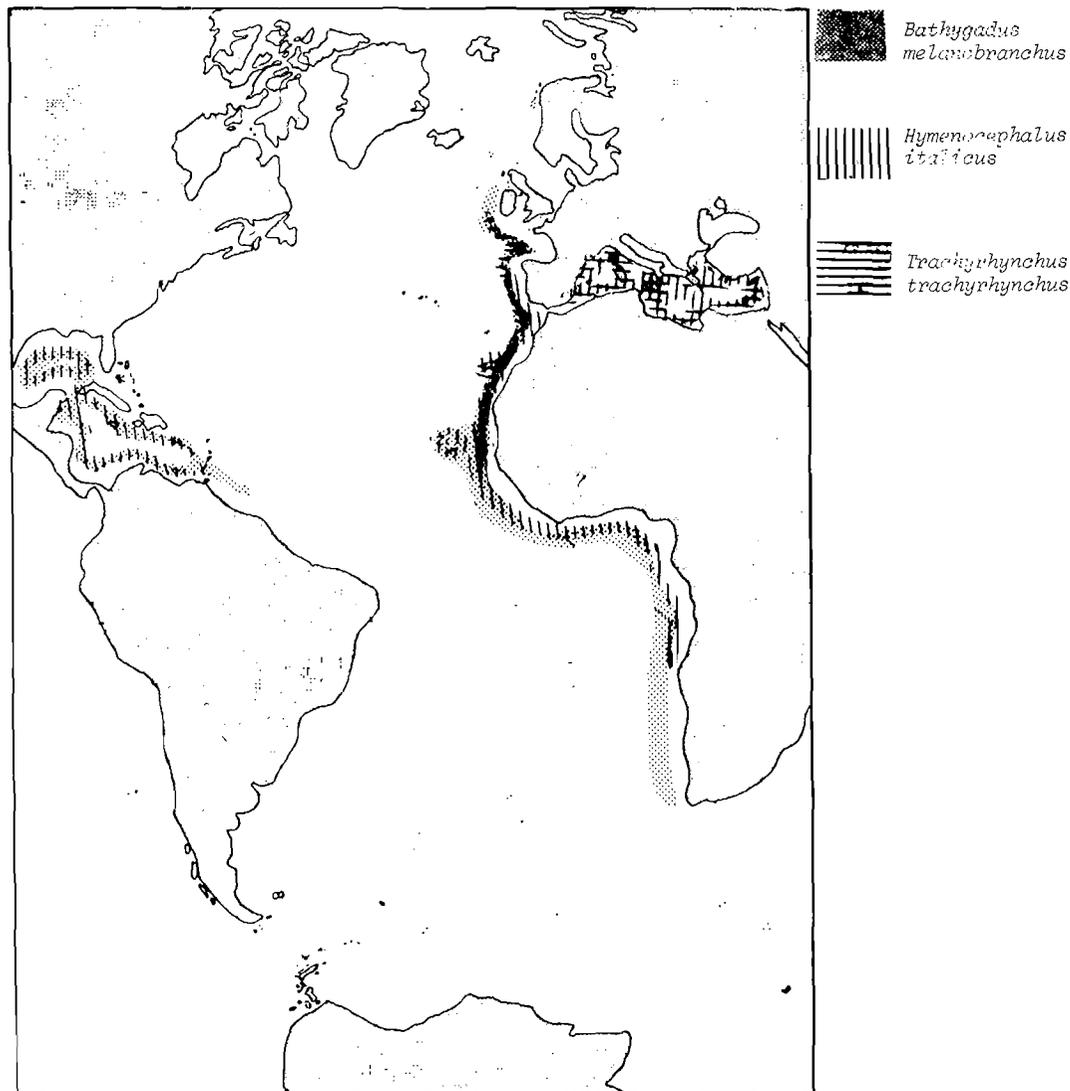


FIG. 15. — Répartition géographique dans l'Atlantique de *Trachyrhynchus trachyrhynchus*, *Bathygadus melanobranchus* et *Hymenocephalus italicus*.

Tous les Macrouridae étudiés ici ont, à des degrés divers, une alimentation benthopélagique, et ni ceux qui vivent sur le haut du talus continental, ni ceux de la plaine abyssale, n'ont une répartition aussi vaste que les espèces pélagiques. BRAUER (1906), HUBBS (1954) et MARSHALL (1965, 1973 b) ont déjà remarqué cette distribution géographique limitée des espèces benthopélagiques.

Pour comprendre la répartition d'une espèce dans les océans, l'étude de son comportement, de ses liens avec le fond, ne saurait suffire, et il faut faire appel à d'autres facteurs, tels

que les caractéristiques des couches d'eau, celles dans lesquelles vivent les stades larvaires et postlarvaires (probablement entre 200 et 300 m de profondeur, avant de descendre sur le fond ; MARSHALL, 1965), celles dans lesquelles vivent les adultes, la topographie sous-marine...

Hymenocephalus italicus, essentiellement planctonophage, est présent dans l'Atlantique, la Méditerranée et l'océan Indien (fig. 15), mais *Bathygadus melanobranchus* (fig. 15) et *Coryphaenoides rupestris* (fig. 16), qui capture surtout des Natantia, ne se trouvent que dans certaines régions de l'Atlantique.

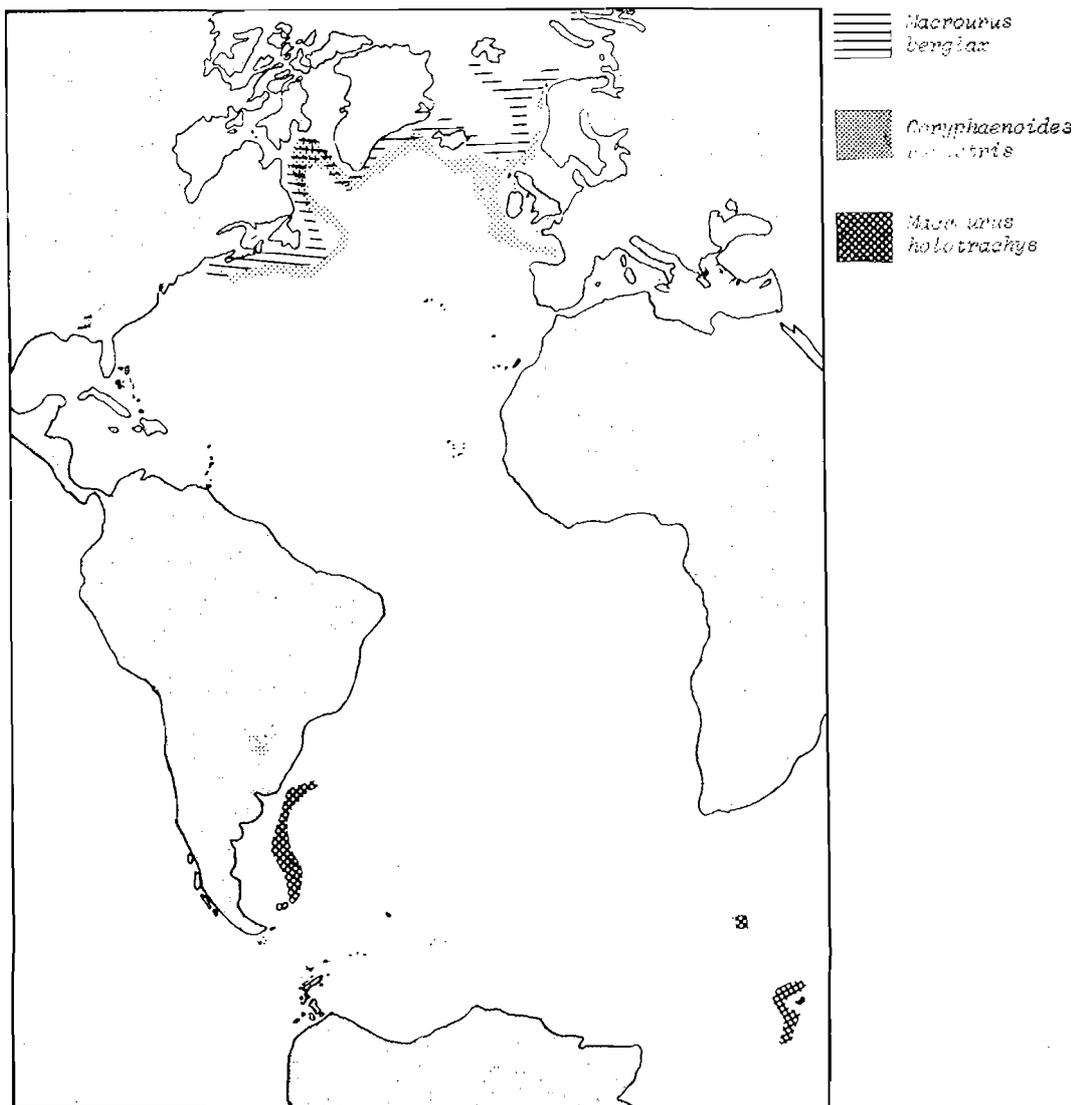


FIG. 16. — Répartition géographique dans l'Atlantique de *Macrourus berglax*, *Macrourus holotrachys* et *Coryphaenoides rupestris*.

Macrourus berglax, benthophage, vit au large de Terre-Neuve et du Labrador, mais plus à l'est reste confiné dans le détroit de Danemark, la mer de Norvège et la mer de Barents (fig. 16). *Coryphaenoides rupestris* aux mœurs plus pélagiques, si l'on en juge par son alimentation, se trouve également dans l'ouest Atlantique, dans les mêmes régions que *Macrourus berglax* (les deux espèces peuvent même être pêchées ensemble), mais ne dépasse guère vers le nord la

latitude de l'Islande, alors qu'il atteint l'Irlande et le golfe de Gascogne, franchissant la dorsale médio-atlantique.

L'extension de *Macrourus berglax* vers le sud et l'est semble donc être limitée par la ride islando-féringienne, par le seuil de Wyville-Thomson, et également, puisque l'espèce vit près du fond sur le haut du talus, par les plaines abyssales. *Coryphaenoides rupestris* franchit la ride islando-féringienne (qui culmine à 300 m de profondeur) et atteint la côte sud de la

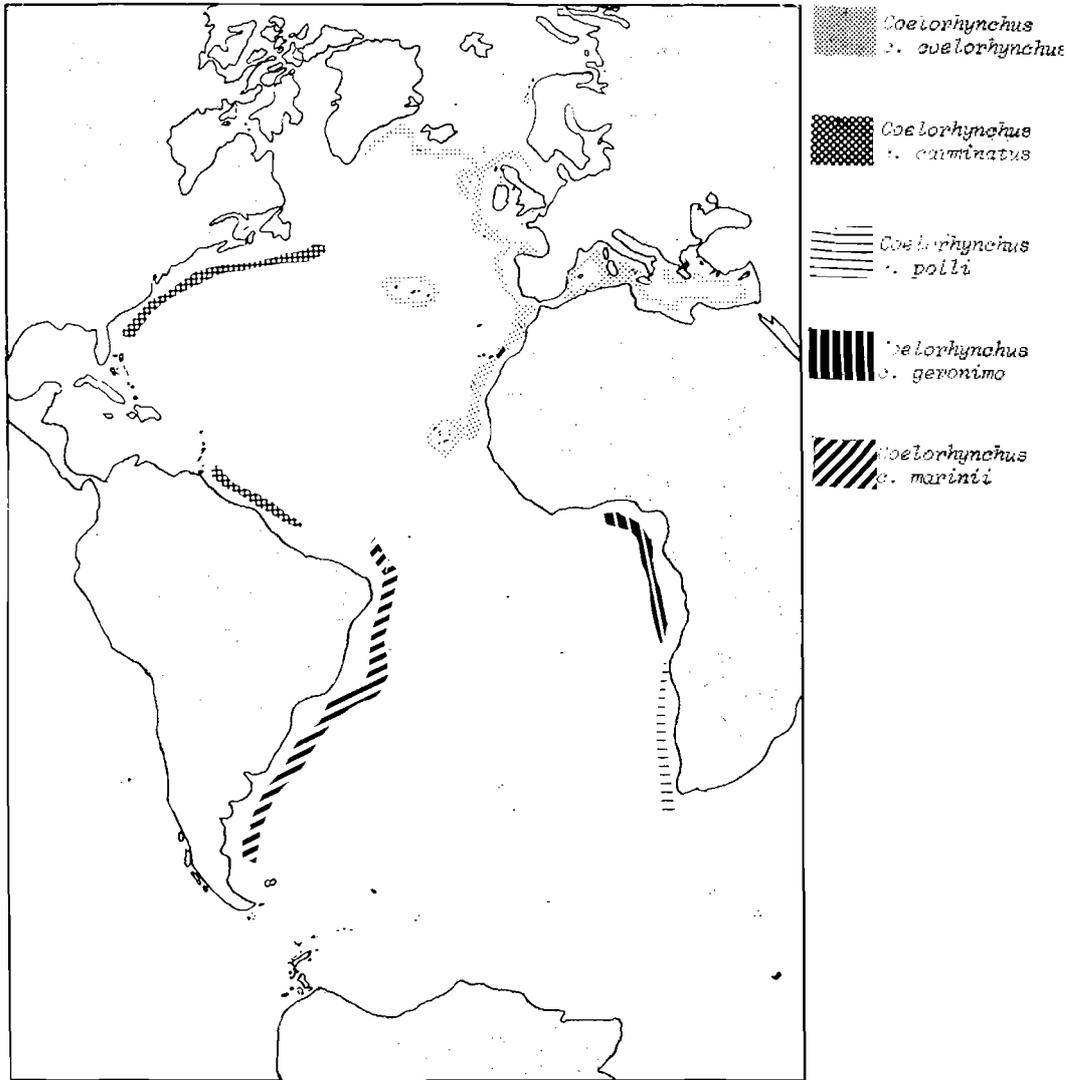


FIG. 17. — Répartition géographique dans l'Atlantique des différentes sous-espèces de *Coelorhynchus coelorhynchus*.

Norvège. Les seuls déplacements des adultes paraissent cependant insuffisants pour expliquer la répartition horizontale de ces deux espèces ; les œufs, les stades larvaires et post-larvaires peuvent être entraînés par les courants. L'aire de dispersion de *Macrourus berglax* semble être liée au système des courants du Groenland et du Labrador, et celle de *Coryphaenoides rupestris* à la Dérive nord-atlantique et à ses deux branches, celle qui porte vers la côte norvégienne et celle qui porte vers la côte ouest européenne et le golfe de Gascogne.

Trachyrhynchus trachyrhynchus (fig. 15), espèce à alimentation essentiellement pélagique (nectonique et planctonique), a une aire de répartition à peu près analogue à celle de l'espèce benthophage *Coelorhynchus coelorhynchus coelorhynchus*, avec pour limite sud le cap Vert. Cependant, l'ensemble des sous-espèces de *Coelorhynchus coelorhynchus* (MARSHALL et IWAMOTO, 1973) occupe les talus continentaux des deux rives de l'Atlantique (fig. 17).

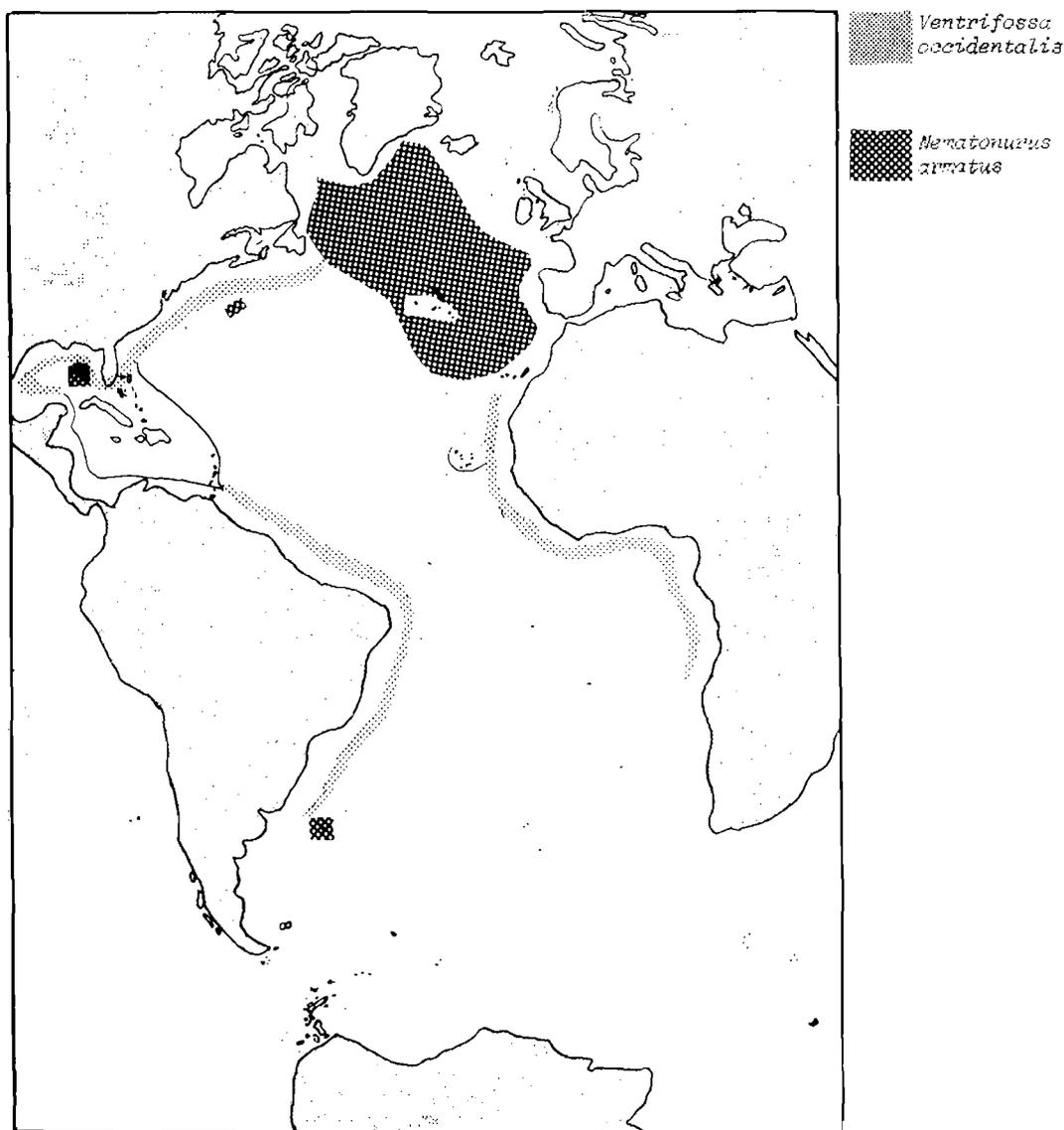


FIG. 18. — Répartition géographique dans l'Atlantique de *Nematonurus armatus* et *Ventrifossa occidentalis*.

Ventrifossa occidentalis, prédateur benthopélagique, n'est connu dans le bassin atlantique nord-oriental que dans la zone tropicale, alors que dans l'Atlantique occidental, il est pêché de l'Argentine à Terre-Neuve (fig. 18). Le comportement des adultes ne peut, seul, expliquer une telle distribution, mais on peut penser à une dispersion des œufs et des stades larvaires par le système des courants équatoriaux. Dans l'Atlantique oriental, *Ventrifossa occidentalis* serait cantonné dans la zone tropicale, sa vie benthopélagique limitant les déplacements en latitudes.

Dans l'Atlantique occidentale, on observe une correspondance entre l'aire de distribution de cette espèce et l'extension du courant du Brésil qui disparaît au large de l'Argentine; dans l'Atlantique occidentale nord, il y a de même similitude entre l'ensemble courant de Guyane - courant des Antilles - Gulf Stream et la distribution de l'espèce. La température des eaux et la durée de la vie larvaire et post-larvaire doivent intervenir.

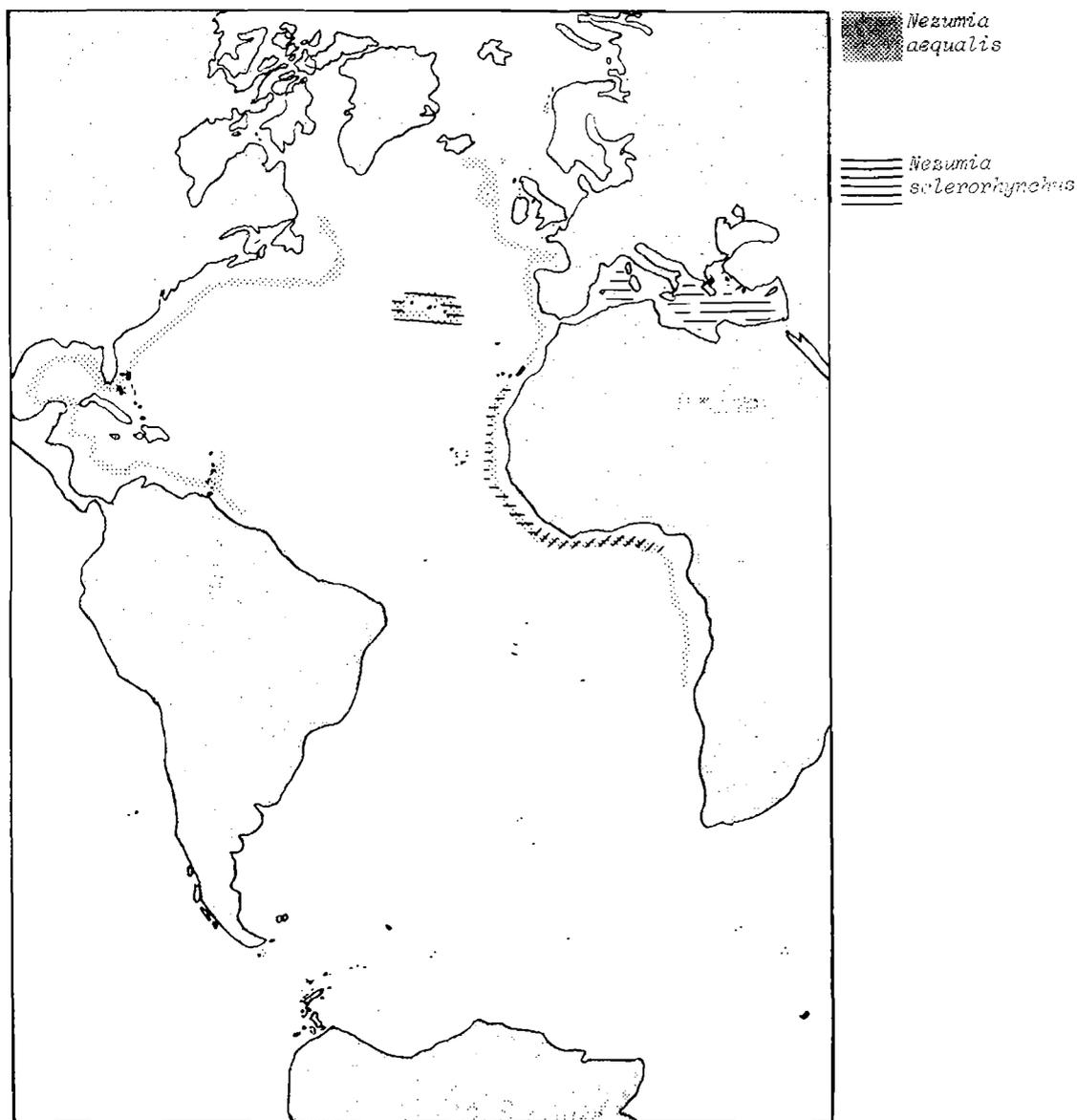


FIG. 19. — Répartition géographique dans l'Atlantique de *Nezumia aequalis* et *Nezumia sclerorhynchus*.

L'espèce *Macrourus holotrachys* doit être circumpolaire antarctique (fig. 16). Elle vit près du fond, au sud du système des dorsales de l'Atlantique et de l'océan Indien. L'absence d'obstacle topographique pourrait expliquer qu'elle atteigne le bassin argentin, alors que le contournement de l'Afrique du Sud par la Dorsale (et pour les larves, le courant des Aiguilles) empêcherait au contraire son passage du bassin de Crozet aux bassins des Aiguilles et du Cap.

L'aire géographique relativement réduite où vit chacune des espèces *Nezumia sclerorhynchus* et *Nezumia aequalis* (fig. 19), *Coryphaenoides guentheri* et *Coryphaenoides zaniophorus* (fig. 20), *Chalinura brevibarbis* et *Chalinura mediterranea*, *Lionurus carapinus* (fig. 21), peut s'expliquer par une vie benthopélagique et un régime alimentaire microphage. Toutefois, la répartition

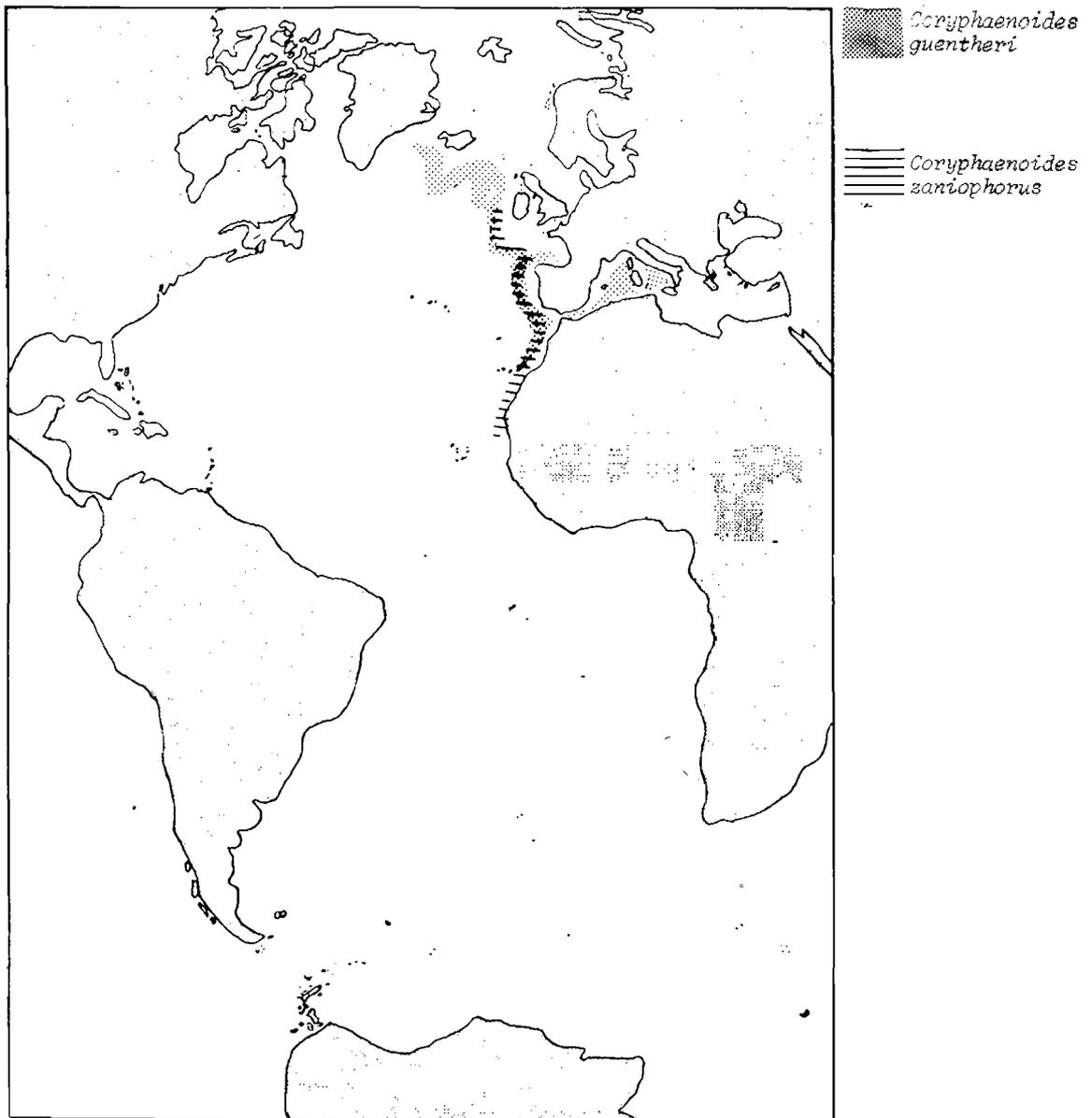


FIG. 20. — Répartition géographique dans l'Atlantique de *Coryphaenoides guentheri* et *Coryphaenoides zaniophorus*.

géographique des deux derniers genres demeure en grande partie inconnue, car ils vivent à de grandes profondeurs, même sur la plaine abyssale (*Lionurus*), et ont donc été peu récoltés.

Quant à *Nematonurus armatus* (fig. 18) qui est probablement en partie microphage et benthique, et en partie prédateur et pélagique, comme *Ventrifossa occidentalis* (mais sur les

plaines abyssales), sa vaste extension géographique peut être due à une vie plus active que celle des espèces microphages.

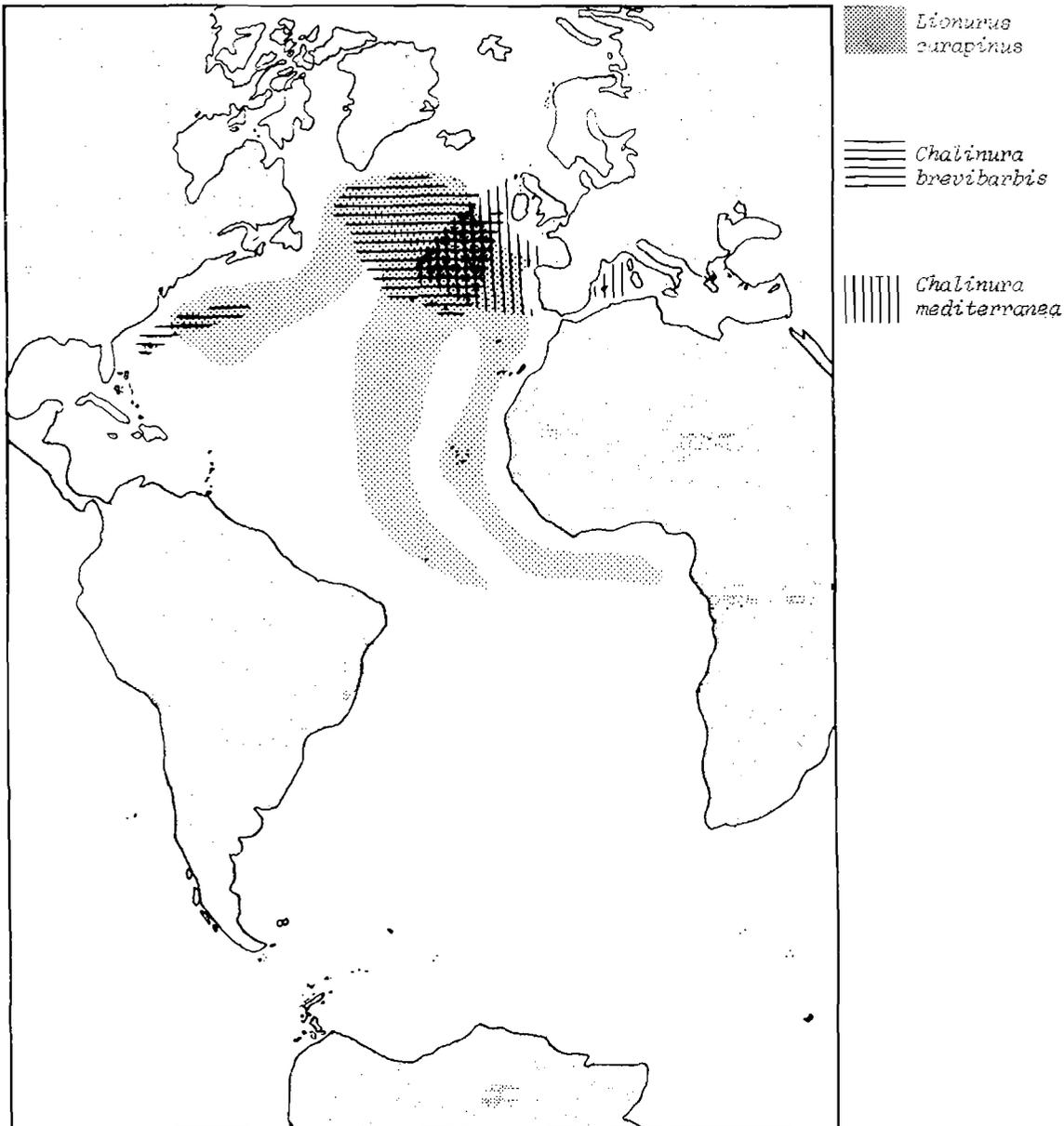


FIG. 21. — Répartition géographique dans l'Atlantique de *Chalinura brevibarbis*, *Chalinura mediterranea* et *Lionurus carapinus*.

b) *La répartition verticale des Macrouridae.*

Si l'on envisage la distribution verticale des Macrouridae, il apparaît que la partie supérieure du talus est habitée par les espèces benthophages *Macrourus berglax* et *Coelorhynchus coelorhynchus*, par le planctonophage *Hymenocephalus italicus* et par le prédateur benthopélagique *Ventrifossa occidentalis*; l'amplitude de la distribution verticale de chacune de ces espèces est réduite (tabl. 22). Comme l'a montré l'étude de l'alimentation et de l'appareil digestif, ce sont là quatre espèces à régime alimentaire relativement spécialisé.

Espèces	Amplitude de la distribution verticale	Zones où vit l'espèce	Répartition géographique de l'espèce	Nombre d'océans où vit l'espèce	Alimentation	
					microphage (M) ou prédatrice (P)	pélagique (P) ou benthique (B)
<i>Nematonurus armatus</i>	4 400 m	haut talus, plaine abyssale 300 à 4 700 m	Atlantique NO océans Indien et Pacifique	3	M P	P B
<i>Lionurus carapinus</i>	4 170 m	piéd talus, plaine abyssale 1 440 à 5 610 m	Atlantique NO et NE	1	M	P B
<i>Nezumia sclerorhynchus</i>	2 800 m	talus 400 à 3 200 m	Atlantique NE Méditerranée	1	M	P B
<i>Chalinura brevibarbis</i>	2 200 m	piéd talus, début plaine 1 500 à 3 700 m	Atlantique NE	1	M	P B
<i>Bathygadus melanobranchus</i>	2 150 m	talus 450 à 2 600 m	Atlantique E et O	1	M	P
<i>Nezumia aequalis</i>	2 100 m	talus 200 à 2 300 m	Atlantique NE et NO	1	M	P B
<i>Chalinura mediterranea</i>	1 600 m	piéd talus, plaine (Méditerranée) 1 200 à 2 800 m	Atlantique E Méditerranée	1	M	P B
<i>Coryphaenoides guentheri</i>	1 400 m	1 200 à 2 600 m	Atlantique E	1	M	P B
<i>Coryphaenoides zaniophorus</i>		piéd talus 800 à 2 200 m				
<i>Trachyrhynchus trachyrhynchus</i>	1 100 m	haut talus 400 à 1 500 m	Atlantique E	1	M P	P
<i>Coelorhynchus coelorhynchus</i>	1 100 m	haut talus 140 à 1 250 m	Atlantique	1	M	B
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	800 m	haut talus 400 à 1 200 m	Atlantique N	1	P	P
<i>Macrourus berglax</i>	720 m	haut talus 100 à 820 m	Atlantique N mers de Norvège et de Barents	1	P	B
<i>Hymenocephalus italicus</i>	500 m	haut talus 300 à 800 m	Atlantique océan Indien	2	M	P
<i>Ventriofossa occidentalis</i>	450 m	haut talus 150 à 600 m	Atlantique	1	P	P B
<i>Macrourus holotrachys</i> (peu de données)	250 m ?	haut talus 350 m ? à 600 m ?	Atlantique océan Indien	2	M	P B

Tabl. 22. — Correspondance entre l'alimentation et la répartition des Macrouridae.

Trachyrhynchus trachyrhynchus vit entre 400 et 1 500 m ; il a un régime alimentaire moins spécialisé (prédateur et planctonophage).

Coryphaenoides rupestris ⁽¹⁾, prédateur pélagique, vit de même dans la partie supérieure du talus, mais semble effectuer une migration verticale liée à la recherche de la nourriture (Natantia, Copépodes, Mysidacés, ...). PECHENIK et TROYANOVSKII (1970), se basant sur les pêches des chalutiers soviétiques, pensent, en effet, qu'au large des côtes du Labrador la population de *Coryphaenoides rupestris*, à la fin de l'été, remonte le long du talus continental jusque vers 600 m, et, au milieu de l'hiver, redescend jusqu'à 1 200 m et même au-delà.

Il est possible que d'autres espèces de Macrouridae accomplissent des migrations de même nature.

Bathygadus melanobranchus, à tendances planctonophages, fait exception et a une vaste répartition verticale ; sans doute meilleur nageur (la deuxième nageoire dorsale est bien développée), est-il plus pélagique que les Macrourinae.

Au contraire, au pied du talus et dans la plaine abyssale, vivent des espèces à alimentation microphage, certaines probablement benthopélagiques ; elles ont une vaste amplitude de distribution verticale (plus de 4 000 m pour *Nematonurus armatus* et *Lionurus carapinus*).

Conclusion.

Un régime alimentaire peu spécialisé, plus euryphage, à base de proies benthiques et pélagiques, et la tendance à la microphagie peuvent donc être considérés comme des adaptations à la vie en profondeur.

Une telle alimentation ne peut qu'être, en effet, favorable à des animaux qui vivent dans un milieu pauvre en nourriture planctonique : lorsque la profondeur croît, la décroissance de la biomasse benthique est moins marquée que celle de la biomasse pélagique.

Si à la fin de sa vie post-larvaire, lorsqu'il descend vers le fond, le jeune Macrouridae atteint une zone où il ne peut se nourrir, il disparaîtra. Ainsi peut s'expliquer notamment la distribution en longitudes.

Il faut souligner cependant, que dans la mesure où nous n'avons pu étudier en détail que l'alimentation de Macrouridae du talus continental, nous n'excluons pas qu'il y ait par très grande profondeur non seulement des différences de régime alimentaire chez une même espèce (entre des individus qui vivent à 1 500 m et ceux qui vivent à 5 000 ou 6 000 m), mais aussi l'utilisation de nouveaux groupes proies. Un poisson comme *Nematonurus armatus* peut très bien consommer, par exemple, des Holothuries abondantes sur les plaines abyssales.

Ce qui paraît être fondamental, plus que la capture de tel ou tel groupe proie, c'est le type écologique d'alimentation : pélagique, benthique ou benthopélagique, prédateur ou microphage.

La répartition dans l'espace océanique des Macrouridae et peut-être de l'ensemble des poissons profonds benthiques et benthopélagiques, résulte d'un ensemble de facteurs dont beaucoup sont mal connus ou même inconnus : phylogénie des espèces, conditions physico-chimiques des différentes couches d'eau où vivent les poissons au cours de leur vie, histoire des bassins océaniques, topographie du fond qui peut limiter l'extension en latitude de certaines espèces...

L'alimentation, notamment, contribue à déterminer l'aire de vie des espèces de poissons des grandes profondeurs, en particulier leur distribution verticale qui paraît être en relation directe avec l'écologie alimentaire.

(1) GEISTDOERFER (P.), 1977. — Contribution à la biologie de *Coryphaenoides rupestris*. Répartition et reproduction dans l'Atlantique nord-est. — *Cons. Int. Explor. Mer*, CM 1977/F, 44 : 11 p.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAHAM (B.), HIYAMA (Y.) et YASUDA (F.), 1962. — Quantitative relation between marine and freshwater preys and predators determined by P32. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **28** (11) : 1092-1098.
- ALEXANDER (R. McN.), 1967. — Functional Design in Fishes. — Hutchinson University Library, 160 p.
- AL-HUSSAINI (A.H.), 1947 a. — The anatomy and histology of the plankton feeder *Atherina forskali* (RUPP.). — *J. Morph.*, **80** : 251-286.
- 1947 b. — The feeding habits and the morphology of the alimentary tract of some teleosts living in the neighbourhood of the marine biological station, Ghardaqa, Red Sea. — *Publs. mar. biol. St. Ghardaqa. Le Caire*, **5** : 61 p.
- 1949 a. — On the functional morphology of the alimentary tract of some fish in relation to differences in their feeding habits. Anatomy and histology. — *Quart. J. microsc. Sci.*, **90** (2) : 109-139.
- 1949 b. — On the functional morphology of the alimentary tract of some fish in relation to difference in their feeding habits. II. Cytology and Physiology. — *Ibid.*, **90** (4) : 323-354.
- AL-HUSSAINI (A.H.) et KHOLY (A.A.), 1953. — On the functional morphology of the alimentary tract of some omnivorous fish. — *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, **9** : 17-39.
- ALLEN (K.R.), 1941. — Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). 2. Feeding habits. — *J. anim. Ecol.*, **10** : 47-76.
- ANDERSON (R.), 1967. — Feeding chronology in two deep-sea fishes off California. — M.S. thesis, Univ. Sc. Calif., Los Angeles, Calif.
- ANDRIYASHEV (A.P.), 1964. — Fishes of the northern seas of the U.S.S.R. — Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem : 617 p.
- ARNAUD (P.) et HUREAU (J.-C.), 1966. — Régime alimentaire de trois Téléostéens Nototheniidae antarctiques (Terre Adélie). — *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, **66** (1368) : 24 p.
- BAIRD (R.C.), 1971. — The systematic distribution and zoogeography of the marine hatchetfishes (family Sternoptychidae). — *Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Univ.*, **142** (1) : 1-128.
- BAKUS (G.J.), 1967. — The feeding-habits of fishes and primary production at Eniwetok, Marshall Islands. — *Micronesica*, **3** (2) : 135-149.
- BAUCHOT (M.-L.), IWAMOTO (T.), GEISTDOERFER (P.) et RANNOU (M.), 1971. — Etude critique des résultats des expéditions scientifiques du "Travailleur" et du "Talisman". Nouvel examen des Macrouridae (Téléostéens, Gadiformes). — *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris*, 3^e série, **14**, Zoologie 14 : 653-669.
- BELLOC (G.), 1923. — Note sur la croissance du Merlu. — *Notes Mém. Off. scient. techn. Pêches marit.*, **21** : 1-32.
- 1929. — Etude monographique du Merlu (*Merluccius merluccius*). — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **2** (2) : 153-199 ; **2** (3) : 231-288.
- 1935. — Etude monographique du Merlu (*Merluccius merluccius*). — *Ibid.*, **8** (2) : 145-202.
- BERTIN (L.), 1958 a. — Denticules cutanés et dents. — *Traité de Zoologie*, XIII (1), MASSON, Edit., Paris : 505-531.
- 1958 b. — Appareil digestif. — *In* : P.-P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, XIII (2), MASSON, Edit., Paris : 1248-1302.
- BINI (G.), 1970. — Atlante dei pesci delle coste italiane. III. Osteitti. — Mondo sommerso editrice : 229 p.
- BLEGVAD (H.), 1914. — Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. — *Rep. Danish Biol. Sta.*, **22** : 41-78.
- 1917. — On the food of fish in the Danish waters within the Skaw. — *Ibid.*, **24** : 17-72.
- 1926. — Continued studies on the quantity of fish food in the sea bottom. — *Ibid.*, **31** : 34-63.
- 1928. — Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Limfjord 1910-1927 with special reference to the plaice-food. — *Ibid.*, **34** : 33-52.
- 1930. — Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Kattegat with special reference to the plaice-food. — *Ibid.*, **36** : 3-56.
- 1951. — Fluctuations in the amount of food animals of the bottom of the Limfjord in 1928-1950. — *Ibid.*, **53** : 1-16.
- BLOCH (M.E.), 1786. — *Naturgeschichte der ausländischen Fische*, Berlin, **2** (VIII), 160 p.
- BÖKER (H.), 1935. — Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. — Gustav Fischer, Jena ; **1**, 228 p.
- BOMBACE (G.) et LI GRECI (F.), 1970. — Corrélations trophiques entre les organismes benthiques et diverses espèces de Poissons bathypélagiques et pélagiques. — Journées ichthyol., Rome, C.I.E.S.M., 1970 : 157-162.

- BONNET (M.) et PICHOT (P.), 1970. — Etude comparative par électrophorèse de *Scomber scombrus* et *Scomber colias*. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **34** (1) : 73-80.
- BOUGIS (P.), 1974. — Ecologie du plancton marin. **1** : Le phytoplancton, 196 p.; **2** : Le zooplancton, 200 p. MASSON, Edit., Paris.
- BOUGIS (P.) et RUIVO (M.), 1954. — Recherches sur le poisson de profondeur *Benthocometes robustus* (GOODE et BEAN) (= *Pteridium armatum* DOEDERLEIN) (Brotulidae). — *Vie et Milieu*, suppl. 3 : 155-209.
- BRAUER (A.), 1906. — Die Tiefseefische. I. Systematischer Teil. — *Wiss. Ergebn. Deutschen Tiefsee Exp. Valdivia*, **15** (1) : 1-432.
- BRUNEL (P.), 1965. — Food as a factor or indicator of vertical migrations of cod in the western Gulf of St. Lawrence. In : I.C.N.A.F. Environmental Symposium, Rome, 1964. — *Spec. Publ. int. Comm. NW Atlant. Fish.*, **6** : 439-448.
- 1968. — The vertical migrations of cod in the southwestern Gulf of St. Lawrence, with special reference to feeding habits and prey distribution. — Ph. D. Thesis, Mar. Sci. Centre, McGill Univ., Montreal : 510 p.
- CHEVEY (P.), 1930. — Le Tacaud *Gadus luscus*. Résumé de nos connaissances actuelles sur ce Poisson. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **2** (1) : 73-94.
- CHINDONOVA (Y.G.), 1959. — The nutrition of certain groups of abyssal macroplankton on the northwestern area of the Pacific Ocean. — *Trud. Inst. Okeanol.*, **30** : 166-189.
- CLARKE (M.R.) et MERRETT (N.), 1972. — The significance of squid, whale and other remains from the stomachs of bottom-living deep-sea fish. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **52** : 559-603.
- COLLARD (S.B.), 1970. — Forage of some eastern Pacific midwater fishes. — *Copeia*, **2** : 348-354.
- COLLETT (R.), 1896. — Poissons provenant des campagnes du yacht l' "Hirondelle" (1885-88). — *Result. Camp. scient. Prince Albert I.* **10** : 198 p.
- 1904. — Meddelelser om Norges Fiske i Aarene 1884-1901. II. *Forh. Vidensk. Selsk. Krist.*, 1903 (1904) **9**, 175 p.
- 1905 a. — Meddelesler om Norges Fiske i Aarene 1884-1901. — 3 die Hoved-Supplement t. I "Norges Fiske", III Seutning. — *Ibid.*, (7), 173 p.
- 1905 b. — On some fishes from the sea off the Azores. — *Zool. Anz.*, **28** (21/22) : 723-730.
- COLLIGNON (J.) et ALONCLE (H.), 1960. — Le régime alimentaire de quelques poissons benthiques des côtes marocaines. — *Bull. Inst. Pêches marit. Maroc*, **5** : 17-29.
- CORBEIL (H.E.), 1953. — Analyse du contenu stomacal de la morue *Gadus callarias*. — *Contr. Dept. Pêcheries, Québec*, **43** : 13-18.
- 1954 a. — Inventaire de la faune benthique des bancs de pêche. — *Ibid.*, **50** : 12-20.
- 1954 b. — Analyse du contenu stomacal de la morue (*Gadus callarias*). — *Ibid.*, **50** : 48-59.
- COUCH (J.), 1862 à 1865. — A history of the fish of the British Islands. — 4 vol., Groomsbridge, London, **1** : 245 p.; **2** : 265 p.; **3** : 208 p.; **4** : 439 p.
- CROSNIER (A.) et FOREST (J.), 1973. — Les crevettes profondes de l'Atlantique oriental tropical. Faune tropicale XIX. — O.R.S.T.O.M., Paris 1973, 409 p.
- CUVIER (G.), 1817. — Le règne animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. — 4 vol., Paris. Poissons, **2** : 104-351.
- 1835. — Leçons d'Anatomie comparée. — 2^e édition, revue par Duvernoy, IV, 2^e partie.
- DAVIES (D.H.), 1949. — Preliminary investigations on the food of South African fishes. — *Invest. Rep. Div. Fish. S. Afr.*, **11** : 1-36.
- DESBROSSES (P.), 1933. — Contribution à la connaissance de la biologie du Rouget Barbet en Atlantique nord. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **6** (3) : 230-249.
- 1935. — Contribution à la connaissance de la biologie du Rouget Barbet en Atlantique nord. — *Ibid.*, **8** (4) : 1-351.
- 1936. — Contribution à la connaissance de la biologie du Rouget Barbet en Atlantique nord. *Ibid.*, **9** (4) : 339-399.
- DEWITT (F.A.) Jun. et CAILLIET (G.M.), 1972. — Feeding habits of two bristlemouth fishes, *Cyclothone acclinidens* and *C. signata* (Gonostomatidae). — *Copeia*, **4** : 868-871.
- DU BURT (M.-H.), 1974. — Contribution à l'étude des populations de raies du nord-est Atlantique des Faeroe au Portugal. — Thèse Doct. Univ. Paris, VI : 170.
- ELTON (C.S.), 1927. — Animal Ecology. — Sedgwick and Jackson, London.
- FABRICIUS (O.), 1780. — Fauna Groenlandica, systematice sistens, animalia Groenlandiae occidentalis. — Copenhagen, Leipzig, 452 p.
- FAGE (L.), 1951. — Cumacés. — Faune de France, n° 54. P. Lechevalier, Paris, 136 p.
- FÄNGE (R.), LARSSON (Å) et LIDMAN (U.), 1972. — Fluids and jellies of the acustico lateralis system in relation to body fluids in *Coryphaenoides rupestris* and other fishes. — *Mar. Biol.*, **17** (2) : 180-185.
- FARRAN (G.P.), 1924. — Seventh report on the fishes of the Irish Atlantic slope. The Macrurid fishes (Coryphaenoididae). — *Proc. R. Ir. Acad.*, **36** (8) : 91-1.
- FAUVEL (P.), 1923. — Polychètes errantes. — Faune de France, n° 5. P. Lechevalier, Paris, 488 p.

- FITCH (J.F.) et LAVENBERG (R.J.), 1968. — Deep-water fishes of California. — University of California Press, Berkeley and Los Angeles: 155 p.
- FOWLER (H.W.), 1936. — The marine fishes of West Africa, based on the collection of the American Museum Congo expedition 1909-15. — *Bull. am. Mus. nat. Hist.*, **70** (2): 607-1493.
- FRIEB (B.), EKSTRÖM (C.V.) et SUNDEVALL (C.), 1895. — A history of scandinavian fishes. — Part 2 P.A. Norstedt and Söner. Stockholm: 567-1240.
- FURNESTIN (J.), DARDIGNAC (J.), MAURIN (Cl.), VINCENT (A.), COUPÉ (R.) et BOUTIÈRE (H.), 1958. — Données nouvelles sur les poissons du Maroc atlantique. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **22** (4): 381-493.
- GEISTDOERFER (P.), HUREAU (J.-C.) et RANNOU (M.), 1970. — Deux poissons abyssaux nouveaux capturés dans l'Atlantique nord et est: *Bathytyphlops azorensis* n. sp. (Ipnopidae) et *Lycenchelys labradorensis* n. sp. (Zoarcidae). — *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e série, **42** (3): 452-459.
- 1971. — Liste préliminaire des espèces de Poissons récoltés au cours de la campagne Noratlante du n/o "Jean Charcot" en Atlantique nord (août-octobre 1969). — Publ. C.N.E.X.O., sér.: Résultats des campagnes à la mer, **1**: 363-368.
- GEISTDOERFER (P.) et RANNOU (M.), 1971. — A propos des *Chalinura* méditerranéens. — *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e série, **42** (5), 1970 (1971): 1009-1018.
- 1972. — Poissons benthiques récoltés en Méditerranée occidentale par le n/o "Jean Charcot". *Ibid.*, 3^e série, **25**, Zoologie, 19: 101-110.
- GIBSON (R.N.), 1968. — The food and feeding relationships of littoral fish in the Banyuls region. — *Vie et Milieu*, sér. A, **19** (2): 447-456.
- 1971. — The vertical distribution and feeding relationships of intertidal fish on the atlantic coast of France.
- GIGLIOLI (H.H.), 1893. — Di una nuova specie di Macrurid appartenente alla fauna abissale del Mediterraneo. — *Zool. Anz.*, **16**: 343-345.
- GILBERT (C.H.), 1905. — The deep sea fishes of the Hawaiian Islands. — *Bull. U.S. Fish. Comm.*, 1903 (1905), **23** (2): 577-713.
- GILBERT (C.H.) et HUBBS (C.L.), 1917. — Report on the japanese Macrouroid collected by the United State fisheries steamer "Albatross" in 1906, with a synopsis of the genera. — *Proceed. U.S. Nat. Mus.*, **51** (2149): 135-214.
- 1920. — The Macrouroid fishes of the Philippine Islands and the east Indies. — *Smiths. Inst. U.S. Nat. Mus. Bull.*, **100**, 1 (7): 369-588.
- GILCHRIST (J.D.F.), 1922. — Deep-sea fishes procured by the SS "Pickle" (Part I). — *Rep. Fish. mar. biol. Surv. Un. S. Afr.*, **2** (sp. rep. 3): 41-79.
- GOODE (G.B.), 1880. — Description of seven new species of fishes from deep sounding on the southern New England Coast, with diagnoses of two undescribed genera (*Monolene* and *Thyris*) of flounders, and genus (*Hypsicometes*) related to *Merlucius*. — *Proc. U.S. Nat. Mus.*, **3**: 337-350.
- GOODE (G.B.) et BEAN (T.H.), 1883. — Reports on the result of dredging under the supervision of Alexander AGASSIZ, on the east coast of the United States, during the summer of 1880, by the U.S. coast survey steamer "Blake", commander J.R. BARTLETT, U.S.N., commanding. Report on the fishes. — *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **10** (5): 183-226.
- 1896. — Oceanic ichthyology, a treatise on the deep-sea and pelagic fishes of the world, based chiefly upon the collections made by the steamers Blake, Albatross and Fish Hawk in the northwestern Atlantic. — *Smithson. Contrib. Knowl.*, **30**, et *Spec. Bull. U.S. nat. Mus.*, 1895 (1896), et *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv.*, **1** (Text): XXV + 1-553; **2** (Atlas): XXIII, 1-26, 123 pl., 417 fig.
- GREY (M.), 1956. — The distribution of fishes found below a depth of 2 000 meters. — *Fieldiana: Zoology*, **36** (2): 75-337.
- GROOT (S.J. DE), 1971. — On the interrelationships between morphology of the alimentary tract, food and feeding behaviour in flatfishes (Pisces: Pleuronectiformes). — *Nether. J. Sea Res.*, **5** (2): 121-196.
- GUEREDRAT (J.-A.) et FRIESS (R.), 1971. — Importance des migrations nyctémérales des copépodes bathypélagiques. — *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Océanogr., **9** (2): 187-196.
- GUNNERUS (J.E.), 1765. — Efterretning om berglaxen, en rar norsk fisk, som Kunde Kaldes *Coryphaenoides rupestris*. — Drontheim. Gessell. Schrift, 3.
- GÜNTHER (A.), 1878. — Preliminary notices of deep-sea fishes collected during the voyage of H.M.S. Challenger. — *Ann. Mag. nat. Hist.*, **5** (2): 17-28, 179-187, 248-251.
- 1880. — An introduction to the study of fishes. Edinburgh, A.C. Black: 720 p.
- 1887. — Report on the deep-sea fishes collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. — *Challenger Rep., Zool.*, **22**: LXXV, 268 p.
- GÜNTHER (K.) et DECKER (K.), 1952. — Le monde merveilleux des abysses. — PAYOT Edit., Paris: 191 p.
- HARDING (G.C.H.), 1974. — The food of deep-sea copepods. — *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, **54**: 141-155.
- HARTLEY (M.B.), 1950. — Occurrence of a filter-feeding mechanism in the polychaeta *Nereis diversicolor*. — *Nature*, Londres, **165**: 734-735.

- HECTOR (J.), 1875. — Description of five new species of fishes obtained in the New Zealand seas by H.M.S. "Challenger" Expedition, July 1874. — *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 4^e ser., **15**: 78-82.
- HERTLING (H.), 1928. — Untersuchungen über die Ernährung von Meeresfischen. I. Quantitative Nahrungsuntersuchungen an Pleuronektiden und einigen anderen Fischen der Ostsee. — *Ber. dtsh. Komm. Meeresforsch.* (N.F.), **4**: 25-124.
- 1938. — Untersuchungen über die Ernährung von Meeresfischen. — *Ibid.*, **9**: 274.
- HIATT (R.W.) et STRASBURG (D.W.), 1960. — Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs on the Marshall Islands. — *Ecol. Monogr.*, **30** (1): 65-127.
- HICKLING (C.E.), 1925. — A new type of luminescence in fishes. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **13**: 914-929.
- HOLT (E.W.L.) et BYRNE (L.W.), 1906. — The marine fauna of the coast of Ireland. Part VIII. First report on the fishes of the Irish Atlantic slope. — *Fish. Ireland scient. Invest.* (1905), **2**: 28 p.
- HOPKINS (T.C.) et BAIRD (R.C.), 1973. — Diet of the Hatchetfish *Sternoptyx diaphana*. — *Marine Biol.*, **21** (1): 34-36.
- HUBBS (C.L.), 1954. — The distribution of macrourids. — *Un. int. Sc. Biol.*, sér. B, **16**: 62-64.
- HUREAU (J.-C.), 1970. — Biologie comparée de quelques Poissons antarctiques (Nototheniidae). — *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **68** (1391): 244 p.
- HYNES (H.B.N.), 1950. — The food of fresh-water stickbacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes. — *J. Anim. Ecol.*, **19** (1): 36-58.
- IVLEV (V.S.), 1961. — Experimental ecology of the feeding of fishes. — New-Haven; Yale University Press: 302 p.
- IWAMOTO (T.), 1970. — The R/V "Pillsbury" deep-sea biological expeditions to the Gulf of Guinea, 1964-65. 19. Macrourid fishes of the Gulf of Guinea. — *Stud. Trop. Oceanogr., Univ. Miami*, **4** (2): 316-431.
- IWAMOTO (T.) et STEIN (D.L.), 1974. — A systematic review of the rattail fishes (Macrouridae: Gadiformes) from Oregon and adjacent waters. — *Occ. pap. Calif. Acad. Sc.*, **111**: 79 p.
- JOENSEN (J.S.) et VEDEL TÅNING (Å), 1970. — Marine and freshwater fishes. — *Zoology of the Faroes*, 62-63: 241 p.
- JONES (N.S.), 1952. — The bottom fauna and food of flatfish off the Cumberland coast. — *J. Anim. Ecol.*, **21** (2): 182-205.
- JORGENSEN (C.B.), 1966. — Biology of suspension feeding. — Pergamon Press, Oxford, 357 p.
- JOUBIN (L.), 1933. — Comment se nourrissent les animaux des grandes profondeurs. — *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **624**: 15 p.
- KOEFOD (E.), 1927. — Fishes from the sea-bottom. — *Rep. "Michael Sars" N. Atl. Deep-Sea Exped., 1910*, **4** (1): 148 p.
- KONSTANTINOV (K.G.) et PODRAZHANSKAYA (S.G.), 1972. — Feeding and food interrelations of grenadier (*Macrurus rupestris*) and other deep-water fishes of North-West Atlantic. — *Trud. Pinro*, **28**: 96-106.
- LACÉPÈDE (B.), 1801. — Histoire naturelle des Poissons. — III, Paris, 558 p.
- 1802. — Suite du tableau du dix-neuvième ordre de la classe entière des poissons ou du troisième ordre de la première division des osseux. Soixante-dix-neuvième genre. Les Macroures. — *In*: Histoire naturelle générale et particulière des poissons, C.S. Sonnini, tome 8^e, F. Dufart, Paris, an. XI: 196-200, pl. 37.
- LAGARDÈRE (J.-P.), 1969 (1970). — Les crevettes du golfe de Gascogne (région sud). — *Tethys*, **1** (4): 1023-1048.
- 1971 (1972). — Recherches sur l'alimentation des crevettes de la pente continentale marocaine. — *Ibid.*, **3** (3): 655-675.
- 1973. — Données sur la biologie et sur l'alimentation de *Dichelopandalus bonnieri* (Crustacé-Natantia) dans le golfe de Gascogne. — *Ibid.*, **5** (1): 155-166.
- LEFRANC (G.), 1970. — Biologie de la morue du sud de la Mer du Nord et de la Manche orientale. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **34** (3): 277-296.
- LONGHURST (A.R.), 1957. — The food of the demersal fish of a West African estuary. — *J. anim. Ecol.*, **26**: 369-387.
- LOVE (R.M.), 1970. — The chemical biology of fishes. — Academic Press, London, New York, 547 p.
- LOWE (R.T.), 1839. — A supplement to a synopsis of the Fishes of Madeira. — *Proc. Zool. Soc. London*, **7**: 76-92, et *Trans. Zool. Soc. Lond.*, 1842, **3** (1): 1-20.
- MARSHALL (N.B.), 1954. — Aspects of deep-sea biology. Hutchinson's Scientific and Technical Publications: 380 p.
- 1960. — Swimbladder structure of deep-sea fishes in relation to their systematics and biology. — *Discovery Rep.*, **31**: 1-122.
- 1964. — Bathypelagic Macrourid Fishes. — *Copeia*, **1**: 86-93.
- 1965. — Systematic and biological studies of the Macrourid fishes (Anacanthini-Teleostii). — *Deep-Sea Res.*, **12** (3): 299-322.
- 1967. — The olfactory organs of bathypelagic fishes. — *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **19**: 57-70.
- 1971. — Exploration in the life of Fishes. — Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, 204 p.
- 1973 a. — Macrouridae. — *In*: Clofnam, J.-C. HUREAU et Th. MONOD, Unesco, Paris: 287-299.
- 1973 b. — Family Macrouridae. — *Mem. Sears Found. Marine Res.*, **1** (6): 496-537.

- MARSHALL (N.B.) et BOURNE (D.W.), 1964. — A photographic survey of benthic fishes in the Red Sea and Gulf of Aden, with observations on their population density, diversity and habits. — *Bull. Mus. comp. Zool., Harvard Univ.*, **132** (2) : 223-244.
- 1967. — Deep-sea photography in the study of fishes. — *In*: Deep-sea photography, Johns Hopkins Oceanogr. Stud., **3** : 251-257.
- MARSHALL (N.B.) et IWAMOTO (T.), 1973. — Genera *Coelorhynchus*, *Coryphaenoides*, *Hymenocephalus* and *Nezumia*. — *In*: Family Macrouridae, N.B. MARSHALL, *Mem. Sears Found. Marine Res.*, **1** (6) : 496-537.
- MAURIN (Cl.), 1962 a. — Etude des fonds chalutables de la Méditerranée occidentale (écologie et pêche). Résultats des campagnes des navires océanographiques "Président Théodore-Tissier", 1957 à 1960, et "Thalassa", 1960 et 1961. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **26** (2) : 163-218.
- 1962 b. — Les Crevettes profondes du littoral français de la Méditerranée. Répartition selon la profondeur. Notes biométriques. — *Rapp. P.V., Comm. int. Expl. Mer Médit.*, **15** (2) : 147-154.
- 1963. — Les Crevettes capturées par la "Thalassa" au large des côtes du Rio de Oro et de Mauritanie. Ecologie et pêche. — *Cons. Int. Expl. Mer, Com. Mollusques et Crustacés*, **48** : 1-15.
- 1966. — Les poissons planctonophages. I. Caractères généraux, comportement. — *In*: Eléments de planctologie appliquée, *Inst. sc. techn. Pêches marit.*, Paris : 97-104.
- 1968. — Ecologie ichthyologique des fonds chalutables atlantiques (de la baie ibéro-marocaine à la Mauritanie) et de la Méditerranée occidentale. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **32** (1) : 5-147.
- MAURIN (Cl.) et CARRIES (Cl.), 1968. — Note préliminaire sur l'alimentation des crevettes profondes. — *Rapp. P.V. Comm. int. Mer Médit.*, **19** (2) : 155-156.
- MOORE (H.B.), 1958. — Marine ecology. — John Wiley and Sons, New York, 493 p.
- MOREAU (E.), 1881. — Histoire naturelle des Poissons de la France. — 3 tomes, MASSON, Edit., Paris.
- MOTAIS (R.), 1960. — Quelques observations sur la biologie d'un poisson abyssal *Trachyrinchus trachyrinchus* RISSO et sur les conditions de vie en mer profonde. — *Bull. inst. Oceanogr., Monaco*, **1165** : 1-79.
- MURRAY (J.), 1895. — A summary of the scientific results. — Report on the scientific results of voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-76. 1608 p.
- MURRAY (J.) et HJORT (J.), 1912. — The depths of the ocean. — Mac MILLAN and C°, London : 821 p.
- MURRAY (J.) et RENARD, 1891. — Report on deep-sea deposits, based on the specimens collected. — Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-76 : 525 p.
- NAFPAKTITIS (B.G.) et PAXTON (J.R.), 1968. — Review of the lanternfish genus *Lampadena* with a description of a new species. — *Contr. Sci., Los Angeles Count. Mus.*, **138** : 1-29.
- NEILL (R.M.), 1938. — The food and feeding of the brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to the organic environment. — *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, **59** : 481-520.
- NIKOLSKY (G.V.), 1963. — The Ecology of Fishes. — Academic Press, London and New York : 352 p.
- NOBLE (E.R.), ORIAS (J.D.) et RODELLA (T.D.), 1972. — Parasitic fauna of the deep sea fish, *Macrourus rupestris* (GUNNERUS) from Korsfjorden, Norway. — *Sarsia*, **50** : 47-50.
- NORMAN (J.R.), 1934. — A systematic monograph of the flatfishes (Heterosomata). — I. Psettodidae, Bothidae, Pleuronectidae. — British Museum, London, 459 p.
- NOUVEL (H.), 1950. — Recherches sur la nourriture de quelques Trigles du golfe de Gascogne au large d'Arcachon. — *Bull. Inst. oceanogr. Monaco*, **964**, 12 p.
- 1915 a. — Sur quelques points intéressants dans la structure des reins chez *Gastrostomus bairdi* (GILL et RYDER), *Argyrolepelecus hemigymnus* (COCO) et *Chauliodus sloanei* (BLOCH). — *Bull. Inst. Oceanogr.*, **307** : 5 p.
- 1923. — Etude d'anatomie comparée sur les Poissons provenant des campagnes scientifiques de S.A.S. le Prince de Monaco. 2^e partie. *Ibid.*, **65** : 100 p.
- 1948. — Fishes collected by the Skagerak Expedition in the eastern Atlantic 1946. — *Göteborgs K. Vetensk.-o. VitterSamh. Handl.*, (B) **5** (16), 95 p., et *Meddn Göteborgs Mus., zool. Adv.*, **121** : 3-95.
- NYBELIN (O.), 1957. — Deep-sea bottom fishes. — *Rep. Swedish deep-sea exp.*, **2**, zoology, **20** : 249-345.
- OKADA (Y.) et MATSUBARA (K.), 1938. — Keys to the fishes and fish-like animals of Japan. — Tokyo, 584 p.
- OKAMURA (O.), 1963. — Two new and one rare Macrouroid fishes of the genera *Coelorhynchus* and *Lionurus* found in the Japanese waters. — *Bull. Misaki Mar. Biol. Inst., Kyoto Univ.*, **4** : 21-35.
- 1966. — The brain of the fishes of the order Gadida, with special reference to its morphological differentiation. — *Jap. J. Ichthyol.*, **13** (4-6) : 103-111.
- 1970 a. — Macrourina (Pisces). — Fauna Japonica, Academic Press of Japan, 1970 : 216 p.
- 1970 b. — Studies on the macrouroid fishes of Japan. — *Rep. U.S.A. Mar. Biol. st.*, **17** (1-2) : 1-179.
- PARR (A.E.), 1946. — The Macrouridae of the western North Atlantic and Central American seas. — *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, **10**, art. 1 : 1-99.
- PAXTON (J.R.), 1967. — Biological notes on southern California lanternfishes (Family Myctophidae). — *Calif. Fish and Game*, **53** (3) : 214-217.
- PECHENIK (L.N.) et TROYANOVSKII (F.M.), 1970. — Trawling resources on the north-atlantic continental slope. — Israel Program for Scientific Translations, Jérusalem, 1971. 65 p.
- 1969. — *Ryb. Khoz.*, **12** : 7-9.

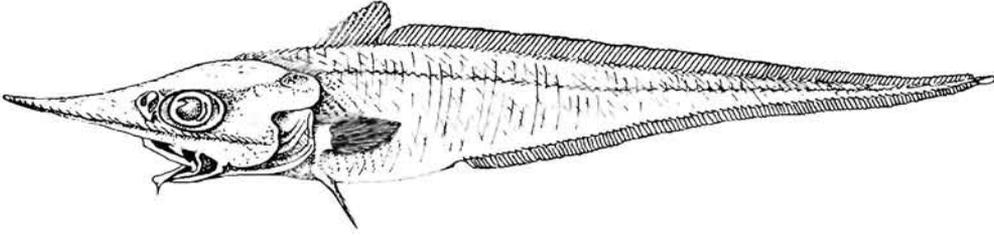
- PERES (J.-M.), 1958. — Remarques générales sur un ensemble de quinze plongées effectuées avec le Bathyscaphe F.N.R.S. III. — In: Résultats scientifiques des campagnes du F.N.R.S. III, 1954-1957, *Annls. Biol., Cons. perm. int. Explor. mer*, **24**: 197-198.
- PERES (J.-M.) et DEVÈZE (L.), 1963. — Océanographie biologique et biologie marine. Tome second. La vie pélagique. — Presses Universitaires de France, Paris: 514 p.
- PFÜLLER (A.), 1914. — Beiträge zur Kenntnis der Seitensinnesorgane und Kopfanatomie der Macruriden. — *Jenaische Zeitschr. Naturw.*, **52**: 1-134.
- PHILLIPS (A.M.), LOVELACE (F.E.), BROCKWAY (D.R.) et BALZER (G.C.), 1953. — The nutrition of trout. — *Fish. Res. Bull. N.Y.*, **16**: 46 p.
- PICHOT (P.), 1971. — Etude électrophorétique des protéines du sérum et du cristallin des merlus de la côte nord-ouest africaine. — *Rapp. P.V., Cons. int. Explor. Mer*, **161**: 80-85.
- 1973. — Etude sérologique et biochimiques de trois espèces de Merlus, *M. merluccius* (L.), *M. senegalensis* CADENAT, *M. cadenati* DOUTRE. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **37** (2): 233-247.
- PICHOT (P.) et DUCLERC (J.), 1971. — Etude des protéines solubles du cristallin de thons rouges (*Thunnus thynnus* L.) par électrophorèse et immunologie. — *Journées ichthyol.*, Rome, C.I.E.S.M., 1970: 79-82.
- PICHOT (P.) et PICHOT (Y.), 1973. — Caractères biochimiques de certaines espèces de Scombridés. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **37** (2): 249-252.
- PICHOT (P.) et POLLARD (D.A.), 1970. — Etude électrophorétique des protéines du cristallin de Sparidés et Centracanthidés méditerranéens. — *Ibid.*, **34** (1): 81-88.
- PILLAY (T.V.R.), 1952. — A critic of methods of study of food of fishes. — *J. Zool. Soc. India*, **4** (2): 185-200.
- PODRAZHANSKAYA (S.G.), 1967. — Feeding of *Macrourus rupestris* in the Iceland area. — *Annls Biol., Cons. perm. int. Explor. Mer*, **24**: 197-198.
- POLL (M.), 1953. — Poissons. III. Téléostéens malacoptérygiens. Expédition océanographique belge dans les eaux côtières africaines de l'Atlantique sud. — **4** (2): 258 p.
- POLLARD (D.A.) et PICHOT (P.), 1972. — Identification des espèces du genre *Spicara* par électrophorèse des protéines du cristallin. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **36** (1): 5-14.
- POUCHET (G.) et DE GUERNE (J.), 1887. — Sur la nourriture de la Sardine. — *C.R. Acad. Sc., Paris*, 7 mars 1887: 3 p.
- POWLES (P.M.), 1958. — Studies of reproduction and feeding of Atlantic cod (*Gadus callarias* L.) in the South-western Gulf of St Lawrence. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, **15** (6): 1383-1402.
- PRIOU (E.), 1932. — Remarques sur les espèces de Grondins les plus communes sur les côtes de France. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **5** (2): 223-272.
- RABAËY (M.), 1964. — Comparative study of tissue proteins (lens and muscle) in fish. — *Prot. Biol. Fluids*, **12**: 273-277.
- RANDALL (J.E.), 1967. — Food habits of reef fishes of the West Indies. — *Proc. int. Conf. tropical Oceanogr., Miami*, 1967: 665-847.
- RATTRAY (J.-M.), 1947. — Observations on the food-cycle of the South African Stockfish *Merluccius capensis* Cast. off the West Coast of South Africa; with a note on the food of the king-klip *Genypterus capensis* (SMITH). — *Ann. S. Afr. Mus.*, **36** (4): 315-331.
- RAUTHER (M.), 1937. — Kiemen der Anamnier-Kiemendarmerivate der Cyclostomen und Fische. — In: Bolk's ed.: 211-278.
- REEVE (E.C.R.), 1940. — Relative growth in the snout of Anteaters. A study in the application of quantitative methods to systematics. — *Proc. Zool. Soc. London*, sér. A, **110**: 47-80.
- REIMERS (P.E.), 1964. — A modified method of analyzing stomach contents with notes on the food habits of Coho Salmon in the coastal waters of Oregon and Southern Washington. — *Res. Briefs, Fish Comm. Oregon*, **10** (1): 46-56.
- REYS (J.-P.), 1960. — Etude de la nourriture de quelques poissons démersaux du golfe du Lion. — *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*, **20** (33): 65-97.
- RICE (A.L.), 1962. — The food of the sea-scorpion *Acanthocottus bubalis* (Teleostei-Scleroparei) in Manx waters. — *Proc. Zool. Soc., Lond.*, **138**: 295-303.
- RISSO (A.), 1810. — Ichthyologie de Nice ou histoire naturelle des poissons du département des Alpes-Maritimes. — Paris XXXVI + 388 p., 11 pl.
- RITCHIE (A.), 1937. — The food and feeding habits of the haddock in Scottish waters. — *Rep. Fish. Bd Scot. Sci. Invest.*, **11**: 4-95.
- ROGER (C.), 1974. — Les Euphausiacés du Pacifique équatorial et sud tropical. Zoogéographie, écologie, biologie et situation trophique. — *Mém. O.R.S.T.O.M.*, **71**: 265 p.
- ROSE (M.), 1933. — Copépodes pélagiques. — Faune de France, n° 26. P. LECHEVALIER, Paris, 1933: 374 p.
- ROUSHDY (H.M.) et HANSEN (V.K.), 1960. — Ophiuroids feeding on phytoplankton. — *Nature, London*, **188**: 517-518.
- ROUX (C.) et HUREAU (J.-C.), 1969. — Campagne d'essais du "Jean Charcot" (3-8 décembre 1968). 2. Liste des Poissons. — *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2° sér., **41** (4): 1021-1026.
- SAMYSHEV (E.Z.) et SCHETINKIN (S.V.), 1973. — Feeding patterns of some species of Myctophidae and *Maurolicus muelleri* caught in the sound-dispersing layers in the north-western African area. — *Cons. int. Expl. Mer. Ann. biol.*, **28**: 212-215.

- SAUVAGE (H.E.), 1888. — Sur la nourriture de quelques poissons marins. — *Bull. Soc. Acclim.*, 4^e sér., **5** : 673-677.
— 1889. — Sur la nourriture de quelques poissons marins. — *Rev. Sc. Nat. Appl.*, **6** : 961-964.
— 1891. — Sur la nourriture de quelques poissons marins. — *Ibid.*, **1** : 1-7.
— 1892. — La nourriture de quelques poissons de mer. — *Ann. Stat. aqu. Boulogne-sur-mer*, **1** (1) : 39-51.
- SCOTT (T.), 1902. — Observations on the food of fishes. — *Rep. Fish. Bd. Scot.*, **20** (2) : 486-538.
— 1903. — Some further observations on the food of fishes. — *Ibid.*, **21** (3) : 218-227.
- SMITH (A.C.) et GOLDSTEIN (R.A.), 1967. — Variation in protein composition of the eye lens nucleus in ocean white-fish *Caulolatilus princeps*. — *Comp. Biochem. Physiol.*, **23** : 533-539.
- SMITH (W.R.), 1888. — On the food of fishes. — *Rep. Fish. Bd. Scot.*, **7** : 222-258.
— 1891. — On the food of fishes. — *Ibid.*, **9** : 222-242.
— 1892. — On the food of fishes. — *Ibid.*, **10** : 211-231.
- SORBE (J.-C.), 1972. — Ecologie et éthologie alimentaire de l'ichthyofaune chalutable du plateau continental sud-Gascogne. — Thèse de 3^e cycle, Aix-Marseille : 125 p.
- SOURNIA (A.), 1973. — La production primaire planctonique en Méditerranée. Essai de mise à jour. — *Bull. Etude en commun Med.*, **5** (n^o sp.) : 128 p.
- STEUER (A.), 1905. — Über das Kiemenfilter und die Nahrung adriatischer Fische. — *Verhandl. zool. botan. Ges., Wien*, **55** : 275-299.
- STEVEN (G.A.), 1930. — Bottom fauna and the food of fishes. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **16** (3) : 677-706.
- STIRLING (W.), 1884. — On the chemistry and Histology of the digestive organs of fishes. — *2nd Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland* : 31-45.
- STRÖM (H.), 1762. — Söndmörs Beskrivelse. — **1**, p. 267.
- TEMPLEMAN (W.), 1970. — Additional tubular details of distributional, meristic and morphometric data for the paper: a review of the morid fish genus *Lepidion* of the North Atlantic with first records of *Lepidion eques*, from the Western North Atlantic (TEMPLEMAN, 1970). Also, weights, food and parasites of *Lepidion*. — *Fisheries Res. Bd. Can., Biol. Stat., St-John's, Nfld.*, 18^e techn. report, 30 p.
- THOMAS (J.D.), 1966. — On the biology of the catfish *Clarias senegalensis*, in a man-made lake in the Ganaian savanna with particular reference to its feeding habits. — *J. Zool. London*, **148** : 476-514.
- TOURNIER (H.), 1968. — Note préliminaire sur *Gadus poutassou* de Méditerranée. — *Rapp. Comm. int. mer Médit.*, **19** (2) : 317-319.
- TREGOUBOFF (G.) et ROSE (M.), 1957. — Manuel de planctologie méditerranéenne. — Tome I. Texte. Centre national de la Recherche scientifique, Paris, 1957 : 587 p.
- TUGE (H.) et SHIMAMURA (H.), 1958. — Study on the brains of deep-sea fishes, *Cyclothone microdon*, *Gonostoma ritogi* and *Coryphaenoides acrolepis*. — *Ann. Rep. Japan Sea Reg. Fish. Res. Lab.*, **5** : 197-220.
- VAILLANT (L.), 1888. — Expéditions scientifiques du "Travailleur" et du "Talisman" pendant les années 1880, 1881, 1882, 1883. — Poissons, Paris, 406 p.
- VEGAS-VELEZ (M.), 1972. — Contribution à l'étude de l'appareil digestif des Téléostéens. Rapports avec l'éthologie alimentaire. — Thèse, Univ. Aix-Marseille : 206 p.
- VINOGRADOV (M.E.), 1962. — The feeding of deep-sea zooplankton. — *Rapp. P.V. Cons. perm. int. Expl. Mer*, **153** : 114-120.
- VIVIEN (M.L.), 1973. — Contribution à la connaissance de l'éthologie alimentaire de l'ichthyofaune du platier interne des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar). — *Tethys*, Suppl. 5 : 221-308.
- WAITE (E.R.), 1916. — Fishes. — *Scient. Rep. Austr. Antarct. Exped.*, **3** (11) : 1-92.
- WICSTEAD (J.H.), 1962. — Food and feeding in pelagic copepods. — *Proceed. Zool. Soc., London*, **139** : 545-555.
- ZILANOV (V.), 1966. — Results of soviet investigations on *Micromesistius poutassou* in the North-East Atlantic in 1966. — *Cons. int. Expl. Mer, Ann. Biol.*, **23** : 119-121.
— 1968. — Some data on the biology of *Micromesistius poutassou* (Risso) in the North-East Atlantic. — *Rapp. P.V., Cons. int. Expl. Mer*, **158** : 116-122.
- ZUGMAYER (E.), 1911 a. — Diagnoses de Poissons nouveaux provenant des campagnes du Yacht "Princesse Alice" (1901-10). — *Bull. Inst. océanogr., Monaco*, **193** : 1-14.
— 1911 b. — Poissons provenant des campagnes du Yacht "Princesse Alice". — *Résult. Camp. scient. Prince Albert I^{er}*, **35** : 174 p.

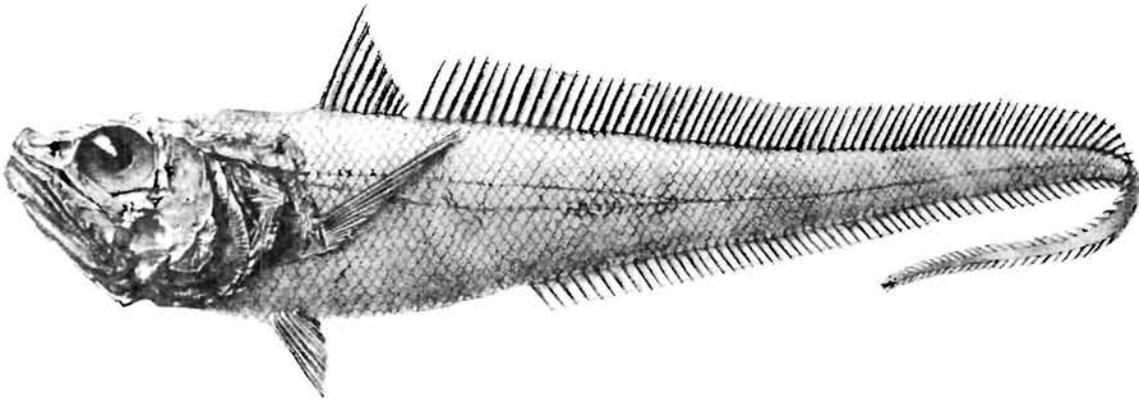
ANNEXE

BREVES DESCRIPTIONS DES ESPECES ETUDIEES ⁽¹⁾

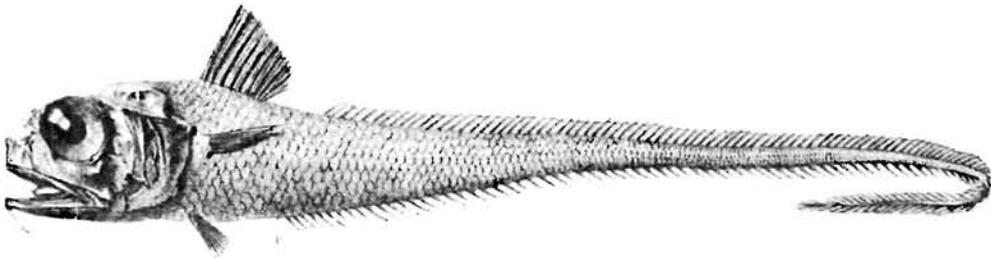
(1) Nous ne présentons pas ici une clef permettant de séparer les différentes espèces de Macrouridae, mais quelques caractères permettant de reconnaître les 15 espèces étudiées dans ce travail.



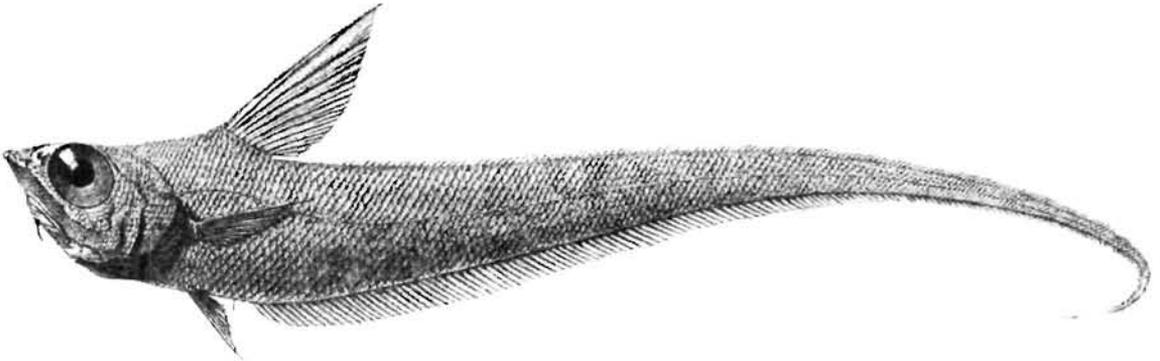
Trachyrhynchus trachyrhynchus, (Risso, 1810) - Trachyrhynchinae. — Cette espèce a les caractères de sa sous-famille ; il y a 7 rayons branchiostèges ; le museau est très allongé et triangulaire ; la première fente branchiale n'est pas réduite ; les branchiospines du bord antérieur du premier arc branchial sont allongées ; chez cette espèce les écailles dorsales sont très denticulées (dessin d'après BINI, 1970, MONDO SOMMERSO Ed., III, 123).



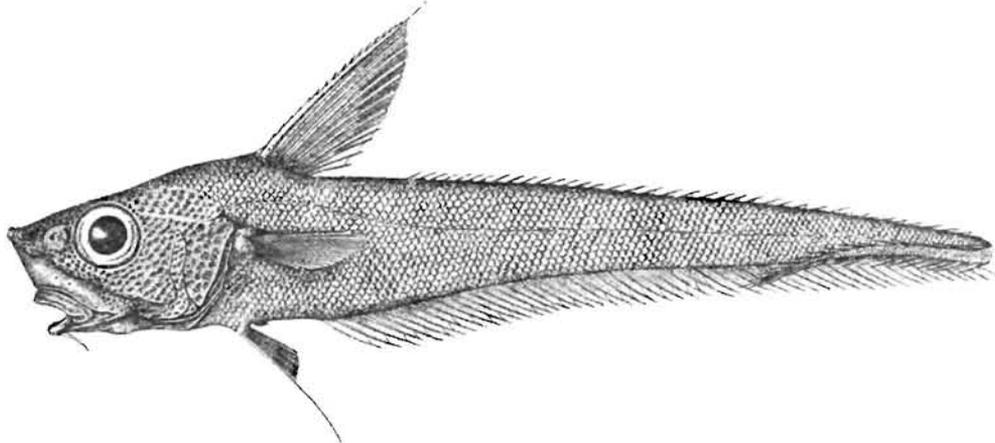
Bathygadus melanobranchus VAILLANT, 1888 - Bathygadinae. — Cette espèce a les caractères de sa sous-famille, il y a 7 rayons branchiostèges ; la bouche est grande et terminale, la première fente branchiale n'est pas réduite ; les branchiospines du bord antérieur du premier arc branchial sont nombreuses et allongées ; la deuxième nageoire dorsale est bien développée ; cette espèce n'a pas de barbillon sous la mâchoire inférieure ; les nageoires pelviennes ont 7 ou 8 rayons ; *B. melanobranchus* atteint 500 mm (dessin in VAILLANT, 1888, pl. XVIII, fig. 1).



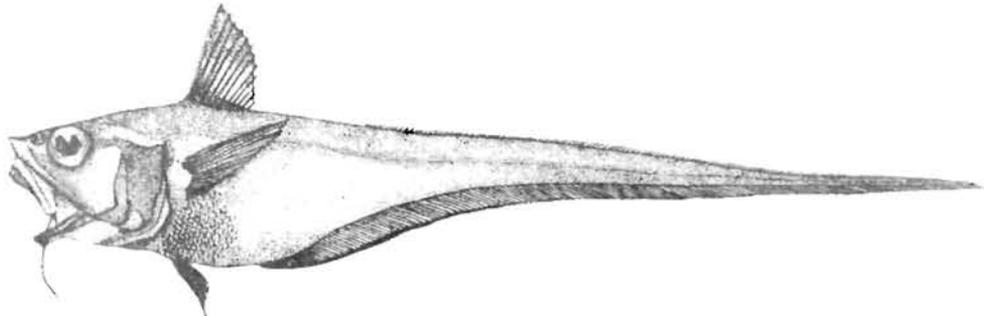
Hymnocephalus italicus GIGLIOLI, 1884 - Macrourinae. — Chez tous les Macrourinae, la première fente branchiale est réduite, les branchiospines sont des tubercules dentés et les rayons de la deuxième nageoire dorsale sont peu développés ; cette espèce, toujours de petite taille, a 7 rayons branchiostèges ; la bouche est terminale ; les nageoires pelviennes ont 10 à 12 rayons ; il y a un organe lumineux ventral (dessin in VAILLANT, 1888, pl. XIX, fig. 1).



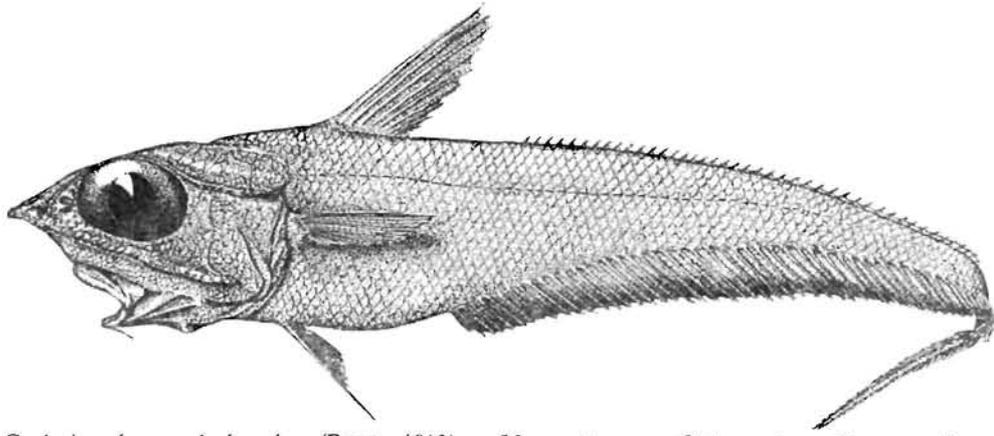
Nezumia aequalis (GÜNTHER, 1878) - Macrourinae. — Chez le genre *Nezumia* il y a 7 rayons branchiostèges, la bouche est infère, l'anus entouré d'une zone noire dépourvue d'écaillés est situé entre les nageoires pelviennes; il y a un organe lumineux ventral; le bord antérieur du deuxième rayon de la première nageoire dorsale est denticulé; les nageoires pelviennes de *N. aequalis* ont 8 à 9 (parfois 7), rayons (dessin in VAILLANT, 1888, pl. XXII, fig. 1).



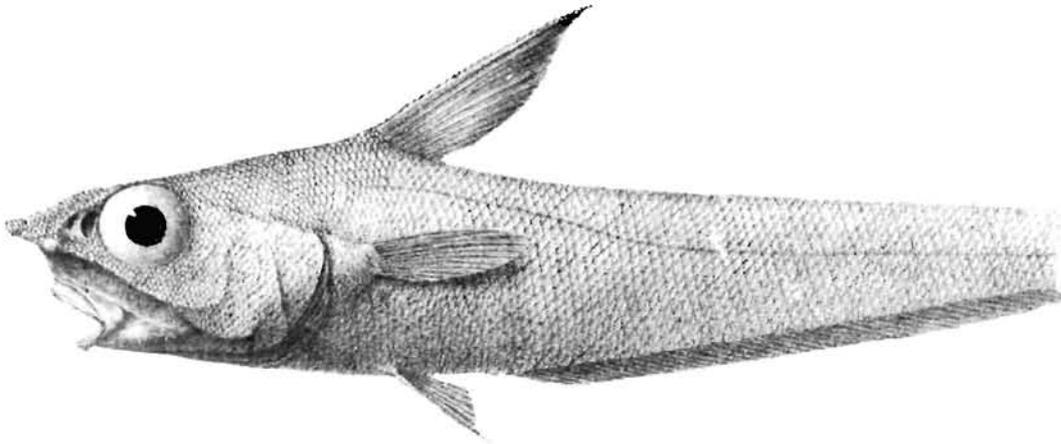
Nezumia sclerorhynchus (VALENCIENNES, 1838) - Macrourinae. — La distinction des deux espèces *N. aequalis* et *N. sclerorhynchus* est sujette à caution, aussi dans un travail en cours nous réexaminons cette distinction; les critères utilisés classiquement pour les séparer (notamment la présence ou l'absence d'écaillés sous le museau) sont, en effet, peu convaincants; au cours de ce travail, nous avons donc utilisé, pour séparer les deux espèces, outre les critères classiques, l'origine géographique de nos individus; *N. aequalis* vit dans l'Atlantique nord tempéré, du détroit de Davis aux Açores, et *N. sclerorhynchus*, en Méditerranée et dans l'Atlantique tropical (dessin in MARSHALL, 1973, Mem. Sears Found. Marine Res., 1 (6), 646).



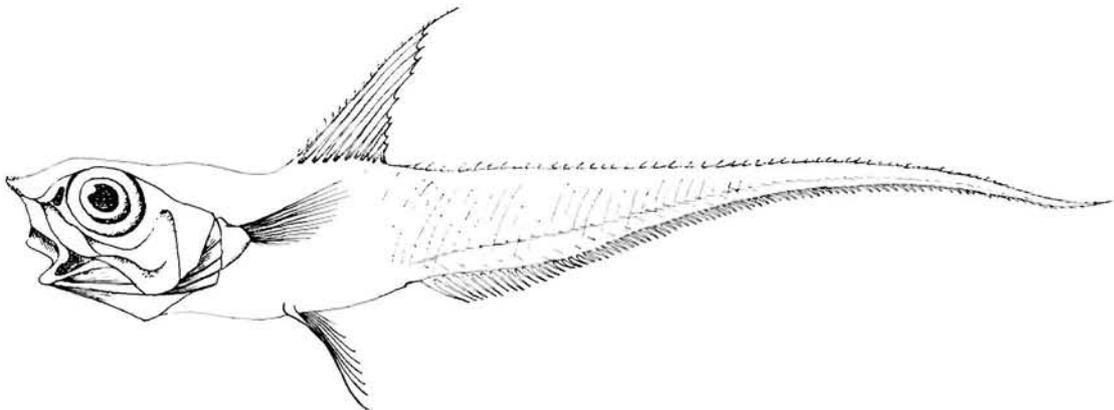
Ventrifossa occidentalis (GOODE et BEAN, 1885) - Macrourinae. — Cette espèce a 7 rayons branchiostèges; la bouche sub-terminale est armée de dents fortes mais peu nombreuses; le deuxième rayon de la première nageoire dorsale a son bord antérieur finement denticulé (au contraire du genre *Malacocephalus* dans lequel était précédemment placée cette espèce); les nageoires pelviennes ont 8 rayons (dessin in CADENAT, 1953, Bull. I.F.A.N., 15 (3), 1067).



Coelorhynchus coelorhynchus (Risso, 1810) - Macrourinae. — Cette espèce a 7 rayons branchiostèges; le museau est triangulaire; la bouche, petite et infère, porte de nombreuses petites dents disposées sur plusieurs rangs; des crêtes sous- et sus-orbitaires sont bien marquées; l'œil est grand (34 à 40 % de la longueur de la tête); le premier arc branchial est dépourvu de branchiospines; le deuxième rayon de la première dorsale est lisse; les nageoires ventrales ont 7 rayons; il y a une zone noire dépourvue d'écaillés sous l'abdomen (dessin in MARSHALL et IWAMOTO, 1973, Mem. Sears Found. Mar. Res., 1 (6), 552).



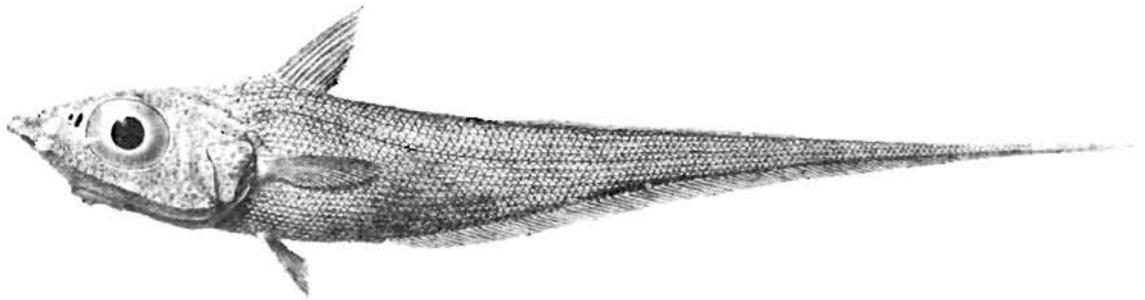
Coryphaenoides guentheri (VAILLANT, 1888) - Macrourinae. — Le genre *Coryphaenoides* a 6 rayons branchiostèges et une bouche infère armée, sur les deux mâchoires, de nombreuses petites dents disposées sur plusieurs rangs; le deuxième rayon de la première dorsale a son bord antérieur denticulé; chez cette espèce le diamètre de l'œil représente 24,6 à 29 % de la longueur de la tête et les nageoires pelviennes ont 7 ou 8 rayons; *C. guentheri* atteint 500 mm (dessin in GÜNTHER, 1887, Challenger Rep., Zool., 22, pl. XXXII, fig. A).



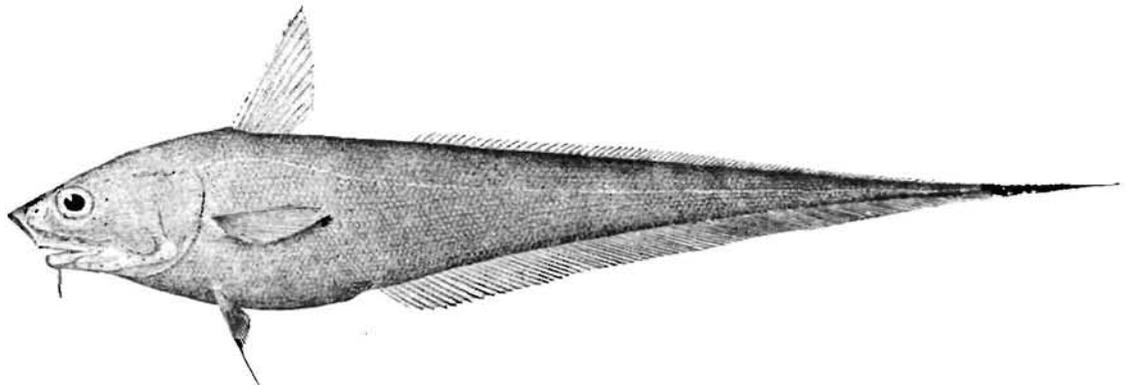
Coryphaenoides zaniophorus (VAILLANT, 1888) - Macrourinae. — L'œil est plus grand chez cette espèce que chez la précédente (34 à 35 % de la longueur de la tête), ce qui permet, notamment, de les séparer l'une de l'autre.



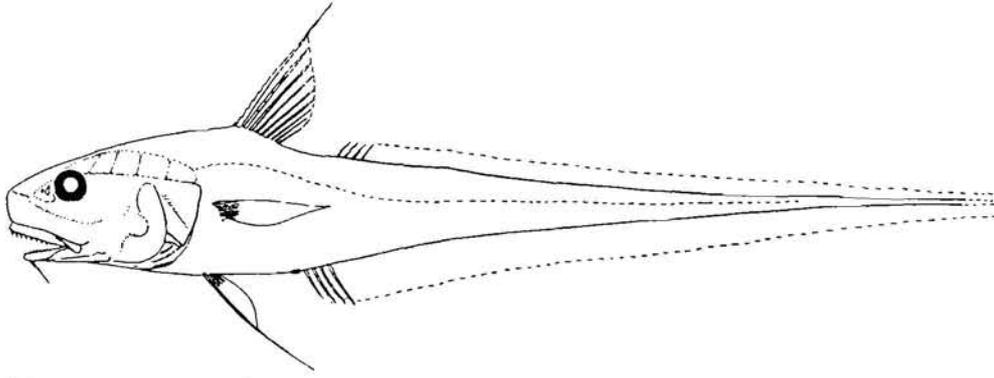
Macrourus berglax LACÉPÈDE, 1801 - Macrourinae. — Chez le genre *Macrourus* il y a 6 rayons branchiostèges, la bouche est infère, le diamètre de l'œil atteint au moins 30 % de la longueur de la tête; l'anus est juste en avant de l'origine de la nageoire anale; le bord antérieur du deuxième rayon de la première nageoire dorsale est denticulé et les nageoires pelviennes ont 8 rayons; la deuxième nageoire dorsale, chez cette espèce, a son origine bien en avant du niveau où se trouve l'anus (dessin in COLLETT, 1896, Résult. Camp. scient. Prince Albert I^{er} 10, pl. 2, fig. 6).



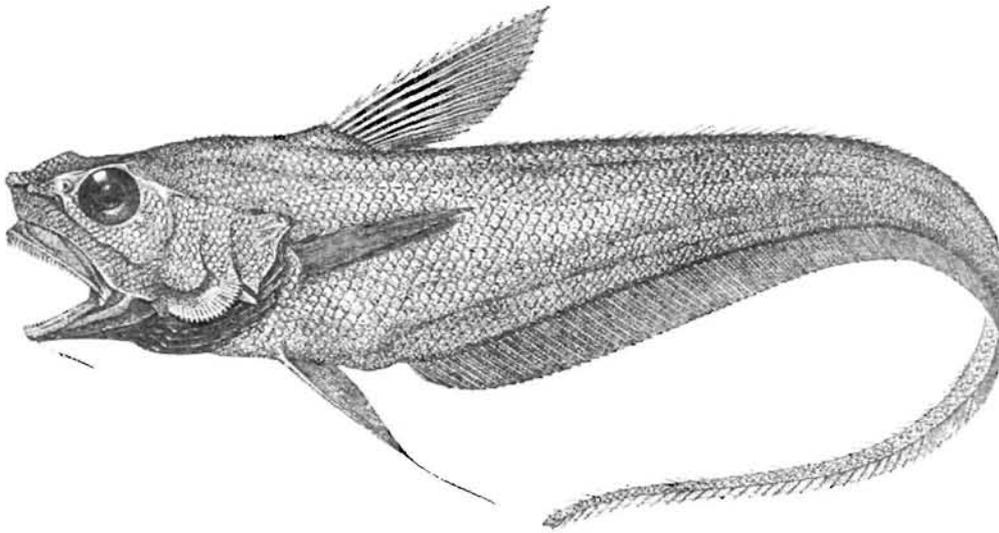
Macrourus holotrachys (GÜNTHER, 1878) - Macrourinae. — Chez cette espèce la deuxième nageoire dorsale a son origine juste au-dessus de l'anus (dessin in GÜNTHER, 1887, *Challenger Rep.*, Zool., 22, pl. XXVIII, fig. B).



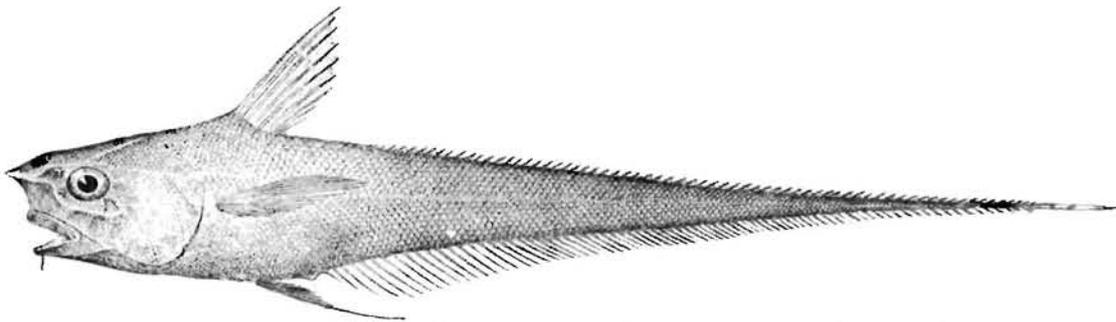
Nematonurus armatus (HECTOR, 1875) - Macrourinae. — Cette espèce a 6 rayons branchiostèges, une bouche sub-terminale armée de grandes dents peu nombreuses; le diamètre de l'œil ne représente que 25 % de la longueur de la tête; de plus il est inférieur à la longueur du museau; le bord antérieur du deuxième rayon de la première nageoire dorsale est denticulé; les nageoires pelviennes ont 10 ou 11 rayons; *Nematonurus armatus* atteint 800 mm (dessin in GOODE et BEAN, 1896, *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 8, fig. 340).



Chalinura brevibarbis GOODE et BEAN 1896 - Macrourinae. — Chez le genre *Chalinura* il y a 6 rayons branchiostèges et la bouche est sub-terminale; la longueur du prémaxillaire est supérieure à 33 % de la longueur de la tête; sur le prémaxillaire les dents du rang externe sont plus grandes que celles des rangs internes; le dentaire n'a qu'un rang de dents; le bord antérieur du deuxième rayon de la première nageoire dorsale est denticulé; cette espèce a un œil petit (16,8 à 18,7 % de la longueur de la tête) et ses nageoires pelviennes ont 8 ou 9 rayons; *C. brevibarbis* atteint au moins 350 mm (dessin in MARSHALL, 1973, Mem. Sears Found. Marine Res., 1 (6), 592).



Chalinura mediterranea GIGLIOLI, 1893 - Macrourinae. — Le diamètre de l'œil atteint 17 à 23,3 % de la longueur de la tête et les nageoires pelviennes ont de 12 à 14 rayons; *C. mediterranea* atteint au moins 730 mm (dessin in MARSHALL, 1973, Mem. Sears Found. Marine Res., 1 (6), 594).



Lionurus carapinus (GOODE et BEAN, 1883) - Macrourinae. — Cette espèce a une bouche infère et la longueur du prémaxillaire est inférieure à 33 % de la longueur de la tête; la dentition buccale a les mêmes caractéristiques que celle du genre *Chalinura*; le bord antérieur du deuxième rayon de la première dorsale est denticulé; les pelviennes ont de 9 à 11 rayons; *L. carapinus* atteint au moins 350 mm (dessin in GOODE et BEAN, 1896, Mem. Mus. Comp. Zool. Harv., 2, fig. 339).