

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

THESE

présentée pour l'obtention du titre de
Docteur de 3^{ème} cycle en Biologie
et Physiologie Animales

par

Manuela DESMARCHELIER

**Contribution à l'étude de la biologie
des populations de Tacauds
Trisopterus luscus (L.1758)
en Manche orientale et dans le sud de
la Mer du Nord**

Soutenue le 29 janvier 1986, devant la comission d'examen :

Mr. M. PORCHET, Professeur à l'Université de Lille IPrésident
Mr. S. FRONTIER, Professeur à l'Université de Lille IRapporteur
Mr. A. RICHARD, Professeur à l'Université de Lille I.....
Mr. C. DENIEL, Maître-Assistant à l'Université de Bretagne Occidentale....Examineurs
Mr. A. LAUREC, Directeur de recherche à l'IFREMER Nantes.....Invité

SOMMAIRE

	page
Introduction	1
I.Généralités	3
1. Position systématique	3
2. Etude comparée des 3 espèces de <u>Trisopterus</u>	3
2.1. Distinctions morphologiques	3
2.1.1. <u>Trisopterus luscus</u> (L.)	3
2.1.2. <u>Trisopterus minutus</u> (M.)	4
2.1.3. <u>Trisopterus esmarkii</u> (N.)	4
2.2. Habitat et distribution géographique	4
2.2.1. <u>T. luscus</u>	5
2.2.2. <u>T. minutus</u>	9
2.2.3. <u>T. esmarkii</u>	13
2.3. Importance économique des trois espèces	15
2.3.1. <u>T. luscus</u>	15
2.3.2. <u>T. minutus</u>	15
2.3.3. <u>T. esmarkii</u>	15
3. Répartition différentielle de <u>Trisopterus lucus</u>	17
3.1. Répartition des juvéniles	17
3.2. Répartition des adultes	17
II.Reproduction	19
1. Connaissances acquises	19
1.1. Aires et périodes de reproduction	19
1.2. Développement larvaire	21
2. Echantillonnage et prélèvements	21
2.1. Echantillonnage	21
2.2. Prélèvements	21
3. Description des gonades	21
3.1. Chez la femelle	21
3.2. Chez le mâle	25
4. Taille et âge des tacauds au moment de la maturité sexuelle	25
5. Cycle de reproduction	27

5.1. Matériel et méthodes	27
5.1.1. Préparation histologique	27
5.1.1.1. Chez les femelles	27
5.1.1.1.1. L'échantillonnage	27
5.1.1.1.2. L'inclusion et la coupe	28
5.1.1.1.3. La coloration	28
5.1.1.2. Chez les mâles	28
5.1.2. Le suivi des indices	28
5.1.2.1. Le rapport gonado-somatique (R.G.S.)	28
5.1.2.2. Le rapport hépato-somatique (R.H.S.)	29
5.1.2.3. L'indice pondéral k	29
5.2. Le cycle sexuel	31
5.2.1. Le cycle sexuel des femelles	31
5.2.1.1. Evolution des ovocytes	31
5.2.1.2. Echelle de maturation des ovaires	37
5.2.1.3. Evolution mensuelle des stades de maturation des ovaires	43
5.2.1.3.1. Biais d'échantillonnage	43
5.2.1.3.2. Evolution des différents stades sexuels .	43
5.2.1.3.3. Evolution mensuelle moyenne	43
5.2.1.3.4. Evolution des stades chez le groupe I ..	45
5.2.1.3.5. Evolution du groupe II et comparaison avec les groupes de femelles plus âgées	45
5.2.1.4. Evolution mensuelle du rapport gonado-somatique	49
5.2.1.4.1. Evolution du R.G.S. moyen	49
5.2.1.4.2. Evolution du R.G.S. par groupe d'âge	49
5.2.1.4.3. Essai d'interprétation des irrégularités de la courbe moyenne	53
5.2.1.5. Evolution mensuelle du rapport hépato-somatique (R.H.S.)	57
5.2.1.6. Evolution de l'indice pondéral k	57
5.2.1.7. Influence des conditions du milieu sur l'état physiologique du poisson	60
5.2.2. Le cycle sexuel des mâles	60
5.2.2.1. Etude histologique	60
5.2.2.2. Echelle de maturation des testicules	65
5.2.2.3. Evolution mensuelle des stades sexuels	65

5.2.2.4. Evolution mensuelle du R.G.S.	71
5.2.2.5. Evolution mensuelle du R.H.S.	71
5.2.2.6. Evolution mensuelle de l'indice pondéral ...	71
III. Croissance	73
1. Moyens à la mer et échantillonnage	73
1.1. Moyens à la mer	73
1.2. Echantillonnage	75
2. Méthode directe	77
2.1. Otolithométrie	77
2.1.1. Détermination de l'âge	77
2.1.2. Prélèvement des otolithes et confection des lames minces	79
2.1.3. Examen des lames minces	81
2.1.4. Interprétation des structures annulaires	81
2.1.5. Calcul de l'âge	83
2.1.6. Difficultés rencontrées lors de la lecture d'otolithes	83
2.1.7. Résultats et élaboration des clés taille-âge	85
2.2. Croissance en longueur	85
2.2.1. Choix d'un modèle	85
2.2.2. Application de l'équation de Von Bertalanffy : recherche des paramètres de la croissance	90
2.2.2.1. Méthodes graphiques	90
2.2.2.1.1. Détermination de L_m , première estimation de k	90
2.2.2.1.2. Calcul de t_o	92
2.2.2.2. Méthode informatisée	93
2.2.3. Résultats	93
2.2.3.1. Méthodes graphiques	93
2.2.3.2. Méthode de Allen	97
2.2.4. Discussion	103
2.2.4.1. Remarques générales sur la croissance du tacaud	103
2.2.4.2. Comparaison des trois méthodes d'ajustement .	107
3. Rétromesure	110
3.1. Relation entre la longueur du poisson et la largeur de l'otolithe non coupé	110

3.1.1. Mesure	110
3.1.2. Choix d'un modèle	111
3.1.3. Résultats	111
3.2. Relation entre la largeur de l'otolithe et sa section en lame mince.....	113
3.3. Retrocalcul de l'âge	113
3.3.1. Mesure des anneaux sur lames minces	113
3.3.2. Distribution des couples (longueur du poisson, Rayon de l'otolithe)	115
3.3.3. Méthode de retrocalcul	115
3.3.4. Résultats	119
3.3.4.1. Ajustement des retromesures à une courbe de croissance	119
3.3.4.2. Phénomène de LEE	119
3.3.4.3. Ajustement au modèle de Von Bertalanffy	123
4. Relation longueur-poids	127
 IV. Analyse biométrique	 131
1. Composition des captures. Etude de la répartition en taille et en âge dans les strates échantillonnées	131
1.1. Moyens de prélèvements	131
1.1.1. Strate des jeunes individus	131
1.1.2. Strate des individus de taille commerciale	131
1.1.3. Strate des individus réformés	131
1.2. Méthode d'analyse des échantillons	133
1.2.1. Projection sur un espace réduit	133
1.2.2. L'analyse factorielle des correspondances	133
1.3. Construction des histogrammes	135
1.4. Résultats	135
1.4.1. Etude de la strate des "jeunes individus"	135
1.4.1.1. Evolution mensuelle des histogrammes et interprétation	135
1.4.1.2. Interprétation de l'AFC	141
1.4.2. Composition en taille et en âge de la strate exploitée	144
1.4.2.1. Phase commercialisée	144
1.4.2.1.1. Analyse des histogrammes	144

1.4.2.1.2. Analyse des correspondances	148
1.4.2.2. Etude des rejets de chalut	149
1.4.2.2.1. Moyens utilisés	149
1.4.2.2.2. Comparaison des rejets réalisés à la côte et au large	149
1.4.2.2.3. Conclusion	150
2. Estimation de la mortalité	150
2.1. Estimation de la mortalité totale	150
2.2. Estimation de la mortalité naturelle	152
2.3. Estimation de la mortalité par pêche	153
2.4. Conclusion	153
V. La pêche. Aperçus statistiques et économiques	155
1. Données statistiques de débarquement	155
1.1. Données pour l'ensemble des ports français et comparaison avec les autres gadidés	155
1.2. Analyse des ports de débarquement en 1981	155
1.3. Les flotilles à Boulogne	159
2. Suivi statistique des débarquements à Boulogne	163
2.1. Variations mensuelles en 1983 (artisans boulonnais)	163
2.2. Variation inter et intra-annuelles (ensemble du port de Boulogne).....	165
2.3. Enquêtes spatio-temporelles sur les lieux de pêche ...	165
2.4. Evolution des prix du tacaud à Boulogne	167
3. Circuit commercial	169
3.1. Catégories commerciales	169
3.2. Destination du tacaud après la vente	169
3.3. Discussion et perspectives	170
Conclusion	171
Bibliographie	173

REMERCIEMENTS

Avant d'exposer les résultats de ce travail, il m'est particulièrement agréable de remercier ici les personnes qui ont accepté de me guider et de me juger.

- Mr. le Professeur PORCHET, de l'université de LILLE I, qui a bien voulu présider mon jury de thèse.

- Mr. le Professeur FRONTIER, directeur de la Station Marine de WIMEREUX, qui a accepté de jouer le rôle de "père spirituel" et m'a soutenue par ses conseils tout au long de cette entreprise.

- Mr. le Professeur RICHARD, de l'université de LILLE I, qui a su, par ses suggestions, m'orienter vers cette étude qui a correspondu à mes aspirations.

- Mr. DENIEL, Maître-assistant à l'université de Bretagne Occidentale, qui, par amitié, m'a suivie depuis mes tous débuts dans cette discipline ardue qu'est la biologie des espèces.

- Mr. LAUREC, Directeur de recherche au centre IFREMER de NANTES, qui m'a conseillée sur de nombreux points et a accepté de faire partie du jury.

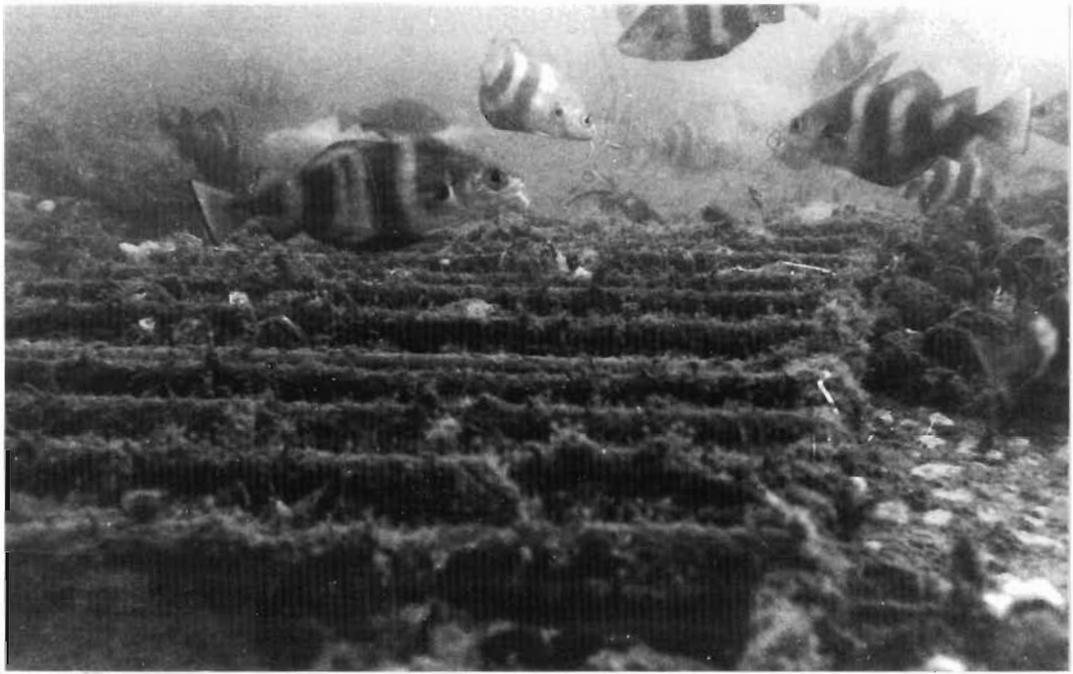
J'exprime ma gratitude au centre IFREMER de BOULOGNE/mer et plus particulièrement à Arnauld SOUPLET, pour son aide et son soutien tout au long de ce travail, ainsi qu'au personnel de laboratoire de pêche artisanale, pour sa gentillesse et sa disponibilité. Je ne saurais oublier Mireille TASSEL qui m'a accompagnée et soutenue au cours des prélèvements et des sorties en mer.

Je ne saurais omettre de joindre à ces remerciements, l'ensemble de mes collègues de la station, sans le soutien desquels cette étude n'aurait jamais vu le jour.

La présence au quotidien des techniciens de la station m'a toujours permis de mener à bien mes travaux, qu'ils en soient remerciés, en particulier Marie-Andrée JANQUIN et Daniel HILDE, pour mes études histologiques et Mireille PANNIER, dont la connivence avec "ALPHEE" m'a été d'un précieux secours.

Un mot pour tous mes amis et ma famille, qui m'ont supportée pendant ces années.

A Vincent, dont la présence, proche ou lointaine, m'a stimulée tout au long de ces années.



Banc de Tacauds sur l'épave OPHELIE. (photo A. RICHARD, prise en lumière naturelle. NIKONOS II)

INTRODUCTION

Devant la demande croissante en protéines alimentaires, un effort important est dirigé vers la pêche. Le prélèvement reste cependant limité aux stocks souvent surexploités de quelques espèces convoitées. La nécessité de diversifier l'effort de pêche et de l'orienter vers d'autres poissons est maintenant démontrée. Un effort est fourni, de la part des coopératives, pour permettre aux pêcheurs de vendre mieux les espèces accessoires délaissées par manque d'intérêt commercial, en établissant des prix minima de retrait.

Le Tacaud (Trisopterus luscus L.) est une espèce actuellement débarquée en prise accessoire par les chalutiers artisans, mais il prend une part non négligeable dans les tonnages débarqués dans les ports de la Manche orientale : en moyenne, 1000 tonnes par an sont débarquées à Boulogne. L'introduction sur le marché de cette espèce est cependant difficile, car le consommateur garde des habitudes alimentaires bien délimitées aux espèces nobles. Il est donc nécessaire de la valoriser aux yeux de la ménagère et de l'introduire comme produit de remplacement ou de l'utiliser sous d'autres formes que celles rencontrées sur le marché. Ainsi, à Boulogne, de nombreux tacauds sont vendus sous forme de filet frais ; à Port-en-Bessin, la fabrication de "rôtis" de tacaud a relancé le marché de façon active. Par ailleurs, une étude est menée par le département "Utilisation et Valorisation des Produits de la mer" de l'IFREMER de Nantes sur la fabrication de succédanés de mollusques et de crustacés, à partir de la chair de poissons et le tacaud semble être un bon choix en tant que matière première.

Ces circonstances ont conduit à souhaiter une connaissance approfondie de la population de cette espèce et le centre IFREMER de Boulogne nous a confié ce travail, que nous avons pu réaliser grâce à la Station Marine de Wimereux.

La présente étude apporte des données biologiques et économiques sur le Tacaud pêché en Manche orientale et en Mer du Nord.

Elle repose sur deux campagnes de un mois en Mer du Nord, avec le N/O THALASSA, sur des prélèvements mensuels, à l'aide de chalutages

Espagne

expérimentaux (à bord du SEPIA II de la Station Marine de Wimereux) et de chalutages à bord de chalutiers professionnels.

L'étude de la reproduction et de la croissance de l'espèce ont permis de définir les paramètres biologiques intervenant dans la dynamique de la population (l'âge et la taille à la première maturité sexuelle, les paramètres de croissance en longueur et en poids, les taux de mortalité) et nous avons complété l'étude par une analyse statistique des débarquements du tacaud dans les ports de Manche Est, plus particulièrement à Boulogne.

CHAPITRE I : GENERALITES

1 - POSITION SYSTEMATIQUE

Le genre Trisopterus (Rafinesque, 1814) appartient à la famille des gadidés, la plus importante du sous-ordre des Anacanthini parmi les téléostéens.

Les gadidés peuplent les eaux froides et tempérées, ils revêtent une importance économique considérable.

2 - ETUDE COMPAREE DES 3 ESPECES DE TRISOPTERUS (in WHEELER, 1969)

2.1. Distinctions morphologiques

Le genre Trisopterus possède un corps allongé à écailles caduques, nanti de trois nageoires dorsales et de deux nageoires anales. La position et la forme de celles-ci sont les principaux caractères de distinction des trois espèces présentes dans nos régions.

2.1.1. Trisopterus luscus, Linné, 1758

Noms français : Tacaud, Plouse, Gode

Noms anglais : Bib, Withing pout, Pouting.

Le corps du tacaud est brun, à reflets cuivrés avec 4 ou 5 bandes larges, verticales, sombres qui disparaissent dans le chalut détériorant les écailles.

Caractères distinctifs :

- . La hauteur du corps est plus grande que la longueur de la tête.
- . La bouche est largement fendue avec la mandibule plus courte que la mâchoire supérieure.
- . Le barbillon est épais, environ aussi long que le diamètre de l'oeil.
- . La 1ère dorsale est falciforme.
- . Les bases des anales sont réunies par une membrane, la 1ère anale débutant sous le milieu de la 1ère dorsale.
- . La tache noire à l'aisselle de la pectorale est bien marquée.

2.1.2. Trisopterus minutus : O.Fr. Müller (1776)

Nom français : Capelan.

Nom anglais : Poor Cod

Plus petit que le tacaud, il est souvent confondu avec les formes jeunes de ce dernier.

Caractères distinctifs :

- . La hauteur du corps est inférieure ou égale à la longueur de la tête.
- . La bouche est largement fendue, la mandibule est aussi longue ou à peine plus courte que la mâchoire.
- . Le barbillon est plus petit que le diamètre de l'oeil.
- . La première dorsale est triangulaire.
- . Les bases des anales sont nettement séparées.
- . La première anale débute sous la fin de la première dorsale.
- . La tache noire à l'aisselle de la pectorale est peu marquée.

2.1.3. Trisopterus esmarkii, Nilsson, 1855

Nom français : Tacaud norvégien

Nom anglais : Norway pout

De la même taille que Trisopterus minutus, le tacaud norvégien est de couleur brunâtre ou verdâtre, avec des reflets argentés sur les flancs.

Caractères distinctifs :

- . La mandibule dépasse nettement la mâchoire supérieure.
- . Le barbillon est très court, à peine distinct.
- . Les anales sont bien séparées.
- . La tache sous la pectorale est plus petite que la pupille.
- . L'oeil est plus grand que la longueur du museau.

2.2. Habitat et Distribution géographique

Les données bibliographiques (CHEVEY, 1929 ; WHEELER, 1969), ont été complétées par une étude de la répartition et de l'abondance des trois espèces en Mer du Nord (TASSEL, DESMARCHELIER, 1985). Le travail a été effectué à partir des données recueillies au cours des campagnes IYFS (International Young Fisheries Survey) en Mer du Nord (1984 et 1985). Aux données françaises, ont été ajoutées les données des autres pays

participant au programme.

2.2.1. Trisopterus luscus

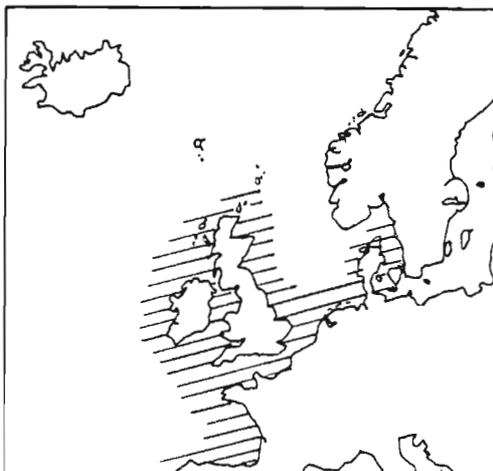
- Habitat

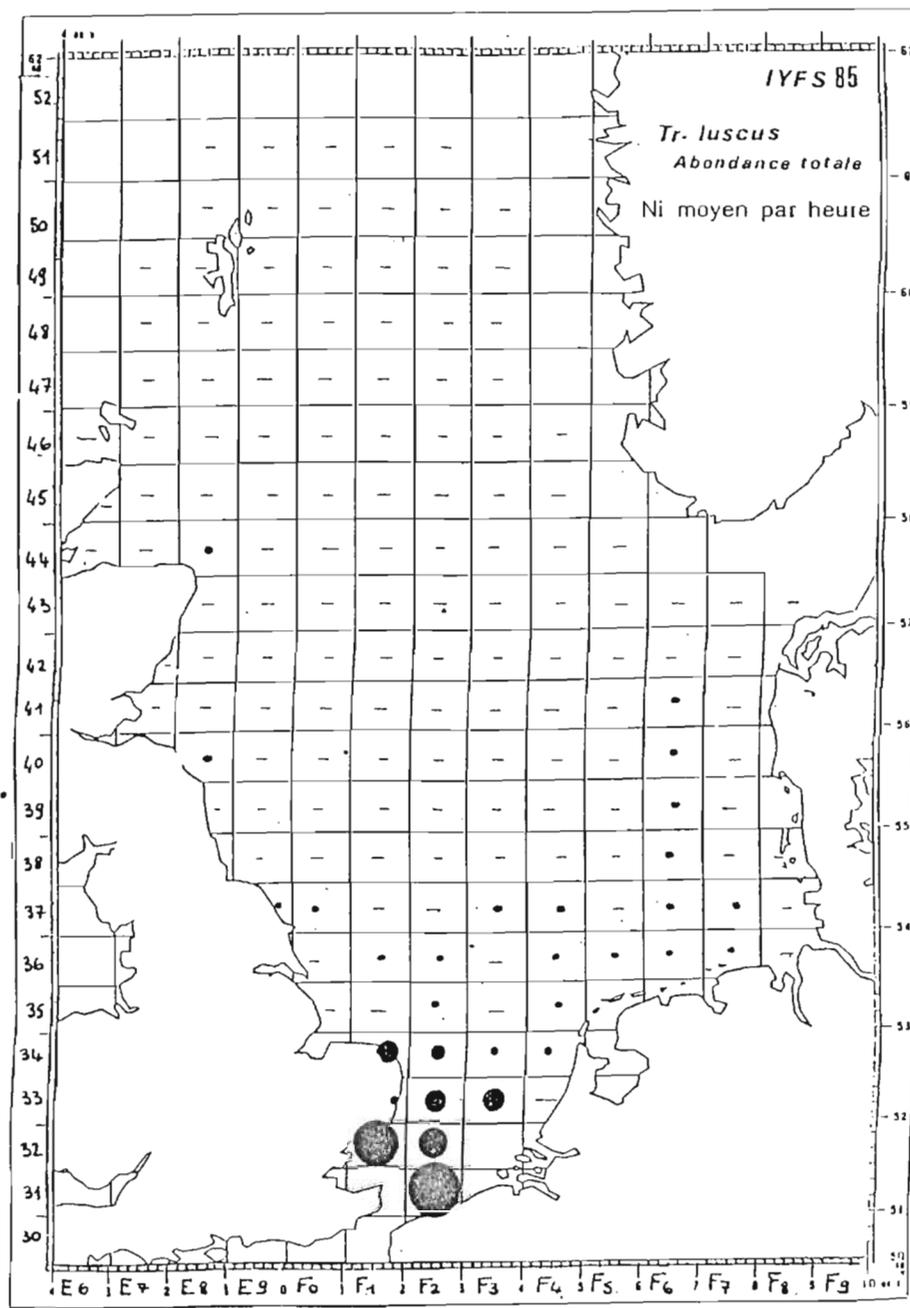
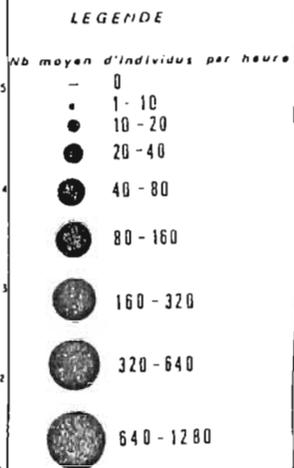
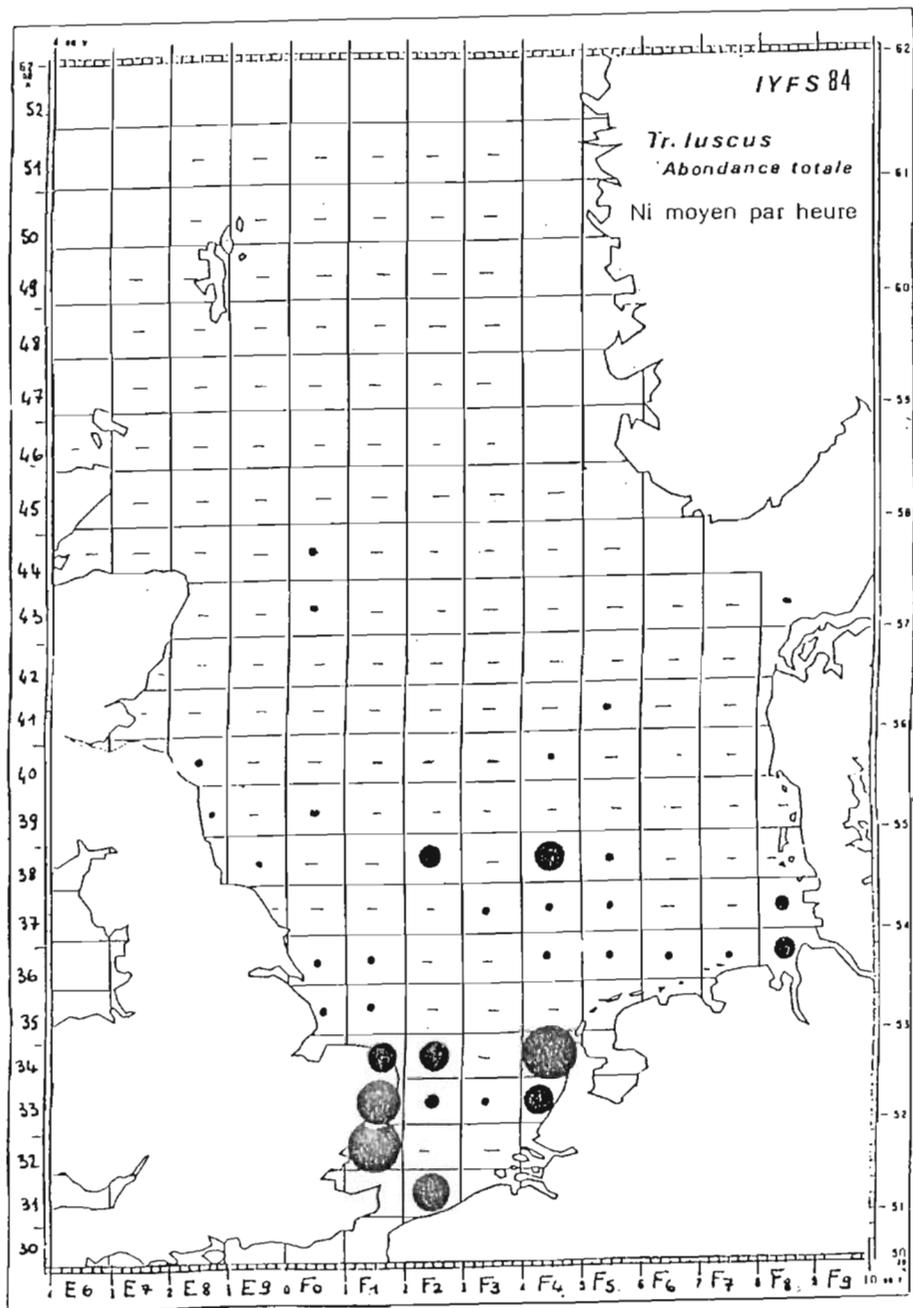
Le tacaud affectionne les eaux peu profondes (30 à 100 mètres, rarement au dessus de 150 mètres) ; les individus âgés vivent de préférence sur les fonds rocheux ; les jeunes sont littoraux et peuvent pénétrer dans les estuaires ; les adultes, tout en étant très côtiers, vivent plus au large, sur les fonds sableux.

- Distribution géographique

Il est fréquent en Manche et en Atlantique, présent depuis les côtes anglaises et belges jusqu'au Maroc. A latitude égale, il est présent en Angleterre et absent des côtes du Danemark et de la Norvège, ceci à cause des différences de profondeur de part et d'autre de la mer du Nord. La fosse de 200 à 2000 mètres située, au pied des côtes de Norvège constitue une barrière pour l'espèce (WHEELER).

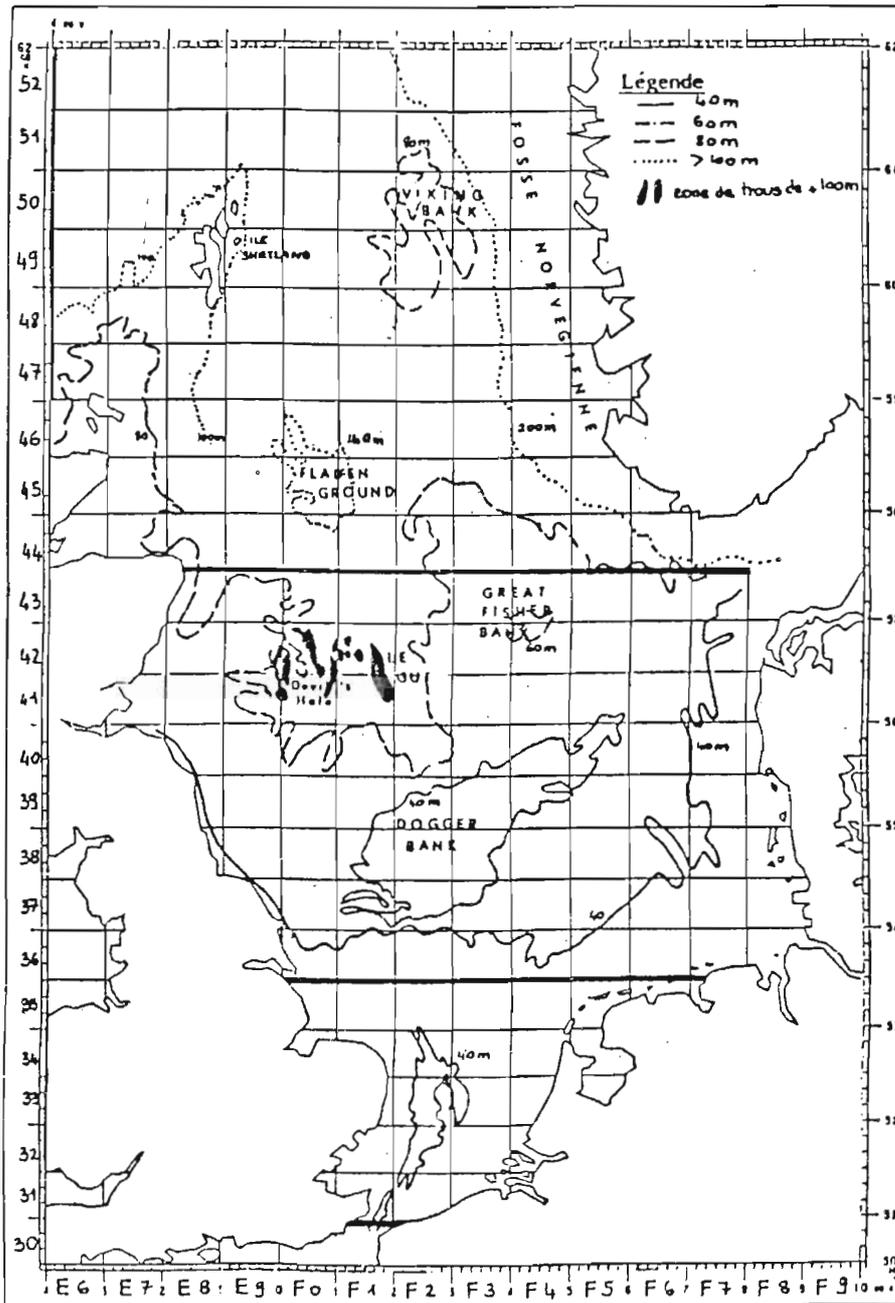
D'après FAGE (1911) le tacaud est excessivement rare en Méditerranée et souvent confondu avec le capelan (Gadus capelanus).





Carte 1 - Abondance totale moyenne de *Tr. luscus* en fev. 84

Carte 2 - Abondance totale moyenne de *Tr. luscus* en fev. 85



Carte 3 - Bathymétrie simplifiée de la Mer du Nord

- Répartition et abondance en Mer du Nord (TASSEL, DESMARCHELIER, 1985).

Cette espèce, dont l'abondance est figurée sur les cartes 1 et 2, se trouve à la limite nord de son aire de répartition. Sa présence est conditionnée par la latitude et par la bathymétrie (carte 3) : en 1984, l'espèce est abondante à l'embouchure de la Tamise et le long des côtes Hollandaises ; elle disparaît petit à petit vers le Nord (quelques spécimens ont été pêchés le long du Danemark et des côtes anglaises). Essentiellement côtière, l'espèce a rarement été trouvée en plein mer, sauf sur le Doggerbank dont les fonds ne dépassent pas 40 mètres. En 1985, on assiste à un regroupement des individus dans le sud-ouest de la zone et à une diminution de l'abondance générale, qui pourraient être imputés à la rigueur de l'hiver 1985.

2.2.2. Trisopterus minutus

- Habitat

C'est une espèce erratique, benthique, grégaire, très commune sur les fonds de 25 à 400 mètres.

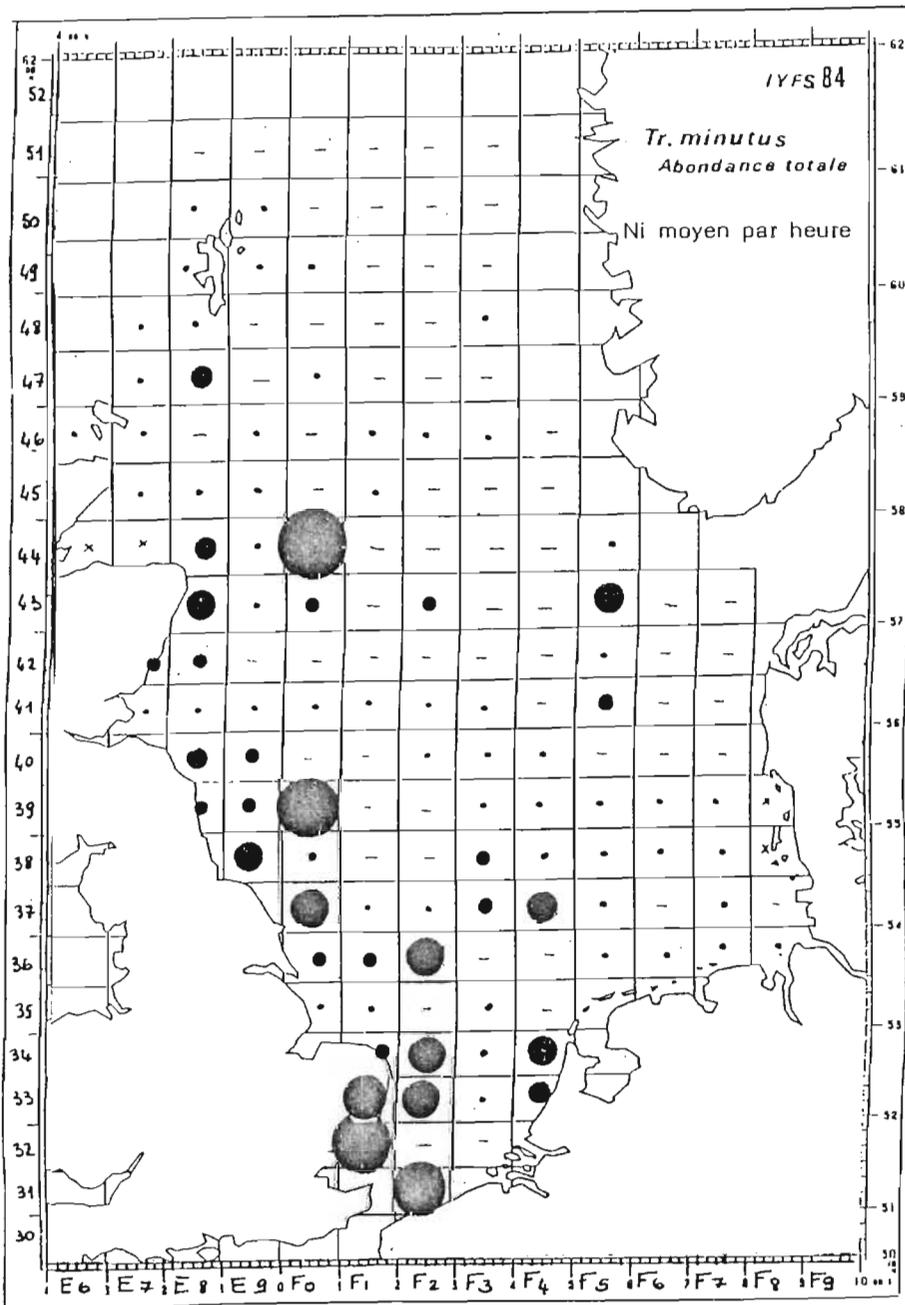
- Distribution géographique (WHEELER)

Il faut distinguer deux sous-espèces :

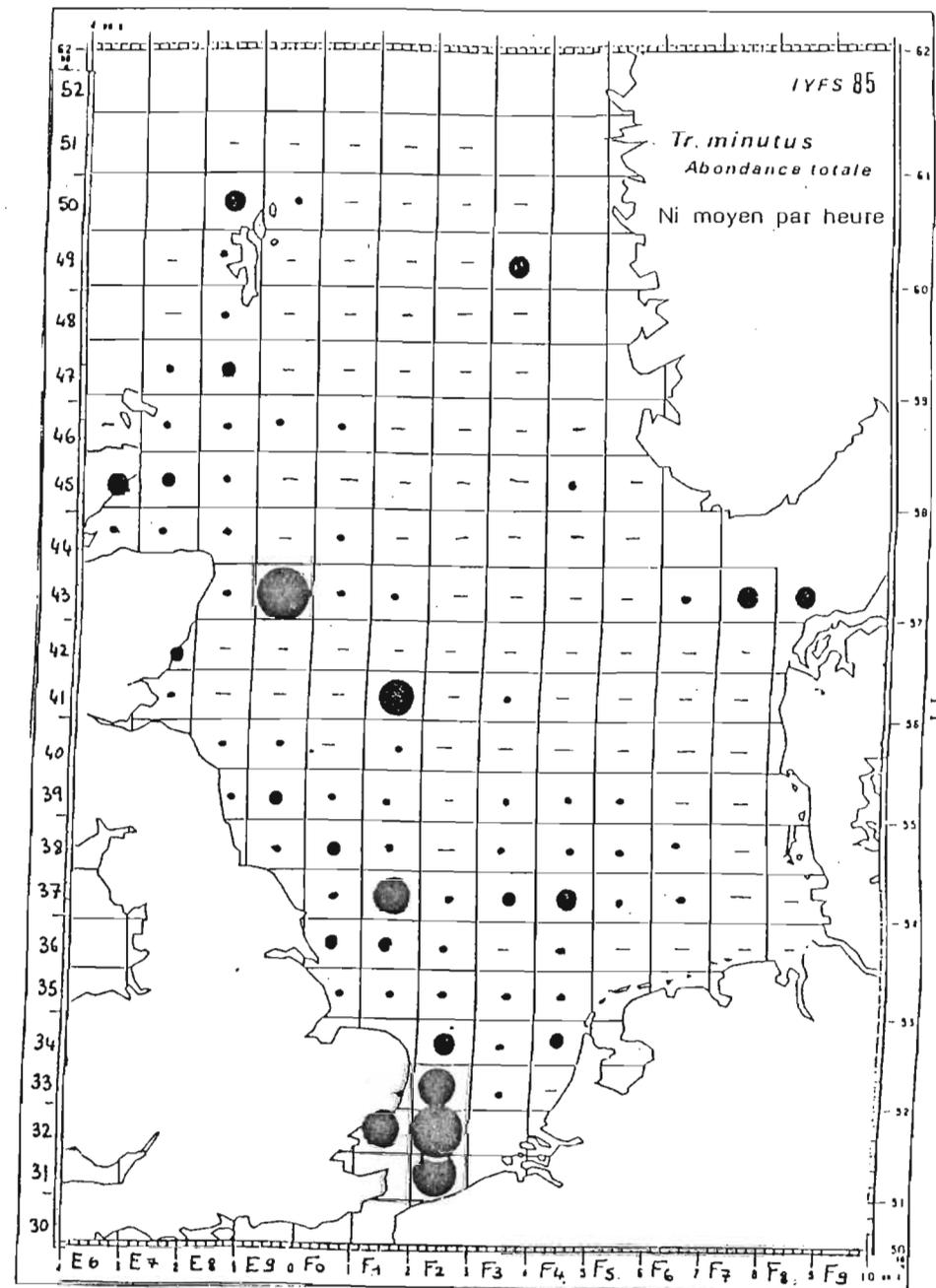
. trisopterus minutus minutus est commun en Manche, en Mer du Nord, à l'ouest de la Baltique, aux Féroé, le long des côtes de Norvège et autour des îles britanniques. Il est présent depuis les côtes de la Norvège jusqu'en Espagne.

. trisopterus minutus capelanus est une espèce vivant essentiellement en Méditerranée.

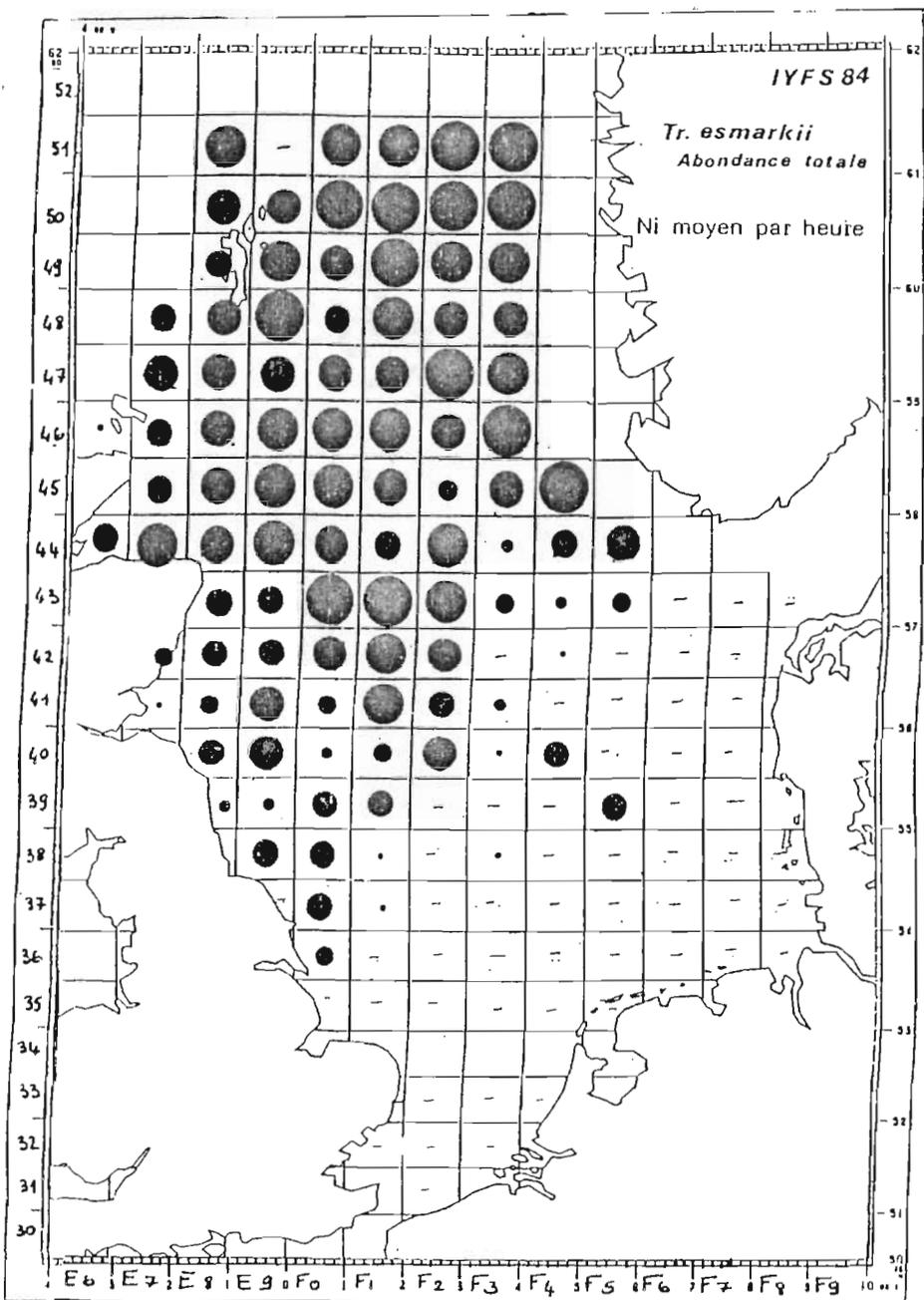




Carte 4 - Abondance totale moyenne de *Tr. minutus*
en fev. 84



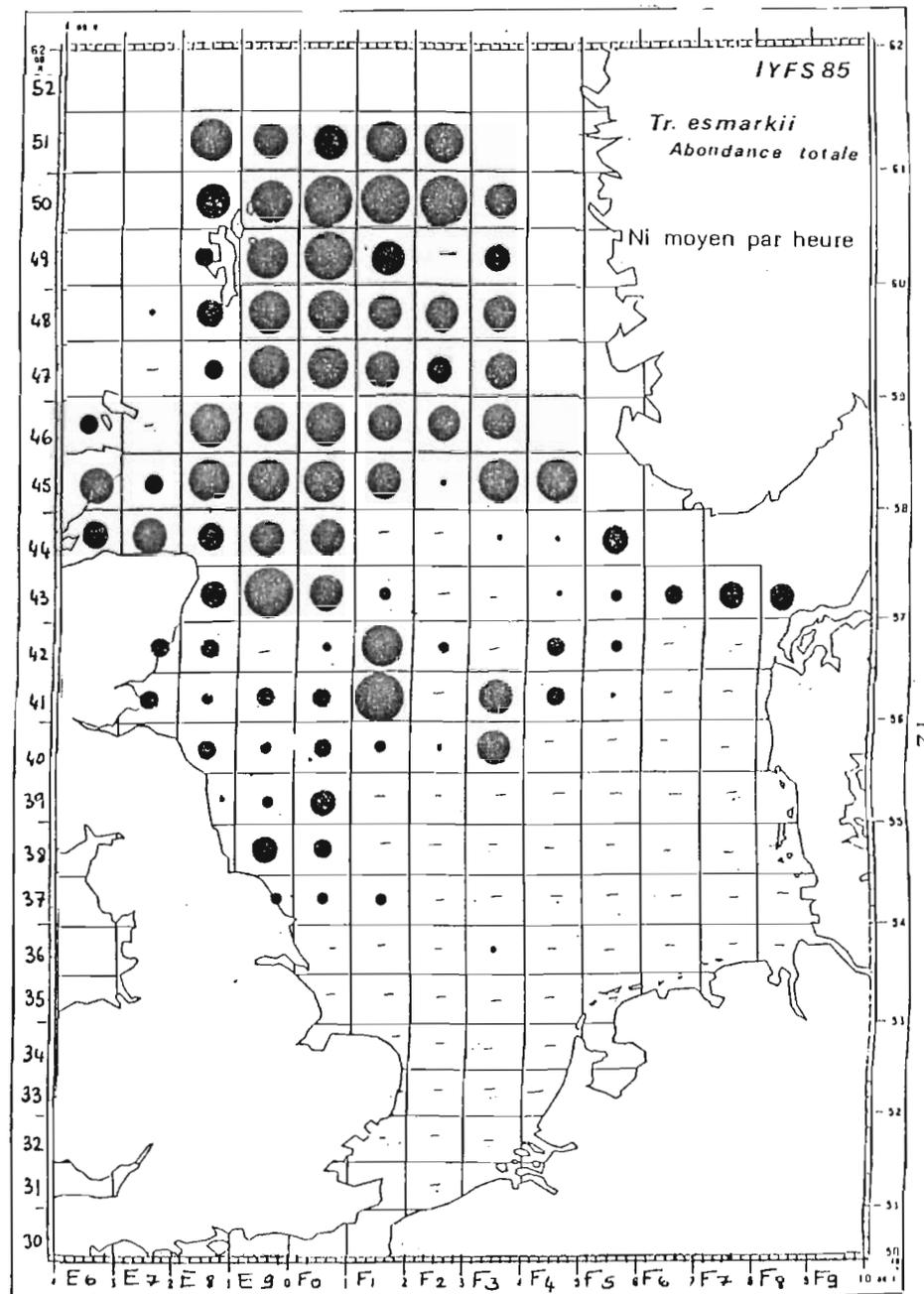
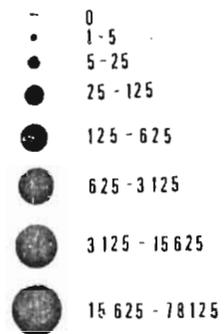
Carte 5 - Abondance totale moyenne de *Tr. minutus*
en fev 85



Carte 6 - Abondance totale moyenne de *Tr. esmarkii*
en fev 84

LEGENDE

Nb moyen d'individus par heure



Carte 7 - Abondance totale moyenne de *Tr. esmarkii*
en fev 85

- Répartition et abondance en Mer du Nord

En observant les cartes 4 et 5 on peut constater que cette espèce est présente dans une grande partie de la Mer du Nord, avec de rares zones de forte concentration. Ces zones de forte concentration se situent dans un secteur subissant l'influence de la Tamise ou se trouvent dans la zone côtière est-anglaise et le détroit de la Baltique. Aucun paramètre en notre possession n'a expliqué la répartition erratique de Trisopterus minutus.

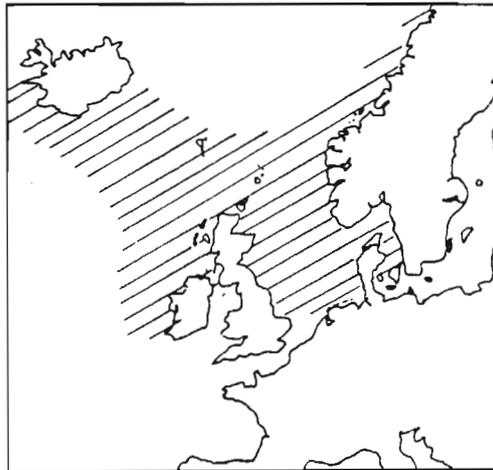
2.2.3. Trisopterus esmarkii

- Habitat

C'est une espèce sédentaire, benthique, vivant sur les fonds de 80 à 200 mètres ; plus océanique et plus nordique que ses voisines, elle est très abondante en mer ouverte.

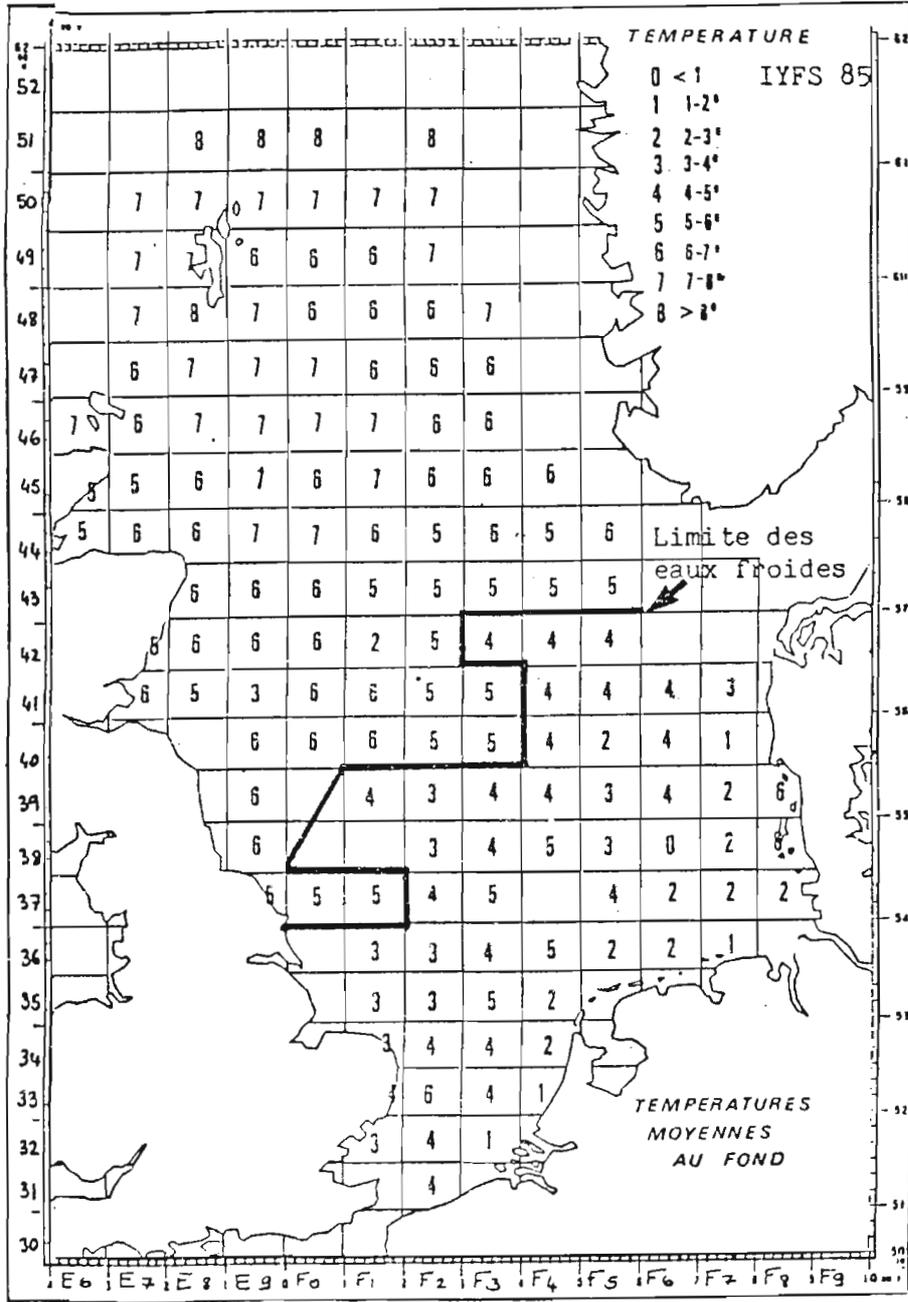
- Distribution géographique

L'espèce est très abondante en mer de Barentz, autour de l'Islande et descend le long de la côte est de l'Angleterre.



. Répartition et abondance en Mer du Nord

Cette espèce se trouve en bordure sud de son aire de répartition. (cartes 6 et 7). Les densités sont faibles dans les zones peu profondes (Dogger Bank, Great Fisher Bank, German Bight, West Shetland...) et beaucoup plus élevées dans les secteurs où les fonds sont supérieurs à 100 mètres. Cependant, des quantités importantes d'individus sont rencontrées dans la zone nord - est anglaise, dont les fonds, réchauffés



Carte 8 - Températures moyennes au fond en fev. 85

par le Gulf stream, sont inférieurs à 80 mètres. Si seule la bathymétrie conditionnait l'abondance de cette espèce, une telle concentration n'aurait jamais dû s'y trouver. En effet, aucun tacaud norvégien n'a été pêché le long des côtes danoises, où les profondeurs sont voisines de 80 mètres, mais dont les eaux sont plus froides. De plus, la similarité de répartitions des eaux de fond de plus de 5 degrés (carte 8) et des abondances permet d'envisager la présence d'une relation entre les fortes abondances et les eaux réchauffées. La comparaison des répartitions d'une année sur l'autre semble indiquer en 1985 une diminution des abondances dans le sud de l'aire. Cette observation doit être à rapprocher du refroidissement très important des eaux du sud de la Mer du Nord pendant l'hiver 1985.

2.3. Importance économique des trois espèces

2.3.1. Trisopterus luscus

Le tacaud est souvent présent dans les chaluts et représente une part non négligeable dans les tonnages de gadidés débarqués en France (7876 tonnes en 1981). Bien que peu consommé encore, en raison de la difficulté de sa conservation, il est apprécié sous forme de filets frais. Aux stades jeunes, il constitue une bonne nourriture pour d'autres gadidés, en particulier la morue.

2.3.2. Trisopterus minutus

Le Capelan est abondant mais il reste peu consommé du fait de sa petite taille. son abondance en fait une proie facile pour d'autres poissons tels que la morue, le merlan et le turbot.

2.3.3. Trisopterus esmarkii

De par sa petite taille, le tacaud norvégien est peu consommable, mais son extrême abondance et sa forte disponibilité incitent à une exploitation intensive pour la transformation en farine (tonnage mondial en 1981 : 346 000 tonnes). Il est également une bonne espèce fourragère pour beaucoup de poissons. ?

3 - REPARTITION DIFFERENTIELLE DE TRISOPTERUS LUSCUS

3.1. Répartition des juvéniles

Le travail de ROBLIN (1983) a montré le rôle de nourricerie que jouait l'estuaire de la Loire vis à vis de l'ichthyofaune, l'embouchure de cet estuaire est fréquentée notamment par les juvéniles de tacaud, espèce considérée alors comme euryhaline. Dès le mois de mai apparaît le groupe 0 avec des individus de 6 à 7 cm. L'abondance de ces juvéniles est liée à la présence de crevettes grises qui constituent la majeure partie de leur alimentation.

Une campagne annuelle sur le site de Gravelines (Ifremer Ouistreham) montre la présence de juvéniles du groupe 0 à partir du mois de juillet, près de l'embouchure de l'Aa. Il semblerait donc que les juvéniles recherchent les milieux estuariens dessalés et les milieux côtiers particulièrement riches en peuplements benthiques leur servant de nourriture.

3.2. Répartition des adultes

Très caractéristique du biotope côtier, le tacaud adulte est semi-démersal et ne s'aventure jamais au-delà des fonds de 100 à 150 mètres (WHEELER). Après enquête auprès des pêcheurs, il apparaît que les individus se déplacent en bancs de tailles homogènes ; il est fréquent de rencontrer des poissons de taille moyenne (20 à 40 cm) dans les zones chalutables, sablo-vaseuses, alors que les gros individus vivent de préférence sur les fonds rocheux et dans les épaves côtières. Il arrive cependant aux chalutiers de ne pêcher que des gros individus, lorsque le courant est trop fort pour que ces derniers se maintiennent dans les épaves, après une tempête ou lors des grandes marées.

CHAPITRE II : REPRODUCTION

1 - CONNAISSANCES ACQUISES

1.1. Aires et périodes de reproduction

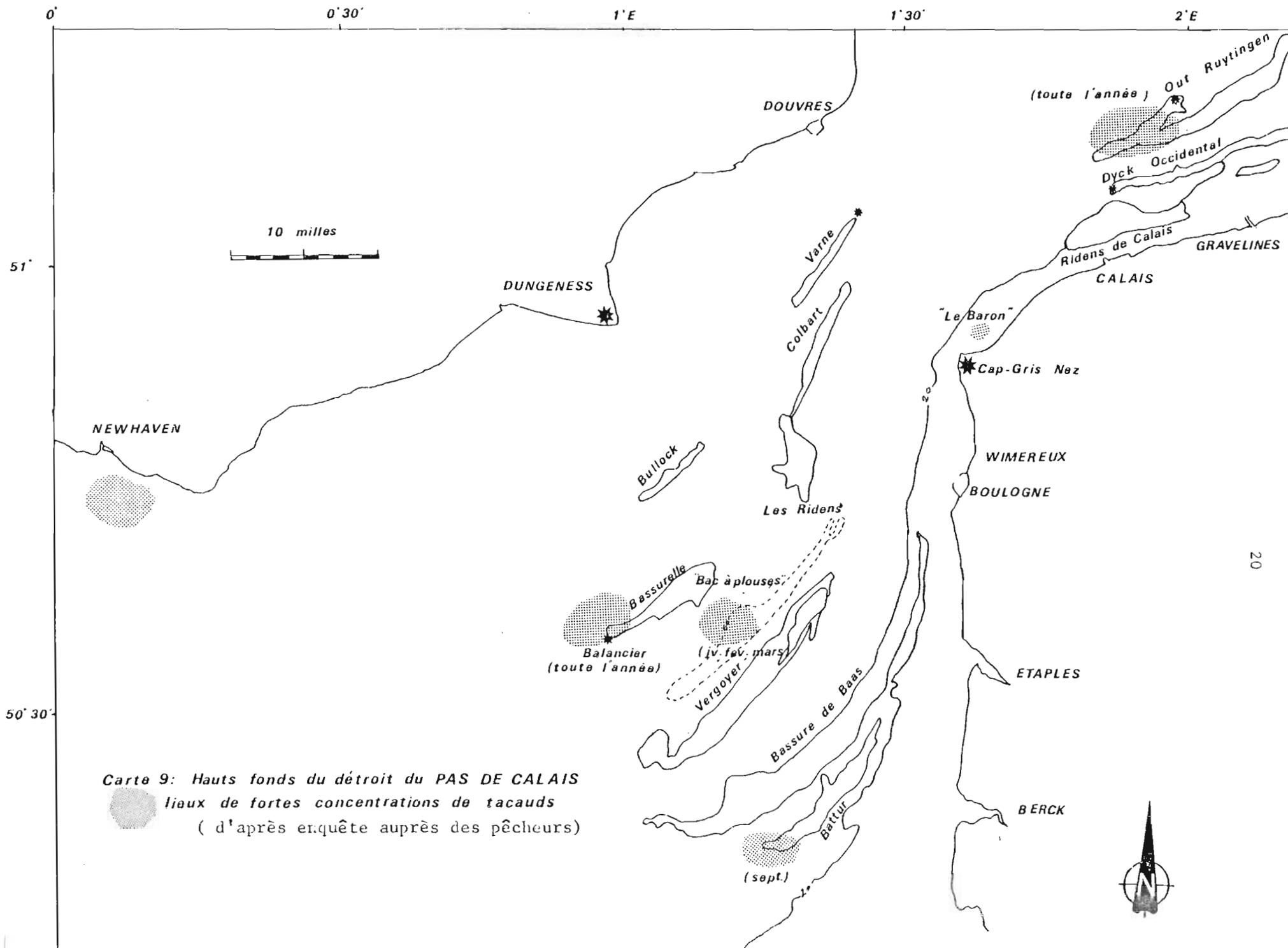
La plupart des données nous vient de CHEVEY qui résume en 1929 les connaissances acquises sur le tacaud.

Le tacaud pond au-dessus des fonds de 60 mètres, dans la Manche et au large des côtes atlantiques françaises. L'observation fréquente de larves et d'oeufs en Manche laisse penser que cette dernière est un centre de reproduction important pour le tacaud (SCHMIDT, 1909). D'après ce même auteur, les pontes s'y échelonnent de janvier à juillet, avec un maximum au début du printemps. En Mer du Nord, cette ponte est plus tardive (juin à août dans le sud de la Mer du Nord) ; plus au Nord, il ne semble pas y avoir de reproduction; les individus adultes qu'on y rencontre proviendraient en partie des larves pélagiques nées dans la Manche et entraînées par les courants. D'après EHRENBAUM (1909), le tacaud est commun à Helgoland, mais ne paraît pas s'y reproduire et viendrait d'un centre de reproduction plus occidental.

1.2. Développement larvaire

Les oeufs sont petits et sphériques (diamètre compris entre 0,4 et 1,23 mm, RUSSEL, 1976). Leur vitellus n'est pas segmenté et dépourvu de la gouttelette d'huile si caractéristique de tant d'oeufs de téléostéens (EHRENBAUM, RUSSEL). Ils sont pourtant pélagiques et flottent librement en pleine eau.

Le développement embryonnaire dure de 10 à 12 jours ; la larve à l'éclosion mesure un peu moins de 3 mm de longueur et mène une vie pélagique au dessus des fonds de 20 mètres. A 18 mm, les caractères larvaires ont tout à fait disparu et le juvénile gagne les nourriceries près des côtes ou dans les estuaires.



Carte 9: Hauts fonds du détroit du PAS DE CALAIS
 lieux de fortes concentrations de tacauds
 (d'après enquête auprès des pêcheurs)

2.- ECHANTILLONNAGE ET PRELEVEMENTS

2.1. Echantillonnage

Les mesures et observations ont été effectuées à partir de poissons frais, pêchés le jour même lors des sorties sur des bateaux de pêcheurs professionnels et des navires océanographiques ; certains ont été achetés par caisses au port lors du débarquement des chalutiers de pêche artisanale dits "étaplois". En général, ces derniers pêchent au large de Boulogne, près du banc de la Bassurelle (carte 9) ou au large de Calais, ce qui entraîne une hétérogénéité géographique des prises de tacauds débarquées à Boulogne et par conséquent de nos échantillons. Nous avons profité de la double origine de ces poissons pour amorcer l'étude comparative de la reproduction en Manche Est et au Sud de la Mer du Nord.

2.2. Prélèvements

Pour chaque individu, nous avons :

- noté la longueur totale au centimètre inférieur
- prélevé le foie et les gonades après section de la cavité viscérale.

- relevé à l'aide d'une balance SARTORIUS à tarage automatique, avec une précision de 0,1 gramme :

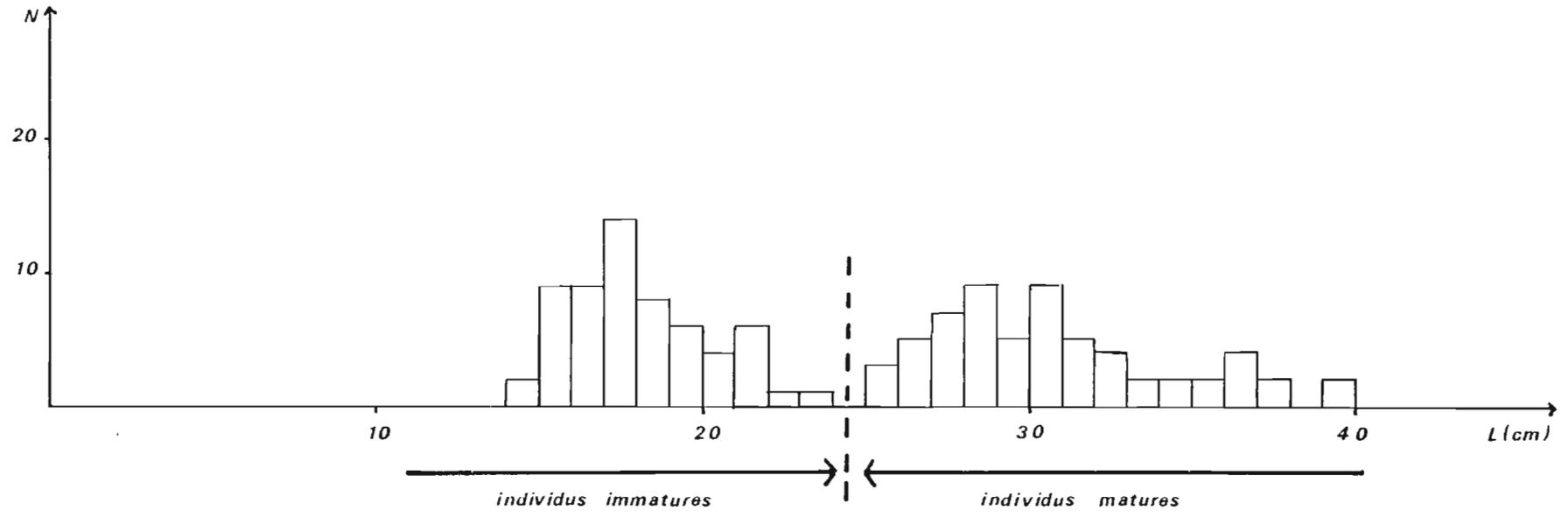
- . le poids du poisson plein (P_p)
- . le poids des gonades (P_g)
- . le poids du foie (P_f)
- . le poids du poisson éviscéré (P_v)

Quelques ovaires et testicules frais ont été prélevés en vue de préparation histologique. L'observation macroscopique des gonades a été effectuée de manière systématique sur l'ensemble des échantillons.

3 - DESCRIPTION DES GONADES

3.1. Chez la femelle

L'ovaire unique, bilobé est de forme allongée et conique. Il passe du rose translucide à l'orange, varie en aspect et en taille pendant la maturation. Les deux lobes se logent dans la partie postérieure de la cavité viscérale.



*fig.1: Distribution des longueurs dans un échantillon de population de tacauds
(campagne IYFS Février 1985)*

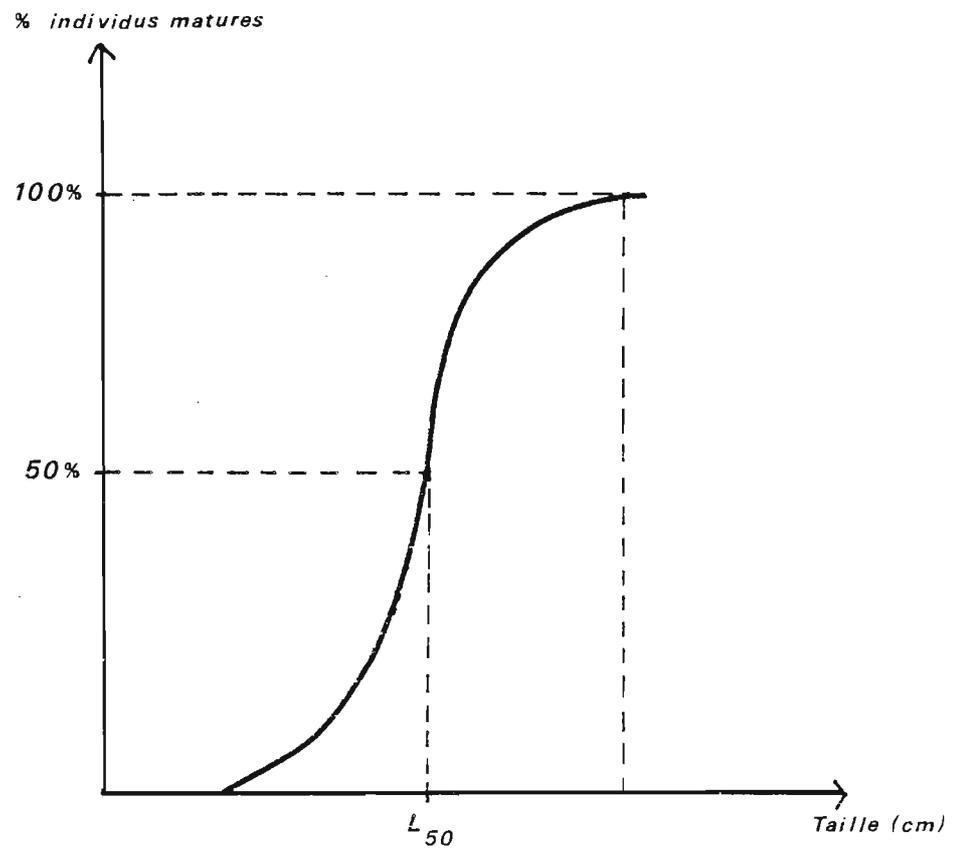


fig. 2: Détermination graphique de la taille des individus

à la première maturité sexuelle (L_{50})

transformation logistique

3.2. Chez le mâle

Les testicules, au nombre de deux, sont multilobés, en chapelet et blanchâtres. Les variations de couleur et de taille sont beaucoup moins nettes que chez la femelle; le spermiducte, unique, débouche au niveau de la papille urogénitale.

4 - TAILLE ET AGE DES TACAUDS AU MOMENT DE LA MATURITE SEXUELLE

La taille des tacauds en période de maturité sexuelle, appelée communément taille à la première maturité ou taille de maturité sexuelle correspond à la longueur pour laquelle 50 % des individus sont sexuellement capables de participer à la reproduction. Cette taille (L_{50}) est intéressante à connaître en dynamique de population puisqu'elle devrait être la taille minimale de capture pour l'exploitation rationnelle d'un stock (in THIAM, 1980). La recherche de cette taille, L_{50} , nécessite l'étude d'un grand nombre d'individus représentatifs de toutes les classes d'âge et doit être menée en période de maturation des gonades. Notre échantillonnage, réalisé à partir de traits expérimentaux nous a permis de récolter à la fois des individus immatures et matures. La figure 1 représente l'histogramme de répartition en taille des individus capturés lors de plusieurs traits de chalut d'une heure (Campagne International Young Fisheries Survey, février 1985, N/O THALASSA).

L'histogramme est scindé en deux parties : dans la partie située à gauche de la figure, une cohorte très bien différenciée est constituée d'individus tous immatures. L'examen des otolithes a montré que la totalité est âgée de un an. Dans la partie droite de l'histogramme, les cohortes sont mal individualisées, mais sont toutes constituées d'individus matures. La transition entre les juvéniles et les adultes est particulièrement nette dans cet exemple, la taille de 25 centimètres qui correspond à la taille L_{50} , est la longueur de transition entre les individus du groupe I et du groupe II. La détermination du L_{50} n'est pas toujours aussi évidente et nécessite, dans la plupart des cas, la représentation graphique d'une courbe figurative des pourcentages d'individus matures en fonction de la taille (Fig. 2). Cette courbe en forme de S est couramment appelée "ogive de maturité". Elle est souvent

Four!

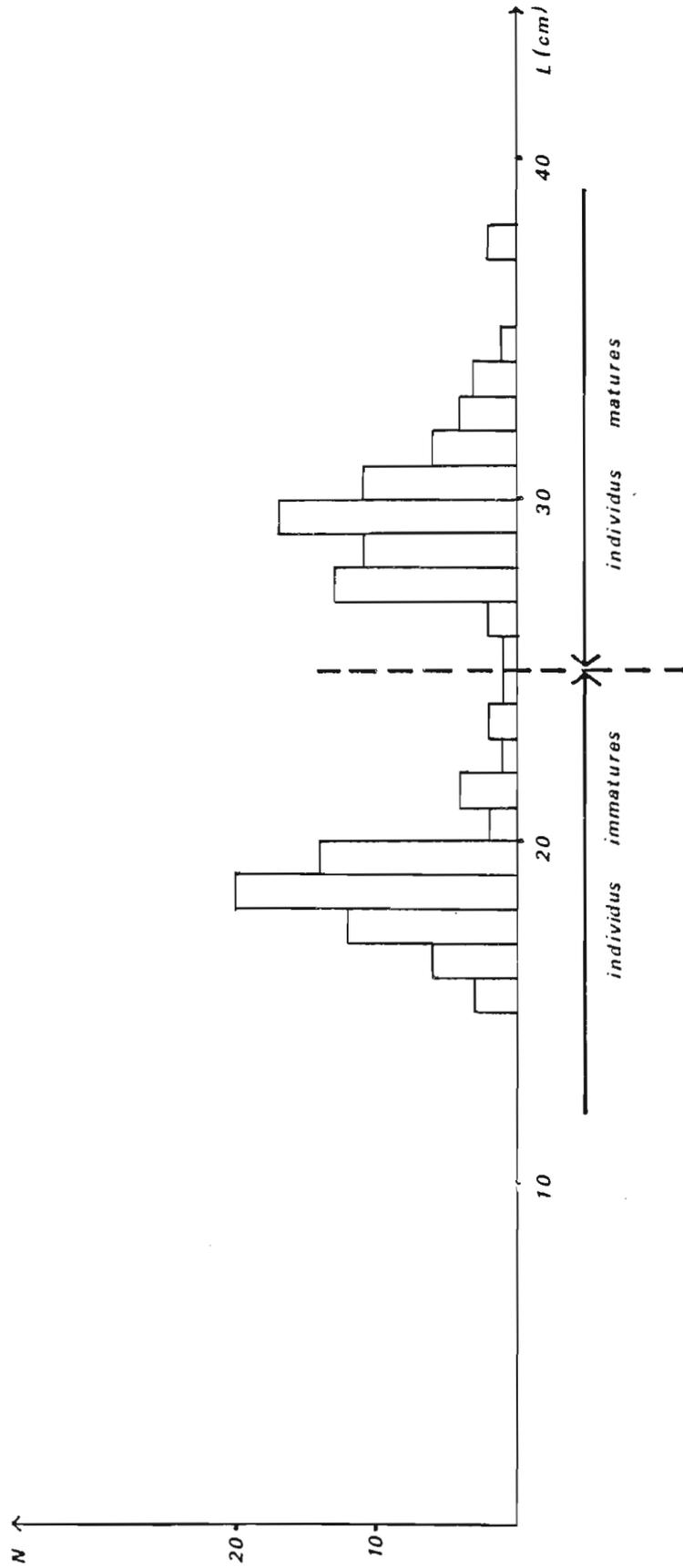


fig.3 : Distribution des longueurs dans un échantillon de population de tacauds

(prélèvements d'avril 1985)

utilisée lorsque les juvéniles et les adultes d'une espèce cohabitent dans la même niche écologique. Dans le cas du tacaud, les jeunes vivent rarement avec les adultes et sont pour la plupart capturés séparément ; ceci explique la très bonne individualisation de leurs cohortes. Pour obtenir la taille à la première maturité au mois d'avril, nous avons récolté les jeunes individus à bord du SEPIA II (traits côtiers expérimentaux d'une demi-heure au chalut de fond) et acheté les individus plus âgés sur le port. (Pêche des chalutiers étaplois).

L'analyse nous a apporté des résultats similaires (Fig. 3). D'une manière générale, les femelles seront capables de se reproduire pour la première fois à l'âge de 2 ans. La maturité sexuelle chez les mâles est beaucoup plus difficile à cerner ; elle apparaîtrait plus tôt que chez les femelles : à 19-20 cm, 50 % des individus semblent être matures, ce qui correspond, d'après l'étude de la croissance, à un âge de 1 an.

5 - CYCLE DE REPRODUCTION

5.1. Matériel et méthodes

Nous avons établi les périodes de ponte et le cycle sexuel en utilisant :

- une échelle macroscopique de maturation des gonades.
- une étude histologique destinée à déterminer les stades d'évolution ovocytaire.
- un suivi d'indices :
 - . le rapport gonadosomatique (RGS)
 - . le rapport hépatosomatique (RHS)
 - . l'indice pondéral (k)

5.1.1. La préparation histologique

5.1.1.1. Chez les femelles

5.1.1.1.1. L'échantillonnage

Les prélèvements ont été effectués tous les mois sur des femelles présentant des ovaires à des stades différents de maturité. Nous avons multiplié les échantillons durant la vittellogénèse et la période d'atrésie ovocytaire. Après avoir vérifié que la production d'ovocytes se

réalisait uniformément quelle que soit la région de l'ovaire, un seul prélèvement, d'un volume inférieur au demi-centimètre cube a été effectué dans la région médiane de la gonade. Chaque pièce a été fixée au Bouin Hollande acétique ou au Bouin alcoolique.

5.1.1.1.2. L'inclusion et la coupe

Les pièces déshydratées à l'alcool et au benzoate de méthyle, mélangé à 1 % de celloïdine ont été incluses dans de la paraffine. Les blocs préparés ont été débités au microtome en coupes sériées de 5 à 6 μ d'épaisseur.

5.1.1.1.3. La coloration

La coloration trichromique modifiée de Masson a été utilisée en tant que coloration topographique. Elle assure une bonne mise en évidence des fibres collagènes et des produits de sécrétion.

Les noyaux sont colorés à l'hématoxyline de Groat, le cytoplasme, à la fuchsine acide (nous avons préféré le mélange fuchsine acide acétique au mélange fuchsine ponceau qui masque l'action du bleu d'aniline). Le tissu conjonctif est décoloré par différenciation dans l'acide phosphomolybdique puis les fibres collagènes sont colorées au bleu d'aniline.

5.1.1.2. Chez le mâle

Nous avons utilisé la même technique de fixation et d'inclusion. La technique de coloration est simplifiée par rapport à celle utilisée pour les femelles : nous avons employé l'hématoxyline de Groat donnant une bonne définition des noyaux et le Picro Indigo Carmin en coloration de fond.

5.1.2. Le suivi des indices

5.1.2.1. Le rapport gonado-somatique (RGS)

La maturation des gonades se traduit par une augmentation progressive en volume et en poids. Elle peut être "suivie" par un indice, le rapport gonado-somatique :

$$\text{R.G.S.} = \frac{\text{Poids des gonades (Pg)}}{\text{Poids du poisson éviscéré (Pv)}}$$

Nous avons choisi de prendre le poids du poisson éviscéré, car la fluctuation non négligeable du contenu stomacal aurait une incidence sur l'évolution du rapport.

5.1.2.2. Le rapport hépato-somatique (R.H.S.)

La gamétogénèse nécessite un apport de lipides fourni essentiellement par les réserves musculaires dans un premier temps, puis par les réserves hépatiques (BOUGIS, 1952). Ce phénomène se traduit par une décroissance du poids du foie et le rapport hépato-somatique peut aider à localiser la période de reproduction :

$$\text{R.H.S.} = \frac{\text{Poids du foie (Pf)}}{\text{Poids du poisson éviscéré (Pv)}} \times 100$$

5.1.2.3. L'indice pondéral k

Une relation allométrique lie le poids d'un individu à sa taille ; elle est de la forme :

$$P = a L^b$$

- P est le poids de l'individu en grammes
- L est sa longueur en centimètres
- a est un coefficient de condition ou indice pondéral
- b est le coefficient d'allométrie.

Le coefficient a varie en fonction des conditions écologiques. Son évolution annuelle peut être corrélée à celle du cycle sexuel de l'animal.

Pour suivre cet indice pondéral, nous avons choisi la formule préconisée par BAUCHOT (1978):

$$k = 1000 \frac{Pv}{L^b}$$

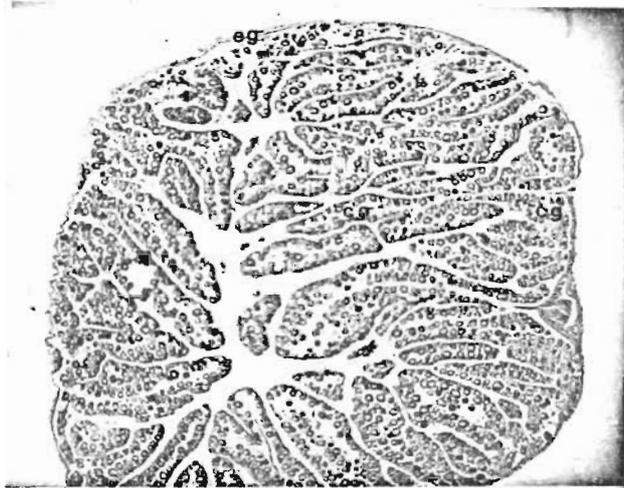


PHOTO 1 (X 50) : Coupe transversale d'un ovaire immature montrant l'aspect général du sac ovarien (c o : cordon ovarien ; e g : épithélium germinatif ; c g : cellules germinatives).

- P_v est le poids du poisson éviscéré en grammes
- L est la longueur totale en centimètres
- b a été fixé à 3 car nous cherchons à connaître la variabilité de k et non celle de b. (Justification au chap. III, §.4)

5.2. Le cycle sexuel

Afin de pouvoir classer les femelles et les mâles suivant le stade de maturation de leurs gonades, nous avons établi une échelle de maturation à plusieurs stades. A ces stades correspond un développement des cellules sexuelles dont le contrôle histologique a permis de définir les états évolutifs. Les deux études macro et microscopique ont été menées conjointement et nous avons tenté de définir la corrélation existant entre elles.

5.2.1. Le cycle sexuel des femelles

5.2.1.1. Evolution des ovocytes

Une étude histologique des gonades de certains gadidés a été menée par GOKHALE (1957). Celui-ci a montré que chaque ovaire est entouré d'une fine enveloppe, dont l'épaisseur est constante ; sous cette enveloppe l'épithélium germinatif est constitué de tissu conjonctif, traversé par des vaisseaux sanguins.

A l'intérieur du sac ovarien (Photo 1) sont disposées des lamelles, ou cordons ovariens, de nature conjonctive, qui sillonnent l'ovaire de la périphérie (au niveau de l'épithélium germinatif) vers le centre de la cavité ovarienne. Cette dernière est plus ou moins importante selon la période du cycle.

Entre ces lamelles, des cellules germinatives plus ou moins évoluées sont présentes, nous en décrivons les différents stades :

Stade A - Ovogonies

Ces cellules proviennent de l'épithélium germinatif. Leur cytoplasme est peu abondant et clair, le noyau proéminent ne contient qu'un seul nucléole (rarement deux). Ce nucléole va migrer sur un côté, alors que les chromosomes sont amassés de l'autre côté du noyau. (GOKHALE, 1957).



PHOTO 2 (X 500) : Ovocyte en accroissement lent
 (n y : noyau ; n u : nucléoles ; z f :
 zone folliculaire ; m o : membrane ovocytaire)

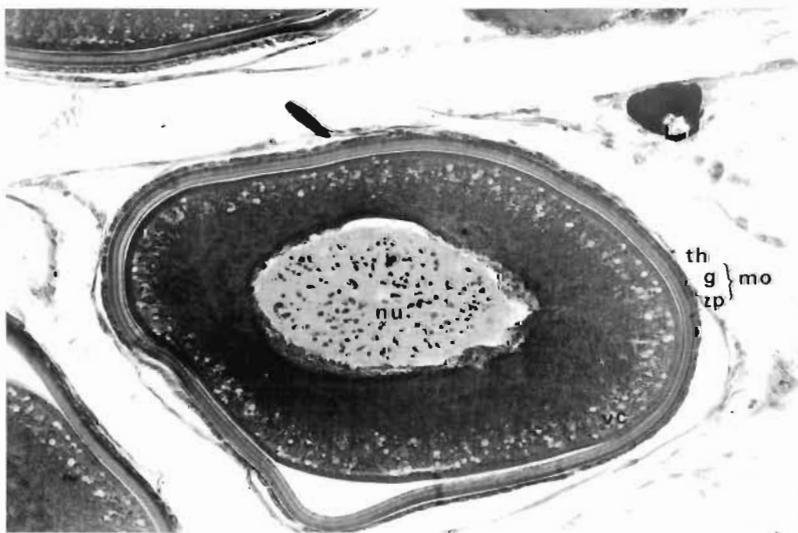


PHOTO 3 (X 500) : Ovocyte en accroissement lent
 (n u : nucléoles ; v c : vacuoles claires ;
 m o : membrane ovocytaire ; th externe ;
 g : granulosa ; z p : zone pelludice).

Stade B - Ovocyte primaire

Cet ovocyte au repos est fortement chromophile, un excès de colorant a tendance à engorger les coupes.

Le noyau qui grossit contient plusieurs nucléoles périphériques, le cytoplasme est toujours peu abondant : l'augmentation du diamètre de la cellule est principalement dû à la croissance du noyau. Les cellules folliculaires s'organisent autour de l'ovocyte. Les travaux de BUSSON - MABILLOT (1973) sur l'évolution des enveloppes de l'ovocyte ont montré que la surface de l'ovocyte est lisse et séparée de l'épithélium folliculaire par un espace périovocytaire. Les ovocytes I sont présents toute l'année chez les immatures et les adultes, mais ils sont plus abondants dans les ovaires en repos sexuel.

Stade C - Ovocyte en accroissement lent (Photo 2)

Le cytoplasme augmente de volume, alors qu'on ne distingue que très peu de variations de taille au niveau du noyau. Les nucléoles, toujours aussi nombreux, sont agglutinés le long de l'enveloppe nucléaire et prennent une forme aplatie. Une zone plus claire du cytoplasme entoure le noyau (Photo 2). FEBVRE et al. (1975) pensent que cette hétérogénéité de structure serait due à un remaniement de cette zone juxtanucléaire, en particulier à des échanges entre le noyau et le cytoplasme.

Il apparaît également de fines granulations à la périphérie du cytoplasme, contribuant à l'hétérogénéité de ce dernier. La zone folliculaire (colorée en bleu violet par le bleu d'aniline sur les coupes) se met en place, des cellules allongées provenant du stroma (FEBVRE) constituent l'ébauche de la future thèque externe ; en même temps, s'érige la granulosa (ou épithélium folliculaire) toutes deux sont constituées d'une seule couche de cellule. Au cours de la vitellogénèse, la thèque restera mince et fibreuse, alors que l'épithélium folliculaire va croître et s'épaissir progressivement. La surface de l'ovocyte n'est plus lisse. De nombreux travaux ont montré que l'ovocyte projette des microvillosités dans l'espace périovocytaire (BUSSON - MABILLOT, 1973 ; AZEVEDO, 1974). Chez les téléostéens ovipares, les cellules folliculaires peuvent également émettre des microvillosités appelées à traverser la future zone pellucide (FLUGEL in AZEVEDO).

Sur nos coupes dont la teinte générale est violacée, apparaît une

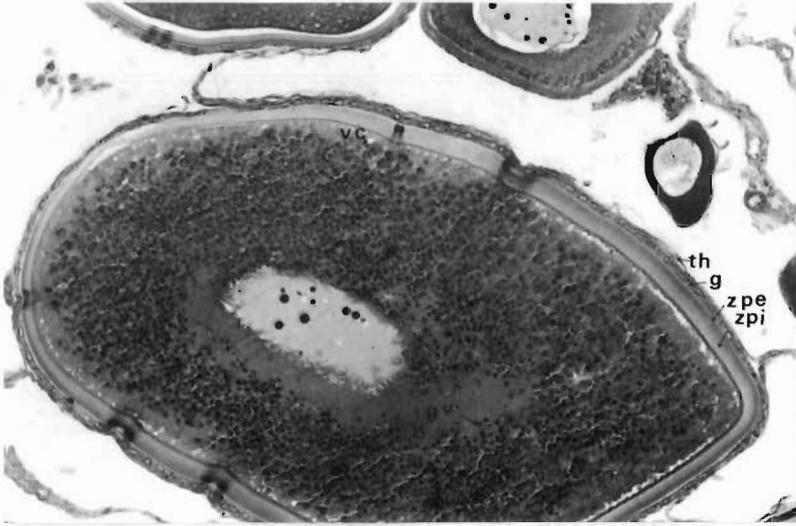
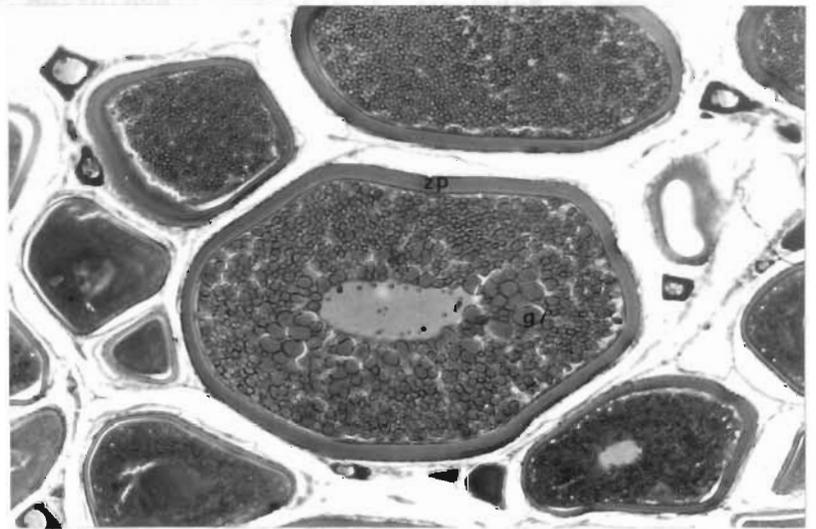


PHOTO 4 (X 312,5)

PHOTO 4bis (X 125)



PHOTOS 4 et 4 bis : Ovocytes en vitellogenèse avancée (v c : vacuoles claires ; g v : globules vitellins ; th : thèque externe ; g : granulosa ; z p e : zone pellucide externe ; z p i : zone pellucide interne).

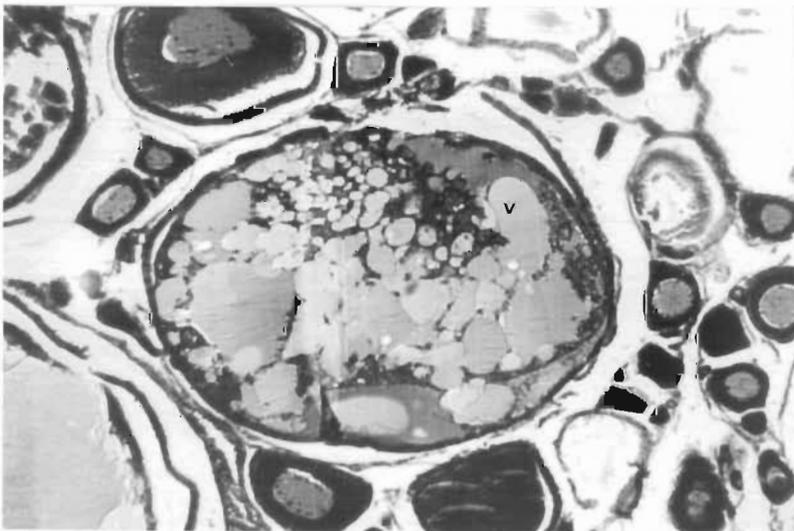


PHOTO 5 (X 125)
Ovocyte hyalin
(v : vitellus)

couche de couleur nettement contrastée (bleu turquoise ou rose) ; elle s'insère entre la membrane ovocytaire et la zone folliculaire. BUSSON observe que l'espace périovocytaire est occupé par la substance filamenteuse du Cell Coat, premier constituant de la future membrane ovocytaire.

Stade D - Ovocyte en début de vitellogénèse

De petites vacuoles claires au contour net apparaissent : comme chez Serranus (FEBVRE), elles forment une couronne à la périphérie du cytoplasme et semblent envahir progressivement ce dernier vers le centre. Ce stade correspond à la vitellogenèse glycoprotéique décrite par BUSSON.

La membrane ovocytaire s'érige autour des microvillosités. Un deuxième constituant apparaît, la zone pellucide externe, qui augmente pendant toute la vitellogénèse, alors que le "cell coat" se concentre en une bande apicale à l'extérieur. sur nos coupes (Photo 3) la membrane ovocytaire semble déjà formée de ses trois constituants finaux : une couche interne bleue pâle, petite et striée, une couche intermédiaire rose plus homogène, et une couche externe bleue.

A ce stade, le contour du noyau est fortement sinueux et les nucléoles ont envahi l'ensemble du noyau.

Stade E - Ovocyte en vitellogenèse avancée C'est la vitellogenèse protéique décrite par BUSSON. Des globules vitellins (de couleur rose à rouge) protéiques envahissent progressivement tout le cytoplasme . SHACKLEY (1977) observe également des globules de nature lipidique près du noyau. On remarque la persistance à ce stade de la couronne de vacuoles claires à la périphérie : elles sont de couleur bleu turquoise, très bien contrastées. (Photo 4).

La membrane ovocytaire continue à s'épaissir. La troisième couche, d'aspect grillagé, est maintenant bien développée, c'est la zone pellucide interne, qui donne à la membrane son aspect strié caractéristique, elle s'accroît au cours de toute la vitellogenèse.

Stade F - Ovocyte hyalin (Photo 5)

L'ovocyte augmente rapidement de volume et le vitellus, par coalescence des inclusions, devient hyalin. Cette fusion des globules vitellins s'accompagne d'une hydratation très forte des ovocytes, juste

TABLEAU 1 : RELATION ENTRE L'EVOLUTION MACROSCOPIQUE DES OVAIRES
ET L'EVOLUTION MICROSCOPIQUE DES OVOCYTES

Stade de maturation des ovaires	Etat macroscopique des ovaires	Evolution microscopique des ovocytes	Période de l'année où ces stades sont présents
I Immature	Ovaire petit et rose aspect homogène Taille < 2 CM	Nombreux ovogonies et ovocytes I groupés en îlots, lesquels sont séparés par une fine trame conjonctive	Présents toute l'année
II Début de développement	Ovaire rose Taille comprise entre 4 et 5 cm	Ovogonies peu abondantes apparition d'ovocytes en accroissement lent (Stade C)	De novembre à février
III Vitellogénèse	Ovaire de couleur orangée et à l'aspect granuleux. Taille entre 5 à 8 cm quelques ovocytes hyalins sont visibles à travers la membrane ovarienne	Tous les stades de maturation sont présents Les ovocytes en cours de vitellogénèse (Stade D) sont les plus abondants	De novembre à mars
IV Pré-ponte et ponte	La présence de nombreux ovocytes hyalins donnent à l'ovaire un aspect moucheté. Vascularisation importante de la membrane ovarienne. Les oeufs commencent à être libérés.	Présence de nombreux ovocytes hyalins et enveloppes folliculaires vides	De février à juillet
V Post-ponte	Ovaire flasque et jaunâtre Enveloppe plissée, de nombreux ovocytes non émis occupent encore l'ovaire	Ovaire désorganisé : nombreuses enveloppes folliculaires vides qui se résorbent. Cellules sanguines abondantes	De mars à septembre
VI Récupération	L'ovaire reprend son aspect immature	Atrésie de tous les ovocytes en cours de vitellogénèse qui n'ont pas été émis. Nombreuses cellules sanguines.	De juillet à octobre

avant l'ovulation (OSHIROT, 1981). La membrane pellucide, distendue par l'accroissement rapide de l'ovocyte s'amincit. Le follicule se rompt, libérant l'ovocyte dans la cavité ovarienne.

Les cellules provenant de ces follicules atrésiques viennent augmenter progressivement le tissu conjonctif, constituant les lamelles ovigères (GOKHALE).

Au moment de l'expulsion dans la cavité ovarienne, l'oeuf se détache de sa zona radiata. Il semblerait que l'émission des globules polaires aurait lieu après la rupture de la membrane folliculaire, peut être même après la fécondation (BARR, 1963 ; SHACKLEY, 1977).

5.2.1.2. Echelle de maturation des ovaires

L'examen histologique a montré que dans l'ovaire des individus matures, sont rassemblés plusieurs types d'ovocytes plus ou moins évolués. En pratique, nous avons scindé la maturation des ovaires en six périodes, chacune d'elles est définie d'après le stade d'évolution - décelable à l'oeil nu - des ovocytes les plus avancés et suffisamment nombreux pour être significativement pris en compte. Cette notion entraîne une certaine subjectivité puisque l'observateur va juger seul du stade le plus avancé, ce qui amène à mettre en doute la validité de l'utilisation d'une telle échelle ; elle reste cependant un outil de travail bien pratique qui permet une première visualisation du cycle sexuel de l'animal.

Nos observations sont résumées dans le tableau 1, où nous montrons la corrélation existant entre l'état microscopique des ovocytes et l'aspect macroscopique des ovaires.

Stade I - Ovaire immature ou au repos

L'ovaire est petit et rose, d'aspect très homogène, il ne dépasse pas deux centimètres de longueur. Il contient un très grand nombre d'ovogonies et d'ovocytes de premier ordre. Au voisinage de ces ovogonies, il existe des cellules au contour irrégulier et contenant de la chromatine dispersée. GOKHALE pense qu'elles peuvent être les cellules germinatives migrantes. Certaines d'entre elles peuvent s'arranger autour des ovocytes se développant et former les cellules folliculaires. L'ovaire en coupe transversale montre une série d'îlots séparés par une fine trame conjonctive qui rayonne depuis le centre jusqu'à l'enveloppe



PHOTO 6 (X 500) :

Coupe transversale d'un ovaire immature (o o : ovogonies ;
o I : ovocyte primaire ;
t c : trame conjonctive)

PHOTO 7 (X 312,5) :

Ovaire en début de développement
(o I : ovocyte primaire ; o a :
ovocyte en accroissement lent)

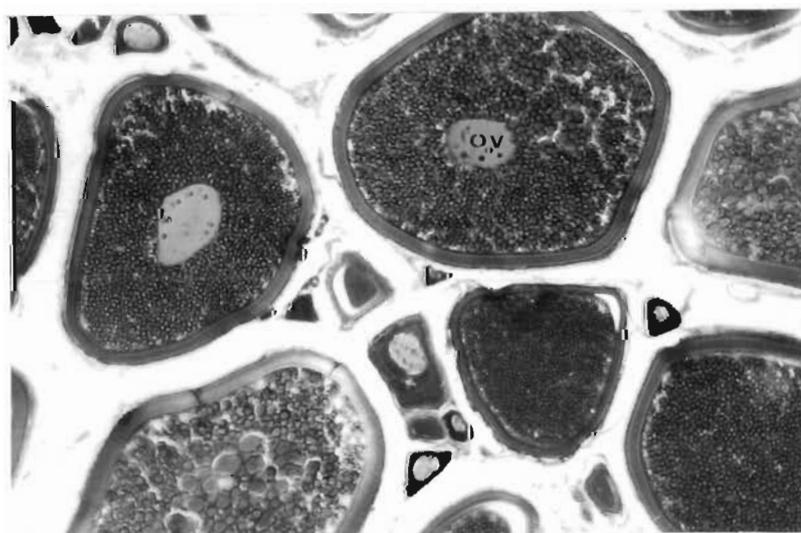
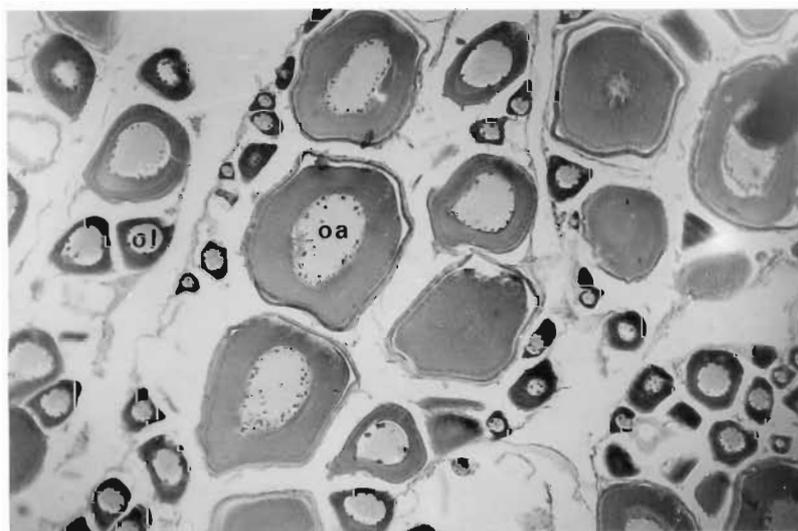


PHOTO 8 (X 125) :

Ovaire en vitellogenèse avancée (o v : ovocyte en vitellogenèse)

ovarienne. ces îlots renferment des ovocytes primaires et, groupés à la périphérie, des amas d'ovogonies (Photo 6).

Stade II - Début de développement

L'ovaire augmente de volume, il peut atteindre 4 à 5 cm de long, mais il ne change pas de couleur. Les ovogonies sont pratiquement absentes, plusieurs ovocytes I commencent à croître : le cytoplasme moins chromophile n'est plus homogène et les nucléoles de plus en plus nombreux sont agglutinés le long de la membrane nucléaire. Les ovocytes en accroissement lent sont abondants dans l'ovaire (Photo 7).

Stade III - Vitellogenèse

L'ovaire prend une couleur orangée et un aspect granuleux. Il peut atteindre 6 à 8 cm de long. De rares ovocytes hyalins, décelables à l'oeil nu, commencent à apparaître. La vascularisation de l'enveloppe ovarienne commence à être marquée.

Au niveau microscopique, tous les stades de maturation ovocytaire sont présents, depuis l'ovocyte I jusqu'à l'oeuf hyalin, mais les ovocytes en début de vitellogénèse sont les plus nombreux (Photo 8).

Stade IV - Pré-ponte (Photo 9)

La vascularisation de la membrane ovarienne est importante, les ovocytes hyalins en très grand nombre donnent un aspect moucheté à l'ovaire. Le poids de la gonade peut atteindre jusque 10 % du poids du corps.

Stade IV⁺ - Ponte

Les oeufs sont déjà partiellement libérés dans la cavité ovarienne et l'ovaire apparaît moins gonflé. Son aspect homogène des premiers stades de maturation a disparu : les oeufs sont agglutinés à la lumière de l'ovaire (ils ont tendance à s'éparpiller lors de la fixation histologique, et rendent la coupe difficile, ceci explique le grand nombre d'enveloppes folliculaires vides, même en période de pré-ponte).

Les stades IV et IV⁺ sont caractérisés par un très grand nombre d'ovocytes en fin de vitellogénèse.

Les ovocytes hyalins sont de plus en plus abondants. Lors de la ponte (stade IV⁺), ils craquent leur enveloppe folliculaire, ce qui

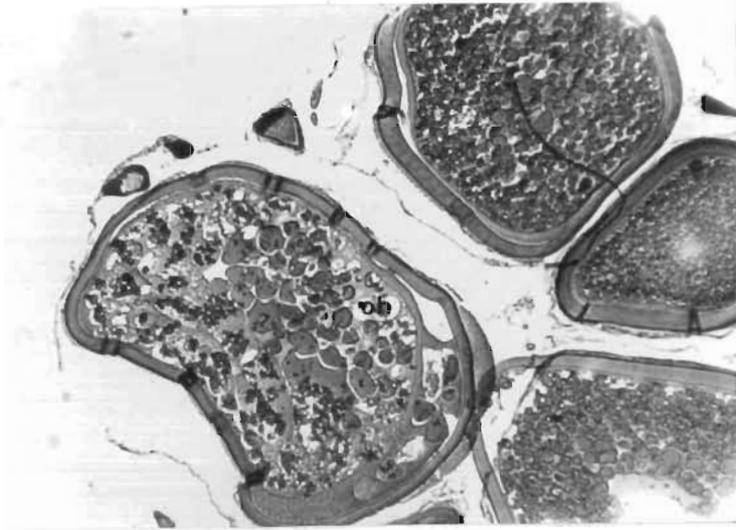


PHOTO 9 (X 125) :
Ovaire en phase de pré-ponte
(o h : ovocyte hyalin)

PHOTO 10 (X 50) :
Ovaire en phase de ponte.
(o v : ovocyte en vitellogenèse ;
e f : enveloppe folliculaire)

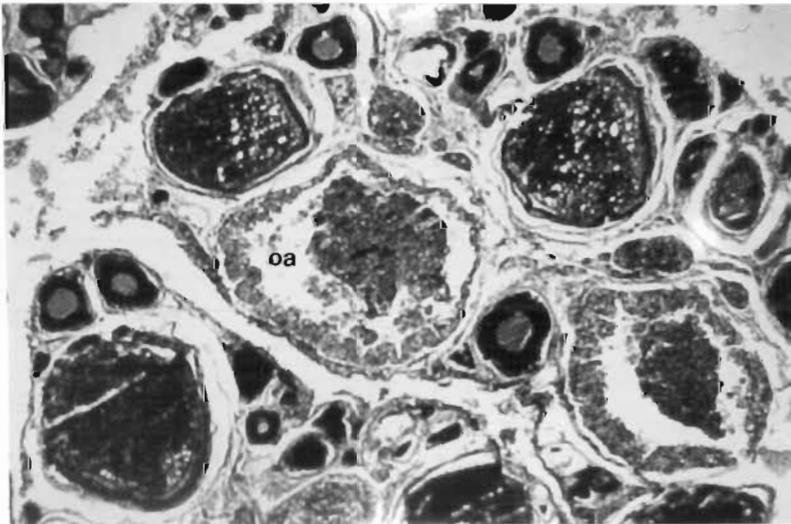
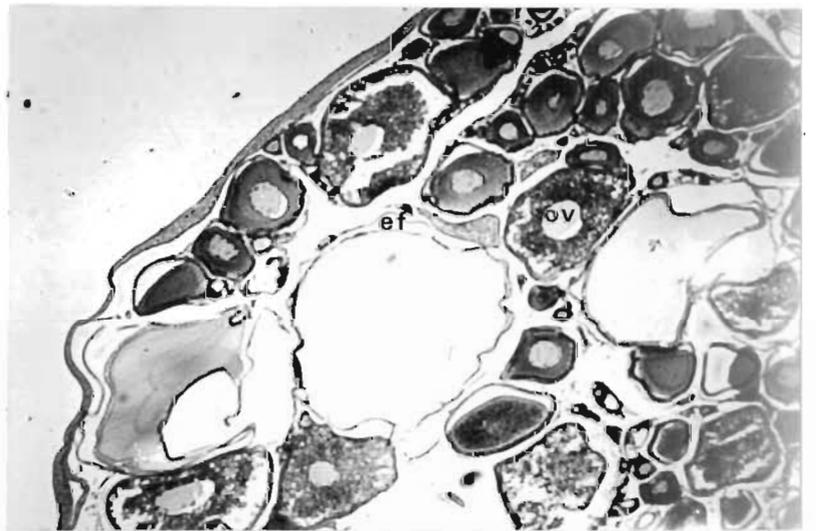


PHOTO 11 (X 125) :
Ovaire en récupération
(o a : ovocyte atrésique)

explique la présence de ces dernières dans nos coupes, (Photo 10). La membrane pellucide semble solidaire de l'enveloppe folliculaire.

De nombreux ovocytes I sont également présents, il est possible qu'ils constituent le stock de réserve d'ovocytes pour l'année suivante.

Stade V - Post ponte

L'ovaire devient flasque et jaunâtre. son enveloppe est plissée. La vascularisation se résorbe, mais de nombreux ovocytes non émis occupent encore une partie de l'ovaire.

Au niveau microscopique, l'ovaire est désorganisé. De nombreuses enveloppes folliculaires l'envahissent, mais un très grand nombre d'ovocytes n'a pas atteint la phase finale de maturation. Les enveloppes folliculaires semblent se résorber rapidement. De nombreuses cellules sanguines sont libres dans l'ovaire, il reste beaucoup de petits ovocytes non développés.

Stade R - Récupération

L'atrésie ovocytaire atteint les ovocytes non émis qui dégènèrent. La gonade tend à retrouver son aspect d'ovaire immature.

L'atrésie affecte en premier lieu les oeufs non émis et les ovocytes en vitellogenèse avancée, puis les ovocytes en maturation moins avancées.

BARR (1963) a observé sur la plie (Pleuronectes platessa L.) que l'atrésie affecte en premier lieu la membrane pellucide qui se désagrège, sa surface externe devient irrégulière et se creuse (Photo 11). Les cellules de la granulosa pourraient être responsables de cette désagrégation. La membrane étant alors discontinue, on assiste à une invasion de cette granulosa qui phagocyte les globules vitellins. Des cellules sanguines libres dans l'espace inter-ovulaire contribuent également à la phagocytose. Le même phénomène a été observé par d'autres auteurs (GOKHALE).

L'ovaire ne retrouve pas tout à fait son aspect immature, en effet, les vaisseaux sanguins confinés dans l'épithélium germinatif chez les individus immatures, sont souvent présent dans les lamelles ovigères. Cette présence est due à l'hypertrophie vasculaire qui suit souvent la ponte (GOKHALE).

L'élaboration de l'échelle de maturation n'a pas été évidente chez le tacaud qui est un reproducteur partiel : les ovocytes n'évoluent pas

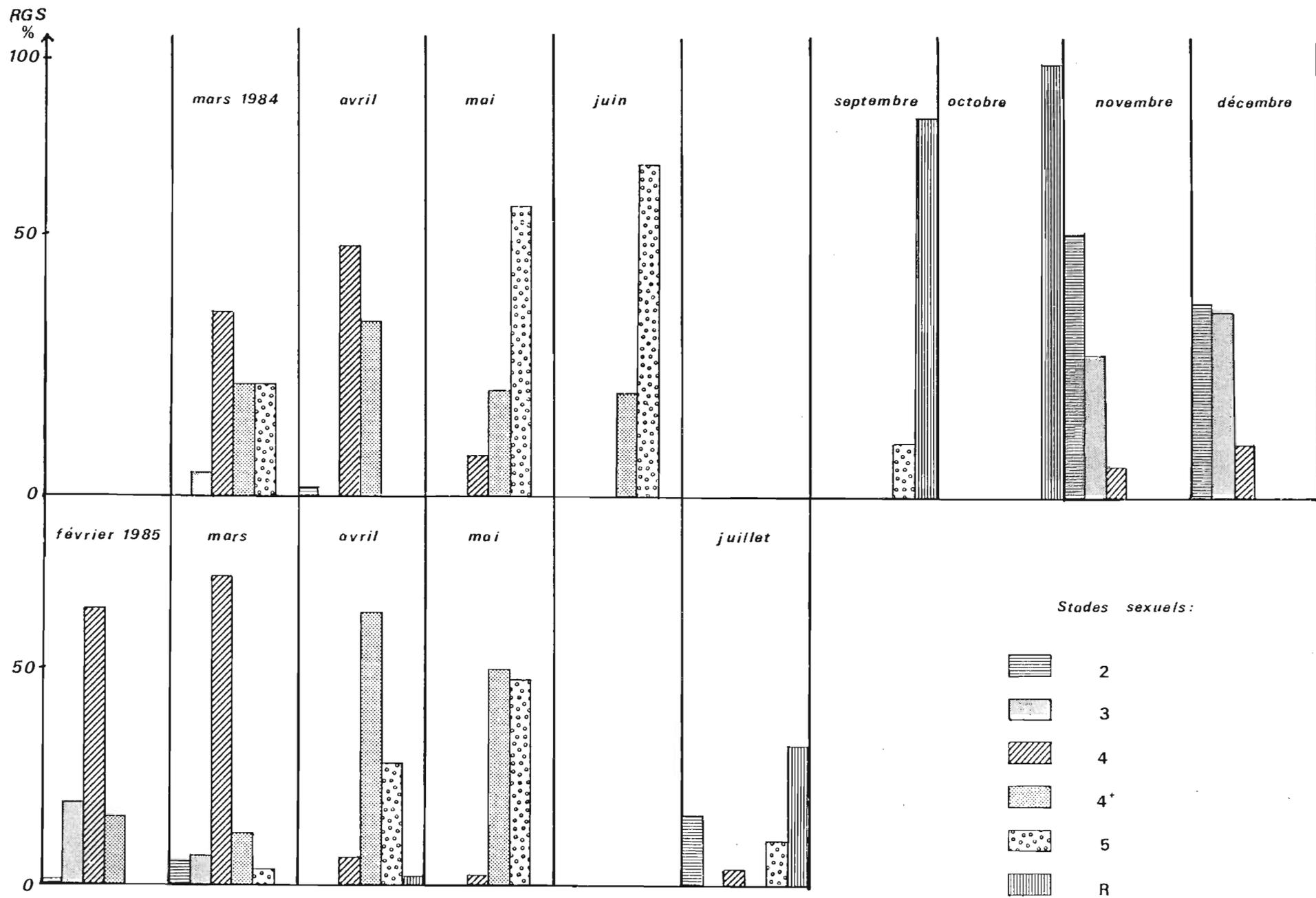


fig.4 : Evolution mensuelle des stades sexuels chez les femelles de *Trisopterus luscus* (sans distinction d'âge)

tous de façon synchrone et l'ovaire montre une hétérogénéité due aux différents états de maturité de ses ovocytes. La séparation entre deux stades n'est pas toujours nette. D'autre part, le tacaud conserve dans ses ovaires un certain nombre d'oeufs hyalins qui dégènèrent ; il est par conséquent difficile de connaître avec exactitude la fin de ponte. La détermination des stades IV et V doit être faite avec prudence.

5.2.1.3. Evolution mensuelle des stades de maturation des ovaires

5.2.1.3.1. Biais d'échantillonnage

Les individus de taille comprise entre 25 et 30 cm sont les mieux représentés dans les captures ; ce sont en général des femelles du groupe II, c'est-à-dire, âgées de 2 ans, susceptibles de se reproduire pour la première année. Ces individus constituent à eux seuls une très grande partie de notre échantillonnage ; donner à ce groupe la même importance quantitative qu'aux autres groupes réduirait de beaucoup l'échantillon étudié. Nous avons préféré garder ce biais dans étude, puisqu'il est proportionnellement constant tous les mois, et ce, à chaque prélèvement.

Ceci établi, nous nous attacherons à suivre leur évolution au cours de l'année.

5.2.1.3.2. Evolution des différents stades sexuels

Le suivi macroscopique des ovaires permet une première approche du cycle sexuel et la localisation de la période de ponte dans le temps. Cette dernière se situe au moment où il existe le plus fort pourcentage de femelles aux stades IV⁺ et V dans les échantillons.

Dans un premier temps, l'évolution des stades a été étudiée à partir d'un échantillon de femelles, représentatif de toutes les classes d'âge (Fig. 4) ; dans un second temps, nous avons étudié séparément l'évolution des femelles participant pour la première année à la reproduction (Fig. 5).

Certaines femelles âgées de un an présentent une évolution de leurs gonades en fin d'année, nous essayerons de voir au cours de l'étude, si elles seront aptes à se reproduire.

5.2.1.3.3. Evolution mensuelle moyenne (Fig. 4)

Dès le mois de novembre, les ovaires commencent à mûrir. La majorité

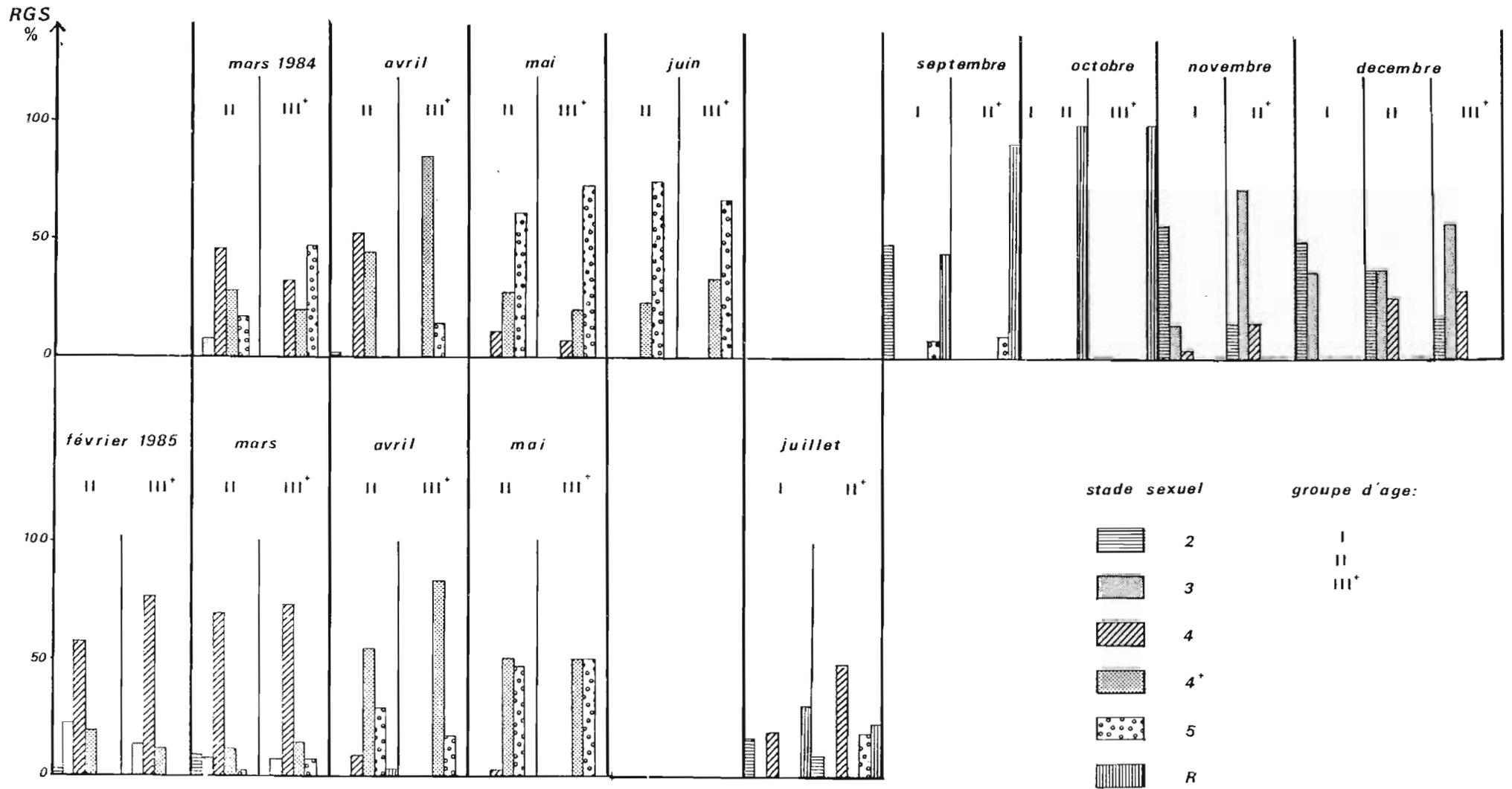


fig. 5 : Evolution mensuelle par groupe d'âge des stades sexuels chez les femelles de *Trisopterus luscus*

des femelles observées présente des ovaires au stade II (60 %), ou au stade III (32 %). La maturation continue en décembre ; à ce moment, les stades II et III sont présents dans les mêmes proportions. Déjà à cette époque, quelques ovaires sont en maturation bien avancée.

La période de ponte commence en février pour les femelles les plus précoces et se prolonge jusqu'en juin. La plus forte proportion de femelles prêtes à pondre se situe au mois d'avril.

La ponte est pratiquement terminée en juin ; en juillet la plupart des individus sont déjà en stade de récupération. Ils seront tous en repos sexuel au mois d'octobre avant d'entrer dans un nouveau cycle en novembre.

5.2.1.3.4. Evolution des stades chez le groupe I (Fig. 5)

Pendant la période où les ovaires des individus matures sont en plein développement, les gonades des jeunes femelles de 1 an (groupe I) ne montrent pas d'évolution à l'oeil nu.

A la reprise d'activité automnale, un bon nombre d'individus appartenant à ce groupe présentent un début de maturation : 75 % des ovaires observés sont en phase d'accroissement plus ou moins avancé. En décembre, plus de 85 % des femelles récoltées sont matures, un bon nombre a des ovocytes en période de vitellogenèse, bien qu'aucun individu n'ait atteint le stade IV.

Au mois de janvier, ces femelles passent dans le groupe II et participeront sans doute à la reproduction (confirmation possible de l'âge de première maturité).

En fin de période de ponte, au mois de juillet, certaines femelles du groupe I présentent les premiers signes de maturation, mais aucune ne parviendra à maturité. En septembre, elles présentent toutes des stades atrésiques : ce début d'accroissement avorterait donc systématiquement.

5.2.1.3.5. Evolution du groupe II et comparaison avec les groupes de femelles plus âgées.

Le groupe II suit l'évolution générale avec, semble-t-il, un léger décalage dans le temps : chaque mois, nous observons une proportion plus importante de stades moins évolués chez les jeunes individus. Il semblerait que la vitesse de maturation des ovaires augmente avec l'âge ; les femelles les plus âgées pondent les premières. Ceci expliquerait la

groupe d'âge

- ▲ moyenne
- * 2
- 3
- * 4⁺

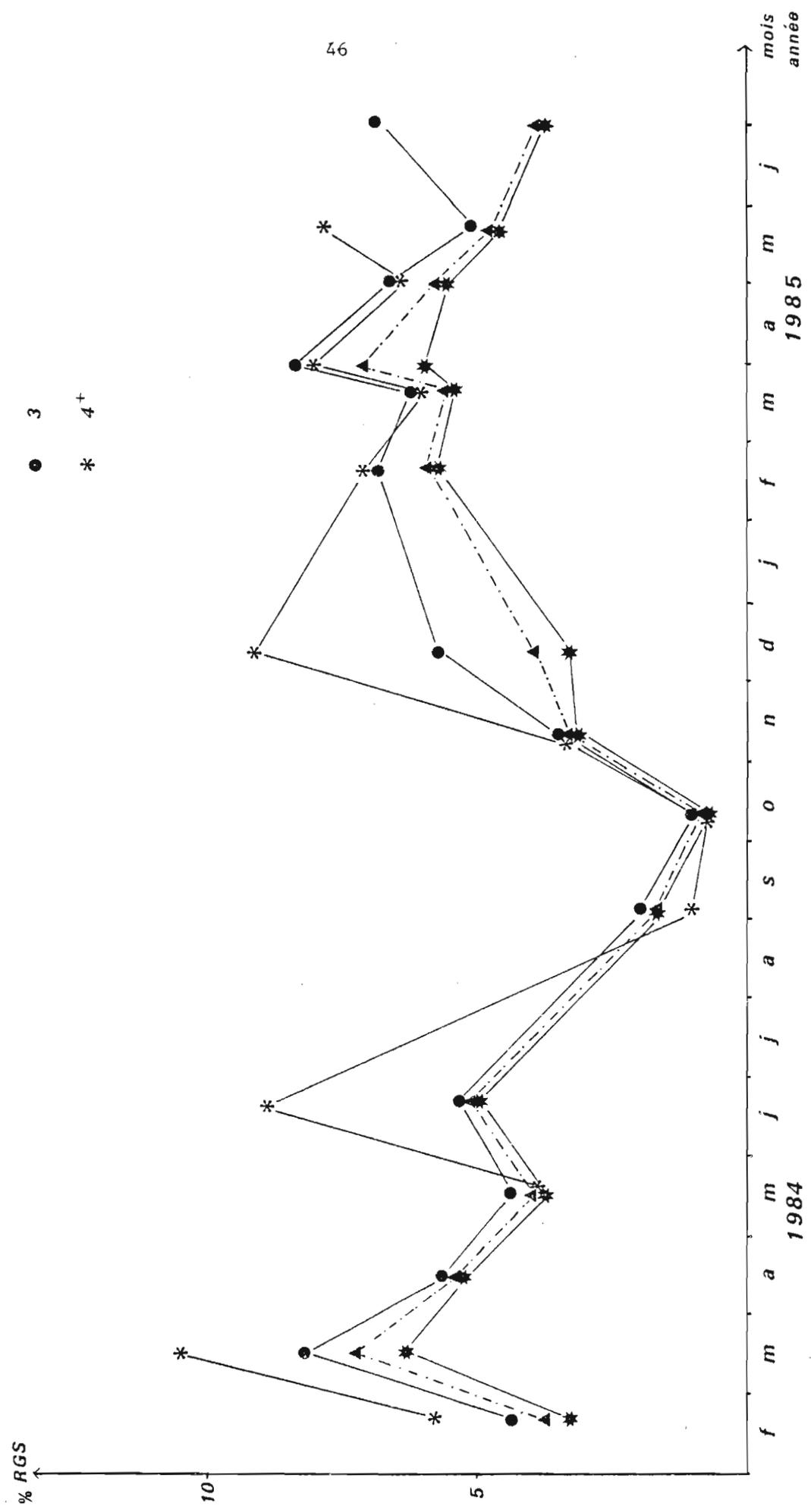


fig. 6 : Evolution mensuelle du RGS moyen par groupe d'âge

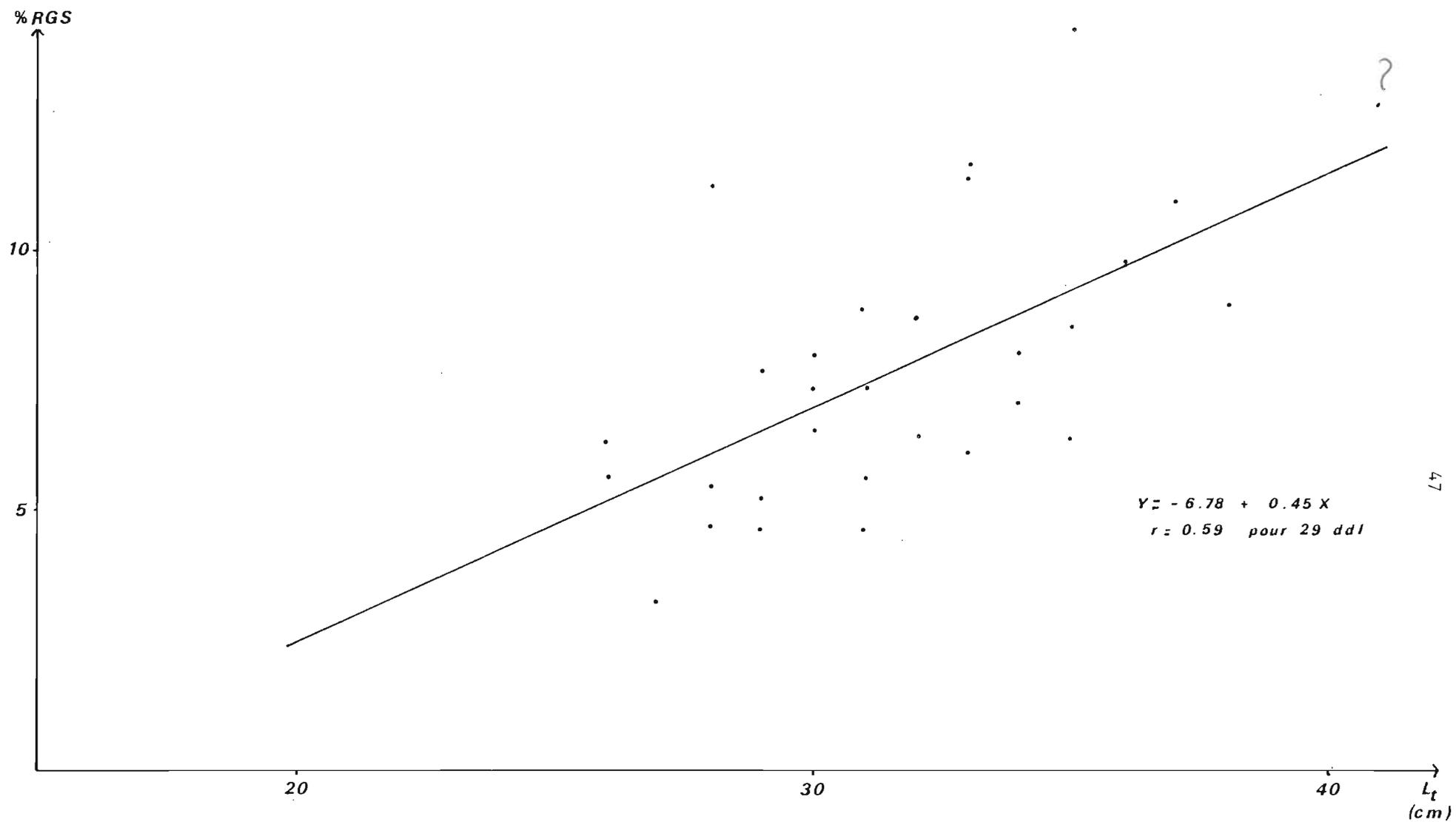


fig. 7: Relation entre la taille des femelles mûres et leur RGS chez le tacaud

(prélèvement du 14.3.84)

TABLEAU 2

EVOLUTION MENSUELLE DU RAPPORT GONADO SOMATIQUE MOYEN DES FEMELLES DE TRISOPTERUS LUCUS L.
EN MANCHE EST ET SUD MER DU NORD

1984	Février	Mars	Mars	Avril	Mai	Juin	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
Lieu de pêche	Boulogne	Boulogne	Calais	Boulogne	Boulogne	Calais	Boulogne	Boulogne	Boulogne	Boulogne
R.G.S.	3,77	6,51	7,61	5,34	4,05	5,18	1,60	0,70	2,34	3,33
σ	1,80	1,84	2,44	1,49	1,92	1,91	0,74	0,18	1,46	2,19
n	24	24	30	46	34	62	48	45	24	43

1985	Février	Mars	Mars	Avril	Mai	Juillet
Lieu de pêche	Boulogne	Calais	Boulogne	Boulogne	Boulogne	Boulogne
R.G.S.	6,19	5,57	7,04	5,79	4,70	3,90
σ	1,88	1,85	1,85	1,60	1,84	2,06
n	75	45	27	47	48	38

difficulté de trouver des femelles âgées au stade II dans nos échantillons. La ponte n'est donc pas synchrone chez tous les individus, elle s'échelonne sur 4 à 5 mois. En revanche, la période de repos sexuel est très courte et se situe pour la totalité des individus au mois d'octobre.

5.2.1.4. Evolution mensuelle du rapport gonado somatique

5.2.1.4.1. Evolution du RGS moyen

Pour cette étude, nous avons éliminé systématiquement les individus immatures. En effet, avant maturité sexuelle un RGS n'a aucune signification. L'intégration de ces valeurs obtenues aux autres données ne saurait que biaiser les résultats.

Les moyennes du RGS (Tableau 2) sont très fortement influencées par les individus du groupe II, particulièrement abondants dans les captures, mais elles reflètent l'évolution générale du rapport au cours du temps (Fig. 6).

En octobre, le RGS n'excède pas 1 % chez la totalité des femelles en repos sexuel ; le RGS augmente ensuite progressivement pour atteindre son maximum en mars (il peut dépasser 10 % chez certains individus). Les pontes n'étant pas synchrones, il n'existe pas de pic bien individualisé, mais une décroissance progressive de la courbe de mars à octobre, le phénomène est accentué par le volume d'oeufs non émis et qui dégénèrent lentement. L'ovaire ne se vide pas complètement, il faut donc attendre l'atrésie ovocytaire pour retrouver un RGS très bas.

Les irrégularités dans le tracé de la courbe peuvent être dues à l'origine différente des échantillons d'un mois sur l'autre.

5.2.1.4.2. Evolution du RGS par groupe d'âge

Les RGS des groupes II et III suivent la même évolution au cours du temps. Le RGS du groupe IV subit de légères variations par rapport à la tendance générale, mais la rareté des individus échantillonnés ne permet pas d'en tirer des conclusions.

Plus les femelles sont de grande taille et donc âgées, plus leur RGS est élevé (Fig. 7). Pour un échantillon de 30 femelles matures, en période de reproduction (mars 84), nous obtenons une droite d'équation :

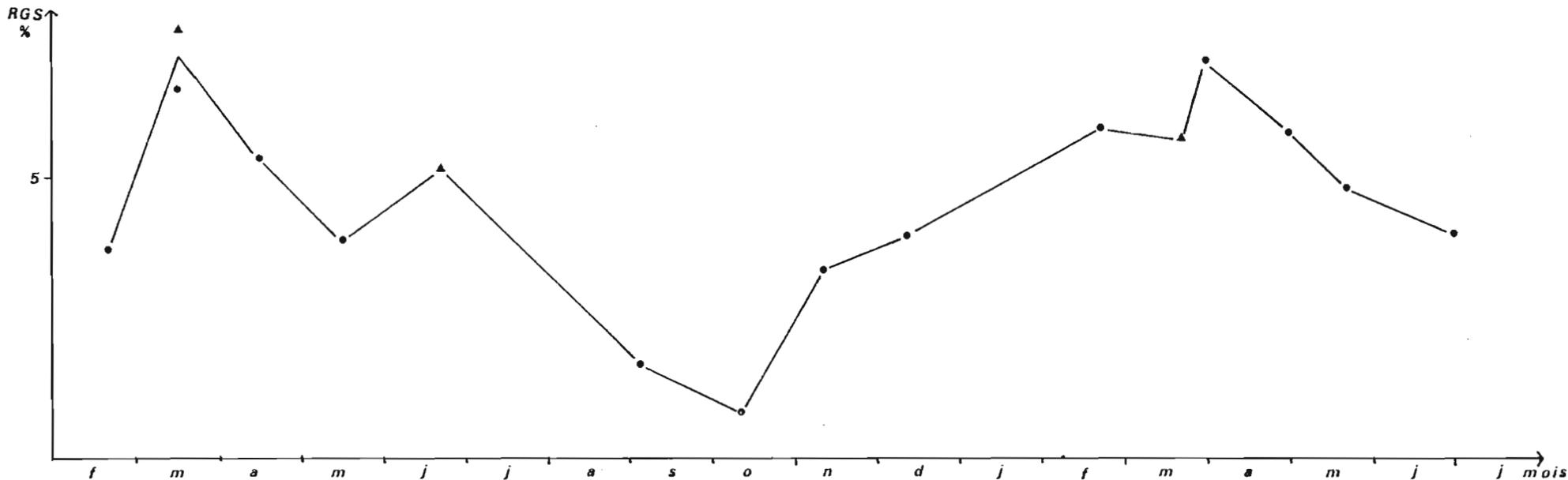


fig.8 (a) : Evolution mensuelle du RGS moyen de femelles de 2 provenances, montrant l'hétérogénéité de l'échantillonnage : ● : femelles pêchées au large de BOULOGNE
▲ : femelles pêchées au large de CALAIS

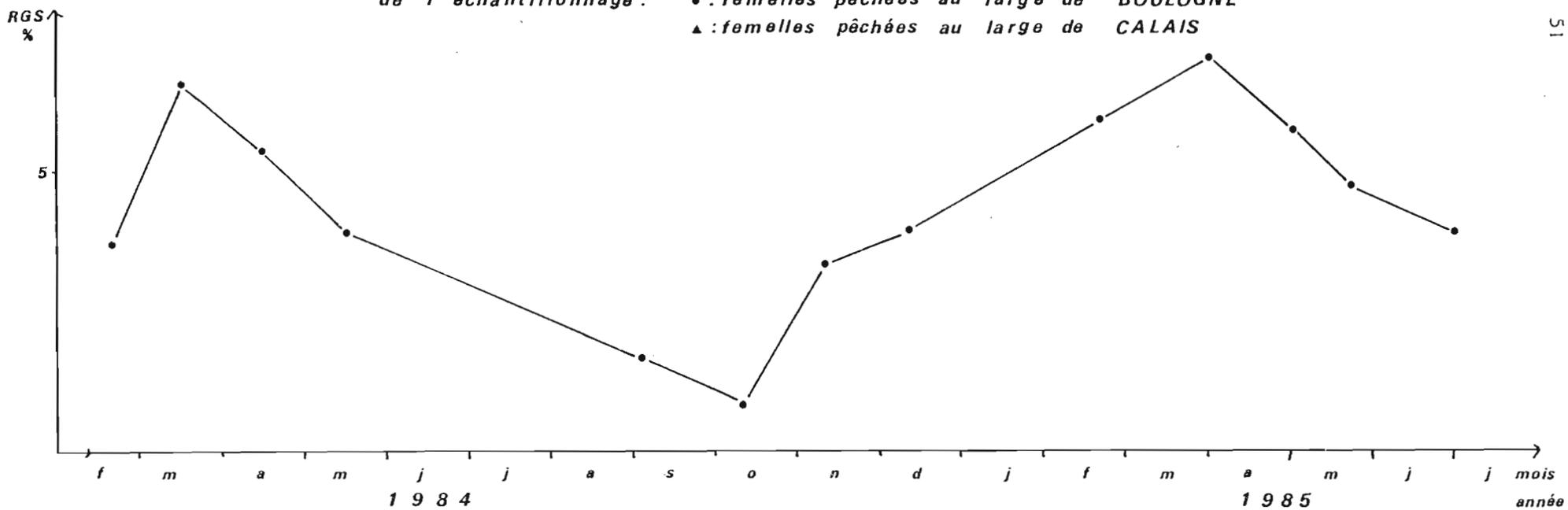


fig.8 (b) : Evolution mensuelle du RGS moyen de femelles d'une même provenance (BOULOGNE)

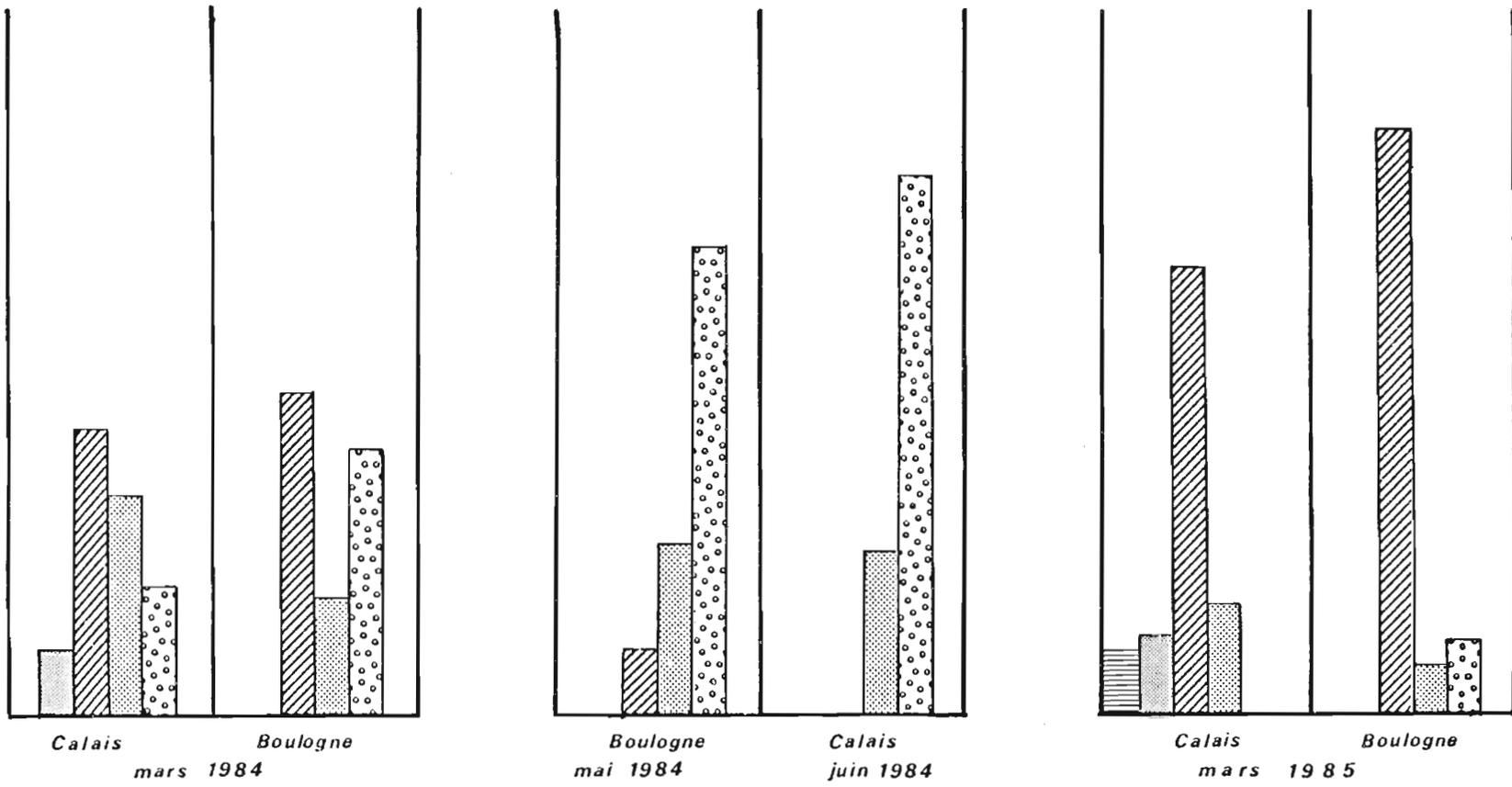
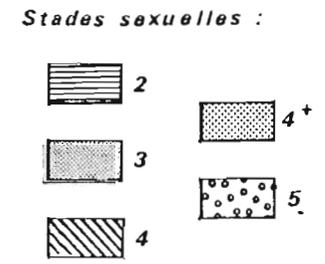


fig. 9 : Comparaison des stades de maturité sexuelle chez les femelles provenant de :
 - Calais (Mer du Nord)
 et
 - Boulogne (Manche orientale)



$$y = - 6,78 + 0,45 x$$

$r = 0,59$ pour $n = 30$, la corrélation est significative au seuil de 0,1 %.

5.2.1.4.3. Essai d'interprétation des irrégularités de la courbe moyenne

L'évolution du RGS moyen présente des irrégularités : à deux reprises, en mai-juin 1984 et en mars 1985. La courbe amorce une descente suivie par une remontée brutale du RGS (Fig. 8a). Les ruptures de pente semblent être causées par l'hétérogénéité de l'échantillonnage : en effet, si nous comparons les stades de maturité d'échantillons d'origines différentes (Calais et Boulogne), nous constatons que :

- En mars 1984, il semble y avoir un léger retard dans l'évolution des stades des poissons pêchés en Mer du Nord (Fig. 9).

Quelques individus sont encore au stade III et 18 % seulement des femelles ont terminé leur ponte, alors que 38 % des femelles pêchées en Manche sont déjà au stade V.

- En mai et juin 1984, ce décalage dans le temps est également visible : à cette époque, les poissons pêchés en Mer du Nord sont aux mêmes stades d'évolution que ceux pêchés un mois avant en Manche orientale.

- Le retard apparaît à nouveau en mars 1985. La comparaison de l'évolution mensuelle du RGS moyen confirme l'hypothèse d'une ponte plus tardive en Mer du Nord :

- En mars 1984, le RGS moyen des femelles pêchées en Manche Est a des valeurs plus faibles que celui des femelles de Mer du Nord ; les femelles de Manche entrent déjà en récupération alors que celles pêchées plus au Nord sont en pleine période de ponte.

- En mars 1985, le RGS moyen des femelles pêchées en Manche orientale est plus élevé que celui des femelles de Mer du Nord. La ponte semble plus tardive qu'en 1984, et les RGS des femelles de Manche atteignent à peine leurs valeurs maximales annuelles alors que pour les femelles de Mer du Nord, les valeurs des RGS moyens sont encore en phase ascendante.

D'après nos observations, Trisopterus luscus se reproduit :

- de février à juin en Manche Est
- de mars à juillet en Mer du Nord.

Plus au Sud, en Baie de Douarnenez, l'espèce se reproduit de janvier

à avril (GHERBI-BARRE, 1983). Un décalage de la période de ponte vers le printemps apparaît ainsi du sud vers le Nord, avec un retard d'environ un mois dans le début des pontes d'une zone à l'autre.

L'étude précise des femelles capturées aux mois de mai et juin met en évidence une seconde différence susceptible d'être liée à la latitude :

- Les femelles de Manche Est et de Mer du Nord sont en mai et juin en post-ponte. Celles pêchées au large de Boulogne ont des RGS plus bas que celles débarquées à Calais.

Cette différence de valeurs peut être attribuée à une plus forte rétention, après la ponte, du nombre d'oeufs dans l'ovaire des femelles pêchées en Mer du Nord. Cette rétention amène à une atrésie ovocytaire importante. Les travaux de GHERBI-BARRE (1983) en Baie de Douarnenez révèlent que le phénomène atrésique est de moins grande ampleur chez le tacaud pêché en Manche Ouest et Atlantique Nord.

Une constatation similaire a été effectuée chez la limande (DENIEL, TASSEL, communications personnelles). Celle-ci possède un potentiel de reproduction plus élevé en Manche Est qu'en Baie de Douarnenez, (Des phénomènes atrésiques importants ont été observés à Douarnenez, l'ampleur de ces phénomènes diminuant vers le Nord).

Nous avons rapproché ces observations de la localisation géographique de l'espèce : alors que la Mer du Nord est la limite septentrionale de reproduction du tacaud (CHEVEY, 1929), l'Atlantique Nord semble être la limite méridionale de l'aire de répartition de la limande (DENIEL, 1981).

Nous avons émis l'hypothèse qu'une espèce en limite d'aire de reproduction ne possède pas son potentiel maximal de reproduction. Il en découlerait une sorte de dégénérescence, se traduisant par une forte atrésie ovocytaire. Les tacauds pêchés au large de Calais se trouveraient à la limite septentrionale de la zone de reproduction pour l'espèce.

Il a été important lors de notre étude du cycle sexuel du tacaud de tenir compte de l'existence possible de deux stocks exploités par les Etaplois. En éliminant les données provenant des échantillons prélevés en Mer du Nord (Fig. 8b), la courbe retrouve sa régularité cyclique, avec un pic en mars et un minimum en octobre, donc les différences de valeurs de RGS trouvées entre les poissons de Mer du Nord et de Manche Est ne sont pas dûes au hasard.

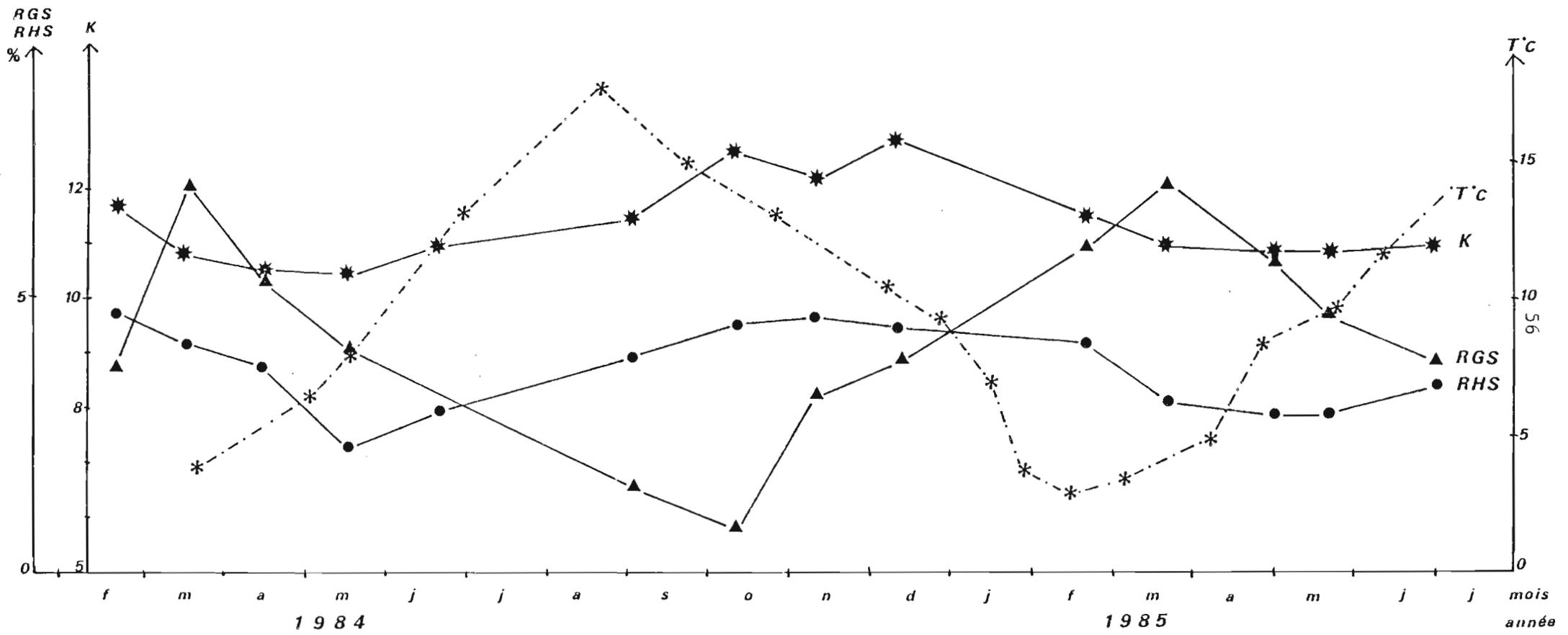


fig.10: Evolution mensuelle des indices pour les femelles de Trisopterus luscus
 courbe moyenne de temperature de l'eau de mer

5.2.1.5. Evolution mensuelle du rapport hépato-somatique (RHS)

La maturation finale des ovocytes semble être associée, chez le tacaud, à une utilisation rapide des réserves hépatiques. Ce phénomène se traduit par une chute du RHS lors de la phase finale de vitellogenèse (en février et mars). (Fig.10 - Tableau 3).

En période de repos sexuel, le foie accumule ses réserves et représente environ 4,5 % du poids du corps. La vitellogénèse nécessitant un apport important en lipides, la montée du RGS est associée à une baisse sensible du poids du foie, qui peut aller jusqu'à ne plus représenter que 1 % du poids du corps. Cette monopolisation de réserves hépatiques pour la maturation des gonades est surtout limitée à la période de pré-pont et de ponte.

Le suivi de ce rapport apporte une aide complémentaire à la détermination du cycle sexuel ; son exploitation reste toutefois limitée car le phénomène de transfert reste tout de même mal connu.

5.2.1.6. Evolution de l'indice pondéral : k

L'évolution mensuelle du coefficient k a été suivie parallèlement à celle du RGS et du RHS (Fig.10 - Tableau 4). Elle met en évidence l'utilisation des réserves musculaires en fin de vitellogenèse : l'énergie développée au cours de la ponte et le manque d'alimentation à cette époque contribuent à un amaigrissement des femelles. Au mois de juin, le tacaud commence à se réalimenter et à retrouver une forme plus arrondie. Cette époque correspond par ailleurs à la saison estivale, où les conditions favorables du milieu jouent certainement un rôle très important. L'animal est au mieux de sa forme en octobre - novembre et s'amaigrit à nouveau en hiver. Il est courant de rencontrer en mars - avril des individus dans un état d'amaigrissement tel que leur crête occipitale est saillante et l'animal est efflanqué (k peut quelquefois être inférieur à 7). L'indice pondéral est donc un bon indicateur dans le suivi de la maturation sexuelle des gonades chez Trisopterus luscus.

Ces variations non négligeables de l'indice pondéral amènent à rapprocher le tacaud des poissons "gras" alors qu'il est souvent décrit comme un poisson "maigre". Il serait en fait un intermédiaire entre ces deux catégories.

TABLEAU 3

EVOLUTION MENSUELLE DU RAPPORT HEPATO SOMATIQUE MOYEN DES FEMELLES DE TRISOPTERUS LUSCUS L.

	Février 1984	Mars	Avril	Mai	Juin	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre 1984	Février 1985	Mars	Avril	Mai	Juillet
R.H.S.	4,78	4,18	3,37	2,29	2,97	3,98	4,55	4,62	4,54	4,20	3,11	3,02	2,90	3,41
σ	1,49	1,64	2,44	0,84	1,10	1,65	1,65	1,30	1,73	1,82	1,15	1,18	0,91	1,16
n	24	54	48	35	60	40	54	36	49	87	74	47	46	48

TABLEAU 4

EVOLUTION MENSUELLE DE L'INDICE PONDERAL K CHEZ LES FEMELLES DE TRISOPTERUS LUSCUS L.

	Février 1984	Mars	Avril	Mai	Juin	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre 1984	Février 1985	Mars	Avril	Mai	Juillet
K	11,7	10,9	10,5	10,4	11,0	11,5	12,6	12,2	12,4	11,6	11,1	10,8	10,8	12
σ	1,4	0,7	0,8	1,1	1,1	1,3	1,0	1,2	1,2	1,2	1,0	1,2	0,9	1,4
n	34	27	49	45	70	60	53	36	63	73	73	47	49	47

5.2.1.7. Influence des conditions du milieu sur l'état physiologique du poisson

La reproduction n'est pas seule à mettre en cause dans les changements physiologiques qui surviennent chez les poissons. Les variations de poids du foie et des réserves musculaires peuvent également être liées aux conditions du milieu (abondance de proies, température de l'eau...). Nous avons porté sur la figure 10 la courbe moyenne de température de l'eau de mer en Manche Est, parallèlement à l'évolution des trois indices. Il semblerait qu'il existe une certaine corrélation entre cette température du milieu et la condition de l'animal.

- Lorsque les conditions du milieu sont favorables (température élevée), le poisson accumule ses réserves musculaires et hépatiques.

- Lorsque les conditions sont défavorables, les réserves et les muscles doivent subvenir aux besoins de l'organisme (catabolisme).

Par ailleurs, la ponte semble s'effectuer à des températures voisines de 10° C. D'après les travaux d'ARBAULT & al. (1969), le tacaud en Gironde et dans le Nord de la Loire, se reproduirait dans des eaux aux températures voisines de 10 et 11° C, principalement en hiver, parfois au printemps. Dans ces conditions, il est difficile de dire si la température a un rôle direct sur la condition physiologique du poisson, ou si ce rôle est juste lié à l'époque de ponte.

5.2.2. Le cycle sexuel des mâles

Nous avons attaché beaucoup moins d'importance au suivi de maturation des mâles qu'à celui des femelles. Il semblerait que la production de gamètes pendant une longue période de l'année soit donc chose courante chez les poissons des eaux tempérées et que la proportion des mâles matures dans la population ne soit pas un facteur limitant pour la reproduction.

Nous avons décrit succinctement les étapes de la spermatogénèse et élaboré une échelle de maturation des testicules. Celle-ci est simplifiée car la maturation des testicules est plus difficile à suivre que celle des ovaires, puisqu'ils varient peu en taille et en aspect.

5.2.2.1. Etude histologique

Le testicule est composé de lobules, séparés par une trame conjonctive. Dans chaque lobule apparaissent plusieurs cystes qui se

développent au cours de la spermatogénèse (Photo 12). Chacun d'eux est composé de cellules sexuelles de même stade, mais des cystes à évolution plus ou moins précoce peuvent se cotoyer. Ainsi, à l'examen microscopique, il est fréquent de rencontrer dans les coupes tous les stades de la spermatogénèse, rassemblés en amas le long de la paroi du lobule.

Nous avons repris la description donnée par GOCKALE sur le merlan et le tacaud norvégien :

- cellules germinatives migrantes.

Il semblerait que ces cellules soient les cellules mères de la transformation des gamètes, elles migreraient du stromapériphérique vers l'intérieur du testicule, le long des parois interlobulaires. Ces cellules sont de forme allongée.

- Spermatogonies A

Ce sont des cellules ovoïdes, issues de cellules germinatives ; leur cytoplasme est clair et le noyau est important ; il contient un nucléole central et d'autres périphériques, mêlés à des grains de chromatine. Ces cellules se reproduisent par mitoses.

- Spermatogonies B

Le noyau auparavant hyalin est maintenant fortement coloré, plus petit que celui de spermatogonies A. Le cytoplasme est peu abondant et les parois des cellules très peu distinctes.

- Spermatocytes I

La cellule diminue en taille et le noyau est fortement coloré : le matériel chromosomique est dispersé, donnant au noyau un aspect hétérogène, marbré.

- Spermatocytes II

Ils proviennent des spermatocytes I. Ces cellules rondes sont plus petites que les précédentes et la chromatine encore plus dense confère au noyau le même aspect marbré.

- Spermatides

Ces cellules subissent la mitose équationnelle. Leur noyau a une forme légèrement elliptique. L'apparence de ce noyau est caractéristique : la chromatine se répartit sur les côtés, laissant un espace clair au centre.

- Spermatozoïdes

Les gamètes ont atteint la phase finale de leur développement. Il

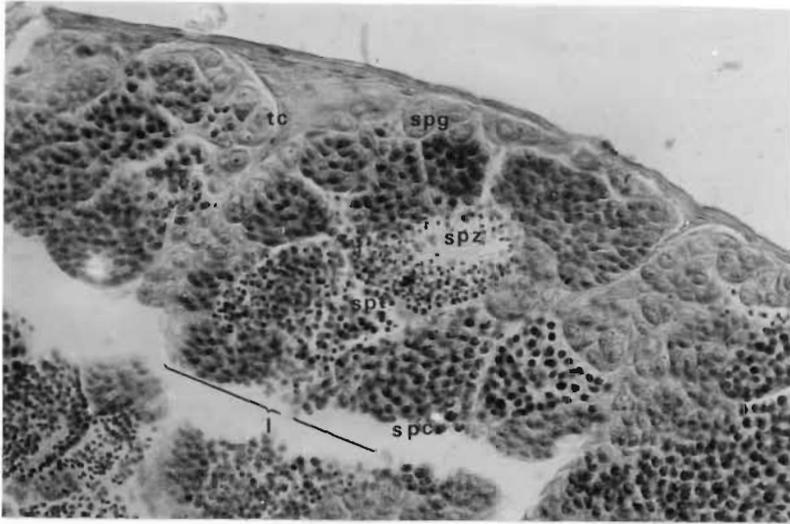


PHOTO 12 (X 500) :

Coupe transversale d'un testicule montrant l'aspect général des lobules (l : lobule ; t c : trame conjonctive ; c : cystes ; spg : spermatogonie ; spc : spermatocyte ; spt : spermatides ; spz spermatozoïdes).

PHOTO 13 (X 312,5) :

testicule en fin de maturation (spz : spermatozoïde ; t c : trame conjonctive)

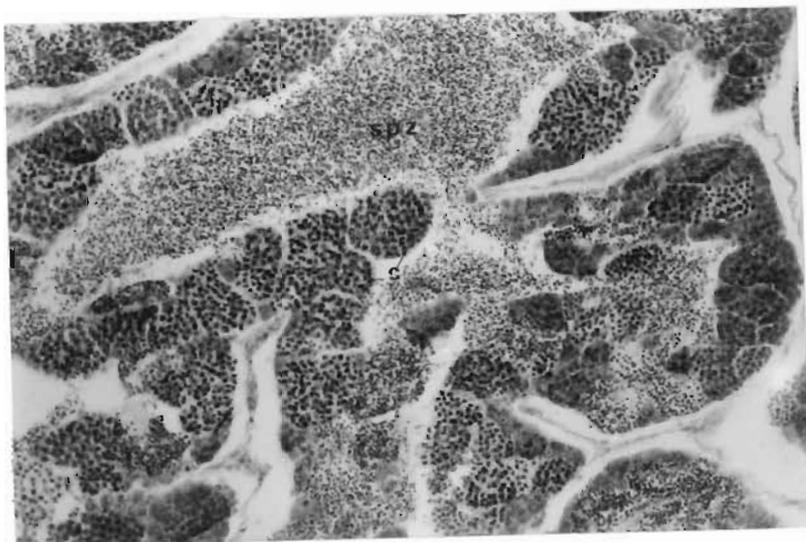
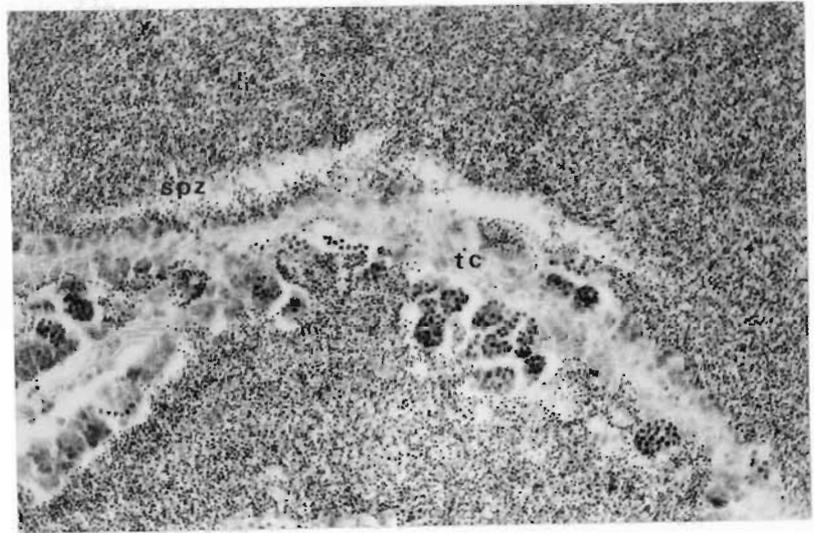


PHOTO 14 (X 312,5) :

Testicule en maturation (spz : spermatozoïdes ; c : cystes).

est parfois possible d'observer le flagelle sur les coupes.

A l'inverse des lobules, les cystes ne sont pas des structures permanentes. GOKHALE a décrit l'évolution de ces cystes à partir du testicule immature.

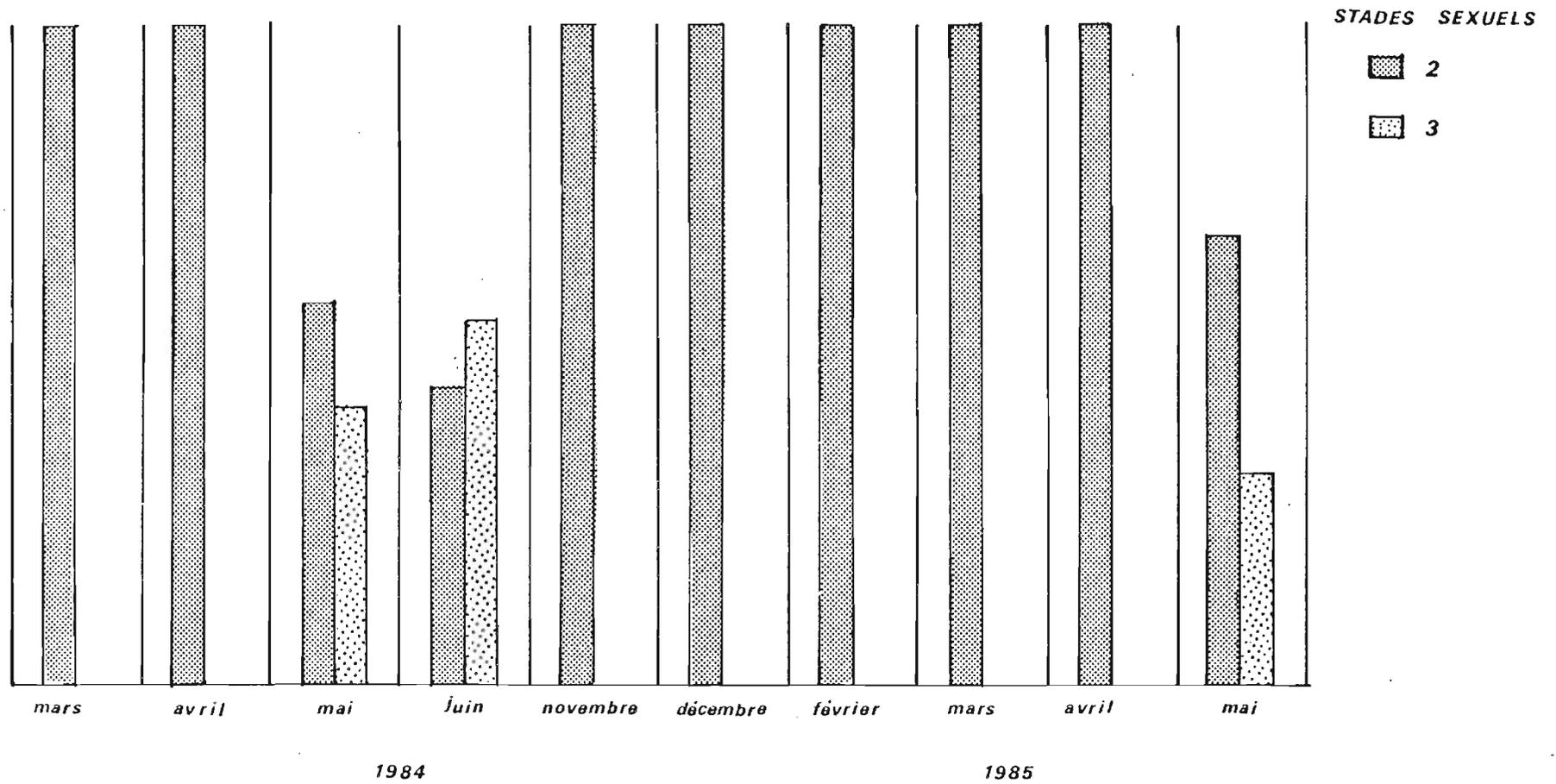
Les cellules migrent contre la face interne des cloisons interlobulaires ; à ce stade précoce de développement, les fibres de la trame conjonctive sont lâches et peuvent former une poche autour de ces cellules ; l'origine des cellules germinales contenues dans une poche (le cyste) proviendrait de la division d'une seule cellule mère, ceci explique la présence d'un seul et même stade à l'intérieur d'un cyste. Les cystes s'aggrandissent au cours de l'évolution des gamètes qui se multiplient. A la fin de la maturation des produits génitaux, les cystes disparaissent et les spermatozoïdes envahissent le lobule à partir du centre . MICHELE (1974) décrit ces lobules comme étant des cordons, d'abord pleins, puis creusés d'une lumière ; ces petits tubules ou canaux efferents, s'anastomosent et convergent vers la partie centrale, puis vers le canal deferent. Les canaux deferents débouchent dans le conduit commun qui aboutit à la papille urogénitale.

En fin de maturation, les quelques spermatogonies n'ayant pas subi la spermatogénèse sont localisés à la périphérie des lobules. Ces lobules, gonflés de spermatozoïdes distendent les parois interlobulaires dont les cellules deviennent moins abondantes et dégènèrent pour la plupart. Les fibres collagènes sont très abondantes (Photo 13).

Les tubes séminifères sont très développés et convergent vers le hile.

Le testicule ne semble pas se développer de façon uniforme. Il n'est pas rare d'observer des plages très importantes de spermatozoïdes au côté de lobules contenant des stades précoces de la spermatogénèse.

Les travaux de BILLARD et al. (1974) ont montré que la répartition des types cellulaires, dans les testicules de téléostéens, n'est pas homogène : les premiers stades de la spermatogénèse sont mieux représentés dans la partie antérieure que dans la partie postérieure qui est quelquefois stérile. Chez le tacaud, le testicule est circonvolutionné, disposé en grappe dans la cavité viscérale et il est difficile de discerner sa partie postérieure de sa partie antérieure. Nous n'avons pas attaché d'importance à la partie prélevée pour la confection de nos coupes.



*Fig 11. Evolution mensuelle des stades sexuels
des mâles matures de Trisopterus luscus L.*

5.2.2.2. Echelle de maturation des testicules

Une première échelle de 4 stades a été élaborée. elle ne coïncidait pas avec nos observations microscopiques et nous l'avons simplifiée : 3 stades ont été retenus.

Stade I - Testicule immature

La gonade se présente sous la forme d'un filament parfois difficilement décelable à l'oeil nu. Aucune coupe histologique n'a été pratiquée.

Stade II - Maturation et pré-émission

Le testicule grossit et prend la forme d'un chapelet blanc, d'abord translucide, qui s'opacifie au fur et à mesure de la spermatogénèse. Sa taille est difficile à évaluer car il présente des circonvolutions, il occupe moins d'un quart de volume de la cavité viscérale. Les lobes du chapelet se vascularisent et prennent petit à petit un aspect laiteux.

Microscopiquement, les coupes de testicules montrent a ce stade de grandes plages de spermatozoïdes, entourées de cystes plus ou moins évolués. Selon l'endroit de la coupe dans le testicule, ces plages de spermatozoïdes sont plus ou moins importantes mais toujours présentes.

(Photo 14)

Stade III - Testicule fluent

Le sperme commence à envahir le spermiducte, le testicule va perdre du volume jusqu'à la phase de récupération.

A l'échelle microscopique, les spermatozoïdes ont envahi tout le testicule de rares spermatogonies sont agglutinées contre la paroi interlobulaire.

5.2.2.3. Evolution mensuelle des stades sexuels (Fig. 11)

Du fait de la restriction des stades sexuels, cette étude est peu précise, mais elle nous a permis d'observer, parallèlement à notre étude microscopique, une présence quasi annuelle de testicules en cours de maturation et de spermatozoïdes dans ces gonades.

Aux mois de mai et juin, alors que les femelles terminent leur ponte, environ la moitié des testicules observés présente un aspect

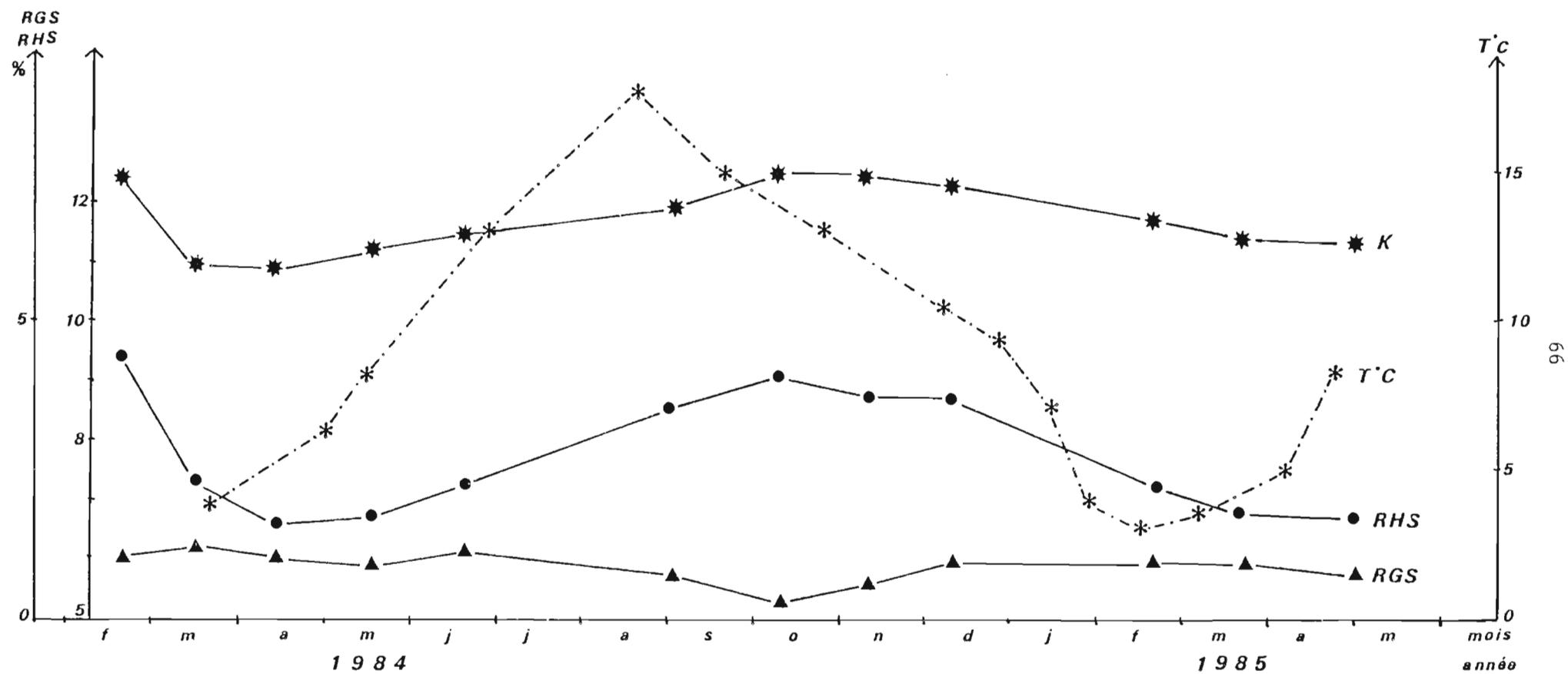


fig.12 : Evolution mensuelle des indices pour les mâles de *Trisopterus luscus*
 courbe moyenne de temperature de l'eau de mer

TABLEAU 5

EVOLUTION MENSUELLE DU RAPPORT GONADO SOMATIQUE MOYEN DES MALES DE TRISOPTERUS LUCUS L.
EN MANCHE EST ET SUD MER DU NORD

1984	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
Lieu de pêche	Boulogne	Boulogne	Calais	Boulogne	Boulogne	Calais	Boulogne	Boulogne	Boulogne
R.G.S.	1,02	1,30	1,03	0,88	0,99	0,60	0,14	0,52	0,94
σ	0,48	0,44	0,54	0,54	0,56	0,39	0,12	0,26	0,31
n	17	32	62	24	36	50	45	36	17

1985	Février	Mars	Avril
Lieu de pêche	Boulogne	Calais	Boulogne
R.G.S.	0,94	0,98	0,70
σ	0,47	0,41	0,27
n	43	60	23

TABLEAU 6

EVOLUTION MENSUELLE DU RAPPORT HEPATO SOMATIQUE MOYEN DES MALES DE TRISOPTERUS LUSCUS L.

	Février 1984	mars	Avril	Mai	Juin	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre 1984	Février 1985	Mars	Avril
R.H.S.	4,44	2,30	1,56	1,66	2,25	3,51	4,13	3,74	3,68	2,22	1,79	1,74
σ	1,88	0,69	0,54	0,53	0,79	1,42	1,10	1,28	1,22	0,92	0,62	0,57
n	16	33	59	22	34	50	44	36	43	43	61	23

TABLEAU 7

EVOLUTION MENSUELLE DE L'INDICE PONDERAL K CHEZ LES MALES DE TRISOPTERUS LUSCUS L.

	Février 1984	Mars	Avril	Mai	Juin	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre 1984	Février 1985	Mars	Avril	Mai
K	12,5	11,1	10,9	11,2	11,4	11,9	12,5	12,4	12,3	11,6	11,4	10,9	10,8
σ	1,7	1,0	0,9	1,3	1,0	1,1	0,9	0,8	1,4	1,4	0,8	0,9	1,0
n	19	34	66	24	37	51	44	36	43	28	63	24	59

fluent, caractéristique du stade III, défini auparavant. L'observation microscopique des coupes montre que le testicule est envahi de spermatozoïdes. Dans certaines parties des coupes, il ne reste plus que la trame conjonctive de la gonade car les spermatozoïdes ont été émis.

Il semblerait, d'après nos observations et d'après la situation annuelle de la période de ponte, que les mâles sont capables d'émettre leur sperme à tout moment de l'année : une partie seulement du testicule peut être mûre et remplie de sperme, ce qui confirme les données de la littérature concernant la présence quasi-annuelle de gamètes chez les poissons des eaux tempérées.

5.2.2.4. Evolution mensuelle du RGS - Figure 12 - Tableau 5

Les faibles valeurs du rapport dues à la masse peu importante que représentent les testicules par rapport au corps, et ses variations difficilement discernées, rendent l'interprétation difficile. L'évolution du RGS moyen suit celle des femelles, avec un minimum en octobre, et un maximum stabilisé pendant la période de vitellogénèse et de ponte. Il semblerait que la période de repos sexuel soit très brève si elle existe.

5.2.2.5. Evolution mensuelle du RHS - Figure 12- Tableau 6

L'évolution du RHS des mâles présente les mêmes variations que celle observée chez les femelles : la maturation des gonades mâles demande donc également beaucoup d'énergie. Le foie perd ses réserves au mois d'avril, quand les testicules sont matures, il retrouve son poids le plus élevé en octobre, quand les testicules sont peu développés (RGS moyen très faible).

5.2.2.6. Evolution mensuelle de l'indice pondéral (Figure 12- Tableau 7)

Comme chez les femelles, les variations de l'indice pondéral suivent celles du RHS. La spermatogénèse nécessiterait donc une énergie apportée par les réserves hépatiques et musculaires. La spermatogénèse est pourtant un phénomène très long dans le temps, et quasi continu. Il n'est par conséquent pas le seul responsable des fluctuations de l'indice pondéral. Nous avons rapproché ces variations de k aux conditions du milieu, notamment aux différences de température de l'eau et à l'abondance de la nourriture dans le milieu.

CHAPITRE III : CROISSANCE

L'étude de la croissance n'a pu être effectuée à partir d'une analyse de cohorte, car celle-ci nécessite :

- un grand nombre d'individus.
- un échantillonnage représentatif (c'est-à-dire non biaisé) de toute la population.

La deuxième condition est difficilement réalisable pour le tacaud chez qui il existe une très forte ségrégation par tailles, dans différentes niches écologiques : les jeunes se localisent préférentiellement dans les estuaires ou près des côtes, alors que les adultes vivent en bancs de tailles homogènes sur les fonds chalutables et que les vieux sont sédentaires, logeant dans les épaves et sur les fonds graveleux. La ségrégation a lieu beaucoup plus par tailles que par âge précis. Dans de telles conditions, une étude de cohorte pose un problème d'échantillonnage que nous n'avons pas pu résoudre. Nous avons préféré travailler grâce à l'estimation de l'âge par interprétation des structures annulaires des otolithes, et ce par deux méthodes que nous exposerons plus loin:

- la lecture directe de l'âge.
- une estimation par retrocalcul.

1 - MOYENS A LA MER ET ECHANTILLONNAGE

Des individus de chaque niche écologique ont été obtenus par des moyens diversifiés.

1.1. Moyens à la mer

1 - Les jeunes ont été prélevés à partir de chalutages côtiers expérimentaux :

- Par le N/O ThalASSA lors de 2 campagnes annuelles en mer du Nord (International Young Fisheries Survey 1984 et 1985). Ce navire était équipé d'un chalut de fond à "grande ouverture verticale" (GOV), muni d'une poche en petit maillage (20 mm, maille étirée).

- Par le N/O SEPIA II de la Station Marine de Wimereux pour des

chalutages mensuels. Ces chalutages dont la durée ne dépassait pas une heure ont été effectués dans les zones côtières situées entre Gravelines au Nord et Berck au Sud. Le navire était équipé d'un chalut de fond nanti d'un "cul à crevettes" (maillage de 16 mm, maille étirée). (Carte 9, p.20).

2 - Les individus de taille commerciale ont été achetés sur les quais.

3 - Nous avons complété les prélèvements de gros individus avec l'aide de plaisanciers de l'Espadon Club de Boulogne qui pêchent à la ligne sur les ridens rocheux.

1.2. Echantillonnage

1 - Sur le N/O THALASSA

Après chaque trait de chalut (de 30 mn), les gros individus de chaque espèce sont prélevés à vue dans le parc à poisson. Les petits individus sont ensuite disposés à la pelle en paniers, puis échantillonnés selon la quantité pêchée. Le tri par espèce est alors effectué.

2 - Sur le N/O SEPIA II

Les traits sont en général moins abondants que sur le N/O THALASSA et les tacauds sont triés directement lors de chaque trait. Il sont ensuite échantillonnés si nécessaire lorsque les individus sont petits et nombreux.

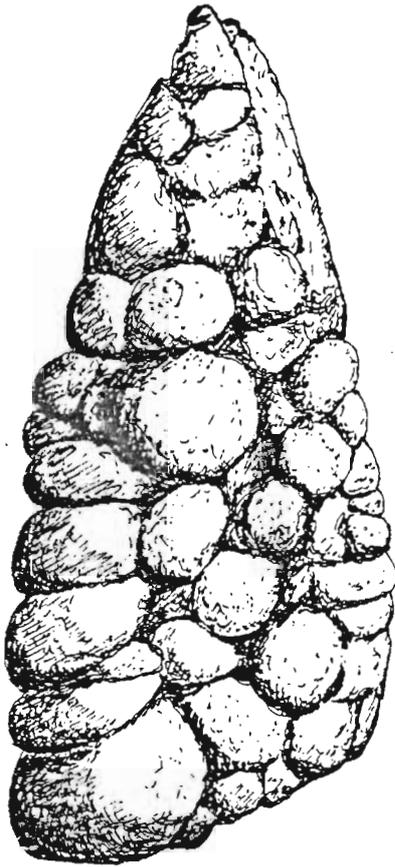
3 - Sur le quai

Chaque mois, 2 caisses de 30 kg chaque sont achetées sur le port. Elles comportent en général la gamme complète des tailles commerciales puisqu'il n'existe qu'une seule catégorie de tailles commerciales.

4 - Par le port de plaisance

L'apport des vieux individus pêchés à la ligne est tributaire des concours de pêche à l'Espadon Club ! Nous n'avons récolté que de rares individus nous fournissant une bonne indication sur la longévité de l'animal.

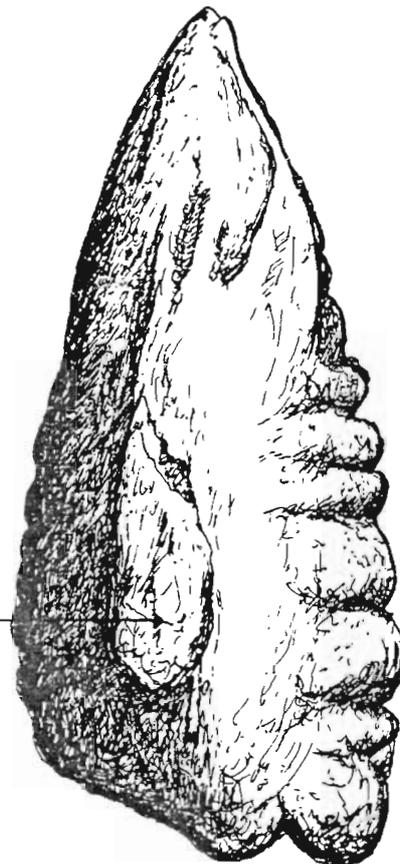
Bord posterieur



Bord anterieur

FACE EXTERNE

Bord posterieur



Sulcus

1 mm

Bord anterieur

FACE INTERNE

*Fig.13: Faces externe et interne d'un otolithe droit
de Trisopterus luscus (x10)*

2 - METHODE DIRECTE

2.1. Otolithométrie

2.1.1. Détermination de l'âge

La croissance du poisson n'est pas régulière au cours de l'année, mais saisonnière ; elle se traduit par des marques, imprimées sur les parties calcifiées de l'animal sous forme de dépôts concentriques (écailles, otolithes, vertèbres, os radiaires...). La formation périodique d'anneaux sur ces pièces permet de calculer de manière relativement précise l'âge du poisson. Les écailles et les otolithes, plus faciles à interpréter, sont le plus souvent employés.

Dans le cas du tacaud, nous avons choisi de travailler sur les otolithes car les écailles caduques sont souvent détériorées au cours des chalutages.

- Description des otolithes

Les otolithes sont des pièces calcifiées logées dans la capsule otique de l'oreille interne, dans les chambres reliant les canaux semi-circulaires. Ils font partie du labyrinthe, qui participe au maintien et à la régulation du tonus musculaire, ainsi qu'à la réception des stimuli externes (LOWESTEIN, 1957). Des trois paires d'otolithes (Lapillus, Sagitta et Astericus), la pièce au sens large servant à l'interprétation de l'âge est la sagitta, de loin la plus grande des trois pièces. Cette concrétion calcaire est en contact étroit avec une zone sensitive appelée Macula acustica au niveau d'une partie de l'otolithe appelée Sulcus acusticus, le tout est relié au 8ème nerf cranien (nerf auditif).

La forme de l'otolithe est spécifique à chaque espèce (cette particularité est intéressante pour reconnaître son appartenance dans les analyses de contenus stomacaux). Chez le tacaud, il est épais, arrondi au bord antérieur, effilé au bord postérieur ; sa face interne, convexe, est lisse et porte le Sulcus (sillon le creusant antéro-postérieurement) ; sa face externe, concave, est formée de concrétions calcaires globuleuses qui l'épaississent. (Fig.13).

L'otolithe est essentiellement composé de cristaux de carbonate de calcium (aragonite), noyés dans une matrice organique contenant une protéine que DEGENS (1969) a nommé otoline et qui ressemble à la

conchioline des coquilles de mollusques. Les cristaux d'aragonite disposés en aiguilles du centre vers la périphérie, donnent la solidité de la structure ; les constituants organiques sont disposés en anneaux concentriques sur ces cristaux.

Les différents composés ne se déposent pas de manière régulière ; il semblerait qu'à la saison hivernale, aux conditions difficiles, les cristaux d'aragonite soient larges et la matière organique peu abondante ; par contre, dès que les conditions favorables reviennent, les cristaux sont plus petits, mais les protéines plus abondantes (DANNEVIG, 1956 ; IRIE, 1960) ; ceci va donner une alternance d'anneaux hyalins, apparaissant blancs au microscope en lumière transmise et sombres en lumière réfléchie, et des anneaux opaques, noirs en lumière transmise et clairs en lumière réfléchie, d'où une certaine incohérence de vocabulaire quand on compare les publications. Malgré ces confusions de vocabulaire, beaucoup d'auteurs décrivent la zone hyaline comme étant élaborée à la saison difficile, quand la croissance du poisson est lente et la zone opaque au maximum de croissance (HICKLING, 1935 ; DANNEVIG, 1933 ; OTTERBECH, 1954 ; BLACKER, 1974).

Les périodes de l'année correspondant à la formation de ces zones diffèrent selon l'espèce et la zone géographique.

2.1.2. Prélèvement des otolithes et confection des lames minces

Après incision de la calotte cranienne, en arrière des yeux, les otolithes sont extraits des capsules otiques à l'aide d'une pince fine, puis conservés à sec dans des enveloppes de papier. De par leur épaisseur, les otolithes du tacaud ne laissent pas apparaître les stries d'accroissement quand ils sont entiers ; une préparation est alors nécessaire. Nous avons appliqué la technique de lecture en coupe fine décrite par SOUPLLET et DUFOUR (1983).

Les otolithes sont inclus en grand nombre dans des blocs de résine polyester colorée en noir opaque (ceci pour éviter toute lumière parasite lors de l'observation) ; puis les blocs sont débités à la scie circulaire en lames minces (0,4 à 0,7 mm d'épaisseur). Les lames minces sont effectuées transversalement, aux deux tiers de la longueur de l'otolithe afin de traverser le nucleus en son milieu, les lames sont ensuite stockées pour observation ultérieure.

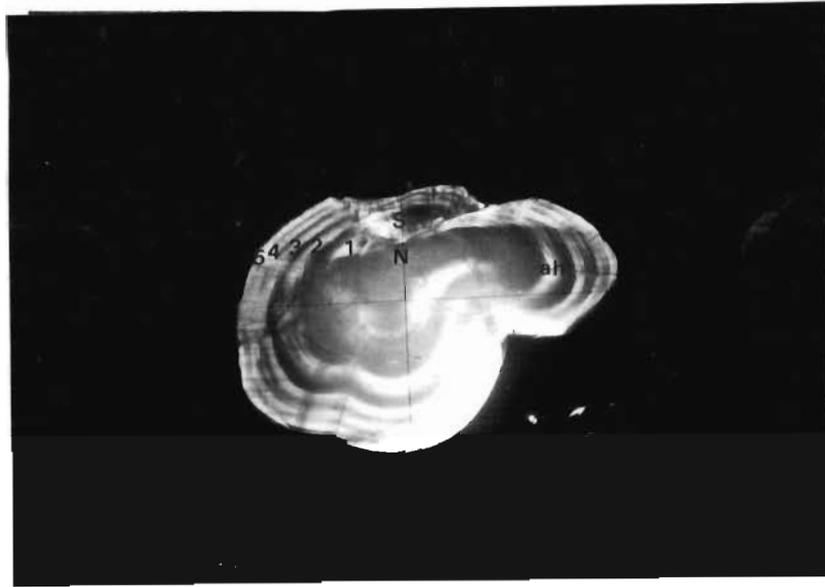


PHOTO 15 : Coupe transversale d'un otolithe de Tacaud.
Interprétation des structures annulaires.
(S : Sulcus ; N : Nucleus ; ah : anneau
hyalin ; ao : anneau opaque.) Grossissement : X15
lumière transmise.

2.1.3. Examen des lames minces

L'observation de ces coupes s'est faite en lumière transmise, sur un lecteur de profil NIKON, TYPE V12.

Pour une meilleure lecture, les lames ont préalablement été enduites d'un mélange d'alcool et de glycérine.

L'image de l'otolithe apparaît, sur l'écran dépoli, nettement contrastée grâce au fond noir de la résine. Les premières observations ont été effectuées par plusieurs personnes afin d'éviter les erreurs de lecture, mais celle-ci s'est avérée facile, un seul lecteur a pu effectuer la totalité des observations sans risque trop important de se tromper.

2.1.4. Interprétation des structures annulaires

En coupe et en lumière transmise, l'otolithe présente l'aspect suivant (Photo 15) :

- . Un noyau opaque, noir, localisé non loin du sulcus.
- . Un premier anneau hyalin, clair et large, présentant de nombreuses stries concentriques, et dont le contour est assez flou. Cet anneau correspond au premier hiver de l'animal.
- . Une zone opaque, plus étroite, sombre, correspondant au premier anneau de l'été.
- . Une deuxième zone hyaline, plus petite que la première et souvent mieux délimitée, c'est le deuxième hiver.
- . Une deuxième zone opaque correspond au deuxième anneau d'été et ainsi de suite.

Cette structure alternée se poursuit jusqu'au bord de l'otolithe.

La meilleure définition de ces anneaux est obtenue aux alentours du sulcus ; dans certaines zones, les anneaux ont tendance à s'amenuiser ou à se dédoubler, rendant la lecture plus difficile.

Au rythme annuel correspondant à cette structure, s'associe un rythme de l'ordre du mois ou même du jour, dont la microstructure est marquée par une alternance plus fine d'anneaux sombres et clairs. Les prélèvements d'otolithes se faisant tous les mois, l'analyse des anneaux saisonniers est suffisante dans le cadre de notre travail puisqu'elle nous donne au mois près l'âge du poisson (la période de reproduction étant connue).

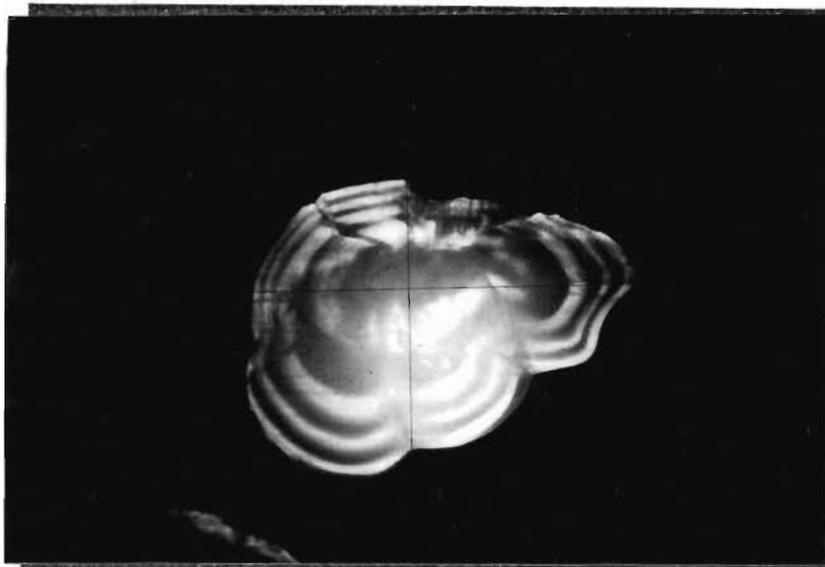


PHOTO 16 : Coupe transversale d'un otolithe d'une femelle de Tacaud du groupe 4, pêchée le 2/5/1985 et montrant l'élaboration complète du 4ème anneau hivernal. (lumière transmise, grossissement X12).

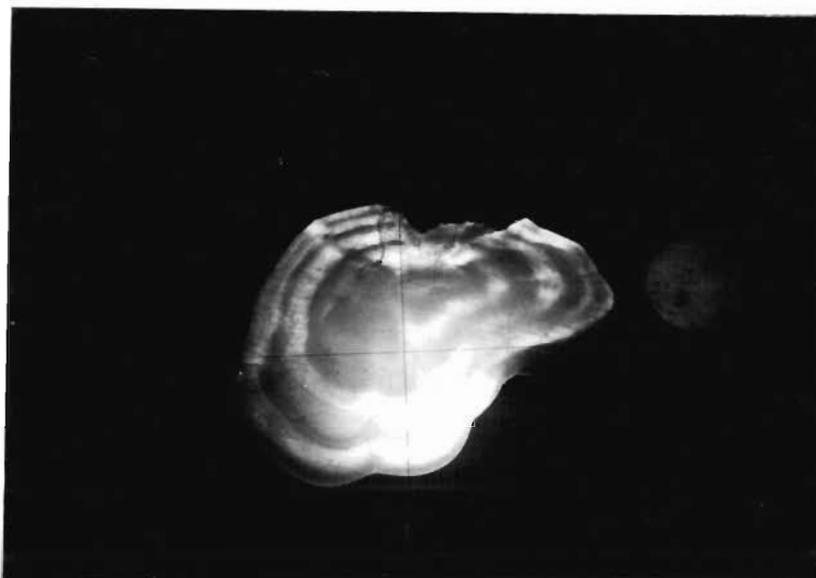


PHOTO 17 : Coupe transversale d'un otolithe d'une femelle de Tacaud du groupe 3, pêchée le 12/12/84 et montrant le début de la formation du 4ème anneau hivernal. (lumière transmise, grossissement X12)

2.1.5. Calcul de l'âge

La reproduction du tacaud s'étalant sur plusieurs mois, nous avons défini les groupes d'âges auxquels appartiennent les poissons d'après une convention très utilisée en dynamique des pêches : le groupe auquel appartient le poisson est défini par référence au nombre de premiers janviers qu'a connu l'animal. (LAUREC et LE GUEN, 1981).

Dans la pratique, nous avons compté le nombre d'anneaux hyalins formés sur l'otolithe ; l'anneau hyalin marginal n'a été compté que chez les poissons pêchés après le premier janvier. Il convient de ne pas tenir compte de la bordure hyaline quand elle existe chez les individus pêchés avant le mois de janvier. Ainsi, un poisson pêché en début d'année civile et présentant quatre anneaux hyalins appartient au groupe 4 (Photo 16) ; un poisson présentant la même structure en décembre serait du groupe 3. (photo 17)

Pour l'élaboration des clés taille-âge, nous avons raisonné en mois de vie : la reproduction chez le tacaud s'échelonnant de février à juin, nous avons pris la date du premier avril comme date moyenne de naissance du tacaud de Manche orientale ; ainsi, un poisson du groupe 0 pêché en septembre a 5 mois ; un poisson du groupe 1 pêché en mars a onze mois.

Il est courant également de raisonner en terme de classe annuelle, chacune d'elle étant désignée par son millésime : un poisson pêché en février 1984, du groupe 2 est de la classe 1982.

2.1.6. Difficultés rencontrées lors de la lecture d'otolithes

- Une première difficulté est due au dédoublement de certains anneaux. Ces dédoublements ne s'opèrent souvent que sur une partie seulement de la section et ils sont alors décelables .

- Nous avons rencontré une difficulté particulière pour la lecture des otolithes de septembre 1984 : la largeur du bord hyalin nous a incités à penser que l'été précédant n'avait pas été fortement marqué dans la croissance ; ajouter cet anneau estival artificiel aurait amené une surestimation dans nos lectures d'âge. Une comparaison avec les interprétations des mois précédents et une confrontation avec les clés taille-âge déjà obtenues nous ont permis de conclure à une élaboration très précoce du bord hyalin : dès le mois de juillet pour certains individus. Ce phénomène, également observé chez d'autres gadidés : morue

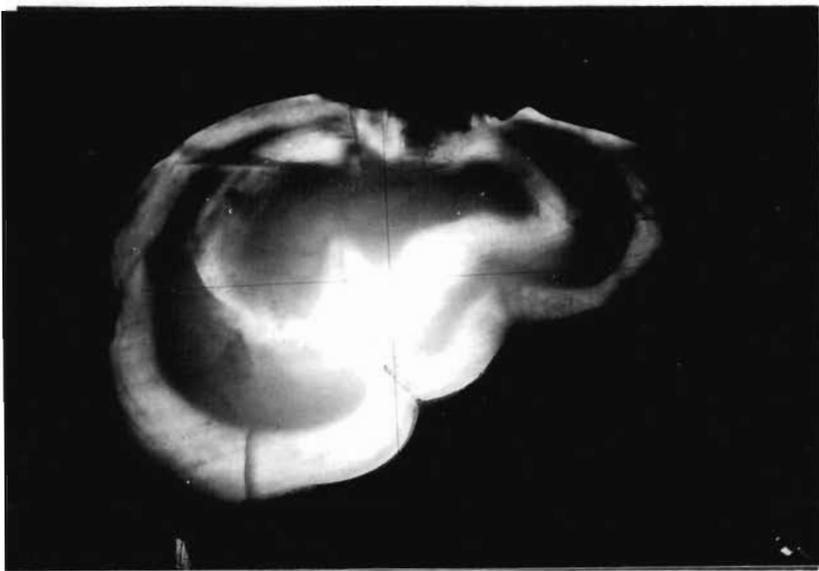


PHOTO 18 : Femelle du groupe 2
(2/5/1985)
Gr. X25

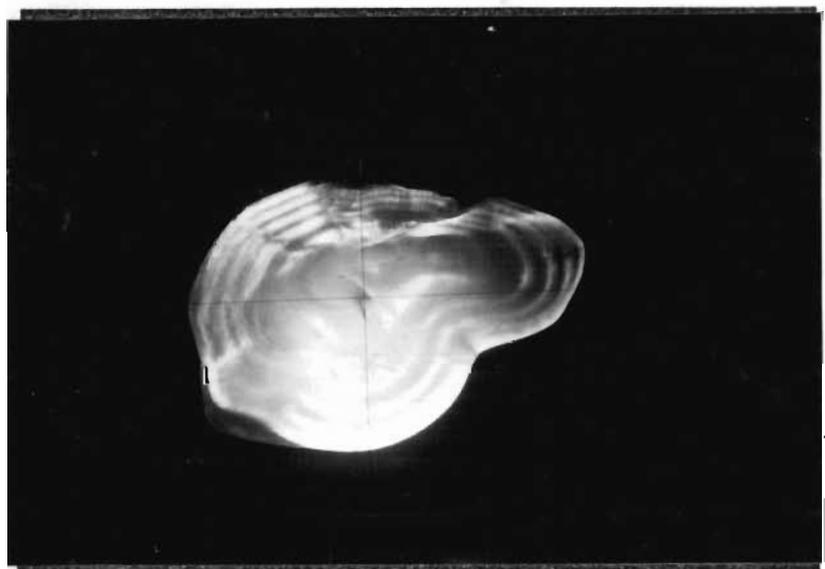


PHOTO 19 : Mâle du groupe 5
(20/3/1985)
Gr. X12

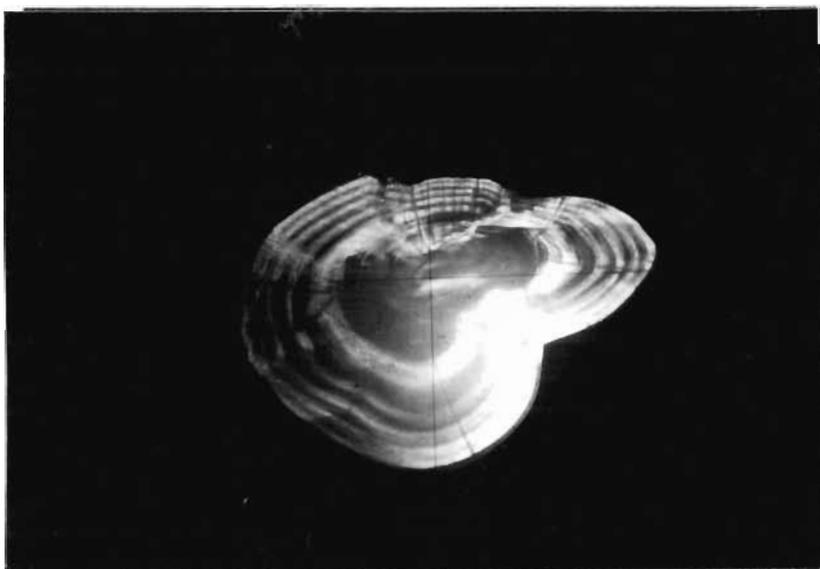


PHOTO 20 : Femelle du groupe 6
(20/3/1985)
Gr. X15

Coupes transversales d'otolithes de Tacauds
en lumière transmise.



fig.14 : Pourcentage d'otolithes à bordure hyaline suivi mensuel

b des.

*l'hiver plus
la croissance*

et églefin (SOUPLET, communication personnelle) peut être à rapprocher de l'hiver précoce et rigoureux qui a suivi.

Ce décalage de formation de l'anneau hyalin nous a conduits à observer son apparition au cours de l'année. Nous avons calculé le pourcentage d'otolithes possédant un bord blanc à chaque mois. (Fig 14)

2.1.7. Résultats et élaboration des clés taille-âge

La distribution des âges lus aux différentes tailles (regroupées en classe de 1 cm) nous a permis d'élaborer un tableau de correspondance taille-âge (tableaux 8 et 9). Les longueurs moyennes de chaque groupe d'âge ont été calculées à partir des données, réparties sur toute la saison.

2.2. Croissance en longueur

2.2.1. Choix d'un modèle

Le phénomène de la croissance, comme tout phénomène biologique, est caractérisé par sa tendance, modélisable sous forme d'équation mathématique, et par sa variabilité, pouvant être décrite par une distribution de fréquences centrées sur chaque valeur moyenne. Selon FREON (1984), trois facteurs peuvent théoriquement expliquer la variabilité de tailles individuelles au sein d'une cohorte :

- les écarts entre les dates de naissance.
- les variations de la vitesse de croissance d'un individu à l'autre.
- les variations de la taille maximale qu'atteindrait un poisson en fin de croissance.

Appliquer un modèle mathématique consiste à décrire la tendance seule.

En règle générale, les méthodes utilisées pour déterminer la croissance tiennent compte des valeurs moyennes des longueurs observées aux âges successifs du stock. Elles ne traitent donc pas de l'éventualité d'une variabilité des taux de croissance entre les individus. Il s'ensuit que les courbes généralement ajustées décrivent la croissance des longueurs moyennes et non une courbe moyenne de croissance individuelle. Plusieurs méthodes d'ajustement ont été proposées et chacune d'elle est une approche de la réalité et s'adapte plus ou moins précisément à l'espèce étudiée. Nous en avons appliqué quelques unes dans le cas du

Tacaud.

Deux modèles sont régulièrement employés pour représenter la croissance des poissons :

- Celui de Von Bertalanffy (1938) s'exprime par l'équation différentielle

$$\frac{dL}{dt} = K (L_{\infty} - L)$$

dont l'intégration aboutit à :

$$L_t = L_{\infty} [1 - e^{-k(t - t_0)}]$$

. K est une constante déterminant le taux de ralentissement de la croissance en longueur de l'animal lorsqu'il s'approche de sa taille maximale.

. L_{∞} est la longueur maximale qu'un poisson (moyen ou individuel selon les options) atteindrait s'il continuait à vivre et à croître indéfiniment.

Les valeurs de ces deux paramètres n'ont pas toujours une signification biologique, en particulier lorsqu'ils sont obtenus par ajustement pour un ensemble d'individus et que leur mode d'estimation rend K et L_{∞} interdépendants (KNIGHT, 1968).

. t_0 est l'âge hypothétique auquel la longueur aurait été nulle si le modèle était valable pour les tailles plus petites. Ce paramètre n'a qu'une signification mathématique à laquelle ne correspond pas une hypothèse sous-jacente concernant une "date de naissance".

Si l'on porte sur un graphique la longueur d'un poisson en fonction de son âge, on obtient une courbe dont la pente décroît continuellement quand l'âge augmente et qui s'approche d'une asymptote supérieure parallèle à l'axe des abscisses (GULLAND, 1969). Cette asymptote correspond à la droite $L = L_{\infty}$ (Fig. 15).

- Celui de Gompertz de la forme

$$L = L_{\infty} \cdot A^{k^t}$$

Dans les deux modèles, L_{∞} a la même signification biologique, K est un taux de croissance, mais qui intervient de façon différente dans les deux modèles.

Dans l'équation de Gompertz, la courbe présente elle aussi une

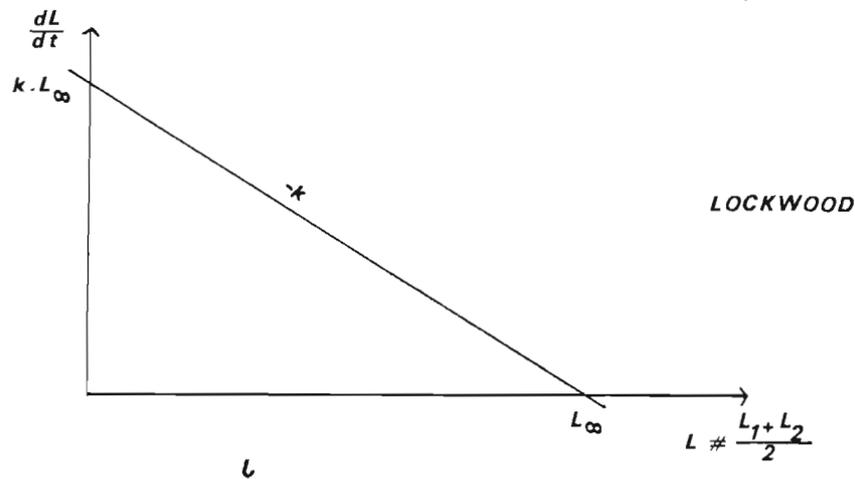
Pratiquement, on donne une approximation de L et de

$$\frac{dL}{dt} \text{ entre deux instants } t_1 \text{ et } t_2 \text{ par :}$$

$$\frac{dL}{dt} \# \frac{L_2 - L_1}{t_2 - t_1}$$

et $L \# \frac{L_1 + L_2}{2}$

ce qui se traduit graphiquement par la figure suivante :



. La droite de FORD-WALFORD (WALFORD, 1946)

Quand les intervalles entre les mesures sont tous égaux, nous pouvons utiliser la méthode de Walford en développant l'équation (1) à l'instant $t + 1$

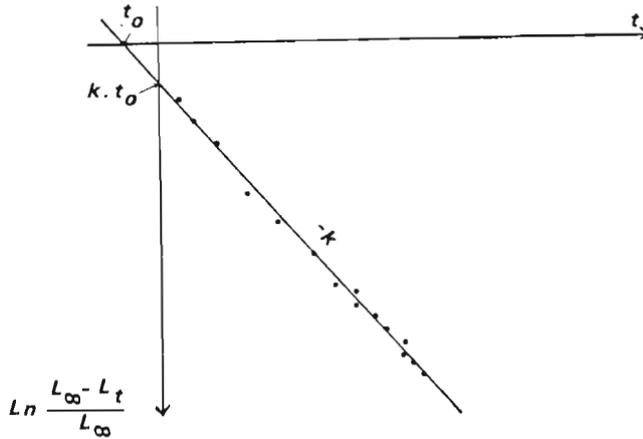
$$L_{t+1} = L_\infty [1 - e^{-k(t+1-t_0)}]$$

$$L_{t+1} - L_t = L_\infty e^{-k(t-t_0)} (1 - e^{-k})$$

$$L_{t+1} - L_t = (L_\infty - L_t) (1 - e^{-k})$$

$$L_{t+1} = L_\infty (1 - e^{-k}) + L_t \cdot e^{-k}$$

La pente de la droite est égale à $-k$, elle donne une meilleure estimation du paramètre.



2.2.2.2. Méthode informatisée

Nous avons appliqué la méthode de ALLEN, basée sur un calcul par maximum de vraisemblance. Les données ont été traitées au laboratoire IFREMER de BOULOGNE, sur ALCYANE.

2.2.3. Résultats

2.2.3.1. Méthodes graphiques

Nous avons tracé une courbe de croissance empirique. Pour cela, nous avons calculé pour chaque mois d'âge la longueur moyenne des individus échantillonnés. Les résultats sont portés aux figures 16 pour les mâles et 17 pour les femelles. Nous obtenons, en joignant les points, une ligne brisée. La variabilité est due, d'une part aux variations du taux de croissance d'un individu à l'autre, d'autre part, au rythme saisonnier de la croissance, plus rapide en été qu'en hiver (LASSERRE, 1981). (fig 18). Nous avons lissé à vue cette ligne brisée et c'est à partir des données lissées que nous avons réalisé les diagrammes de Ford Walford et de Lockwood.

Pour la méthode de Ford-Walford, où les données doivent être réparties régulièrement dans le temps, ce lissage permet de calculer l'équation d'une courbe de croissance intermédiaire entre une courbe lissée par les minima (lorsque l'échantillonnage se situe en période de croissance hivernale) et une courbe lissée par les maxima (croissance estivale).

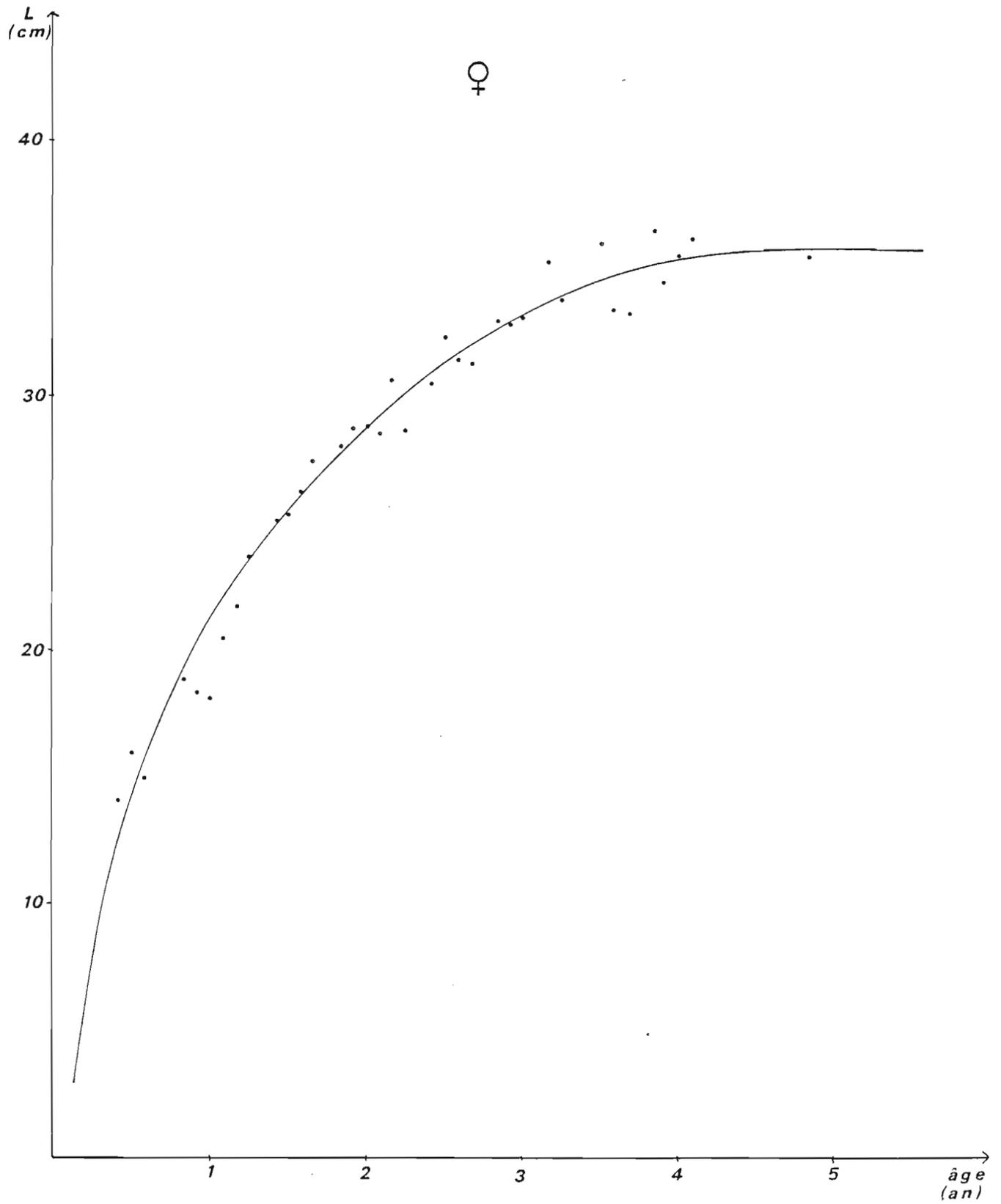


fig.17: Croissance des femelles de *Trisopterus luscus*
 (courbe ajustée "de visu" à partir des points expérimentaux
 moyens calculés sur le tableau des clés taille/âge)

Ce lissage est également apprécié lorsque l'on utilise la méthode de Lockwood, pour laquelle l'espacement entre observations peut être quelconque. Les taux d'accroissement sont en effet très différents d'une saison à l'autre (ils peuvent être nuls entre deux mois d'hiver), et cette variabilité se traduit par un mauvais ajustement linéaire de dL/dt en fonction de L . Le deuxième intérêt de ce lissage est la diminution de l'effet de biais dû à l'échantillonnage, notamment pour les classes d'âge pouvant se trouver dans une niche écologique ou dans une autre. Les coefficients des droites de Ford-Walford et de Lockwood, ainsi que le paramètre t_0 ont été calculés par la méthode des moindres carrés, séparément chez les mâles et les femelles. (fig 19 à 22). Les coefficients de corrélation pour chaque droite sont tous significatifs au seuil de 0.1 % puisqu'ils sont, dans tous les cas, supérieurs à 0.991 en valeur absolue, alors que le nombre de degrés de liberté est toujours supérieur ou égal à 3.

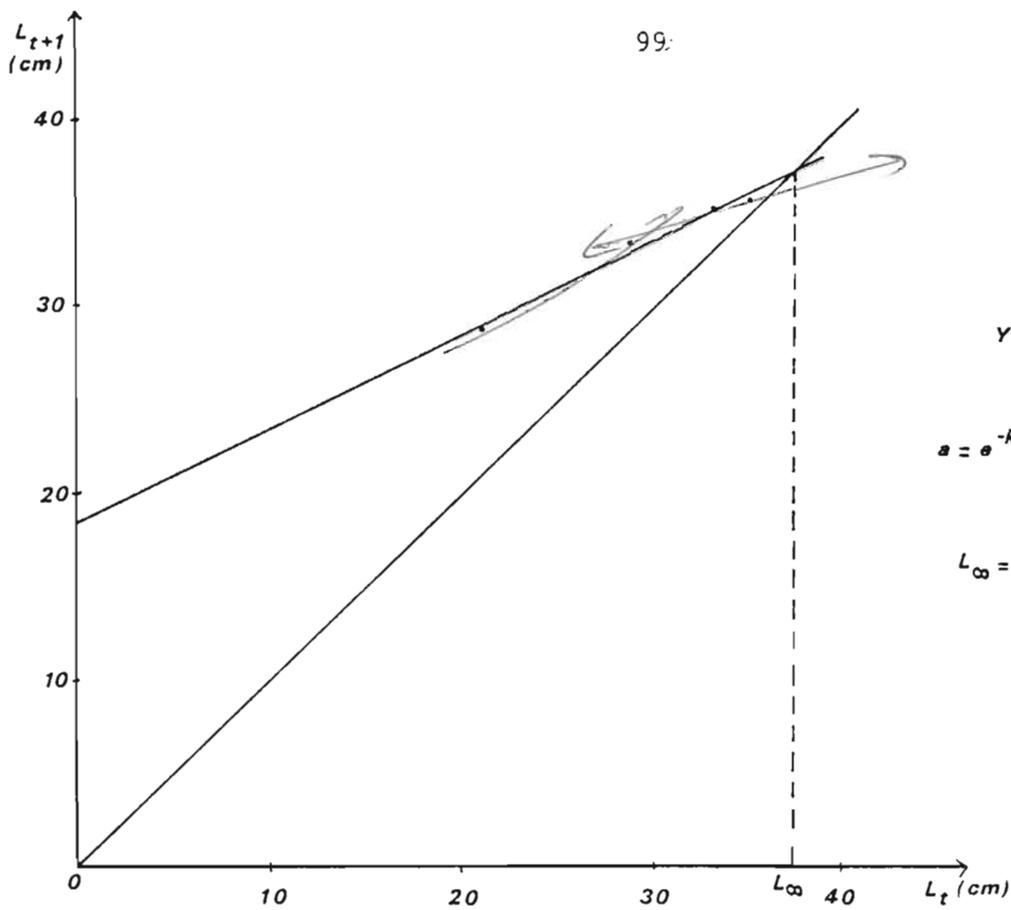
- Critique des méthodes

Les valeurs de k calculées par les méthodes de Ford-Walford et de Lockwood sont sensiblement différentes de celles obtenues en même temps que la recherche de t_0 . RICKER (1958) a montré que ce phénomène est dû à une mauvaise estimation de L_{∞} . Pour la méthode de Ford-Walford en particulier, le L_{∞} est obtenu en projetant sur l'axe des abscisses le point d'intersection entre la bissectrice et la droite d'ajustement de L_t en fonction de L_{t+1} . La pente de cette droite est très proche de la bissectrice et la valeur de L_{∞} est peu précise. La recherche du t_0 est donnée par une droite de pente $-k$, dont l'ajustement dépend du L_{∞} trouvé précédemment. Ces méthodes graphiques montrent combien les valeurs de k et de L_{∞} sont interdépendantes. Elles enlèvent à ces paramètres une partie de leur signification biologique, puisque ces deux paramètres sont biologiquement indépendants.

2.2.3.2. Méthode de Allen

Nous avons pris en compte toutes les correspondances taille-âge de nos échantillons prélevés sur les années 1984 et 1985. Nous avons vérifié qu'aucune valeur ne semblait aberrante, ce qui nuirait au calcul par itérations.

Le calcul nous donne les valeurs de paramètres suivantes :



♀

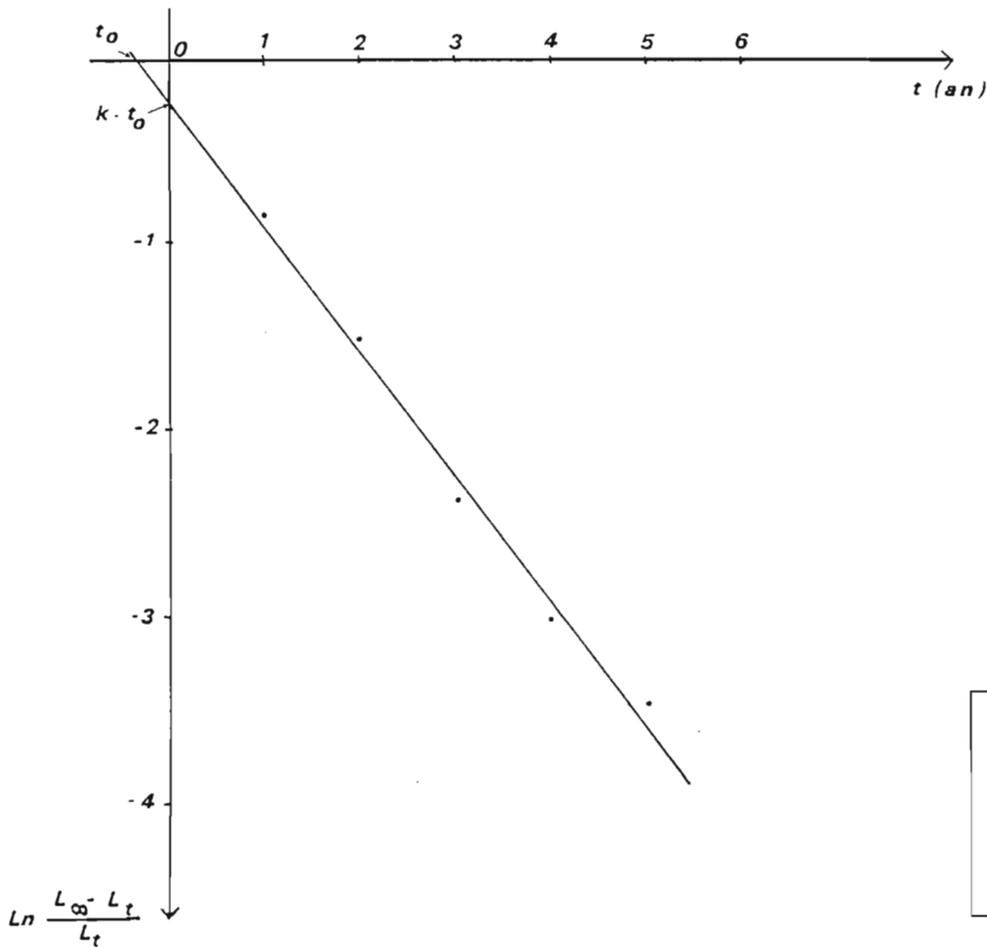
$$Y = 18.55 + 0.498 X$$

$$r = 0.996$$

$$a = e^{-k} ; k = 0.697$$

(1^{ère} estimation)

$$L_\infty = \frac{b}{1 - e^{-k}} = 36.94 \text{ cm}$$



♀

$$Y = -0.201 - 0.683 X$$

$$r = 0.994$$

$$k = -a = 0.683$$

$$k \cdot t_0 = b ; t_0 = -0.294$$

♀

$L_\infty = 36.94 \text{ cm}$
$k = 0.683$
$t_0 = -0.294 \text{ an}$

fig.20: Détermination des paramètres de Von Bertalanffy pour les femelles de Trisopterus luscus Méthode graphique de FORD - WALFORD

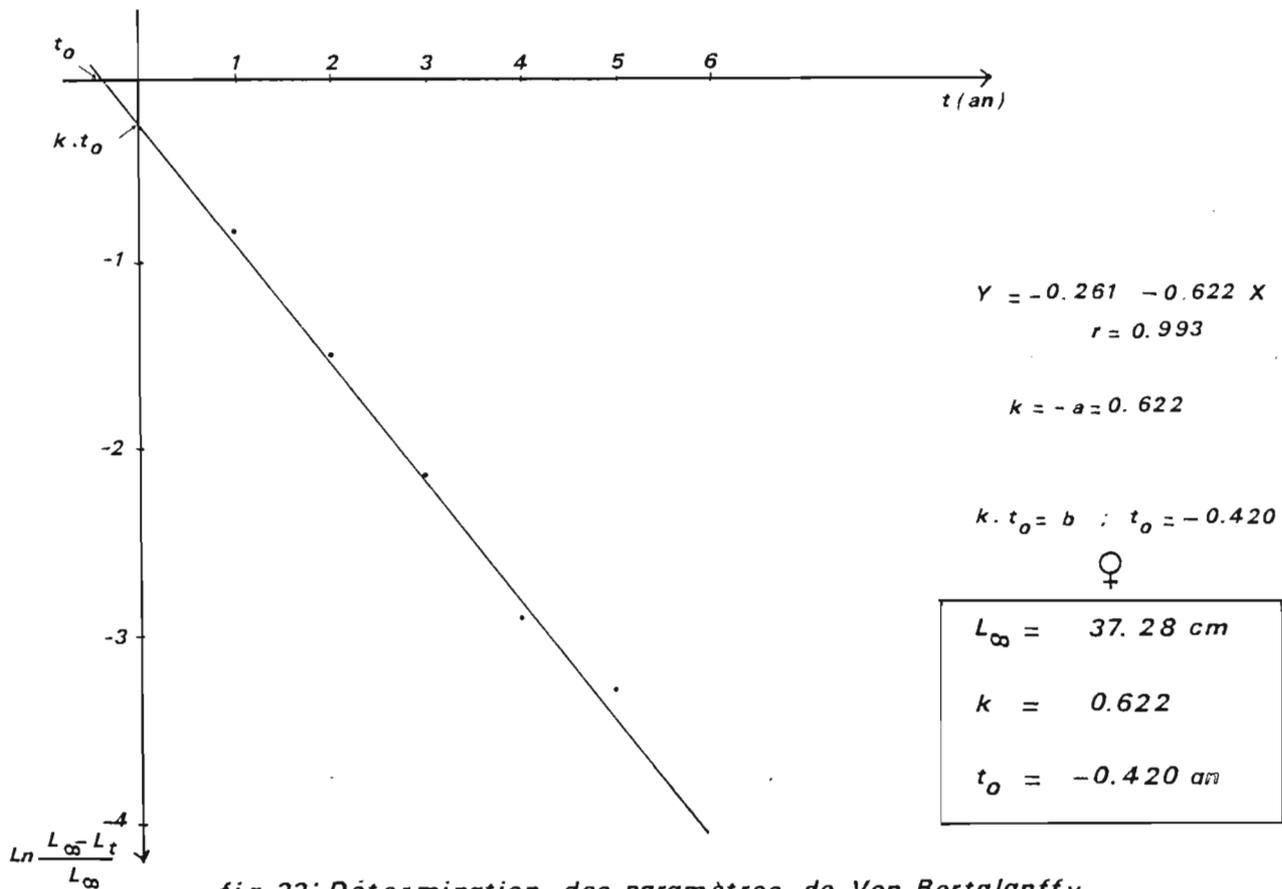
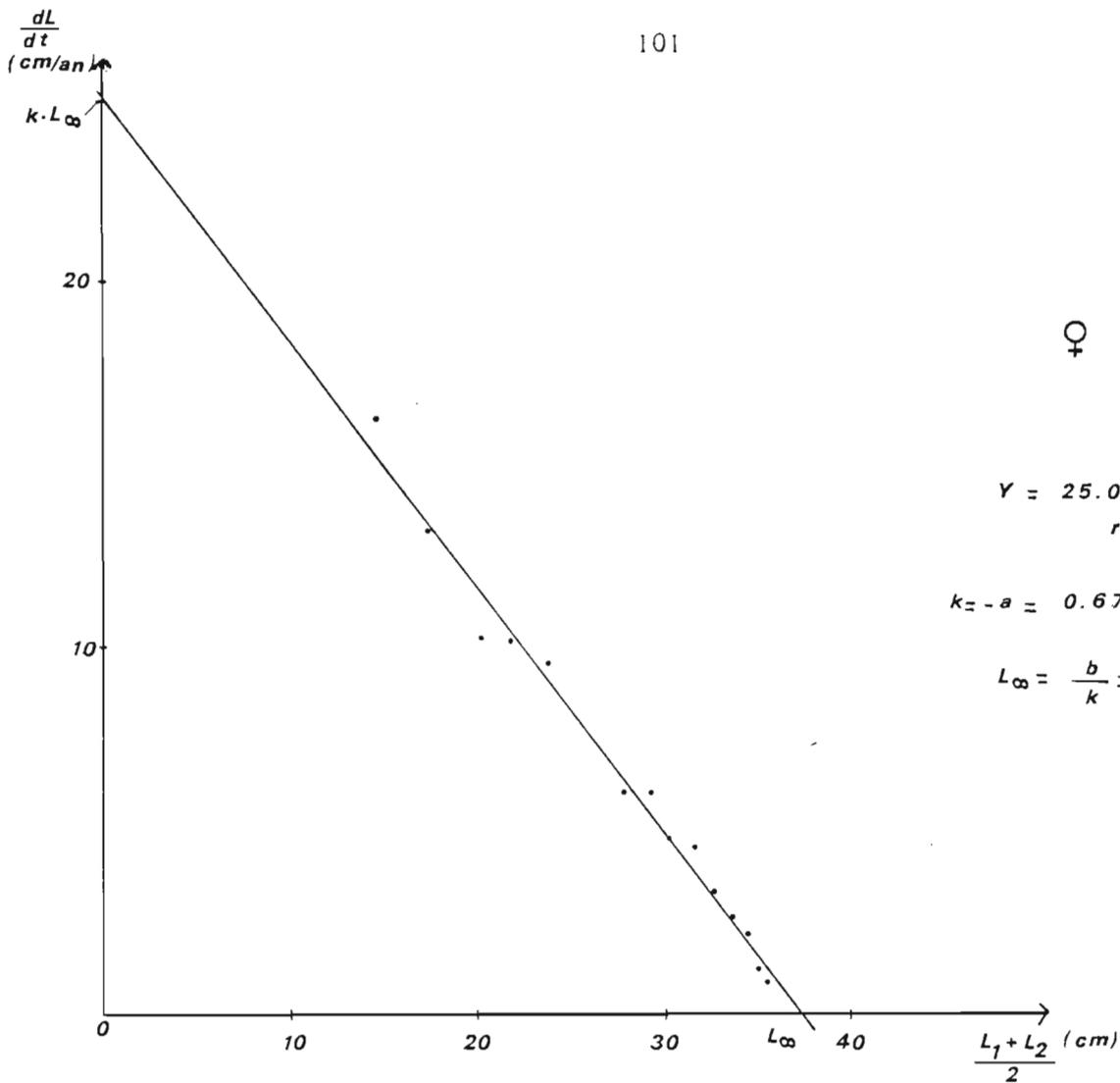


fig.22: Détermination des paramètres de Von Bertalanffy pour les femelles de Trisopterus luscus
Méthode graphique de LOCKWOOD

+ intéressant :

→ ♀, ♂ divergent mâles.
⇒ V-B

Pour les femelles (4 itérations nécessaires) :

$$L_{\infty} = 38.02 \text{ cm}$$

$$k = 0.666$$

$$t_0 = -0.217$$

Pour les mâles (6 itérations nécessaires) :

$$L_{\infty} = 31.35 \text{ cm}$$

$$k = 0.863$$

$$t_0 = -0.213$$

2.2.4. Discussion

Les paramètres calculés par les trois méthodes montrent un même ordre de grandeur (tableau 10). Nous avons porté sur un graphique les longueurs moyennes théoriques obtenues à partir des trois équations (tableau 11, fig. 23 et 24), ainsi que la courbe moyenne expérimentale lissée. On voit que l'ajustement est satisfaisant, sauf pour les très petits individus.

2.2.4.1. Remarques générales sur la croissance du tacaud

La croissance du tacaud est très rapide au cours des deux premières années de sa vie, puis elle diminue de façon progressive, jusqu'à ce que l'animal atteigne sa longueur maximale (asymptote d'après le modèle). Cette observation se traduit par un taux de ralentissement de croissance (évalué par le coefficient k) très élevé puisque toujours supérieur à 0.6. A titre comparatif, TROUVERY (1978) et FOREST (1974) trouvent un k de l'ordre de 0.2, respectivement chez le chinchard (Trachurus trachurus) et le cétéau (Dicologlossa cuneata).

Aucune comparaison n'a été possible avec les travaux récents sur la croissance du tacaud : GHERBI-BARRE (1983) n'a pas pu ajuster la croissance du tacaud, en Baie de Douarnenez, sur le modèle de Von Bertalanffy. Le coefficient k très faible qu'elle a trouvé (0.1) lui a suggéré d'ajuster la croissance à un modèle de régression linéaire. Il s'agit peut-être d'une variation biogéographique. En effet, une analyse comparative de la croissance de la limande (Limanda limanda L.) en Mer du Nord et en Baie de Douarnenez révèle l'existence d'un gradient de croissance en fonction de la latitude (DENIEL et TASSEL, 1985). A âge égal et quelque soit le sexe, les limandes du centre de la Mer du Nord

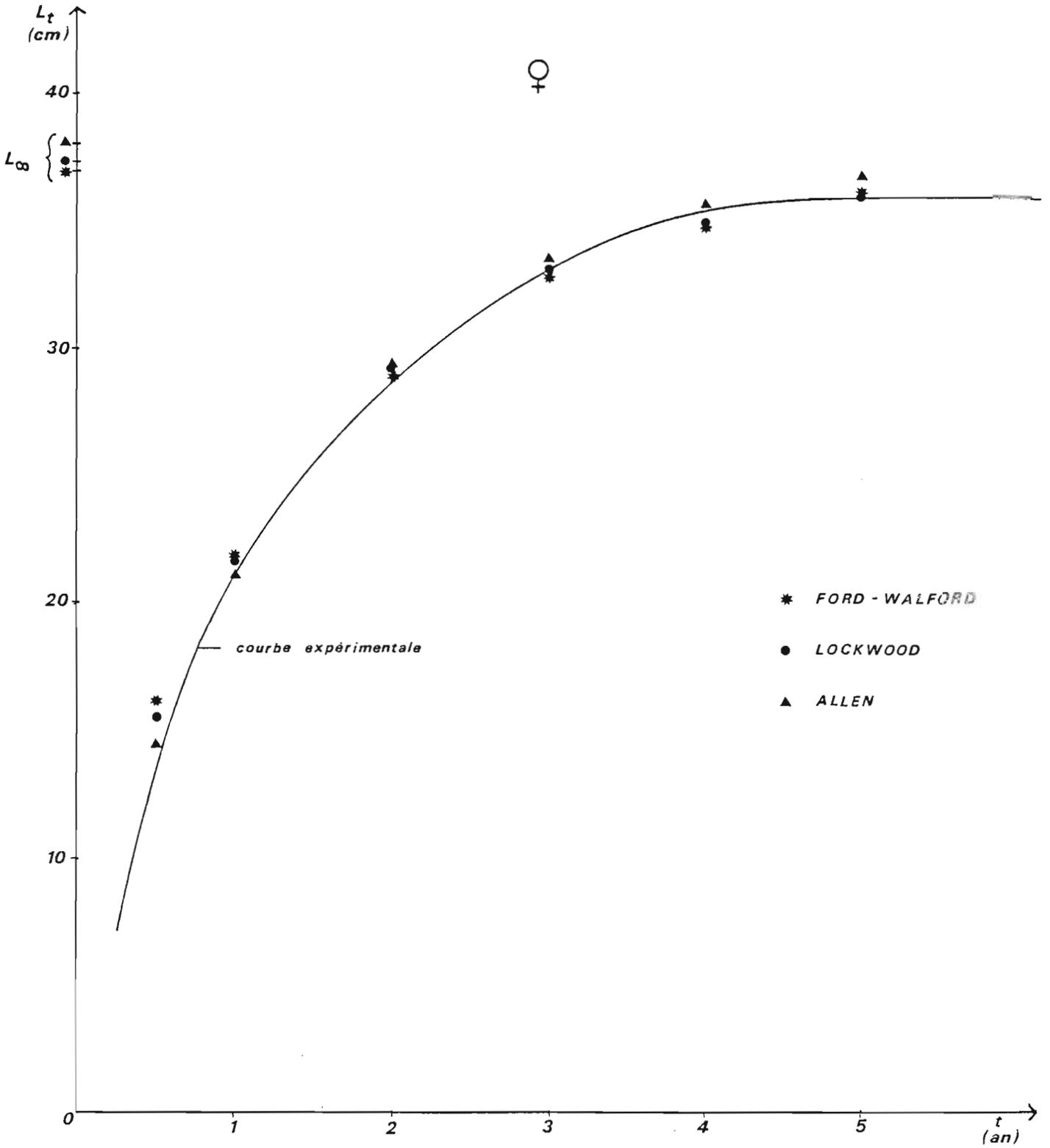


fig.24: Longueurs théoriques moyennes des femelles de Trisopterus luscus calculées à partir des 3 méthodes

sont plus petites que celles de la Baie de Douarnenez. Cette différence se traduit essentiellement par des variations importantes dans les valeurs de L_{∞} . Dans notre cas elle se traduirait par des variations dans les valeurs de k .

La différence de croissance entre les mâles et les femelles est marquée : les mâles atteignent plus vite leur longueur maximale que les femelles et ont une croissance plus atténuée, ce qui se traduit respectivement par une valeur de k plus élevée (0.8 chez les mâles contre 0.6 chez les femelles) et une valeur de L_{∞} plus faible.

DENIEL(1981) observe qu'en règle générale, la taille à la première maturité sexuelle d'un poisson correspond à une période de ralentissement de croissance dans sa vie. Cette taille correspond environ aux $2/3$ du L_{∞} . Plus le coefficient k est élevé, plus cette taille est rapidement atteinte, ce qui se traduit pour notre matériel, par une maturité précoce : les tacauds sont sexuellement matures à 21 et 25 cm, respectivement pour les mâles et les femelles, soit entre un et deux ans, ce qui veut dire qu'ils sont capables de participer à la reproduction l'année de leurs deux ans.

Ces valeurs sont parfaitement concordantes avec celles trouvées au chapitre précédant sur la taille de première maturité obtenue par une autre méthode.

L'espérance de vie est plus grande chez les mâles : plusieurs individus mâles de 7 ans ont été observés dans les épaves et parfois dans les chaluts, alors qu'aucune femelle âgée de plus de 5 ans n'a été échantillonnée. La longévité du tacaud semble faible ; il est peu probable que beaucoup d'individus échappent aux prélèvements par non accessibilité vis à vis des méthodes de pêche.

2.2.4.2. Comparaison des trois méthodes d'ajustement

Pour cette discussion, nous nous sommes inspirés des travaux de SAINSBURY (1980) et FREON (1984) sur la variabilité des tailles individuelles à l'intérieur des cohortes et son effet sur l'équation de croissance de Von Bertalanffy.

SAINSBURY suppose que chaque animal croît selon le modèle de Von Bertalanffy, avec des paramètres fixes, mais ces paramètres peuvent différer d'un individu à l'autre. En tenant compte de la variabilité de k et de L_{∞} , il a décrit les équations régissant la moyenne et la variance

FONTENEAU
1974
ou autre.

de la longueur à un âge donné et l'augmentation de croissance à une longueur donnée. FREON, afin d'inclure également la variabilité due aux dates de naissance, a recours à un programme de simulation considérant une cohorte fictive de N individus, pour lesquels il définit les moyennes et les écarts-types de t_0 , k et L_∞ .

L'évolution de cette cohorte fictive en fonction du temps confirme que la dispersion des tailles autour de la moyenne sera essentiellement due :

- au début de la croissance, à la différence entre les dates de naissance des poissons.
- au milieu de la croissance, aux variations individuelles de k .
- en fin de croissance, à l'existence de différentes valeurs individuelles de L_∞ .

Le résumé des causes théoriques de la variabilité des tailles individuelles est représenté dans la figure 25(FREON).

L'ajustement des courbes de croissance à un modèle sera d'autant plus précis que la variabilité de taille sera petite pour les poissons d'un même âge. Dans notre matériel, le moins bon ajustement par les trois techniques se situe au niveau des plus jeunes individus, c'est donc la valeur de t_0 qui varie beaucoup. Cette variabilité est due à une période de reproduction très étalée dans le temps et une croissance très rapide la première année de la vie de nos poissons, alors que nous avons, dans notre méthode, situé arbitrairement toutes les dates de naissance au 1er avril.

Chez les mâles, les trois courbes sont tout à fait ajustées pour les vieux individus car les valeurs du L_∞ sont toutes trois très proches. A l'opposé, chez les femelles, les valeurs de L_∞ sont moins resserrées car il existe une plus forte variabilité de tailles chez les femelles âgées : la longueur asymptotique plus faible et plus rapidement atteinte chez les mâles contribue à diminuer cette variabilité de taille dans un même groupe d'âge.

Cette étude comparative montre la fiabilité des méthodes graphiques par rapport à une méthode informatisée quand il s'agit d'appliquer un modèle de croissance moyenne d'une population. Ces méthodes sont utiles à connaître, en particulier lorsque les moyens logistiques d'un laboratoire sont faibles (pays en voie de développement par exemple). Rappelons que dans tous les cas, un traitement graphique est utile, ne serait-ce que

Nous avons mesuré la section la plus large de l'otolithe intact, par projection sur l'écran dépoli du lecteur de profil (grossissement 20), à l'aide d'une règle mobile graduée au millimètre.

3.1.2. Choix d'un modèle

Deux modèles sont plus couramment employés : ils ont été testés essentiellement sur des analyses scalimétriques.

a) Le modèle de LEE (1920) est linéaire :

$$L = b.R + a$$

- R est la largeur (ou le rayon) de l'otolithe
- L est la longueur du poisson
- a est la longueur du poisson au moment où l'écaille (ou l'otolithe) apparaît.

b) Le modèle proposé par MONASTYRSKY (1930) est une relation allométrique :

$$L = a.R^b$$

ou, en métrique logarithmique :

$$\ln L = \ln a + b.\ln R$$

Il existe bien d'autres modèles, plus ou moins complexes, que nous avons écartés, les deux premiers donnant satisfaction, fournissant un coefficient de corrélation élevé.

Dans les deux cas de modèles que nous avons expérimentés, nous avons utilisé, non pas l'axe majeur réduit, mais la régression de L en R, car il s'agit bien de prévoir L à partir de R.

BRIUZGIN (1965) a montré qu'un modèle particulier n'est pas caractéristique d'une famille, d'un genre ou même, d'une espèce, mais plutôt de la population sur laquelle les mensurations ont été prises.

3.1.3. Resultats

La relation étant parfaitement corrélée en coordonnées linéaires, nous avons préféré cette relation plus simple à une allométrie linéaire en coordonnées logarithmiques. Nous obtenons les équations suivantes :

Pour les femelles : $L = 0.127 R + 1.217$

$r = 0.954$ pour $n = 108$

Pour les mâles : $L = 0.128 R + 1.280$

$r = 0.952$ pour $n = 76$

(en coordonnées logarithmiques, nous trouvions respectivement

$r = 0.953$ et $r = 0.947$)

quel type de régression?

3.2. Relation entre la largeur de l'otolithe et sa section en lame mince

Les données de la littérature se rapportant aux otolithes entiers et non coupés, notre deuxième étape a été de chercher la fiabilité de la méthode des lames minces. Nous avons vérifié l'existence d'une bonne corrélation entre la largeur de l'otolithe entier et de la même pièce sectionnée. Pour cela, les otolithes précédemment mesurés ont été inclus dans la résine, puis sectionnés aux 2/3 de leur longueur lors de la constitution des lames minces. Chaque otolithe coupé a ensuite été mesuré de la même façon qu'il l'était entier.

Sur 110 individus, la pente de l'alignement est non significativement différente de 1, avec un coefficient de corrélation de 0.919. Ainsi, nous avons pu effectuer nos retromesures à partir des lames minces.

3.3. Retrocalcul de l'âge

3.3.1. Mesure des anneaux sur lames minces

La lame mince est examinée sur l'écran dépoli du lecteur au grossissement permettant d'avoir la section dans son ensemble (x 50 en général). Nous mesurons à présent le rayon et non le diamètre. Le rayon le plus grand de l'otolithe, noté R , est mesuré à partir du centre du nucleus jusqu'au bord distal de la section. Les otolithes mal coupés et dont le nucleus est peu visible, sont systématiquement rejetés. Le long du rayon choisi, les distances séparant le centre du nucleus et le milieu de chaque anneau hivernal sont mesurés et notés R_1 pour le premier anneau, R_2 pour le deuxième, ... R_n pour le nième anneau formé. La distance R_1 est souvent très difficile à définir avec précision car elle correspond à une première croissance très rapide du poisson, et les contours de l'anneau sont assez mal définis. En général, le milieu de

l'anneau est plus facile à repérer que ses contours.

3.3.2. Distribution des couples (Longueur du poisson, Rayon de l'otolithe) (fig. 27)

La relation est linéaire à partir des données non transformées. Il existe une légère incurvation vers le bas du nuage de points chez les petits individus, mais la portion du nuage de points nous intéressant le plus est bien rectiligne. D'après le tableau 12 des résultats, on remarque que la corrélation est moins bonne que sur l'otolithe coupé. Toutefois, la section est nécessaire à la retromesure. D'autre part, la régression linéaire est presque aussi bonne que la régression puissance ; nous l'avons retenue pour la simplicité.

3.3.3. Méthode de retrocalcul

A partir de la droite de régression linéaire établie précédemment, nous pouvons prévoir la longueur L_i du poisson à la formation du ième anneau (de rayon R_i).

$$\hat{L}_i = aR_i + b$$

A cette équation, il convient d'ajouter un coefficient de correction k : le rayon total R et la longueur L sont observés individuellement, L est alors différent de L calculé à partir de la droite de régression. Pour rendre compte d'une variabilité individuelle, les R_i trouvés par régression ont été corrigés dans le rapport :

$$\frac{L}{\hat{L}} = k$$

Nous avons en fait : $\hat{\hat{L}}_i = \hat{L}_i \cdot k$

Pour les femelles : $\hat{\hat{L}}_i = (11.005 R_i + 0.787) \frac{L}{\hat{L}}$

Pour les mâles : $\hat{\hat{L}}_i = (10.862 R_i + 0.764) \frac{L}{\hat{L}}$

Tableau 12 : Présentation des deux modèles (linéaire et logarithmique) décrivant la relation entre la croissance des otolithes et celle des individus

	Régression linéaire	r	d.d.l.
femelles	$\hat{L} = 11.005 R + 0.787$	0.877	561
mâles	$\hat{L} = 10.862 R + 0.764$	0.876	573
Régression puissance			
femelles	$\widehat{\ln L} = 0.988 \ln R + 2.432$ 0.988 ou $\hat{L} = 11.385 R$	0.888	561
mâles	$\widehat{\ln L} = 1.005 \ln R + 2.405$ 1.005 ou $\hat{L} = 11.080 R$	0.891	573

3.3.4. Resultats

3.3.4.1. Ajustement des retromesures à une courbe de croissance

Dans un premier temps, nous avons porté sur un graphique les nuages de points correspondant à la relation âge-longueur pour chaque individu (fig. 28 et 29). Nous avons séparé ces nuages de points d'un an puisque la mesure correspond toujours à un nombre entier d'anneaux, (mais sans que l'on puisse attribuer un âge précis). Il a été remarqué en début de chapitre que l'anneau hyalin avait une période de formation beaucoup plus longue que celle de l'anneau opaque : cet anneau se forme de août à mars, soient 8 mois de formation. Prendre le milieu de cet anneau comme mesure du rayon ne nous permet pas de discerner à quel moment de l'année cette mesure intermédiaire correspond ; en effet, la croissance de l'otolithe est étroitement liée à celle du poisson et, par conséquent, elle n'est pas régulière au cours de l'année. Il n'a donc pas été possible d'attribuer à la longueur recalculée une date précise. Nous avons donc translaté la courbe de croissance moyenne obtenue plus haut pour la faire correspondre le mieux possible à l'ensemble des nuages de points. On observe qu'il faut imposer un décalage de 6 mois. Il semblerait que la formation du milieu de l'anneau corresponde au mois d'octobre, soit, trois mois après le début de formation de l'anneau hyalin. Pour cet ajustement, nous avons attaché moins d'importance aux longueurs calculées à partir du premier anneau qu'à celles retromesurées aux anneaux suivants car il est plus large et plus flou de contours que les autres ; les mesures sont de ce fait plus imprécises.

sa seasonalité
effets minimaux
2 a.

3.3.4.2. Phénomène de LEE

LEE (1912) a constaté la diminution apparente des longueurs retromesurées, en fonction de l'âge à la capture. Ce phénomène de LEE peut avoir trois causes principales (in BEALL, 1979) :

- l'utilisation d'un modèle de retromesure erroné. → cf. p 114
- des mortalités sélectives.
- un échantillonnage non représentatif de la population.

Nous avons vérifié si le phénomène existe sur notre échantillon de tacauds. Les longueurs retromesurées ont été calculées chez les poissons de chaque groupe d'âge. Les résultats sont présentés tableau 13.

→ sélection de la valeur
→ donnée en les montrant
→ en la plaçant pour grossir

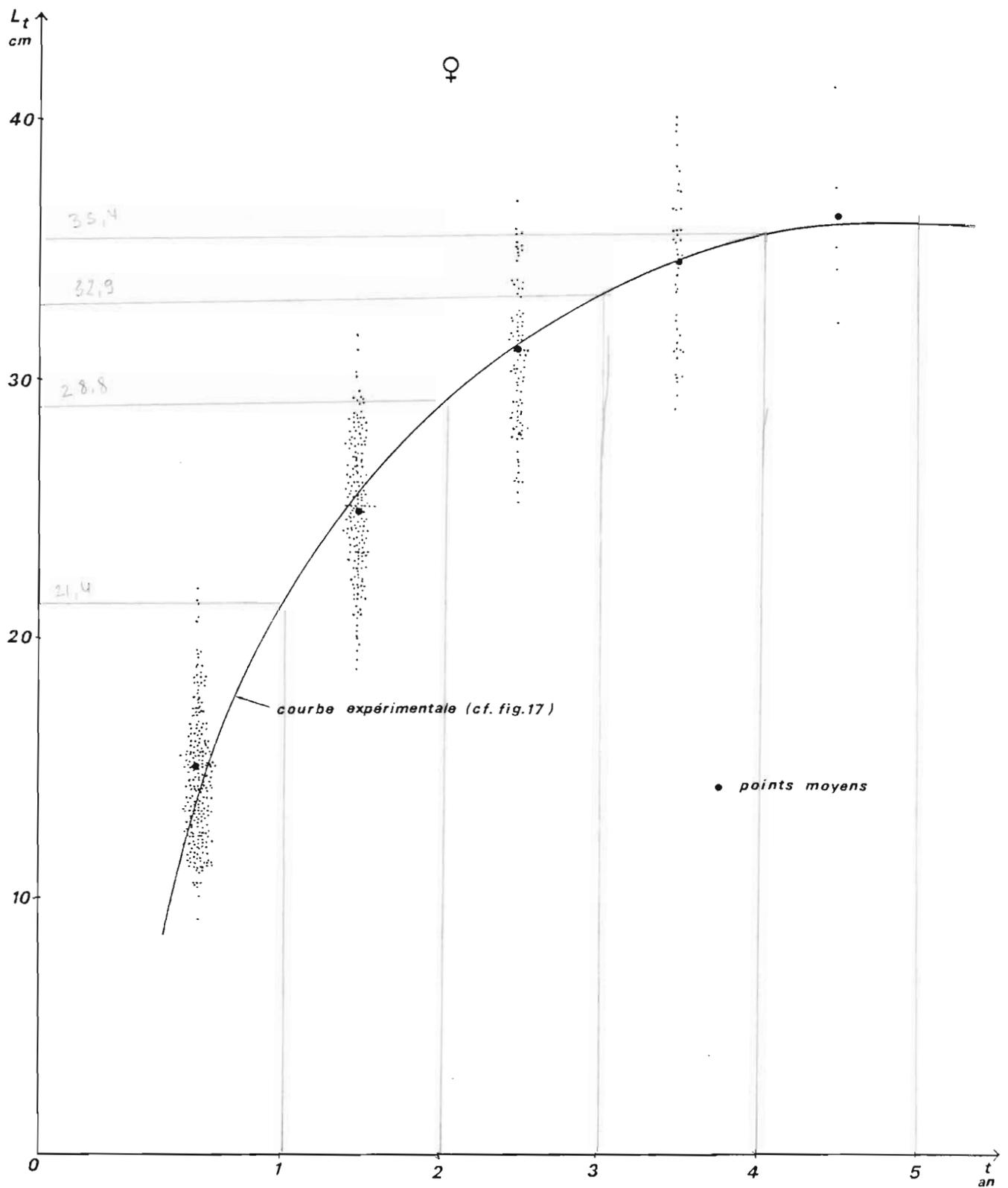


fig.29: Ajustement à la courbe de croissance expérimentale des nuages de points correspondant aux longueurs rétrocalculées pour les femelles

Les tailles moyennes calculées à la formation du premier anneau sont en progression depuis les plus jeunes jusqu'aux plus âgés des poissons récoltés. Ce phénomène s'inverse à partir du deuxième anneau.

Il semblerait que le phénomène de LEE soit assez marqué dans le cas de notre population.

L'existence de plusieurs niches écologiques ne nous permet pas d'obtenir un échantillonnage précis de la population et pourrait être l'une des causes de ce phénomène ; d'autre part, le procédé de lecture sur lame mince enlève de la précision à nos mesures, apportant un effet de variabilité supplémentaire qui pourrait être une autre cause de ce phénomène.

3.3.4.3. Ajustement au modèle de Von Bertalanffy

Nous avons calculé les valeurs moyennes retromesurées des individus représentant toutes les classes d'âge échantillonnées, sans tenir compte du phénomène de LEE (Tableau 14). Ces valeurs nous ont permis de tracer une courbe de croissance individuelle moyenne et de connaître une estimation de la taille moyenne des individus au premier avril (Tableau 15)

Les équations de croissance ont été calculées par la méthode de Ford Walford :

- Pour les mâles : $Y = 0,470 X + 16,83$ avec $r = 0,998$

- Pour les femelles : $Y = 0,559 X + 16,90$ avec $r = 0,992$

Les équations pour la recherche du t_0 sont les suivantes :

- Pour les mâles : $Y = -0,761 X - 0,717$ avec $r = 0,997$

- Pour les femelles : $Y = -0,584 X - 0,199$ avec $r = 0,996$

Les paramètres sont les suivants :

- pour les mâles :

$$L_{\infty} = 31,75 \text{ cm}$$

$$k = 0,761$$

$$t_0 = - 0,941 \text{ an}$$

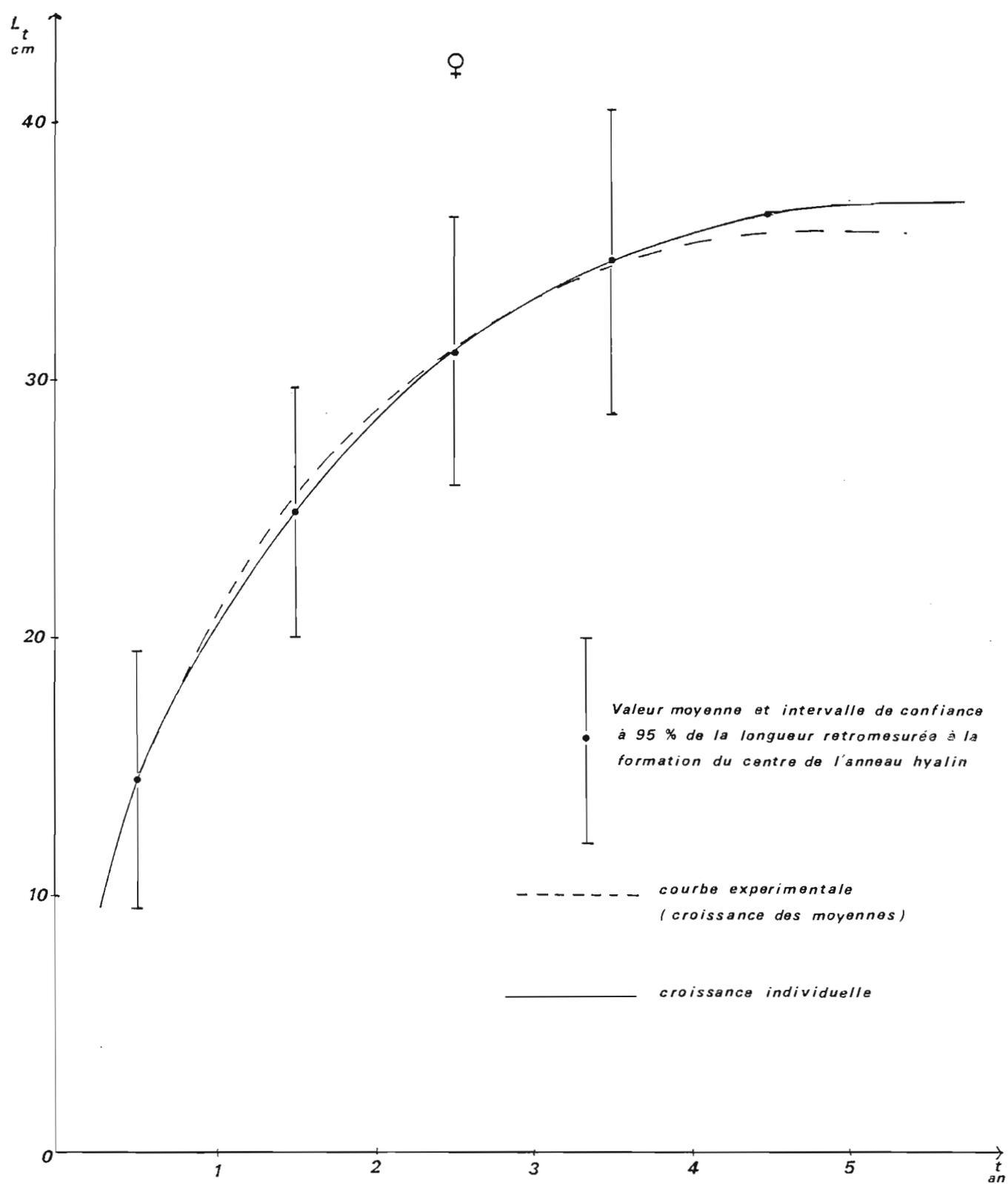


fig.31: Courbe de croissance individuelle moyenne des femelles de T. luscus

- Pour les femelles :

$$L_{\infty} = 38,32 \text{ cm}$$

$$k = 0,584$$

$$t_0 = -0,340 \text{ an}$$

3.3.4.4. Discussion

Cette méthode de recalcul a l'avantage de nous fournir une courbe de croissance individuelle moyenne et non une courbe moyenne de croissance d'une espèce, dont la période de reproduction est très étalée dans le temps et la croissance très rapide. Elle apporte donc un peu plus de réalité au phénomène. Représenter cette croissance par un modèle mathématique résume tout de même un peu trop schématiquement un phénomène biologique dont la variabilité est très grande. L'exemple en est donné par les valeurs des intervalles de confiance représentées figures 30 et 31. Cette méthode reste intéressante quand il s'agit de connaître la croissance individuelle de chaque poisson, bien que ce procédé n'ait pas d'utilité fondamentale en dynamique de pêche.

4 - RELATION LONGUEUR-POIDS

La relation liant la longueur du poisson à son poids est de la forme :

$$P = a L^b$$

Elle se linéarise en équation $\ln - \ln$:

$$\ln P = \ln a + b \ln L$$

Cette relation n'est pas une régression car les deux variables b et P sont également dépendantes (on ne prévoit pas P à partir d'un L observé, ni le contraire). Elle est de type allométrique.

La meilleure relation linéaire entre les deux variables aléatoires nous est donnée par le premier axe principal de nuage de points. Si le coefficient de corrélation r est grand, une très bonne estimation est

*Avis de mes collègues
bon ou pas?*

*revoir à page 103
sur k, L_{∞}
ou k, t_0 ...*

non

$$\ln P = 3,090 \ln L - 4,644$$

$$\text{avec } r = 0,976$$

$$\text{d'où } a = 9,61 \cdot 10^{-3}$$

$$b = 3,090$$

$$\text{Donc } P = 9,61 \cdot 10^{-3} L^{3,090}$$

Pour les mâles, 422 individus ont été pris en compte :

$$\ln P = 3,002 \ln L - 4,381$$

$$\text{avec } r = 0,956$$

$$\text{d'où } a = 1,25 \cdot 10^{-2}$$

$$b = 3,002$$

$$\text{Donc } P = 1,25 \cdot 10^{-2} L^{3,002}$$

b est voisin de 3, mais plus grand chez les femelles que chez les mâles. Les femelles ont tendance à être plus "arrondies" que les mâles.

CHAPITRE IV : ANALYSE BIOMETRIQUE

1 - COMPOSITION DES CAPTURES - ETUDE DE LA REPARTITION EN TAILLE ET EN AGE DANS LES STRATES ECHANTILLONNEES

La ségrégation spatiale existant dans les populations de tacaud nous a incité à une étude de la répartition en taille et en âge dans les différentes strates statistiques, correspondant ici à des niches écologiques.

1.1. Moyens de prélèvements

1.1.1. Strate des jeunes individus

Ils ont été obtenus à partir de chalutages expérimentaux en zone côtière.

- Avec le N/O SEPIA II (Station marine de Wimereux), par des traits de chalut de 30 mn entre Boulogne et Berck (ref. carte 9 p. 20)

- Avec le chalutier "St ELOI" basé à Grand Fort Philippe, lors de campagnes réalisées au large de Gravelines par l'IFREMER de Ouistreham, dans le cadre de l'étude d'impact de la centrale E.D.F. (PERONNET et TETARD, communications personnelles).

1.1.2. Strate des individus de taille commerciale

Les individus de taille commerciale, provenant des pêches de chalutiers étaplois, ont été achetés sur les quais, à raison de deux caisses de 30 kilos chaque mois. Lors d'un embarquement sur l'un de ces navires, une étude des rejets au large de Boulogne nous a permis de vérifier que les jeunes individus ne vivent pas au même endroit que les poissons de taille commerciale. Nous avons en effet noté la présence exclusive de l'une ou l'autre strate dans les traits de chalut.

1.1.3. Strate des individus réformés

On appelle "réforme" le processus qui conduit les individus à quitter définitivement les lieux de pêche au-delà d'un certain âge (LAUREC et LE GUEN, 1981). Ils vivent alors dans des endroits généralement peu accessibles (roches, épaves par exemple). Nous n'avons

pas étudié la répartition en taille des vieux individus vivant dans ces endroits, car nos prélèvements dépendaient des plaisanciers ligneurs et revêtaient de ce fait un caractère trop aléatoire.

1.2. Méthode d'analyse des échantillons

Pour suivre l'évolution mensuelle des tailles et des âges des individus dans chaque strate échantillonnée, nous avons eu recours à une construction d'histogrammes complétée par une analyse factorielle des correspondances (AFC).

1.2.1. Projection sur un espace réduit

Nos données se présentent sous forme de tableau de contingence à double entrée, croisant les classes des tailles et les dates de prélèvements. L'ensemble des données peut être représenté par un nuage de points dans un espace multidimensionnel, non directement interprétable, mais l'analyse des données en fournit une visualisation synthétique, en permettant de projeter ce nuage de points sur un sous-espace ayant un plus petit nombre de dimensions. Ce sous-espace est formé des premiers axes d'inertie du nuage. Dans notre cas, les deux premiers axes épuisent à eux seuls 80 à 90 % de l'inertie et dans ce cas, la projection du nuage sur le plan des deux premiers axes factoriels constitue une excellente représentation du nuage.

1.2.2. L'analyse factorielle des correspondances (AFC)

L'analyse factorielle des correspondances (BENZECRI, 1973), permet une classification simultanée des "variables" (intervalles de tailles dans notre étude), en s'attachant au profil de chacun d'eux. Elle permet en outre une "correspondance" entre classification des variables et classification des objets. Les points objets et les points variables, affectés d'une masse, constituent un nuage de points pesants. A partir de ce nuage, l'analyse factorielle extrait les axes principaux d'inertie, et pour chaque axe, la valeur propre correspondante, qui n'est autre que l'inertie du nuage le long de l'axe.

Pour l'interprétation, on note que, après transformation barycentrique :

- les classes de tailles se trouvent placées au milieu des prélèvements qu'elles caractérisent le plus.

Les sites de Goulon. *↳ ou inversement*

- classes et prélèvements sont d'autant plus éloignés de l'origine des axes définis précédemment, qu'ils sont dépendantes des facteurs caractérisant ce plan. Une classe peut cependant être définie à la fois par deux prélèvements extrêmes, opposés dans le plan. Celle-ci peut alors se trouver proche de l'origine sans pour cela être indépendante des facteurs considérés.

1.3. Construction des histogrammes.

Nous avons porté sur les histogrammes les fréquences relatives des observations, calculées pour l'ensemble des mâles et des femelles, dans chaque classe de taille, ramenée à un intervalle de un centimètre. Lorsqu'il a été possible de distinguer les mâles des femelles, nous avons porté nos mesures sur deux histogrammes différents, en respectant les proportions relatives de chaque sexe.

Chaque histogramme est caractérisé par sa moyenne et son écart-type, ainsi que par une ou plusieurs classes modales.

A chaque prélèvement, de même que la taille a été observée, l'âge de chaque individu a été défini par otolimétrie, et nous avons pu superposer des classes d'âge aux classes de taille. Ces classes d'âge caractérisent les cohortes ou groupes d'âge comme définis dans le chapitre sur la croissance. Pour éviter toute confusion de terme, nous parlerons de classes modales pour définir les classes de taille, et de cohortes ou groupes d'âges pour déterminer les classes d'âge.

1.4. Résultats

1.4.1. Etude de la strate des "jeunes individus"

1.4.1.1. Evolution mensuelle des histogrammes et interprétation

L'évolution des histogrammes de fréquence de taille a été suivie sur l'année 1984, de mars à novembre (Fig. 32).

Il n'apparaît qu'une seule classe modale par histogramme. La première apparition du groupe 0 a lieu en juillet, avec une taille moyenne de 7 cm pour l'échantillon. Ce groupe n'a pu être prélevé plus tôt pour des raisons techniques : en effet, la sélectivité des chaluts employés est telle que des individus de taille inférieure ne sont pas capturés. Ceci explique leur absence en mai où le groupe 0 n'a pas atteint le seuil de sélectivité des engins.

Les mois de septembre, octobre et novembre sont caractérisés par la

présence quasi exclusive d'individus du groupe 0, ainsi que par l'homogénéité de tailles.

L = 14,4 cm en septembre

L = 14,2 cm en octobre

L = 14,3 cm en novembre

De plus, la classe modale pour les 3 mois est [14 ; 15[, donc très stable.

De juillet à septembre, les tailles moyennes passent de 7,0 à 14,4 cm, ce qui correspond parfaitement à la croissance précédemment déterminée de l'espèce.

L'arrêt d'évolution du mode les trois mois suivants provient de la modification de la composition des effectifs dans la distribution. En effet, il semblerait que les plus gros individus du groupe changent de comportement et quittent la frange côtière pour rejoindre la pêcherie. Le renouvellement des effectifs se ferait par l'arrivée progressive des derniers individus du groupe 0 non encore recrutés en juillet (petits individus et surtout derniers-nés). Les histogrammes réalisés du mois de mars au mois de mai 1984 représentent tous la distribution d'individus immatures du groupe 1 dont la taille moyenne est stable autour de 17,5 cm. Seuls sont présents ici les petits individus de ce groupe, les plus grands étant recrutés dans la pêcherie. En juillet, la présence en très faible quantité d'individus du groupe 1 indique que la quasi totalité de la cohorte semble avoir rallié la pêcherie.

Discussion

La strate des jeunes individus que nous avons échantillonnée est caractérisée par l'homogénéité des tailles rencontrées, ainsi que par une distribution unimodale ne représentant jamais la totalité d'un groupe d'âge, mais une partie de celui-ci. En effet, la partie échantillonnée du groupe 0, à la sélectivité du chalut près, est composée des plus petits individus de ce groupe. Il en va de même pour les individus du groupe 1. Les individus de taille supérieure à 22-23 cm, quant à eux disparaissent de cette strate. Selon le mois de prélèvement, ces individus appartiennent au groupe 0, en fin d'année, ou au groupe 1, en début d'année civile. Nous les retrouverons dans la strate pêchée. Le rassemblement de poissons immatures, de taille homogène, dans la frange côtière correspond à un préférendum marqué pour des caractères édaphiques

LEGENDE DE LA FIGURE 33

Analyse factorielle des correspondances pour la strate des
"jeunes individus"

Les prélèvements sont représentés par des carrés:

3 : mars 1984
4a: début avril
4b: fin avril
5 : mai
7 : juillet
9 : septembre
10 : octobre
11 : novembre 1984

Les classes de tailles, par des croix :

1 : [3 , 5 [
2 : [6 , 8 [
3 : [9 , 11 [
4 : [12 , 14 [
5 : [15 , 17 [
6 : [18 , 20 [
7 : [21 , 23 [
8 : [24 , 26 [
9 : [27 , 29 [
]

Population totale : 792

Valeur maximum du lien : 7

Valeur réelle du lien : 1.338

χ^2 (lien et population) : 1060.4

Valeur β : 134

précis. Ce serait lors d'un changement radical dans le comportement, ou à l'occasion de besoins nouveaux que les poissons migreraient vers la pêcherie.

prélèvement →

1.4.1.2. Interprétation de l'AFC

Nous avons utilisé le programme de de LAGARDE sur APPLE II. L'analyse a porté sur 9 classes de tailles représentées par des croix sur le graphique (Fig. 33) et sur 8 prélèvements, représentés par des carrés. Chaque classe correspond à un intervalle de 3 cm. La taille des croix est fonction de leur poids. Les carrés quant à eux ont tous le même poids et donc la même taille. Nous avons en effet travaillé sur des fréquences relatives, ramenant à 100 le nombre d'individus de chaque prélèvement. La contribution aux axes est donc surtout associée aux classes de taille.

L'axe 1 extrait 60,8 % de l'inertie totale. Il oppose deux groupes de classes de taille. Les classes ayant le plus fortement contribué à définir cet axe sont d'une part la classe 2, d'autre part les classes 4, 5 et 6.

L'axe 2 extrait 33,9 % de l'inertie totale, soit un total de 94,7 % pour le 1er plan. Les deux groupes contribuant à cet axe sont d'une part la classe 4, d'autre part les classes 6 et 7.

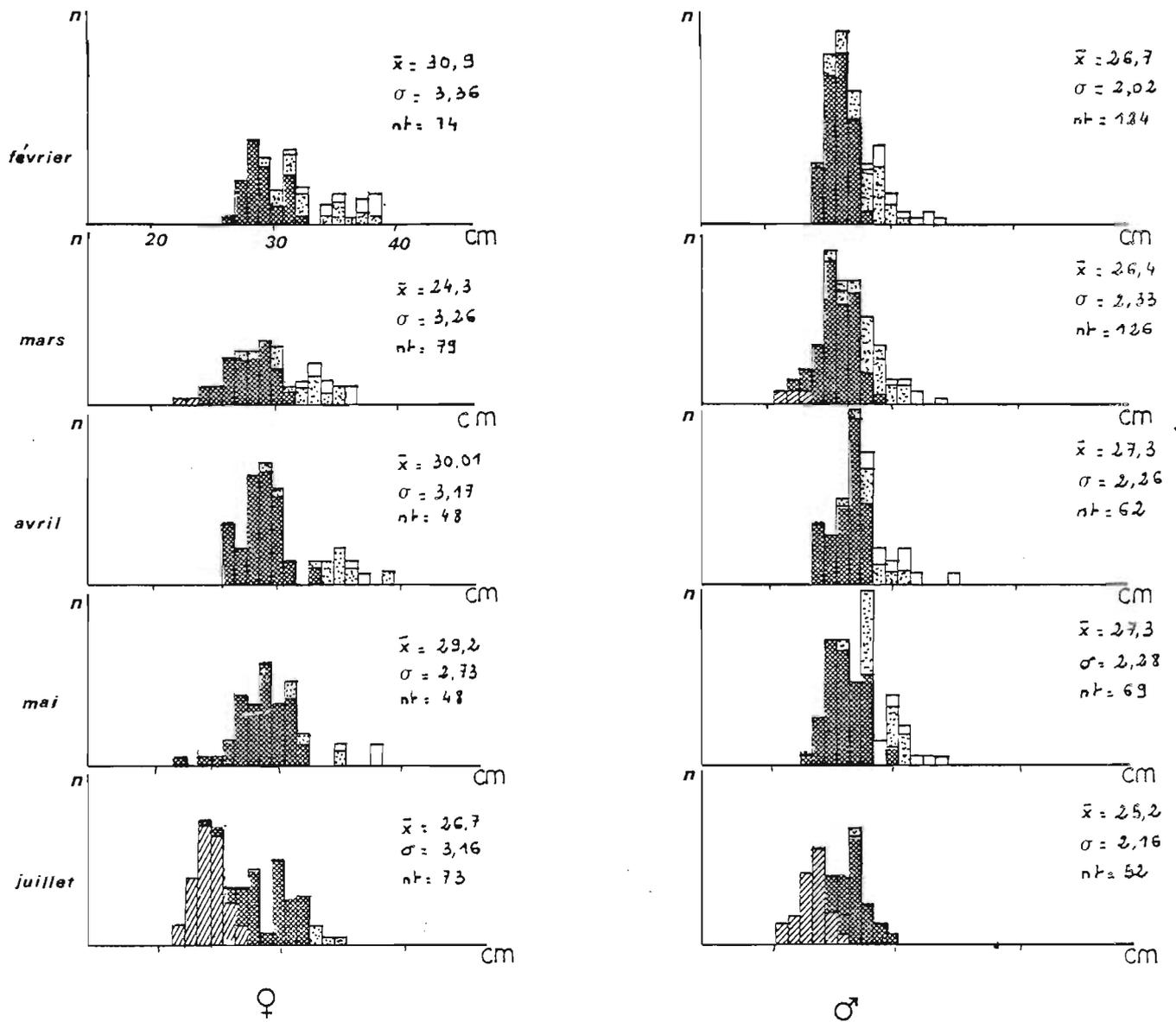
Discussion

L'AFC associe très nettement certains prélèvements à un groupe de classe caractéristique :

Le prélèvement VII est associé aux classes 1 et 2, c'est-à-dire les plus petites classes. Les prélèvements IX, X et XI sont associés à la classe 4 et pour une plus faible contribution, aux classes 8 et 9, confondues et les prélèvements 3, 4a, b et 5, aux classes 5, 6 et 7.

L'interprétation de l'axe 1 est basée sur un gradient de taille. En effet, le prélèvement 7, très nettement opposé aux autres est caractérisé par des individus de très petites tailles (3 à 8 cm, c'est à dire de classes de taille 1 et 2) ; c'est l'entrée du groupe 0 précédemment observée dans la strate. Cette association contraste tout à fait avec l'homogénéité de taille des autres prélèvements.

L'axe 2 est marqué par l'opposition des mois de septembre-octobre et novembre, associés aux tailles intermédiaires et des mois du début d'année civile, associés aux classes extrêmes de l'échantillon. Une



\bar{x} : moyenne
 σ : écart type
 n_t : effectif total

Fig 34 b : Répartition en taille et en âge
 dans les captures
 [débarquement en 1985]

une valeur plus faible que celui des femelles et il apparaît un second mode mieux différencié chez les mâles. Celui-ci correspond aux individus des groupes 3 et plus. Cette différence est due aux variations de croissance et de longévité entre les 2 axes.

Les histogrammes correspondant aux échantillons prélevés de février à mai 1985 présentent une répartition en taille et en âge, similaire à celle des échantillons de 1984. Il semblerait que la répartition dans les captures débarquées ne soit pas un phénomène aléatoire.

En juillet 1985, nous voyons apparaître un second mode correspondant à l'arrivée du groupe 1 dans la pêcherie. Ce phénomène est en accord avec celui observé précédemment, à savoir, la disparition du groupe 1 de la strate des jeunes individus entre mai et juillet 1984.

En septembre 1984, les histogrammes présentent le même aspect bimodal, avec prédominance des groupes 1 et 2 dans cette phase commercialisée.

Les mois suivants (octobre, novembre et décembre), la répartition de taille devient à nouveau unimodale ; en effet, l'importance de l'apport de jeunes en provenance de la phase côtière éclipse la répartition des autres groupes qui semblent disparaître rapidement de la pêcherie. De ce fait, la moyenne de taille dans les échantillons est bien inférieure à celle des mois précédents, pour les deux sexes : chez les femelles, elle passe de 30 cm durant les 6 premiers mois de l'année à 26 cm en octobre. Chez les mâles, elle décroît de 27 à 24,5 cm.

Plusieurs interprétations peuvent être données concernant la disparition des classes âgées de la pêcherie :

- Comme pour le passage de la strate côtière à la strate exploitée, au-delà d'une certaine taille, il y a modification dans le comportement du poisson et celui-ci change à nouveau de biotope.

- La croissance très rapide du tacaud, associée à une faible espérance de vie laisse présumer un taux de mortalité très fort dans les jeunes classes et la disparition des individus à la fin de leur 3ème année d'existence.

- Les vieux individus migrent vers des lieux hors d'atteinte de la pêcherie et sont capturés dans les épaves et sur les fonds rocheux inaccessibles au chalut. C'est le phénomène de réforme décrit par LAUREC et LE GUEN (1981).

La première et la dernière hypothèses sont très liées quant au

LEGENDE DE LA FIGURE 35

Analyse factorielle des correspondances pour la strate
des adultes

Les prélèvements sont représentés par des carrés : mâles :
femelles :

3 : mars 1984	II : février 1985
4 : avril	III : mars
5 : mai	IV : avril
6 : juin	V : mai
9 : septembre	VII : juillet
10 : octobre	
11 : novembre	
12 : décembre	

Les classes de taille, par des croix :

1 : [18 , 20[
2 : [21 , 23[
3 : [24 , 26[
4 : [27 , 29[
5 : [30 , 32[
6 : [33 , 35[
7 : [36 , 38[
8 : [39 , 41[

Population totale	: 2601
Valeur maximum du lien	: 7
Valeur réelle du lien	: 0.421
χ^2 (lien et population)	: 1095.2
Valeur β	: 70

histogrammes ; elle met en évidence la différence de taille moyenne entre les mâles et les femelles et l'évolution sensible des tailles dans les prélèvements au cours de la croissance annuelle des individus.

1.4.2.2. Etude des rejets de chalut

1.4.2.2.1 Moyens utilisés

Une enquête effectuée auprès des pêcheurs a montré la ségrégation existant dans la répartition spatiale des petits individus et ceux de grande taille. Nous avons pu en apporter une vérification par un embarquement de 3 jours en octobre 1985 à bord de "LA PUCE", chalutier étaplois basé à Boulogne-sur-mer. A l'exception de trois traits côtiers en face de Berck et de Hardelot (Réf. : carte 9, p 20), la quasi totalité de la marée a été effectuée au Sud de la Battur, sur des fonds sableux et à l'accore de ce banc, en limite de fonds à silex. Un chalut de fond semi pélagique à grande ouverture verticale (10 mètres) a été utilisé pour les traits, dont la durée ne dépassait pas deux heures.

Nous avons étudié systématiquement les rejets de chalut tout au long de cette sortie.

1.4.2.2.2. Comparaison des rejets réalisés à la côte et au large

Pour cette étude, nous avons préféré utiliser les pourcentages pondéraux aux pourcentages d'individus. L'abondance des rejets toutes espèces confondues, n'est pas constante d'un trait sur l'autre, mais cette variabilité ne semble pas liée au site (en particulier à l'opposition entre les franges côtières et l'accore du banc).

Au cours de notre marée, cette part a représenté de 30 à 70 % de la pêche.

L'abondance relative des tacauds dans les rejets paraît quant à elle corrélée aux différents lieux de prélèvements : 25 à 50 % du rejet dans la frange côtière ; 1 à 10 % aux accores des bancs. La répartition en taille dans ces rejets est similaire à celle que nous avons observée lors des chalutages côtiers expérimentaux, c'est-à-dire une taille moyenne de 16 cm avec un maximum à 23 cm.

Les traits côtiers que nous avons effectués sont caractérisés par l'absence totale d'individus de taille commerciale, alors que ces derniers constituent de 5 à 25 % du tonnage des captures retenu pour la vente sur les lieux de pêche habituels.

donné par la formule :

$$e^{-zt} = \frac{N_1}{N_0}$$

où N_0 est le nombre d'animaux au temps $t = 0$,

aussi, $\ln N_t = \ln N_0 - Zt$

Cette équation peut-être résolue de façon graphique. Si l'on trace $\ln N$ en fonction de t , on obtient une droite de pente $-Z$ (GULLAND 1969). En général, l'estimation de Z est calculée sur la phase exploitée de la population. Ce travail nécessite un grand éventail de classes d'âge, pour une meilleure précision dans l'estimation de la pente de la droite, ainsi qu'une connaissance approfondie de l'effort de pêche exercé sur le stock. Une telle étude est difficilement réalisable sur le tacaud. La courte durée de vie de cette espèce et la disparité spatiale de sa répartition ne nous permettent pas un échantillonnage significatif. En outre, le tacaud est une espèce accessoire dans les captures, il est donc difficile d'en évaluer les prises par unité d'effort (P.u.e.) couramment utilisées en dynamique de population exploitée (LAUREC et Le GUEN, 1981).

Nous avons préféré une autre estimation de la mortalité totale à partir de données relatives à la croissance. Dans l'hypothèse d'une situation stable, la mortalité peut se mesurer par l'âge et la longueur moyenne dans la population exploitée.

BEVERTON et HOLT (1956) proposent les modèles suivants :

$$Z = \frac{1}{\bar{t} - t_c} ; \quad Z = \frac{k (L_\infty - \bar{l})}{\bar{l} - l_c}$$

où t_c , l_c , \bar{t} et \bar{l} sont respectivement âge et longueur des animaux entrant dans la phase exploitée et moyennes dans les prises. K et L_∞ sont les paramètres de l'équation de VON BERTALANFFY.

La détermination de t_c et l_c est assez difficile : ce sont l'âge et la taille à partir desquels l'animal court le risque d'être capturé. Ils dépendent de l'engin utilisé ainsi que du tri et des rejets des petits à bord.

Ji home i mape pop.

d'appliquer la méthode de RICHTER-EFFANOV.

$$M = \frac{1,521}{t_{50}^{0,720}} - 0,155$$

où t_{50} est l'âge à la première maturité sexuelle.

Pour les femelles : $t_{50} = 1,5$ an donc $M = 0,98$

Pour les mâles : $t_{50} = 1,2$ an donc $M = 1,18$.

PAULY (1980) propose une équation tenant compte des paramètres de croissance L_{∞} et k , ainsi que la température moyenne du milieu :

$$\ln M = - 0,0066 - 0,279 \ln L_{\infty} + 0,6543 \ln k - 0,4634 \ln t.$$

$t = 11^{\circ}$ C pour la Manche

nous obtenons pour les femelles : $M = 0,82$

pour les mâles : $M = 1,04$

Les valeurs sont similaires à celles trouvées par PAULY pour les espèces voisines du tacaud :

Pour Trisopterus minutus : chez les femelles : $M = 0,9$

chez les mâles : $M = 1,1$

Pour Trisopterus esmarkii : $M = 1,6$

2.3. Estimation de la mortalité par pêche

Le tacaud étant une espèce de prise accessoire, il est difficile d'évaluer avec précision l'effort de pêche fourni sur cette espèce. Une estimation nous est donnée grâce à la connaissance de Z et de M . Dans tous les cas, F est très petit par rapport à M (d'après nos résultats elle est toujours inférieure à 0,5).

2.4. Conclusion

La valeur de M est très élevée par rapport à celle de F et il est peu plausible qu'elle soit dépassée par cette dernière, même dans le cas d'une intensification de l'exploitation. Dans ces conditions, le stock restera peu vulnérable. Si la mortalité par pêche n'est pas prépondérante, la ressource n'est pas un facteur limitant, mais le tacaud

CHAPITRE V

APERÇUS STATISTIQUES ET ECONOMIQUES

1 - DONNEES STATISTIQUES DE DEBARQUEMENT

Le tacaud, débarqué par la flotille artisannale et quelques navires semi-industriels, prend une part non négligeable dans l'apport total des ports français. Si l'on considère la pêche en Manche Est et Sud Mer du Nord (secteurs 4C et 7D du C.I.E.M.), il est la troisième espèce de gadidé débarqué dans le port de Boulogne.

1.1. Données pour l'ensemble des ports français et comparaison avec les autres gadidés

Nous avons suivi l'évolution de la pêche des principaux gadidés de 1966 à 1981 (Fig. 36).

A l'échelon national, le tacaud détient la cinquième place en quantité débarquée parmi les gadidés avec 7876 tonnes en 1981, représentant une valeur de 18 MF, après le lieu noir (48 000 tonnes), le merlan (40 000 tonnes), la morue (26 000 tonnes) et l'églefin (15 000 tonnes).

Le tonnage débarqué de l'espèce, contrairement à celui des autres gadidés, ne semble pas affecté par des variations annuelles importantes : il ne montre qu'une légère hausse, de 6 000 tonnes en 1966 à 8 000 tonnes en 1981. En revanche, l'églefin chute de 26 000 à 10 000 tonnes en 2 ans, de 1966 à 1968 ; le merlan de 40 000 à 27 000 tonnes entre 1968 et 1971 ; le lieu noir connaît un gros développement en 1976.

Ces variations peuvent avoir plusieurs raisons : changement de l'état des stocks, nouvelle orientation de l'effort de pêche etc... Le tacaud n'étant pas ciblé par la pêche professionnelle, la taille des stocks n'apparaît pas comme étant un facteur limitant pour sa pêche, le débarquement reste, toutes proportions gardées, peu conséquent.

1.2. Analyse des ports de débarquement en 1981

Parmi les principaux quartiers des affaires maritimes débarquant du tacaud (fig. 37), sur 7 876 tonnes en 1981 pour la France, 4 quartiers de Manche Est (tableau 16) produisent 5 030 tonnes à eux seuls, soit près de

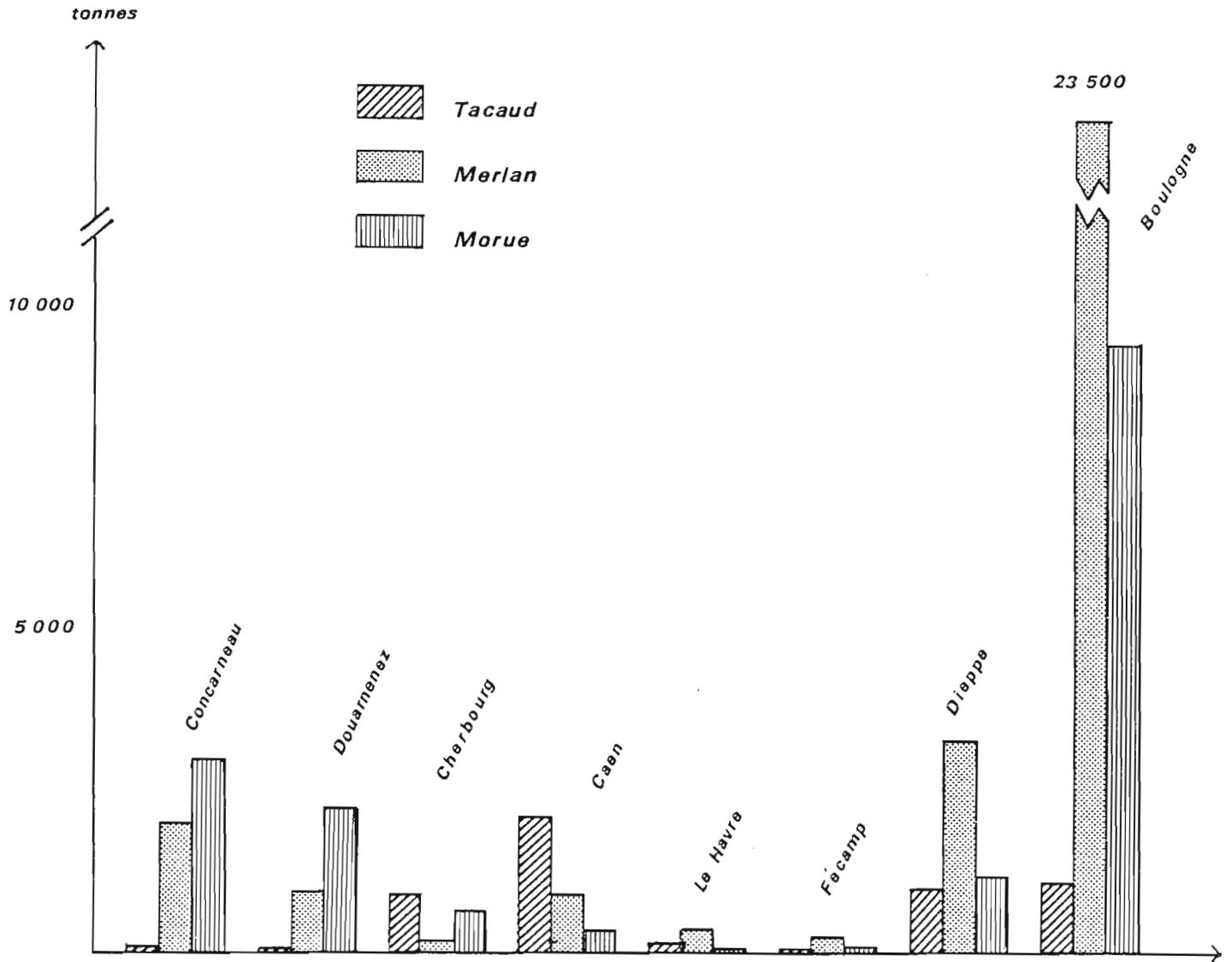


Fig.37: Tonnage des principaux gadidés débarqués dans quelques quartiers des Affaires Maritimes en 1981

64 %. Une comparaison de trois principaux gadidés (morue, merlan, tacaud) débarqués dans ces cinq ports montre la part importante tenue par notre espèce. Dans les quartiers de Cherbourg et de Caen le tacaud est le premier gadidé débarqué (2 095,1 tonnes pour le quartier de Caen dont 1768,5 tonnes à Port-en-Bessin). A Dieppe et Boulogne, le tonnage baisse sensiblement alors que le merlan et la morue, espèces plus fréquentes en Mer du Nord, sont exploités très activement par les pêcheurs industriels. Plus au Nord (Calais et Dunkerque), le tacaud est peu débarqué, la morue et le merlan devenant prépondérants.

1.3. Les flotilles à Boulogne

La majeure partie du tacaud débarqué au port de Boulogne provient de la pêche au chalut de fond. Il s'agit en général d'animaux de taille moyenne. Les gros tacauds, se logeant dans les zones inexploitable au chalut, sont pêchés au filet maillant (trémail) grâce à la modernisation des équipements électroniques permettant une localisation précise des épaves ou ridens rocheux ; leur débarquement à Boulogne reste cependant insignifiant.

Trois catégories de bateaux débarquent du tacaud à Boulogne :

1) Les Etaplois, dont le port d'exploitation est Boulogne. Ces navires partent en général plus de 24 heures, mais moins de 4 jours. Ce sont des chalutiers côtiers artisans, de longueur hors-tout inférieure à 24 mètres et dont la jauge brute ne dépasse pas 100 tonneaux. Ils sont souvent armés au chalut de fond, quelques fois au chalut boeuf ou à la drague à coquille. En 1983, leur flotille était constituée de 66 navires (BOYER-AGDEBITE, 1983).

2) Les bateaux artisans boulonnais. Ils sont en général plus petits que les Etaplois, sont pontés ou non et partent moins de 24 heures. Ils travaillent au chalut de fond ou au filet maillant ; certains alternent chalut et trémail au cours de l'année et même parfois au cours d'une marée ; ils sont appelés polyvalents.

Depuis quelques années à Boulogne, on assiste à un désintérêt du chalut au profit du trémail, en particulier pendant la saison de la sole. Ce type de pêche au filet fixe s'avère plus rentable. (consommation moindre de carburant, facilité de maniement, meilleure sélectivité des espèces). La flottille est constituée de 52 navires dont 34 trémailleurs, 10 chalutiers et 8 polyvalents.

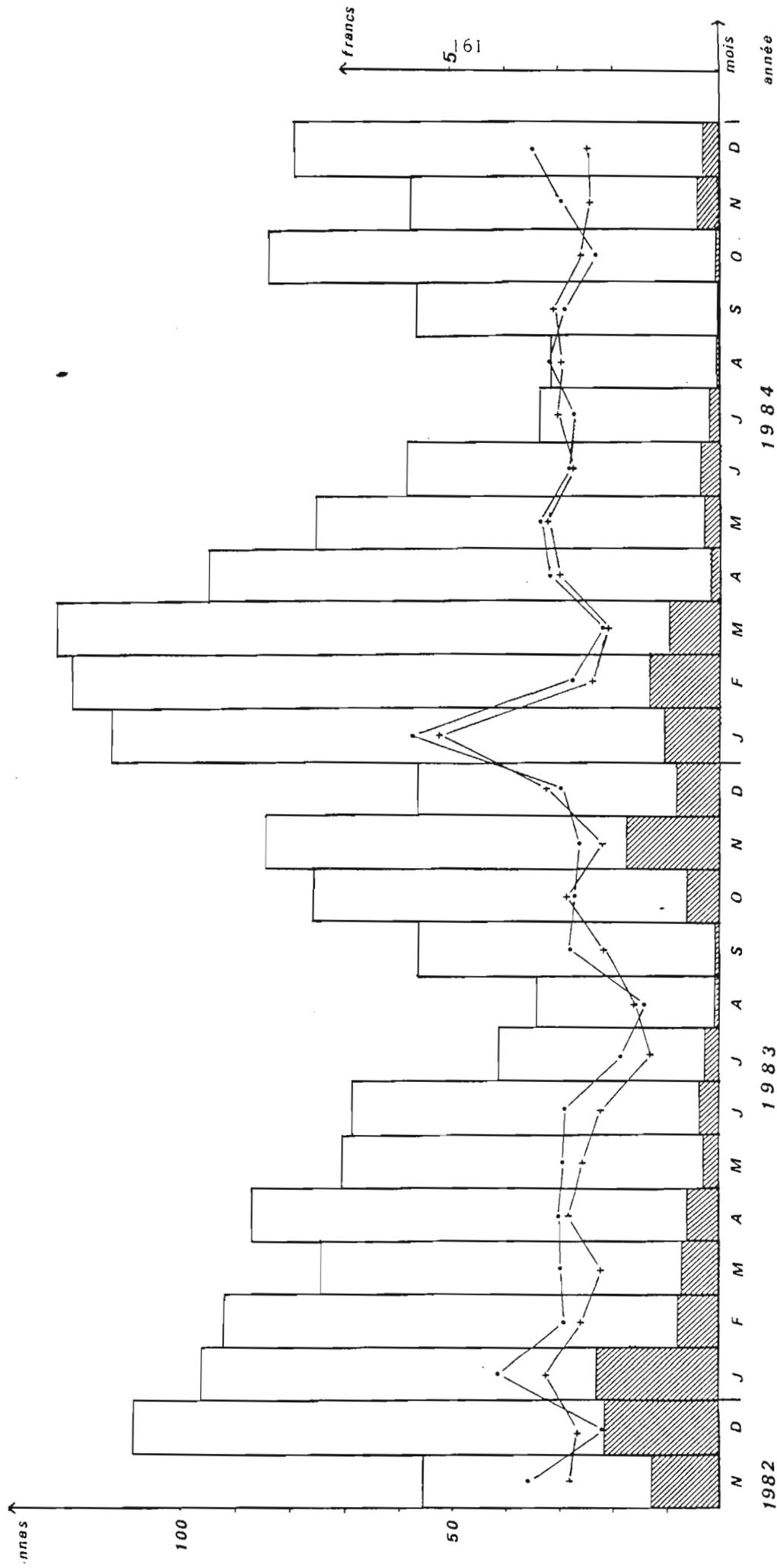


Fig.38: Production de Tacauds à Boulogne :

Pêche artisanale
 Pêche semi-industrielle
 Prix moyen :
 + — +
 o — o

3) Les navires semi-industriels. Ils ont des moteurs de moins de 1000 CV et sont inscrits à la pêche au large ; les marins sont payés à la part. Ils partent souvent plus de 10 jours pour la pêche d'espèces démersales ou pélagiques (gadidés, hareng, chinchard...) et ne pêchent du tacaud qu'occasionnellement.

2 - SUIVI STATISTIQUE DES DEBARQUEMENTS A BOULOGNE

Le suivi a été effectué grâce aux données statistiques fournies par la Chambre de Commerce de Boulogne.

Pour une espèce accessoire comme le tacaud, on estime la quantité de débarquement hors-criée comme négligeable ; seuls quelques petits tacauds ne passent pas par le circuit commercial habituel, étant vendus à l'étal par les artisans boulonnais. Ces tacauds sont souvent destinés aux chats...

La production des différentes flotilles en tacaud dépend de l'orientation de la pêche : l'espèce visée va déterminer la présence ou l'absence de tacaud dans les prises.

La majorité des apports provient des artisans : 835 tonnes en 1983 (fig.38). Les chalutiers semi-industriels ont débarqué 90 tonnes de tacauds cette même année, soit 10 % de l'apport total. Leurs marées sont trop longues pour la conservation de cette espèce dont la chair se corrompt très rapidement.

L'engin le mieux adapté pour la pêche de cette espèce étant le chalut de fond, la majorité des débarquements provient des Etaplois : 728 tonnes en 1983 (95 % environ de l'apport total de Boulogne). La vente de leurs produits, par l'intermédiaire de la Coopérative Maritime Etaploise est répertoriée en criée, ce qui nous permet de suivre aisément les statistiques des débarquements.

2.1. Variations mensuelles en 1983 (artisans boulonnais)

L'apport des artisans boulonnais est faible, 12,7 tonnes en 1983, nous l'avons toutefois analysé pour comparer les différences de production en tacaud pour chaque métier (chalut, trémail, polyvalent). La figure 39 montre leur évolution mensuelle en 1983.

Le chalut de fond tient une part prépondérante : 10,7 tonnes, soit 84,2 % de l'apport des artisans boulonnais ; pourtant le nombre de bateaux le pratiquant est inférieur à celui des bateaux pratiquant les

autres métiers. Nous avons enregistré en 1983, 5 bateaux par mois, en moyenne, travaillant au chalut et débarquant du tacaud, contre 9 polyvalents (production : 0,9 tonnes, soit 7,1 %) et 12 trémailleurs (1,1 tonnes, soit 8,7 %).

La période creuse pour les trois métiers correspond à la période estivale où la baisse de production est générale pour le port de Boulogne. Le maximum de la pêche du tacaud au chalut se situe en avril d'une part, en automne d'autre part. Les trémailleurs récoltent l'espèce dans leurs filets en juin et novembre, les polyvalents en mai, juin et un peu en septembre.

2.2. Variations inter et intra-annuelles (ensemble du port de Boulogne)

a) Variations interannuelles

La production de tacaud à Boulogne varie peu de 1973 à 1984 (Fig. 40). Elle a tendance à diminuer au cours des années :

de 1973 à 1975 : 1 500 tonnes/an environ
 de 1976 à 1981 : 1 000 tonnes/an
 en 1982 : 1 200 tonnes
 en 1983 et 1984 : 840 tonnes.

La capture du tacaud étant directement liée à l'exploitation d'autres espèces, une corrélation avec l'effort de pêche ne permet pas de conclure quant à la baisse de production mais il serait intéressant de l'analyser.

b) Variations intraannuelles

La figure 40 montre une périodicité annuelle des débarquements à Boulogne. De 1973 à 1976, nous remarquons une très nette disparité entre les apports abondants de l'hiver et le creux estival. Le maxima de février correspondant à la période active de pêche du merlan et de la sole. Cette fluctuation s'estompe au fil des ans : le pic hivernal bien que toujours présent est moins important et un autre pic semble apparaître en automne, qui correspondrait à la reprise d'activité post-estivale des flotilles.

2.3. Enquêtes spatio-temporelles sur les lieux de pêche

Les enquêtes menées auprès des pêcheurs étaplois confirment que

l'évolution mensuelle est liée aux variations saisonnières d'activité de la flotille. Si l'orientation de la pêche est axée sur un lieu unique où se trouve le tacaud, tous les bateaux apportent un peu de ce poisson et contribuent à un important tonnage (exemple, en janvier où les bateaux sont axés sur le merlan et la sole). Quand la saison de pêche de ces espèces se termine, la flotille s'éparpille et seuls quelques bateaux travaillent sur des lieux de pêche du tacaud, la mise à terre est faible. Toutefois, les mêmes enquêtes nous ont permis de localiser les lieux de pêche où le tacaud est particulièrement abondant. Les meilleurs traits enregistrés en janvier et février proviennent de la pêche de quelques Etaplois en quête de gros tonnages facilement atteints (5 tonnes de marée).

Il existe un renforcement dans le banc du Vergoyer (ref. carte 1 p.16) appelé "Bac à Plouses" (la plouse est le nom attribué au tacaud, à Boulogne). Cependant, ce "trou", au dire de certains, est maintenant épuisé. ?

En septembre, les Etaplois, pour la plupart, trouvent le tacaud au sud de la Battur (carte 9). Une autre zone, bien pourvue en tacaud toute l'année, est appelée "Balancier de la Bassurelle", située à la bouée ouest du banc de la Bassurelle. Plus au nord, les Etaplois vont au large de Calais, sur le banc de Out Ruytingen, ou près de la côte, au Nord du Gris-Nez, près de l'épave "le Baron".

Il existe ainsi plusieurs zones bien définies où les pêcheurs sont sûrs de trouver du tacaud quand l'espèce cible manque.

Il est à noter que les pêcheurs de Port en Bessin chalutent souvent au sud de Newhaven (G.B.) où le tacaud est très abondant, ce qui explique le débarquement important dans ce port.

A Dieppe, les petits chalutiers ne pêchent pas le tacaud. Les principaux débarquements proviennent des artisans partant plus de 24 h et qui chalutent souvent au large des côtes anglaises. A certaines périodes de l'année où le merlan est rare, le tacaud peut le remplacer avantageusement ; il est alors destiné à l'usine de filetage.

2.4. Evolution des prix du tacaud à Boulogne (fig. 41)

Au maximum de mise à terre de janvier est associé un prix de vente moyen au kilo plus élevé (en 1984, il passe de 3 à 5 F/kg entre décembre et janvier pour redescendre à 2,50 F en février). Hormis cette

augmentation survenant quasi régulièrement en janvier, les prix restent stables toute l'année, fluctuant autour de 2,50 à 3 F le kilo. On assiste à une régulière augmentation survenant quasi régulièrement en janvier, les prix restent stables toute l'année, fluctuant autour de 2,50 à 3 F le kilo. On assiste à une augmentation depuis 1980, correspondant vraisemblablement à l'augmentation du coût de la vie.

3 - CIRCUIT COMMERCIAL

3.1. Catégories commerciales

Il existe deux catégories commerciales au port de Boulogne. La taille 1 (300 g à 500 g) est rare : 3 tonnes en 1983 contre 835 tonnes de taille 2 (200 g à 300 g).

Cependant, les pêcheurs considèrent qu'il est plus rentable de vendre les caisses tailles confondues plutôt que d'effectuer un tri : la taille 1 est peu abondante, et il arrive parfois que les très gros individus soient vendus moins chers au kilo que ceux de la taille 2 !

3.2. Destination du tacaud après la vente (Estimation de la chambre de Commerce de Boulogne)

En 1983, 720 tonnes sont destinées à la consommation humaine, 118 tonnes à la consommation animale, (14 %) (Fig. 41).

Les poissons sont séparés en trois catégories, selon la qualité et la fraîcheur du produit : "Extra", "A" et "Saisie". En général, le poisson "saisi" sera transformé en farine ou destiné à la pisciculture. La grande majorité du poisson, 50 à 90 % selon l'époque, est vendue pour la marée (i.e. : frais). Le Tacaud n'est alors pas transformé mais vendu entier ou sous forme de filets frais (Fig. 42). La majorité du poisson transformé est destinée à la surgélation (10 à 40 % de l'apport total). La figure 42 montre une certaine fluctuation des différentes destinations au cours des mois ; bien que irrégulières elles ne sont pas erratiques et montrent certaines tendances. En 1983, par exemple, les mois les plus riches en débarquement de tacaud (janvier, février) correspondent à une demande importante en poisson vendu frais (destiné à la marée). Par contre, la moitié du poisson débarqué en été 1983 est destinée à la surgélation et à la farine, alors que le poisson est rare sur le marché. Une explication serait la difficulté de conserver ce

CONCLUSION

Cette étude a permis d'approfondir les connaissances sur une espèce peu exploitée, mais dont les qualités pourraient en faire une bonne espèce de remplacement.

Ce poisson côtier est particulièrement abondant en Manche orientale ; sa limite septentrionale de répartition semble se situer dans la partie sud de le Mer du Nord, en particulier le long des côtes belges et anglaises. Le Tacaud, espèce grégaire, vit en bancs de tailles homogènes, mais dans différentes niches écologiques au cours de son existence. Ces différences de comportement, si elles rendent l'échantillonnage et son interprétation complexes, le préservent une bonne partie de sa vie de l'effort de pêche.

Les plus petits individus vivent dans la frange côtière ou en estuaire. Ils semblent y trouver les conditions écologiques à leur convenance. La taille, plus que l'âge, paraît être le facteur conditionnant la présence de tels poissons à la côte. Passée la fourchette de 23-24 cm, les tacauds rallient la pêcherie située plus au large. Cette taille correspond à celle de leur première maturité sexuelle.

approch
L'espèce passe la plus grande partie de sa vie dans la pêcherie. Le groupe d'âge le plus abondant est le groupe 2 ; on assiste ensuite à une diminution rapide des effectifs de groupes d'âge supérieurs. A la fin de leur vie (5 à 7 ans), le phénomène de réforme pousserait les poissons à quitter la pêcherie pour vivre dans les fonds rocheux ou dans les épaves, tous deux inaccessibles au chalut.

La reproduction du Tacaud est caractérisée par la présence simultanée dans l'ovaire d'ovocytes à différents stades de maturation et la présence de nombreux ovocytes non émis en post ponte. Cette rétention d'oeufs mène à un phénomène d'atrésie élevé et beaucoup plus important qu'en Baie de Douarnenez. Cette observation nous a conduits à l'hypothèse suivante : le Tacaud en Mer du Nord est en limite de son aire de reproduction. Il se pourrait de ce fait qu'il ne soit pas en possession

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN K.R., 1966 - A method of fitting growth curves of the Von Bertalanffy type to observed data. J. Fish. Res. Bd. Can. 23 (e) : 163-179.
- ARBAULT S. et LACROIX-BOUTIN N, 1969 - Epoques et aires de ponte des poissons téléostéens du Golfe de Gascogne en 65-66 (oeufs et larves). Rev. Trav. Ins. Pêches Marit. Tome XXXIII, Fasc. 2 : 189-191.
- AZEVEDO C., 1974 - Evolution des enveloppes ovocytaires au cours de l'ovogénèse, chez un téléostéen vivipare, Xiphophorus helleri. J. microscopic 21 : 43-54.
- BARR W.A., 1963 - The endocrine controle of the sexual cycle in the plaice Pleuronectes platessa L. I. cyclical changes in the normal ovary. Gen. Com. endocrinology 3 : 197-204.
- BAUCHOT R. et BAUCHOT M.L., 1978 - Coefficient de condition et indice pondéral chez les Téléostéens. Cybium 3è série, 4, 3-16.
- BEALL E., 1979 - Analyse scalimétrique d'une population de truites en mer, Salmo trutta L. des Iles Kerguelen. TAAF. Structure d'âge, croissance, reproduction. Thèse doct. 3è cycle. Univ. Toulouse. 183 p.
- BERTALANFFY L. Von, 1938 - A quantitative theory of organic growth. Hum. Biol. 10 (2) : 181-213.
- BEVERTON R.J.H. et HOLT S.J., 1956 - A review of methods for estimating mortality rates in exploited fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling. Cons. Int. Explor. Mer, Rapp. et P.V., 140 : 67-83.

- poisson. Rev. Trav. Off. Pêches Marit. Tome II. Fasc. I : 73-93.
- CLARCK, 1976 - Les modèles d'évaluation des stocks halieutiques : les modèles structuraux - F.A.O. circulaire des Pêches n° 701 : 19-34.
- CLOERN J.E. et NICHOLS F.H., 1978 - A Von Bertalanffy growth model with a seasonally varying coefficient. J. Fish. Res. Bd. Can. Vol. 35 : 1479-1482.
- CUSHING D.H., 1968 - Fisheries biology. A study in population dynamics. The Univ. of Wisconsin Press 200 p.
- DANNEVIG E.H., 1956 - Chemical composition of the zones in cod otoliths. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer 21 : 156-159.
- DAY, 1888 - On the bib and Poor cod. Ann. and Magaz. of Nat. Hist. : 1-6.
- DENIEL C., 1981 - Les poissons plats (téléostéens, pleuronectiformes) en baie de Douarnenez : reproduction, croissance et migration des bothidae, scophthalmidae, pleuronectidae et soleidae. Thèse doct. d'état. U.B.O. Brest : 476 p.
- DENIEL C. et TASSEL M., 1985 - Reproduction de la limande Limanda limanda L. (1758). (Téléostéen, pleuronectidae) en Manche orientale et baie de Douarnenez. Cons. Int. Explor. Mer C. M. 1985/G : 44 : 8 p.
- DESMARCHELIER M., 1985 - Croissance et reproduction du Tacaud (Trisopterus luscus L.) en Manche Est et Sud Mer du Nord. Cons. Int. Explor. Mer. C. M. 1985/G : 29 : 7 p.
- DESMARCHELIER M., 1985 - La pêche du Tacaud (Trisopterus lucus L.) en Manche et dans le sud de la Mer du Nord. Aperçus statistiques et économiques. Cons. Int. Explor. Mer. C.M. 1985/G : 43 : 10 p.
- EHRENBAUM E., 1909 - Eir und larven von fischen in Nordishes plankton. 1 : 413 p.

- GOKHALE S.V., 1957 - Seasonal histological changes in the gonads of the whiting (Gadus merlangius L.) and the norway pout (G. esmarkii Nilsson). Indian journal fisheries, Vol. IV : 92, 111.
- GULLAND J.A., 1969 - Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques - 1ère partie : Analyse des populations. Manuels F.A.O. des sciences halieutiques, Rome n° 4, FRS/M4 : 160 p.
- HARDING J.P., 1949 - The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distribution. J. Mar. Biol. Ass. U.K. XXVIII : 141-153.
- HICKLING (C.F.), 1935 - Seasonal changes in the ovary of the immature hake Merluccius merluccius. J. mar. biol. Ass. U.K., 20, 2 : 443-461.
- HILE R., 1970 - Body-scale relation and calculation of growth in fishes. Trans. Amer. Fish. Soc. 99 (3) : 468-474.
- HTUNHAN M., 1978 - The reproductive biology of the dab (Limanda limanda L.) in the north sea. Seasonal changes in the testis. J. Fish Biol., 13 : 361-367.
- IRIE T., 1960 - The growth of the fish otolith. J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hiroshima Univ., 3 (1) : 303-321.
- KIPLING C., 1962 - The use of the scales of the trout (Salmo trutta L.) for the back - calculation of growth . J. Cons. Explor. mer., 27(3) : 304-315.
- LAGARDE de J., 1983 - Initiation à l'analyse des données. Coll. DUNOD, Ed. Bordas, 157 p.
- LAHAYE J., 1972 - Cycles sexuels de quelques poissons plats des côtes bretonnes. Res. Trav. Inst. Pêches Marit. 36, (2) : 191-207.

LOWESTEIN, 1957 - In DENIEL, 1981.

MANOOCH C.S. III ET HUNTSMAN G.R., 1977 - Age, growth and mortality of the red porgy, Pagrus pagrus. Trans. amer. Fish. Soc. U.S.A., 106, n° 1 : 26-33.

MARTOJA R. ET MARTOJA M., 1967 - Initiation aux techniques de l'histologie animale. Ed. Masson et Cie Paris VI : 345 p.

MICHELE M. et LAFaurIE M., 1974 - Etude histologique de la gonade au cours de la différenciation sexuelle chez la Saupe. Boops salpa (L.). Poisson téléostéen, sparidé. Bull. Soc. Zool. France, 99, N° 3 : 401-415.

MONASTYRSKY, 1930 - In HILE, 1970.

NAGABHUSHANAH A.K., 1965 - On the biology of the commoner gadoids in Manx waters. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 45 : 615-657.

NOBILE A.G., RICCIARDI L.M. et SACERDOTE C., 1982 - On Gompertz growth model and related difference equations. Biol. Cybern., 42 : 221-229.

OSHIROT T. et HIBIYA T., 1981 - Relation ship of yolk globules fusion to oocyte water absorption in the plaice Limanda yokohamae during meiotic maturation. Bull. Japan Soc. Sci. Fisheries, 47 (9) : 1123-1130.

OTTERBECH, 1954 - In BLACKER, 1974.

POLL M., 1947 - Faune de Belgique. Poissons marins. Mus. Roy. d'hist. Nat. Belgique Bruxelles : 451 p.

REAY P.J., 1972 - The seasonal pattern of otolith growth and its application to back calculation studies in Ammodytes tobianus L. J. Cons. Int. Explor. Mer. 34, n° 3 : 485-504.

- TASSEL M., DESMARCHELIER M. et COPPIN I., 1985 - Répartition et abondance d'une espèce de Limande (Limanda limanda L.) et de trois espèces de Tacauds (Trisopterus luscus L., Trisopterus minutus et Trisopterus esmarkii N.) en Mer du Nord. Comm. C.I.E.M. C M 1985/G, 30 : 5 p.
- THIAM M., 1980 - Biologie, écologie et dynamique des cynoglosses du plateau continental sénégalais : Reproduction, biométrie et croissance des Cynoglossus canariensis. Docum. Scient. 78 : 56 p.
- TROUVERY M., 1978 - Contribution à l'étude de la biologie des chinchards et plus particulièrement Trachurus trachurus L. dans le Golfe de Gascogne et sur le plateau celtique. Thèse doct. 3è cycle. Univ. Paris VI : 52 p.
- WALFORD L.A., 1946 - A new graphic method of describing the growth of animals. Biol. Bull. Woods Hole, 90 (2) : 141-147.
- WHEELER A., 1969 - The fishes of the British Isles and North-West Europe. Mac Millan London, Melbourne et Toronto : 613 p.
- WILLIAMSON H.C., 1906 - On the specific characters of Gadus luscus, Gadus minutus and Gadus esmarkii. 24è Annual report of the fishery board for Scotland being for the year 1905. Pt III : Scientific investigations, Vol. 24 : 116-158.

LISTE DES FIGURES

<u>Fig. 1</u> : Distribution des longueurs dans un échantillon de population de tacauds (I.Y.F.S.)	23
<u>Fig. 2</u> : Détermination graphique de la taille des individus à la première maturité sexuelle	24
<u>Fig. 3</u> : Distribution des longueurs dans un échantillon de population de tacauds (Prélèvements d'avril 1985)	26
<u>Fig. 4</u> : Evolution mensuelle des stades sexuels chez les femelles de <u>Trisopterus luscus</u> (sans distinction d'âge)	42
<u>Fig. 5</u> : Evolution mensuelle par groupe d'âge des stades sexuels chez les femelles de <u>T. luscus</u>	44
<u>Fig. 6</u> : Evolution mensuelle du RGS moyen par groupe d'âge	46
<u>Fig. 7</u> : Relation entre la taille des femelles mûres et leur RGS chez le tacaud (Prélèvement du 14.3.84)	47
<u>Fig. 8a</u> : Evolution mensuelle du RGS moyen de femelles de 2 provenances, montrant l'hétérogénéité de l'échantillonnage	51
<u>Fig. 8b</u> : Evolution mensuelle du RGS moyen de femelles d'une même provenance	51
<u>Fig. 9</u> : Comparaison des stades de maturité sexuelle chez les femelles provenant de Calais et Boulogne	52
<u>Fig. 10</u> : Evolution mensuelle des indices pour les femelles de <u>T. luscus</u> . Courbe moyenne des températures de l'eau de mer	56
<u>Fig. 11</u> : Evolution mensuelle des stades sexuels des mâles matures de <u>T. luscus</u>	64

<u>Fig. 23</u> : Longueurs théoriques moyennes pour les mâles de <u>T. luscus</u> calculées à partir des 3 méthodes	104
<u>Fig. 24</u> : Longueurs théoriques moyennes des femelles de <u>T. luscus</u> calculées à partir des 3 méthodes	105
<u>Fig. 25</u> : Causes théoriques de la variabilité des tailles dans une cohorte dont la croissance des individus répondrait à l'équation de Von Bertalanffy	108
<u>Fig. 26</u> : Section la plus large de l'otolithe, utilisée pour nos mesures	110
<u>Fig. 27</u> : Relation entre la longueur totale du poisson et le rayon de l'otolithe chez les femelles de <u>T. luscus</u>	114
<u>Fig. 28</u> : Ajustement à la courbe de croissance expérimentale des nuages de points correspondant aux longueurs rétrocalculées pour les mâles	120
<u>Fig. 29</u> : Ajustement à la courbe de croissance expérimentale des nuages de points correspondant aux longueurs rétrocalculées pour les femelles	121
<u>Fig. 30</u> : Courbe de croissance individuelle moyenne des mâles de <u>T. luscus</u>	124
<u>Fig. 31</u> : Courbe de croissance individuelle moyenne des femelles de <u>T. luscus</u>	125
<u>Fig. 32</u> : Répartition en taille des échantillons prélevés dans la frange côtière	134
<u>Fig. 33</u> : Analyse factorielle des correspondances pour la strate des "jeunes individus"	139

LISTE DES TABLEAUX

<u>Tableau 1</u> : Relation entre l'évolution macroscopique des ovaires et l'évolution microscopique des ovocytes	36
<u>Tableau 2</u> : Evolution mensuelle du Rapport Gonado-Somatique moyen des femelles de <u>Trisopterus luscus</u> en Manche Est et Sud Mer du Nord	48
<u>Tableau 3</u> : Evolution mensuelle du Rapport Hépat-Somatique moyen des femelles de <u>T. luscus</u>	58
<u>Tableau 4</u> : Evolution mensuelle de l'indice pondéral k chez les femelles de <u>T. luscus</u>	59
<u>Tableau 5</u> : Evolution mensuelle du Rapport Gonado-Somatique moyen des mâles de <u>T. luscus</u> en Manche Est et Sud Mer	67
<u>Tableau 6</u> : Evolution mensuelle du Rapport Hépat-Somatique des mâles de <u>T. luscus</u>	68
<u>Tableau 7</u> : Evolution mensuelle de l'indice pondéral k chez les mâles de <u>T. luscus</u>	69
<u>Tableau 8</u> : Distribution Taille-Age pour les mâles de <u>T. luscus</u>	86
<u>Tableau 9</u> : Distribution Taille-Age pour les femelles de <u>T. luscus</u>	87
<u>Tableau 10</u> : Comparaison des paramètres de Von Bertalanffy calculés à partir des trois méthodes	102
<u>Tableau 11</u> : Croissance en longueur de <u>T. luscus</u> : longueurs théoriques estimées (cm) par trois ajustements du modèle Von Bertalanffy	102

LISTE DES CARTES

<u>Carte 1</u> : Abondance totale moyenne de <u>Trisopterus luscus</u> en février 1984	7
<u>Carte 2</u> : Abondance totale moyenne de <u>Trisopterus luscus</u> en février 1985	7
<u>Carte 3</u> : Bathymétrie simplifiée de la Mer du Nord	8
<u>Carte 4</u> : Abondance totale moyenne de <u>T. minutus</u> en février 1984	11
<u>Carte 5</u> : Abondance totale moyenne de <u>T. minutus</u> en février 1985	11
<u>Carte 6</u> : Abondance totale moyenne de <u>T. esmarkii</u> en février 1984	12
<u>Carte 7</u> : Abondance totale moyenne de <u>T. esmarkii</u> en février 1985	12
<u>Carte 8</u> : Températures moyennes au fond en février 1985 ...	14
<u>Carte 9</u> : Hauts fonds du détroit du Pas-de-Calais (lieux de fortes concentrations de tacauds)	20

ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES
(PROGRAMME IMPLANTE AU C.I.T.I. ; U.S.T.LILLE I)

AIDES A L'INTERPRETATION

Les tableaux donnent les résultats numériques complémentaires à l'analyse factorielle effectuée sur APPLE II (cf.chap. IV).

Les tableaux 17 à 20 sont relatifs à la première analyse (cf.fig.33), tandis que les tableaux 21 à 24 concernent la deuxième (fig.35).

Les tableaux 17 et 21 indiquent l'inertie extraite par les différents axes du nuage de points. Les résultats confirment que les deux premiers axes suffisent à l'interprétation : dans la première analyse, ils extraient 94,6 %, dans la deuxième, 79,7 %.

Les tableaux 19, 20, 23 et 24 indiquent les contributions des objets et des variables (ou individus) à ce premier plan. La première colonne pour chaque axe indique les coordonnées des points représentatifs des individus. La deuxième colonne donne la contribution relative (COR), c'est à dire, le carré des coefficients de corrélation (cosinus de la distance angulaire entre les axes et les vecteurs-individus, multipliés par 1000). La troisième colonne représente les contributions (CTR). Ce sont les proportions (en $\frac{\circ}{\circ\circ}$) selon lesquelles la variance d'un même individu se partage entre les différents axes.

Les figures 33b et 35b représentent graphiquement les analyses factorielles après transformation barycentrique, à la différence des figures 33 et 35.

1. Interprétation de la première AFC (fig. 33)

1.1. Analyse des classes de tailles

AXE 1 : Les classes 1 et 2 contribuent très fortement à l'axe 1, tandis que les classes 3, 5 et 6 sont accompagnantes. Ces deux premières classes, qui contribuent pour 81 % à l'inertie de cet axe, sont opposées aux autres dans le plan.

AXE 2 : Les classes 4 et 6 contribuent pour 87 % à cet axe; mais sont opposées. Les classes 3 et 7 sont accompagnantes, tandis que les classes 8 et 9, représentées chacune par un seul individu dans notre analyse, sont fortuites.

1.2. Analyse des prélèvements

AXE 1 : Le prélèvement de juillet (7) contribue pour 85,6 % à l'axe. Il est opposé à tous les autres prélèvements. Rappelons qu'il correspond à l'entrée du groupe 0 dans la strate.

AXE 2 : Les prélèvements 9, 10 et 11 contribuent pour 61 % à l'axe 2 et sont opposés aux prélèvements 4a (CTR = 13,8 %) et 3, 4b et 5 qui l'accompagnent.

2. Interprétation de la deuxième AFC (fig. 35)

2.1. Analyse des classes de tailles

AXE 1 : La classe 3 a une forte contribution (33,5 %). Elle est, avec la classe 2, opposée aux classes 5, 6, et 7.

AXE 2 : La classe 2 contribue pour 50,5 % à l'axe 2. Elle est principalement opposée à la classe 4. Les autres classes sont accompagnantes.

2.2. Analyse des prélèvements

Les prélèvements sont ici plus nombreux que dans la première analyse ; leurs contributions aux axes restent faibles, dépassant rarement le seuil des 10 %.

AIDES A L INTERPRETATION

LES VALEURS PROPRES

VAL(1)=0.99999985

```

=====
INUM IITER I VAL PROPRE I POURCENTI CUMUL I*| 'HISTOGRAMME DES VALEURS PROPRES DE LA MATRICE
=====
I 2 I 2 I 0.81357045 I 60.762 I 60.762 I*|*****|*****|*****|*****
I 3 I 2 I 0.45322893 I 33.850 I 94.612 I*|*****|*****|*****
I 4 I 1 I 0.04608235 I 3.442 I 98.054 I*|***
I 5 I 2 I 0.01328617 I 0.992 I 99.046 I*|*
I 6 I 1 I 0.01206042 I 0.901 I 99.947 I*|*
I 7 I 2 I 0.00070730 I 0.053 I 100.000 I*|
I 8 I 2 I 0.00000074 I 0.000 I 100.000 I*|
I 9 I 2 I -.00000000 I -0.000 I 100.000 I*|
=====

```

TAB LEAU 17

TABEAU DES VALEURS PROPRES ET DES VECTEURS PROPRES

```

=====
NUMERO I VAL PROPRE 1 I VAL PROPRE 2 I
=====
VECTEURS I 0.99999985 I 0.81357045 I
=====
OBJET 1I -.15075575 I 0.43081658 I
OBJET 2I -.28203823 I 0.79213501 I
OBJET 3I -.22473331 I 0.20648295 I
OBJET 4I -.45643541 I -.09161133 I
OBJET 5I -.58925553 I -.26380759 I
OBJET 6I -.49999990 I -.25014904 I
OBJET 7I -.19784186 I -.06001871 I
OBJET 8I -.03553345 I -.00774648 I
OBJET 9I -.03553345 I -.00774648 I
=====

```

TAB.18


```

=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+
| J1 | QLT POID INR| 1#F  COR CTR| 2#F  COR CTR|
=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+
1|T1  | 999   23 115| 2578  982 186| -342  17  6|
2|T2  |1000   80 387| 2533  984 627| -320  16 18|
3|T3  |1000   51  42|  829  615  43|  638 365 45|
4|T4  | 999  208 210| -180   24  8| 1140 964 59|
5|T5  | 999  347  58| -403  733  70| -107  52  9|
6|T6  |1000  250 134| -450  283  63| -701 686 27|
7|T7  |1001   39  41| -273   54  4| -686 339 41|
8|T8  |1001    1  6| -196    6  0| 1425 297  6|
9|T9  |1001    1  6| -196    6  0| 1425 297  6|
=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+
|      |      | 792.0 1000|      |      | 1000|      |      | 1000|
=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+

```

TABLEAU 19

```

=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+
| I1 | QLT POID INR| 1#F  COR CTR| 2#F  COR CTR|
=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+
1|3   |1000  126  65| -467  319  34| -495 359 69|
2|4a  |1000  129  72| -469  293  35| -695 643 138|
3|4b  | 999  130  40| -428  449  29| -467 533 63|
4|5   |1000  126  64| -437  282  30| -576 488 93|
5|7   |1000  129 525| 2325  990 856| -230  10 15|
6|9   | 999  125  53| -191   65  6|  707 880 138|
7|10  |1000  128  97| -176   31  5|  959 908 259|
8|11  |1001  107  84| -205   40  6|  978 910 227|
=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+
|      |      | 792.0 1000|      |      | 1000|      |      | 1000|
=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+

```

TAB. 20

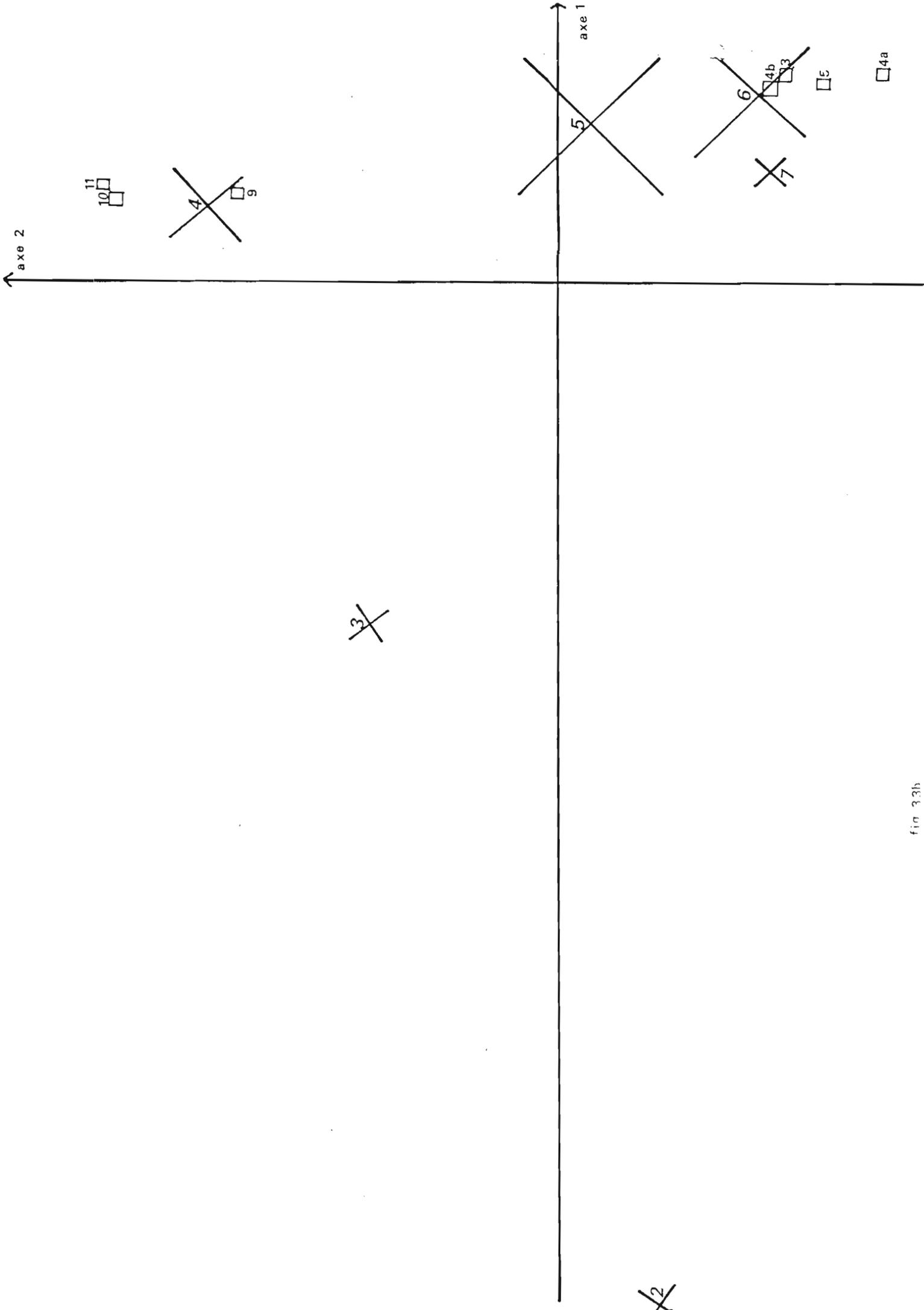


fig 3.3b

AIDES A L INTERPRETATION

LES VALEURS PROPRES

VAL(1)=0.99999990

```

=====
INUM ITER | VAL PROPRE | POURCENTI | CUMUL |*| 'HISTOGRAMME DES VALEURS PROPRES DE LA MATRICE.
=====
| 2 | 1 | 0.26038308 | 61.566 | 61.566 |*|*****|*****|*****|*****
| 3 | 1 | 0.07680310 | 18.160 | 79.726 |*|*****|***
| 4 | 6 | 0.03183358 | 7.527 | 87.252 |*|*****
| 5 | 2 | 0.02377521 | 5.621 | 92.874 |*|*****
| 6 | 2 | 0.01805165 | 4.268 | 97.142 |*|****
| 7 | 1 | 0.00666156 | 1.575 | 98.717 |*|**
| 8 | 2 | 0.00542559 | 1.283 | 100.000 |*|*
=====
    
```

TABLEAU 21

TABLEAU DES VALEURS PROPRES ET DES VECTEURS PROPRES

```

=====
NUMERO | VAL PROPRE 1 | VAL PROPRE 2 |
=====
VECTEURS| 0.99999990 | 0.26038308 |
=====
OBJET 11 | -.02768182 | 0.06615800 |
OBJET 21 | -.23893118 | 0.33013605 |
OBJET 31 | -.57668621 | 0.57884809 |
OBJET 41 | -.58917433 | -.08146158 |
OBJET 51 | -.42660557 | -.51886656 |
OBJET 61 | -.24447926 | -.38168604 |
OBJET 71 | -.12983927 | -.32387564 |
OBJET 81 | -.06189844 | -.15852395 |
    
```

TAB.22


```

=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+
      I J1 I QLT POID INRI 1#F COR CTRI 2#F COR CTRI
=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+
      1IT1 I 999 1 201 1220 132 41 -953 81 91
      2IT2 I1000 57 1811 705 370 1091 -824 506 5051
      3IT3 I1000 333 2271 512 908 3351 16 1 11
      4IT4 I1001 347 841 -70 49 71 269 705 3261
      5IT5 I1000 182 2071 -620 801 2691 -146 45 511
      6IT6 I1000 60 1351 -796 664 1461 -324 110 821
      7IT7 I1002 17 1081-1272 597 1051 -122 6 31
      8IT8 I1000 4 371-1306 419 251 -658 107 221
=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+
      I I 2610.0 1000I 1000I 1000I
=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+

```

TABLEAU 23

```

=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+
      I I1 I QLT POID INRI 1#F COR CTRI 2#F COR CTRI
=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+
      113f4 I 999 48 801 -763 829 1081 -218 68 301
      214f4 I1000 28 301 -501 546 271 202 89 151
      315f4 I 999 56 761 -708 864 1071 -232 94 391
      416f4 I 998 40 951 -846 709 1101 -319 101 531
      519f4 I1000 39 181 -103 53 21 -333 592 571
      6110f4 I1000 43 191 360 682 211 137 98 101
      7111f4 I1000 36 81 93 92 11 264 741 321
      8112f4 I1001 42 231 -330 479 181 166 121 151
      912f5 I1001 29 911 -933 655 961 61 3 11
      1013f5 I1000 31 291 -484 585 281 -61 10 21
      1114f5 I1001 37 501 -648 730 601 92 15 41
      1215f5 I1000 31 321 -540 687 351 109 28 51
      1317f5 I1000 44 211 285 398 141 -310 474 561
      1413m4 I1000 29 141 182 162 41 98 47 41
      1514m4 I 999 48 281 373 566 261 191 149 231
      1615m4 I1000 20 41 213 521 41 88 89 21
      1716m4 I 999 36 191 189 162 51 402 734 771
      1819m4 I1000 38 211 417 732 251 -182 141 171
      19110m4 I1000 36 1141 872 562 1041 -720 384 2411
      20111m4 I1000 43 421 591 838 571 -166 67 151
      21112m4 I1001 35 201 469 897 291 123 62 71
      2212m5 I1000 48 371 394 474 291 316 306 631
      2313m5 I1000 48 221 426 938 331 37 7 11
      2414m5 I1000 40 241 61 14 11 475 866 1171
      2515m5 I1000 45 151 176 217 51 284 569 471
      2617m5 I1000 32 671 651 483 521 -399 182 671
=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+
      I I 2610.0 1000I 1000I 1000I
=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+=====+

```

TAB. 24

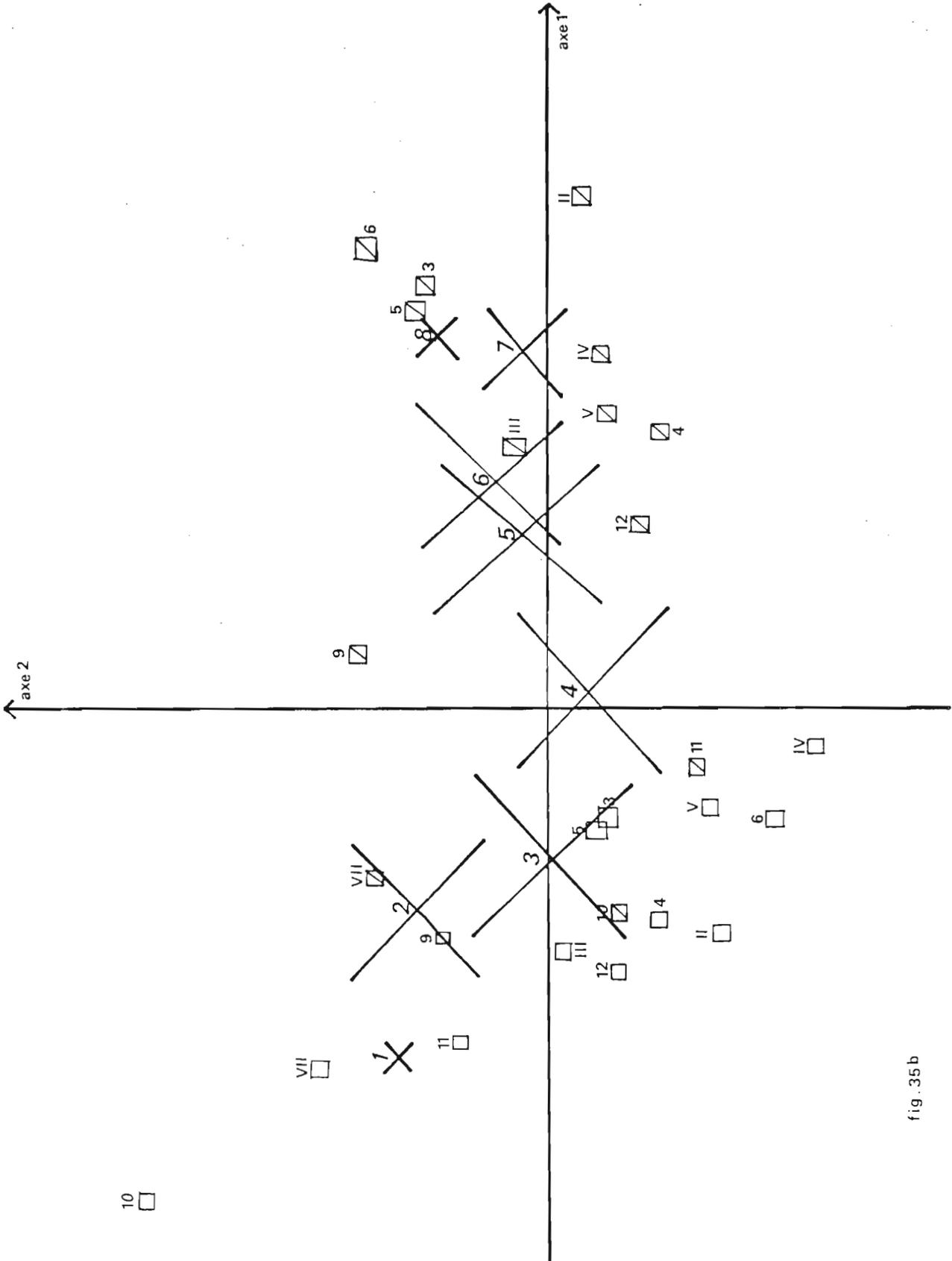


fig . 35 b

DOCTORAT DE 3^e CYCLE

VU la loi n° 68-972 du 12 novembre 1968 et notamment son article 20
VU la loi n° 84-52 du 26 janvier 1984 et notamment son article 17
VU le décret n° 64-857 du 19 août 1964
VU le décret n° 84-573 du 5 juillet 1984
VU l'arrêté du 16 avril 1974 fixant les dispositions transitoires pour la délivrance du Doctorat de 3^eème cycle
VU l'arrêté du 5 juillet 1984 sur les études doctorales et notamment ses articles 19 et 20

LE PRESIDENT DE L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

DECIDE

1) M^{lle} DESMARCHELIER Manuela
titulaire du D.E.A. Spécialité Biologie et Physiologie Animales
obtenu le 30 juin 1982

est autorisé à soutenir une thèse de 3^e Cycle en BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALES
sur le sujet suivant :

" CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA BIOLOGIE DES POPULATIONS DE TACAUDS (*Trisopterus luscus*.Linné, 1758), EN MANCHE ORIENTALE ET DANS LE SUD DE LA MER DU NORD "

2) Le jury de soutenance de cette thèse est composé comme suit :

Président Monsieur PORCHET, Professeur
Rapporteur Monsieur FRONTIER, Professeur
Membres Monsieur RICHARD, Professeur
Monsieur DENIEL, Maître-Assistant, Université de Bretagne-Occidentale
Monsieur LAUREC, Directeur de Recherches de l'IFREMER NANTES

3) La soutenance de cette thèse aura lieu le mercredi 29 janvier 1986 à 10 heures, Bâtiment P3
Amphi. Maxwell
Villeneuve d'Ascq, le 9 janvier 1986

AMPLIATION TRANSMISE A
Monsieur LAUREC

Pour le Secrétaire Général,
Par délégation
Le Chef de la 3^e Division,

J.C. CALIBRE

Pour le Président,
Le Vice Président chargé
des Questions Enseignement,

P. LOUIS.

RESUME

L'étude est axée principalement sur la reproduction, la croissance du Tacaud (*Trisopterus luscus* L.), ainsi que sur la répartition des individus à l'intérieur de la zone étudiée.

Le Tacaud, poisson, gadidé, est une espèce côtière pêchée artisanalement comme espèce accessoire. Les jeunes vivent à la côte ; les adultes sont sur des fonds chalutables, à l'exception des plus âgés qui migrent sur des fonds rocheux.

Notre étude a été réalisée à partir de chalutages expérimentaux et de l'analyse statistique des captures débarquées au port de Boulogne/mer.

Le rythme de la reproduction a été déterminé, ainsi que l'âge et la taille à la première maturité sexuelle. On observe un décalage géographique de la reproduction : Les populations vivant au nord mûrissent plus tard que celles plus au sud et le taux d'atrésie ovocytaire y est plus important.

L'étude de la croissance a été abordée à l'aide de plusieurs méthodes appliquées au modèle de Von Bertalanffy. Nous avons étudié, d'une part la "croissance des moyennes" des individus, et d'autre part la croissance individuelle moyenne, par la méthode du rétrocalcul.

Les taux de mortalité naturelle et par pêche ont été estimés.

La thèse s'achève sur un chapitre concernant les statistiques de débarquement et des considérations économiques sur l'exploitation de l'espèce.

MOTS CLES : *Trisopterus luscus* ; Croissance ; Reproduction ;
Biométrie ; Manche orientale ; Sud Mer du Nord ;
Pêche.