



**THESE**

Pour obtenir le grade de Docteur de l'Université du Littoral - Côte d'Opale

Par

**Mohamed KACHER**

**LE MERLU DU GOLFE DE GASCOGNE ET DE LA MER CELTIQUE :**

Croissance, Répartition spatiale et bathymétrie, Ecologie alimentaire  
et Assemblages

Soutenue le : 7 octobre 2004

Devant le jury composé de :

M. J.M. BRYLINSKI  
M. J. BOUCHER (Rapporteur)  
M. L. QUINIOU (Rapporteur)  
M. R. AMARA  
Mme H. De PONTUAL.  
M. J.P. BOUDE

## Résumé :

Les alertes quant à la surexploitation du stock de merlu européen sont nombreuses et récurrentes. Seulement l'estimation du niveau réel de l'état du stock a toujours posé des problèmes du fait de certaines lacunes dans la connaissance de la biologie et de l'écologie de cette espèce.

Dans les eaux du golfe de Gascogne et de la mer Celtique, le merlu européen fait partie de la même population génétique et possède les mêmes caractéristiques meristiques. Sa moyenne vertébrale est de 50,68 durant sa première année de vie et évolue pour se stabiliser à 51,11 chez l'adulte. La croissance du merlu durant sa première année de vie est très rapide mais présente une variabilité interannuelle significative (0,71 mm .J<sup>-1</sup> en 2001 et 0,74 mm .J<sup>-1</sup> en 2002). Sa période de ponte maximale se déroule au mois d'avril et sa longueur au premier janvier suivant sa naissance est de 17,3 cm (la première marque hivernale est positionnée à 0,143 cm du nucléus de la sagittae). Au terme de sa première année de vie le merlu atteint une longueur de 24 cm. Sa longévité est assez longue (23 ans environ) et ses paramètres de croissance ( $L_{\infty} = 138,24$  cm ;  $K = 0,132$ ) permettent d'estimer son coefficient de mortalité naturelle à  $M = 0,21$ . Il n'a pas été établi de croissance différentielle entre sexe chez le merlu dans ces eaux. Le rapport poids total / poids éviscéré a été estimé à  $F_c = 1,086$ .

Mâles ou femelles, les merlus ont une même répartition spatiale et bathymétrique. En général, ils sont très profonds à leurs stades juvéniles (< 17 cm) et ils se dirigent vers les eaux côtières pour les atteindre à 33 cm de longueur environ. Au-delà de cette taille, les merlus se concentrent au niveau des zones de nourricerie pour s'y alimenter avant de rejoindre les eaux plus profondes pour y pondre. Les zones de nourricerie du merlu sont très nombreuses et sont localisées en mer Celtique et dans le golfe de Gascogne aussi bien dans sa partie sud que dans sa partie nord. Les perturbations importantes dans l'hydrodynamisme du golfe de Gascogne (upwelling) semble influencer les niveaux de colonisation des zones de nourricerie notamment celles situées dans la partie sud du golfe.

Le régime alimentaire du merlu évolue avec l'âge. Juvénile, il se nourrit principalement de crustacés (*Euphausia krohni*) et devient ichtyophage exclusif dès 23 cm de longueur.

Le cannibalisme est une réalité chez le merlu et les merlus-proies sont les juvéniles du groupe d'âge G-0. Il s'intensifie avec l'âge notamment dans la partie nord du golfe de Gascogne et en mer Celtique ; Il est très faible dans le sud du golfe de Gascogne.

La taille des proies évolue avec la taille du merlu et les poissons proies sont en général des espèces qui vont se nourrir ou se reproduire sur le fond. Ce comportement alimentaire fait que le merlu est un prédateur peu actif et qui attaque ses proies lorsqu'elles viennent sur le fond.

Ces résultats, bien qu'ils ne soient que ponctuels, ont été obtenus après avoir déterminé le schéma d'évolution de la longueur du merlu durant sa première année de vie (dénombrement des accroissements journaliers) et des paramètres de sa période de ponte (rétro-calcul). La taille au premier hiver et la position de la première marque hivernale ont été déterminées en relativisant nos observations à l'estimation de la longueur du merlu au premier janvier suivant sa naissance : celle-ci étant obtenue en utilisant le taux de croissance et les paramètres de la période de ponte.

Bien que l'ensemble des résultats obtenus, en ce qui concerne la répartition spatiale et les données sur la période de ponte, soient généralement conformes à ceux décrits dans la littérature, il est nécessaire de confirmer ceux concernant la croissance et le régime alimentaire. Pour cela, une étude à plus long terme semble indispensable pour parvenir à bien maîtriser l'ensemble des paramètres de biologie et d'écologie du merlu permettant ainsi une meilleure gestion de son stock.

à ma mère

mes freres et soeurs

à ma terre natale

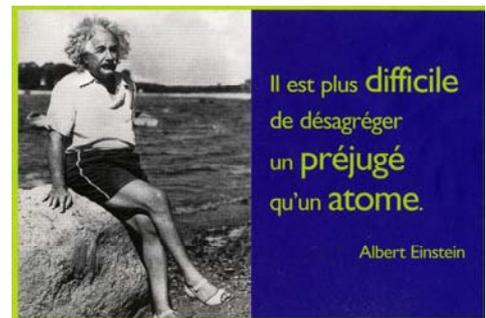


à ma terre d'adoption: la Bretagne



au Rotary International, tant que des A. Mouri et des J.P. Anger y activent

Aux sciences halieutiques lorsqu'elles passeront outre ce prinipe



à mes amis du Westport Inn anciennement Gladagh :  
Dan, Arnau, Remi, Erwan, Plogof, Pascal, Yan, Emine,....etc.

## Remerciements

D'abord Jean BONCOEUR (UBO) vis-à-vis duquel je garde un très grand respect pour ce qu'il est. Jean Pierre BOUDE (ENSAR) qui au-delà de sa qualité de membre du jury a toujours fait montre de confiance et d'amitié à mon égard.

Annie GUILBERTEAU, Michel et Marie Anne ROUGET, Annaïck MARTIN, Jacques DOUDET et Nancy ainsi que toutes leurs familles qui m'ont adopté et que je ne remercierai jamais assez pour ce qu'ils ont été pour moi.

M. LE QUELLEC (René), qui m'a reçu à Lorient et qui m'a ouvert l'esprit sur bon nombre d'aspects liés à la pêche tels que vécus par les professionnels.

**BELLAIL Robert, MAHE Jean-Claude**, NEDELEC Daniel, SALAÛN Michèle, DIMEET Joël, GUYOMAR Nicole, KERGOAT Bernard, BAVOUZET Gérard, et tous les autres d'Ifremer de Lorient qui n'ont cessé de répondre à mes sollicitations et sans lesquels ce travail n'aurait jamais abouti .

Louis QUINIOU et Samy SOUISSI pour leur amitié et leur disponibilité

Pour leur aide et leur amitié, l'ensemble de l'équipage de la Thalassa (tous corps confondus) dont Patrick, Yvon, Yanick, Phillipe,...etc.

A François GARREN et à Jean Louis Dufour d'Ifremer de Boulogne sur mer qui m'ont accueilli dans leur labo d'otolithométrie.

A l'Ensemble des membres du jury qui ont accepté de regarder de près ce travail en sacrifiant de leurs temps et notamment les deux rapporteurs (M. Boucher et M. Quiniou) qui ont pris de leurs vacances pour cela.

A Jean Michel BRYLINSKI mon directeur de thèse et Rachid AMARA mon directeur scientifique qui ont accepté d'encadrer ce travail en me laissant une totale liberté et autonomie.

Enfin, à tous ceux qui de près ou de loin ont contribué à la réalisation de ce travail et qui j'en suis sûr se reconnaîtront (Thomas, Kelig, Elvire, Philippe Koubi, Camille, etc...).

**Quant à vous deux : Céline LETERME et Vincent CORNILLE, quoi vous dire que vous ne sachiez pas sur les sentiments que j'ai à votre égard....**

## Sommaire

Introduction générale.....	1
Chapitre I. Présentation de l'espèce et Matériel et méthodes	
A. Présentation de l'espèce et caractéristiques de la pêcherie du merlu.....	6
A.1. Présentation de l'espèce.....	6
A.2. La pêcherie du merlu dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique.....	9
B. Matériel et méthodes	
B.1. Présentation de la zone d'étude.....	15
B.2. Echantillonnage et traitement des échantillons.....	20
Chapitre II. Variabilité ethnique chez le merlu	
II.1. Introduction.....	24
II.2. Matériel et méthodes.....	27
II.3. Résultats.....	29
II.4. Discussion.....	30
Chapitre III. Croissance du merlu	
III.1. Introduction croissance du merlu.....	32
III.2. Croissance du merlu durant sa première année de vie.....	34
III.2.1. Matériel et méthodes.....	34
III.2.2. Résultats.....	37
a) Description des otolithes.....	37
b) Le taux de croissance journalier du Merlu-0.....	42
c) La taille du Merlu-0 au terme d'une année de vie.....	43
III.2.3. Discussion.....	46

III.3. Estimation de la période de ponte.....	51
III.3.1. Matériel et méthodes.....	51
III.3.2. Résultats.....	52
III.3.2.1. Période de ponte.....	53
III.3.2.2. Estimation de la longueur du merlu au premier hiver suivant sa naissance.....	55
III.3.3. Discussion.....	56
III.4. Les paramètres de croissance et estimation des clés tailles / âges.....	58
III.4.1. Matériel, méthodes et hypothèses.....	58
III.4.2. Résultats.....	63
a) Lecture des coupes d'otolithes	
b) La fonction de rétro – calcul chez le merlu	
c) Détermination de la première marque hivernale	
d) Détermination des marques hivernales les plus éloignées	
e) Le rétro – calcul des longueurs aux marques hivernales	
f) Estimation des paramètres de croissance ( $L^\infty$ , K et $t_0$ )	
g) Estimation des longueurs aux groupes d'âge et des taux de croissance absolus (TCA)	
h) Estimation de la valeur de l'âge maximum	
i) Estimation du coefficient instantané de mortalité naturelle M	
III.4.3. Discussion.....	69
III.5. Croissance en poids du merlu et indice de condition.....	73
III.5.1. Matériel et méthodes.....	73
III.5.2. Résultats.....	75
a) Relations taille - poids	
b) Modélisation de la croissance en poids	
c) Le facteur de conversion et indices de condition	
III.5.3. Discussion.....	81

## Chapitre IV. Répartition spatiale et bathymétrie du merlu

IV.1. Introduction.....	83
IV.2. Matériel et méthodes.....	85
IV.3. Résultats.....	88
IV.3.1. Hydrologie.....	89
IV.3.2. Répartition spatiale .....	93
IV.3.3. Répartition bathymétrique .....	96
IV-3.4. Les zones de nurserie .....	101
IV.3.5. La composition des captures par sexe et par groupes d'âge.....	102
IV.3.6. Le sex ratio.....	107
IV.4. Discussion.....	112

## Chapitre V. Ecologie alimentaire et assemblages

V.1. Introduction .....	117
V.2. Matériel et méthodes.....	118
V.2.1. Echantillonnage.....	118
V.2.2. Analyses en laboratoire.....	119
V.2.3. Traitement des données.....	121
V.3. Résultats.....	124
V.3.1. Nature des proies.....	126
V.3.2. Evolution du régime alimentaire en fonction de la taille du merlu.....	128
V.3.3. Influence du secteur géographique et de l'âge du merlu sur son alimentation ...	130

V.3.4. Importance de chaque type de proie .....	132
a) Nature des proies	
b) Sélectivité des poissons proies	
c) Relation entre la taille de la proie et la taille du merlu	
d) Le cannibalisme	
e) Position dans le réseau trophique	
V.3.5. Assemblages du merlu.....	148
V.3.5.1. Matériel et méthodes.....	148
V.3.5.2. Résultats.....	149
V.4. Discussion.....	153
2 Discussion générale et perspectives .....	163

## Références

Annexe: Distribution and growth of 0-group European hake in the Bay of Biscay and Celtic Sea: a spatial and inter-annual analyses (M. Kacher ., R. Amara)

## 1. INTRODUCTION GENERALE

Dans son livre intitulé '*Les ressources de la mer*' publié en 1997, le géographe Jean-Claude Chaussade se demandait, au vue de la situation actuelle d'intense exploitation sur ses ressources, de quelle manière la mer pouvait encore contribuer et venir au secours de l'humanité sur le plan de l'alimentation. Pour illustrer ses craintes, il rappelle qu'en dépit des incertitudes qui pèsent sur les statistiques, l'ensemble des productions halieutiques et aquacoles était de l'ordre de 5 millions de tonnes à la veille de la première guerre mondiale pour passer à 20 millions de tonnes dans les années 40. Entre 1950 et 1971, le taux de progression des captures a atteint 2,3 millions de tonnes annuellement à tel point qu'au début de la décennie 1970 la production mondiale a dépassé les 70 millions de tonnes annuelles. Selon le rapport annuel de la FAO (FAO, 2002): pour l'ensemble du monde et à l'exception de la Chine, les pêches de capture durant l'année 2000, seraient revenues, au niveau du début des années 90, avec environ 77 à 78 millions de tonnes. Il reste toutefois que cette stabilité est relative car elle masque des disparités régionales (c'est-à-dire que si les captures ont diminué par endroit, elles ont fortement augmenté dans d'autres).

A l'image de la pêche mondiale, les eaux européennes de l'Atlantique nord-est, bien qu'il y ait une politique commune des pêches encadrant, régulant et gérant le partage des ressources entre les pays membre de l'union européenne et malgré l'existence de structures scientifiques assurant le suivi de la biologie et des captures des différentes espèces, plusieurs stocks de poissons ont atteint des niveaux de surexploitation si alarmants que le Conseil de l'Europe a proposé un règlement instituant des mesures draconiennes pour la reconstitution de leurs stocks. Parmi ces stocks, celui du merlu européen figure en tête de liste.

Dans les eaux européennes de l'Atlantique nord-est (les eaux espagnoles et portugaises exclues), bien qu'il ait été soutenu l'hypothèse d'une variation ethnique entre le merlu Gascogne et le merlu Celtique (Belloc, 1929), le merlu européen est considéré comme étant une entité géographique unique dont les caractéristiques, liées à sa pêcherie, différent de celles du merlu de Méditerranée ou du merlu de la côte nord d'Espagne et des eaux portugaises (Guillou et Njock, 1978). Ainsi, le suivi et l'évaluation de son stock – dit stock nord- sont effectués indépendamment des autres unités géographiques.

Selon le rapport du groupe de travail sur le merlu 'stock nord' (CIEM, 2003), les débarquements annuels sont en forte diminution depuis 1989 (68 781 tonnes), en 2002 ils

étaient de 42 600 tonnes. Dans ce même rapport, un diagnostic alarmant sur la situation de ce stock a été établi.

Le merlu européen est l'une des espèces qui ont toujours défrayé la chronique des sociétés maritimes. Très anciennement pêchée, des droits de pêche et des taxes étaient déjà imposées, aux pêcheurs espagnols et allemands, par les souverains anglais et danois bien avant le 10<sup>ème</sup> siècle (Belloc, 1929).

Une des particularités du merlu européen est que les alertes quant à sa surexploitation sont récurrentes. L'une des plus importantes date des années 50 juste après la fin de la dernière guerre et a été décrite par Letaconoux (1951). Mais la plus grave, date de ces dernières années avec comme résultats des projets, de dispositions réglementaires drastiques (dites: "mesures d'urgence"), pris par la commission européenne en vue d'aménager la pêcherie du merlu de telle sorte à en préserver le stock.

Ce plan propose : *d'instituer des mesures de reconstitution du stock de merlu nord, afin de garantir, dans un délai de cinq à dix ans, la reconstitution du stock aux niveaux de précaution préconisés par les experts. Dans sa proposition: il précise les zones couvertes et la taille minimale requise pour le stock; établit les lignes directrices pour la fixation du niveau du total admissible des captures; propose la gestion d'un régime de limitation de l'effort de pêche pour certaines zones et prévoit des mesures liées à l'amélioration du contrôle, de l'inspection et de la surveillance des navires couverts par le système de gestion de l'effort (Bulletin UE 6-2001).* En d'autres termes *l'application de règles d'exploitation strictes, à savoir : protéger les juvéniles et les zones de nurserie; réviser les modalités de fixation des quantités à prélever et de l'accès aux différentes zones de pêche et enfin accroître les contrôles sur les navires de pêche de l'union européenne.*

Gérer le stock d'une espèce en se basant uniquement sur le suivi de la mortalité par pêche n'est pas efficace, d'autant plus que l'estimation des coefficients instantanés de mortalité dépend des paramètres de croissance de l'espèce. Dans leurs travaux sur les stocks de la mer du nord, «*La gestion des populations de poissons : mythes ou mirage ?* », Shepherd et Cushing (1990) s'étonnent des capacités que montrent les populations de poisson de fond à supporter des mortalités par pêche atteignant jusqu'à 7 fois la mortalité naturelle et suggèrent, en conséquence, l'existence de mécanismes compensatoires, propres à la population, régulant son taux de reproduction.

En ce qui concerne le merlu européen, on se rend compte que malgré les mesures de restrictions (quotas, maillages, fermeture de zone, etc...), le renforcement et le suivi régulier de son exploitation, des problèmes sur l'état du stock persistent. La raison est que les paramètres spécifiques (notamment biologiques), utilisés dans les outils de gestion de ce stock, présentent des biais. Et cela ne peut être attribué qu'à des insuffisances ou bien à des lacunes, encore notables, dans la connaissance de la biologie et de l'écologie de cette espèce à différentes étapes de sa vie.

L'importance socio-économique du merlu européen est à l'image des moyens que met le Conseil de l'Europe pour le protéger et sauvegarder son stock. Si le problème réside dans le fait que des lacunes subsistent encore dans la connaissance de sa biologie et de son écologie, il nous a semblé opportun de mener une étude en vue de contribuer à une meilleure connaissance de ces dernières.

## **Arguments de base, bilan des connaissances et présentation de l'étude**

### **Arguments de base**

Nos arguments quant à la nécessité d'une telle étude étaient de deux sortes : Les premiers étaient strictement d'ordre halieutiques. En effet, à travers la bibliographie, très prolifique sur le merlu européen et que nous avons consulté, nous nous sommes rendu compte que peu de travaux ont concerné l'écologie et la biologie des juvéniles dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique. De plus, nous avons constaté que les paramètres de biologie (notamment de croissance) retenus dans la gestion du stock de cette espèce présentaient des incohérences notables. Les seconds étaient plus de l'ordre du 'raisonnable' tout simplement. En fait, si cette espèce a été aussi souvent en « grave » danger, le fait qu'elle n'ait pas donnée de signes d'extinction, comme ce fut le cas pour la morue par exemple, posait plusieurs interrogations.

## **Bilan des connaissances**

Le bilan des connaissances sur le merlu de l'Atlantique nord-est montre qu'il subsiste encore plusieurs lacunes et/ou insuffisances:

- La structure de la population de merlu n'est pas totalement déterminée. En effet, celle-ci fait encore l'objet d'études génétiques et biochimiques accrues (Roldan *et al.*, 1998 ; Lundy *et al.*, 1999).

- Les études portant sur les premières périodes de vie du merlu sont rares. Pour Sanchez et Gil (2000), la croissance du merlu pendant sa première année de vie n'est pas connue et les zones de nurseries ainsi que les conditions environnementales qui déterminent le choix de l'habitat des juvéniles de merlu ont suscité peu d'attention. La plupart des études récentes de la distribution et de la croissance des juvéniles de merlu ont été réalisées en Méditerranée (Morales-Nin et Aldebert, 1997; Arneri et Morales-Nin, 2000; Olivar *et al.*, 2003).

Un des problèmes de base de l'évaluation des taux de croissance du merlu concerne la détermination de la taille atteinte durant sa première année de vie (Oliver *et al.*, 1989; Morales-Nin *et al.*, 1998). La fiabilité des évaluations des paramètres biologiques est critique pour n'importe quelle étude sur la dynamique des populations de poissons. Elle est particulièrement d'importance en ce qui concerne les poissons d'intérêt commercial, pour lesquels les procédures d'évaluation courante dépendent des évaluations précises d'âges. Or, quand l'évaluation des taux de croissance aux âges, à partir des macrostructures d'otolithes (anneaux) est difficile, les incréments quotidiens de croissance (Pannella, 1971) peuvent être un outil utile pour l'étude de la croissance et de la longueur à l'âge des jeunes poissons.

- La place du merlu dans le réseau trophique est encore mal connue. Il en est de même pour les interactions (prédation, compétition intra et interspécifique) entre le merlu et les espèces évoluant dans son aire de répartition.

- Biomasse de reproducteurs, recrutement et zones de nurseries ont pour base les données de taille et d'âge à la maturité. Les paramètres actuellement disponibles ne sont pas très précis.

## **Objectifs et Présentation des études**

Dans le prolongement des études réalisées sur le merlu, ce travail s'est proposé de contribuer à la connaissance de sa dynamique de population en développant et en appliquant de nouvelles approches et techniques pour aborder cette question. Dans cette étude, nous avons surtout focalisé notre recherche sur les juvéniles. Les objectifs plus spécifiques sont présentés dans chacun des cinq chapitres qui constituent cette synthèse.

**Le premier chapitre** est une présentation de l'espèce et des caractéristiques de la pêcherie, de la zone d'étude et de la méthodologie adoptée.

**Le deuxième chapitre** est une petite étude sur la variabilité des caractères meristiques du merlu dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique. Dans ce chapitre est abordée la question de la variabilité ethnique du merlu.

**Le troisième chapitre**, consacré à la croissance du merlu, permet de préciser i) la croissance des juvéniles durant leur première année de vie et ses variations spatio-temporelle ; ii) la période de ponte et la taille du merlu au terme de son premier hiver ; ces éléments étant indispensables pour déterminer les paramètres de croissance.

**Le quatrième chapitre** traite de la répartition spatiale et bathymétrique du merlu au cours de sa croissance. Une attention particulière est portée à la localisation des zones de nourricerie.

Enfin, **le dernier chapitre** décrit l'écologie alimentaire du merlu et sa place au sein du réseau trophique et ses relations avec la faune associée.

# Chapitre I

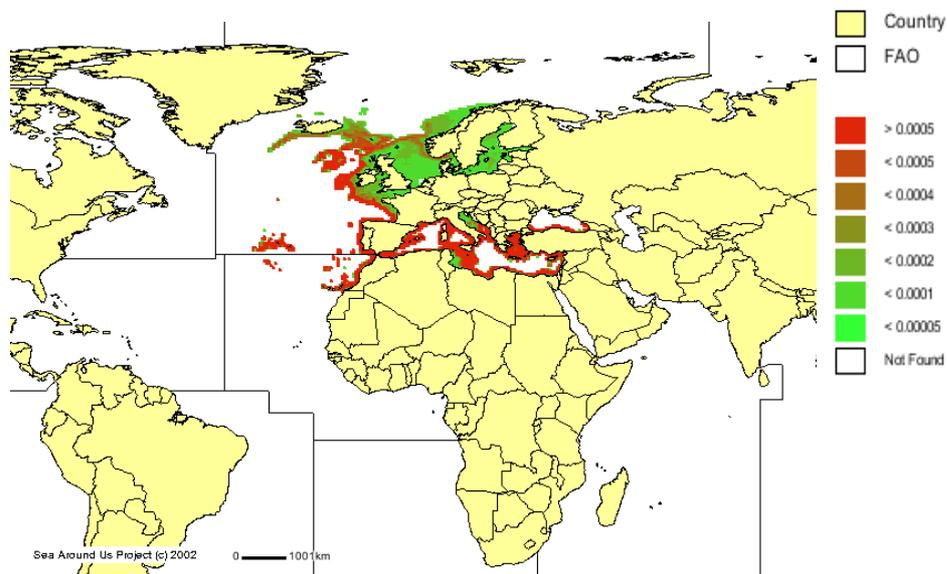
## PRESENTATION DE L'ESPECE ET MATERIEL ET METHODES

### A. Présentation de l'espèce et caractéristiques de la pêche du merlu

#### A-1. Présentation de l'espèce

Le merlu (*Merluccius sp*) appartient à la classe des Actinoptérygiens, à l'ordre des Gadiformes et à la famille des Merlucciidae. Diversement réparties dans les mers et océans, 13 espèces représentent le genre merlu. En Atlantique nord-est et en Méditerranée, le genre merlu est représenté par le merlu européen (*Merluccius merluccius, L.*). Cette espèce vit le long des côtes du continent européen et du nord de l'Afrique, depuis la Norvège jusqu'en Mauritanie, et en Méditerranée (Figure I.1). On le rencontre entre 0 et 1000 mètres de profondeur.

En Atlantique nord-est, deux stocks sont communément distingués : le stock dit "Nord européen" se répartit depuis le fond du golfe de Gascogne jusqu'en Norvège et le stock dit "Sud européen" occupe les côtes du nord de l'Espagne et du Portugal. Le merlu de Méditerranées est considéré indépendamment des deux stocks précédents.



**Figure I.1 :** Répartition géographique du merlu européen (Source:www.seaaroundus.org). L'échelle des couleurs illustre le pourcentage de merlu par rapport au total mondial).

## Variation ethnique

Très récemment, des études génétiques (Roldan *et al.*, 1998; Lundy *et al.*, 1999), ont conclu que sous la dénomination de «merlu européen», quatre espèces génétiquement différentes sont prises en considération: Il s'agit du merlu évoluant dans les eaux ibériques (eaux des côtes nord espagnoles et des côtes portugaises), du merlu évoluant dans les eaux incluant le golfe de Gascogne (au large des côtes françaises) et la mer Celtique, du merlu évoluant dans les eaux de l'ouest de la Norvège et du merlu de Méditerranée. Le statut taxonomique du merlu de Méditerranée (*M. merluccius smiridus* : Rafinesque 1810.) est depuis longtemps défini (Orsi Relini *et al.*, 2002), il reste à définir celui des trois autres populations.

## Biologie

La biologie de l'ensemble des espèces du genre merlu est liée aux caractéristiques hydrodynamiques et écologiques du milieu dans lequel elles évoluent (Jeffrey et Taggart, 2000; Olivar *et al.*, 2003; Alvarez *et al.*, 2004). Les rapports entre le merlu et son milieu sont semblables quel que soit le secteur géographique.

Dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique, les merlus se reproduisent pour la première fois au delà de 4 ans pour les mâles et au delà de 5 ans pour les femelles (Lucio *et al.*, 2000). La ponte est très étalée dans le temps. Dans le golfe de Gascogne, la période maximale de la ponte à lieu entre janvier et mai (Casarino et Motos, 1994), alors qu'en mer Celtique, plus tardive, elle se déroule entre avril et juin ((Fives *et al.*, 2001). En général, plus la zone de répartition du merlu est septentrionale, plus la ponte est tardive (Casey et Pereiro, 1995).

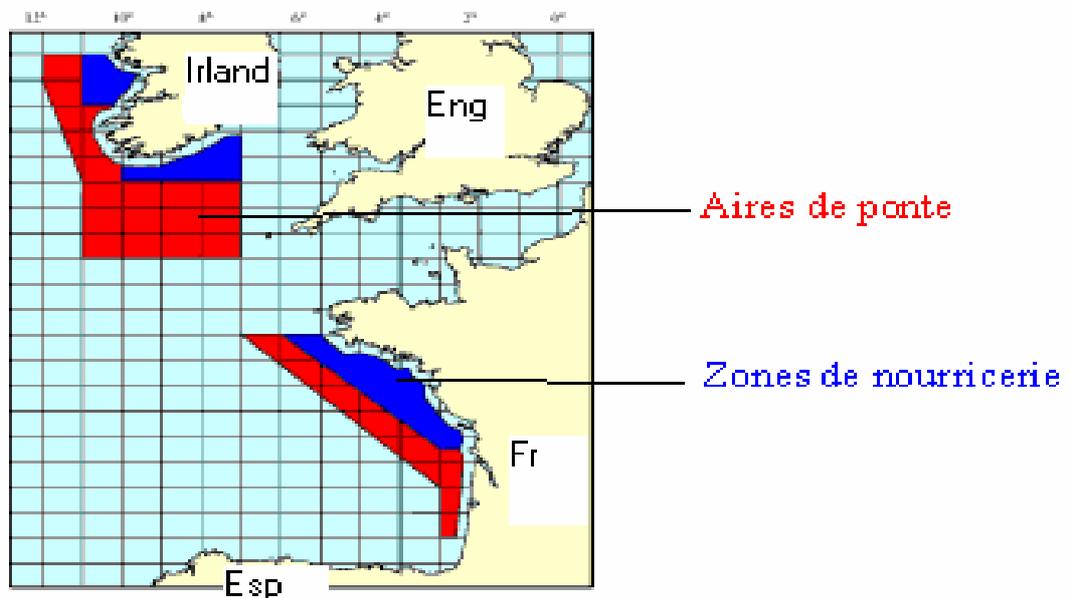
Les frayères (Figure I.2) se situent principalement le long des accores (à la rupture du plateau continental), soit à des profondeurs proches des 200 mètres en moyenne (Fives *et al.*, 2001; Alvarez *et al.*, 2001). Elles sont essentiellement localisées dans le nord du golfe de Gascogne (Alvarez *et al.*, 2004) et à l'ouest et au sud-ouest de l'Irlande (Fives *et al.*, 2001).

Les femelles portent de 110 000 à 350 000 ovules selon leur taille. Les œufs mesurent 1 millimètre de diamètre (Fishbase). A l'éclosion, la larve mesure de 2,5 à 3 millimètres (Belloc, 1929) et se concentre au niveau des frayères (Fives *et al.*, 2001; Alvarez *et al.*, 2001). Elle mène une vie pélagique, pendant un mois environ (Bjelland et Skiftesvik, 2000). Durant cette phase pélagique, la larve de merlu est passive et est transportée par les vents et courants. A partir de 8 millimètres de longueur elle nage activement vers les zones de nourricerie (Alvarez *et al.*, 2001). Après sa phase pélagique, elles se rapproche du fond et à 3 centimètres

de longueur, elle a déjà effectué sa transition à la vie demersale avant de rejoindre les zones de nurriceries (Belloc, 1929).

Les zones de nurricerie sont généralement localisées sur des fonds vaseux, situés entre 75 et 120 m. La Grande vasière, dans le golfe de Gascogne (Bez *et al.*, 1995), et la Grande Sole, au sud de l'Irlande (Fives *et al.*, 2001), sont les plus importantes nurriceries du merlu (Figure I.2).

Le cycle de reproduction détermine les principales migrations et la répartition géographique des différents groupes d'âge: Après la phase larvaire, les juvéniles restent deux ans et demi sur les vasières, vers l'âge de trois ans (31 cm), ils migrent vers les eaux plus côtières puis se dispersent sur l'ensemble du plateau continental. Les adultes rejoignent ensuite le talus pour y pondre (Guichet, 1996).

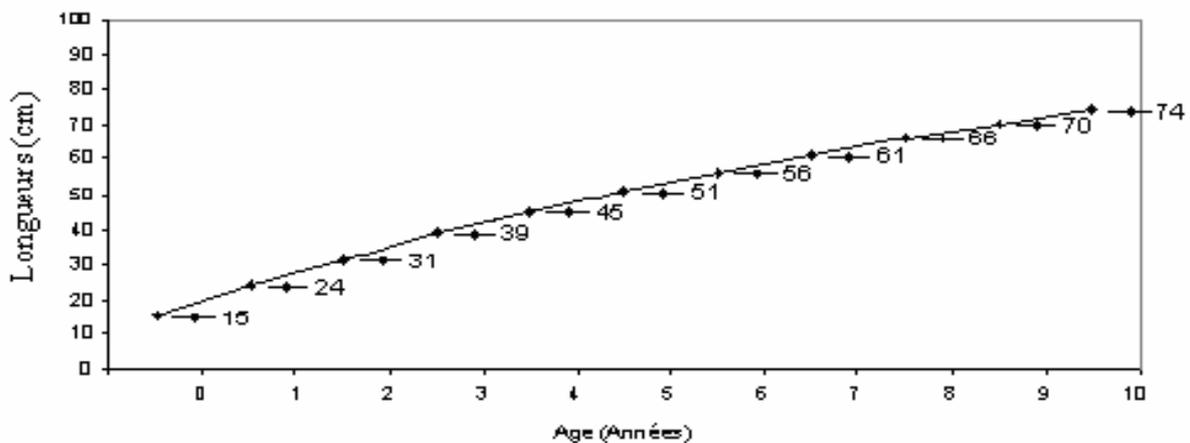


**Figure I.2 :** Répartition des aires de ponte et de nurricerie, merlu stock nord.

(Source : Rapport merlu stock nord. Cefas, (2003)).

Erratique, et grand prédateur le merlu vit près du fond le jour et remonte la nuit pour chasser. Ichtyophage et cannibale (Guichet, 1996), à son jeune âge il se nourrit principalement de crustacés et adulte, de gadidés, de clupéidés, de maquereaux,...etc. Après l'homme, on retrouve parmi ses prédateurs les Délphinidaes, l'aiguillat commun (*Squalus acanthias*), les raies (*Raja sp*), la morue (*Gadus morhua*), le merlan (*Merlangius merlangus*), le congre (*Gnathophis mystax*), la beaudroie (*Lophius sp*),... etc.

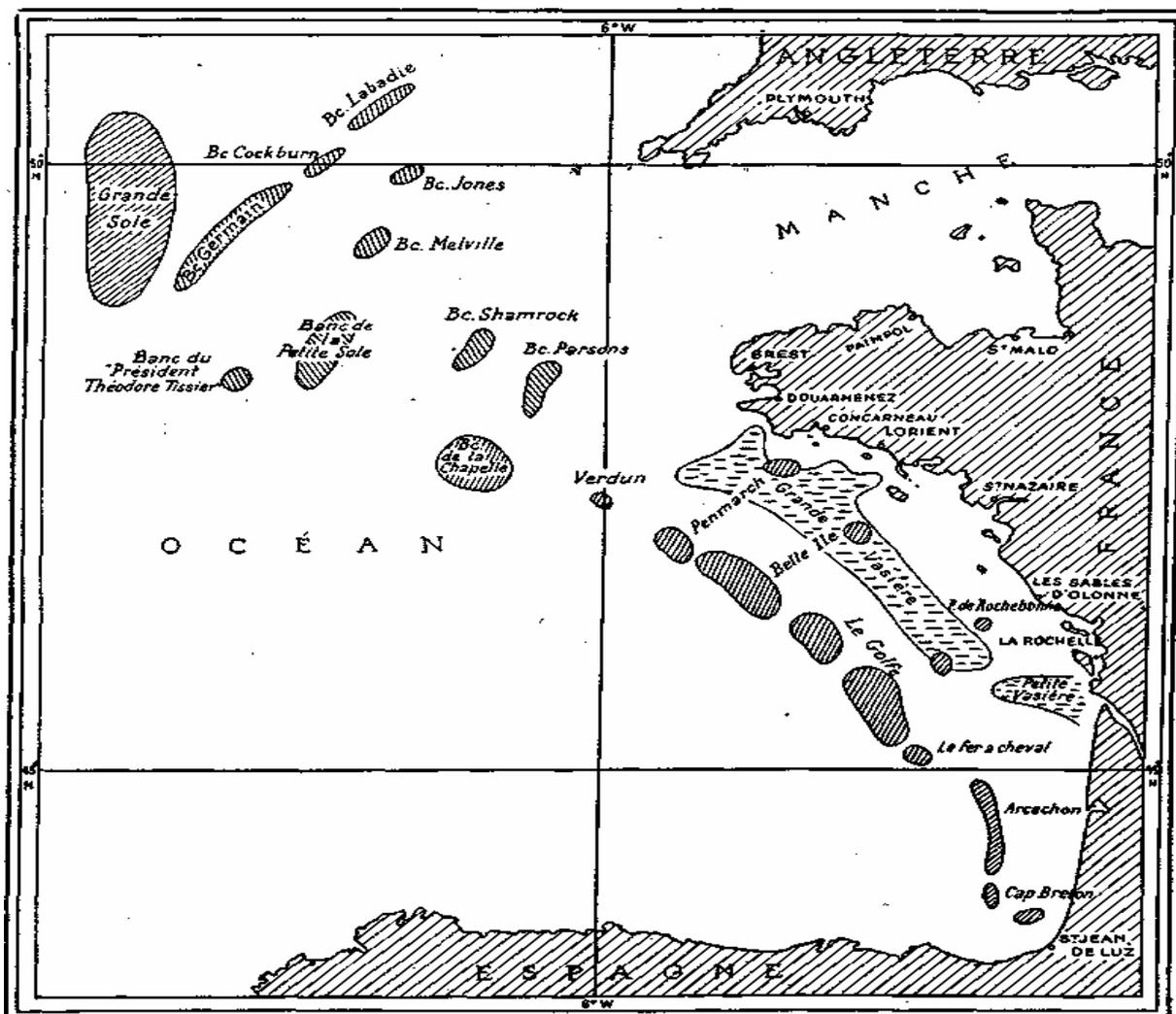
Le merlu européen peut atteindre 1,40 mètres de longueur et un poids 15 Kg. Sa durée de vie est de l'ordre de 20 ans et sa croissance est rapide (Figure I.3). Les connaissances actuelles sur la croissance sont basées essentiellement sur la lecture des otolithes et restent très incertaines, notamment pour les individus âgés de 5 ans et plus. Par ailleurs, et comme pour beaucoup d'autres stocks, aucune validation de l'âge n'a été faite à ce jour. Elles indiquent que les juvéniles grandissent en moyenne de 10 centimètres par an jusqu'à leur maturité sexuelle (50-60 cm pour les femelles, soit 6 à 7 ans). La croissance est ensuite ralentie et inégale entre les sexes. A 20 ans, les femelles mesurent environ 1 mètre et les mâles environ 0,8 mètre. Des études complémentaires de marquage sont en cours de réalisation par Ifremer dans le golfe de Gascogne. Elles devraient permettre d'améliorer les connaissances sur la croissance, une des composantes clé dans la compréhension de la dynamique de la population du merlu.



**Figure I.3 :** Evolution de la croissance en longueur du merlu en fonction de l'âge (valeurs sur la courbe).  
Source: Groupe de travail merlu stock nord (Guichet, 1996).

## A-2. La pêche du merlu dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique

Les zones de pêche à merlu, situées au large des côtes européennes de l'Atlantique nord-est (Figure I.4), ont été décrites par Belloc (1929) et sont toujours exploitées. Dans ces zones le merlu est l'une des espèces demersales les plus ciblées. Sa pêche est multispécifique, complexe et composée de plusieurs flottilles utilisant les engins de pêche les plus divers (Charuau et Morizur, 1981; Casey et Pereiro, 1995; Coulliou, 1996; Léauté, 1997). Dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique, le merlu est pêché au filet maillant, à la palangre et divers types de chaluts. Le chalut de fond « pêche arrière » est la technique de pêche dominante des navires ciblant le merlu (Coulliou, 1996).



**Figure I.4:** Les Zones de pêche à merlu fréquentées par les navires français (selon Belloc (1935)).

L'un des aspects complexes de la pêcherie du merlu réside dans la dynamique des flottilles qui le ciblent. Cette notion de dynamique est le fait des sociologues et économistes des pêches. Elle explique que face à l'évolution des prix et fonction du niveau des stocks durant les saisons, les professionnels de la pêche adaptent leur activité en ciblant d'autres espèces ou en changeant de zone de pêche (on parle alors de dynamique des flottilles et d'opportunisme économique). Parmi les travaux qui ont traité de ces aspects on citera l'étude socioéconomique de Couliou (1996), portant sur le système halieutique de Bretagne sud, et les études purement économiques de Allen et McGlade (1986) et de Wilson (1996), portant sur la distinction entre les navires de pêche généralistes et les navires de pêche spécialistes.

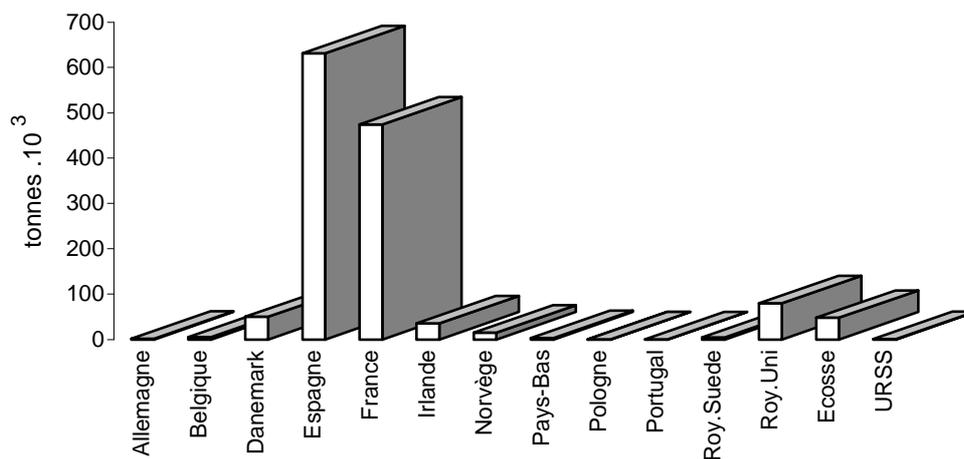
Le merlu ne représente que 10% des volumes débarqués pour les trois quarts des navires français le ciblant. Cependant, il représente plus de 30% du chiffre d'affaires des chalutiers

langoustiniers par exemple (Anon, 2000). Pour Guichet, (1996), malgré ce caractère accessoire des captures, le merlu représente une part non négligeable du revenu de plusieurs flottilles. Ainsi, un certain nombre d'observations (Léauté, 1997 ; Poulard et Léauté, 2002) ont fait état, dans le sud du golfe de Gascogne, de mouvements de chalutiers hauturiers vers la côte pour y effectuer des pêches d'espèces telles que la sole et la seiche et de fileyeurs qui ont modifié leurs calendriers de pêche en ciblant moins le merlu mais plus des espèces telles que la sole, le bar ou le thon germon en fonction de l'époque de l'année.

Ce type de mouvement et de réorientation est mu par des stratégies qu'on pourrait traduire sous la forme de : *Report, suivant un arbitrage basé sur les prix relatifs de certaines espèces cibles et du merlu*. De fait, la technique de pêche utilisée évolue en fonction des prix relatifs et de leur importance dans le chiffre d'affaires du navire de pêche.

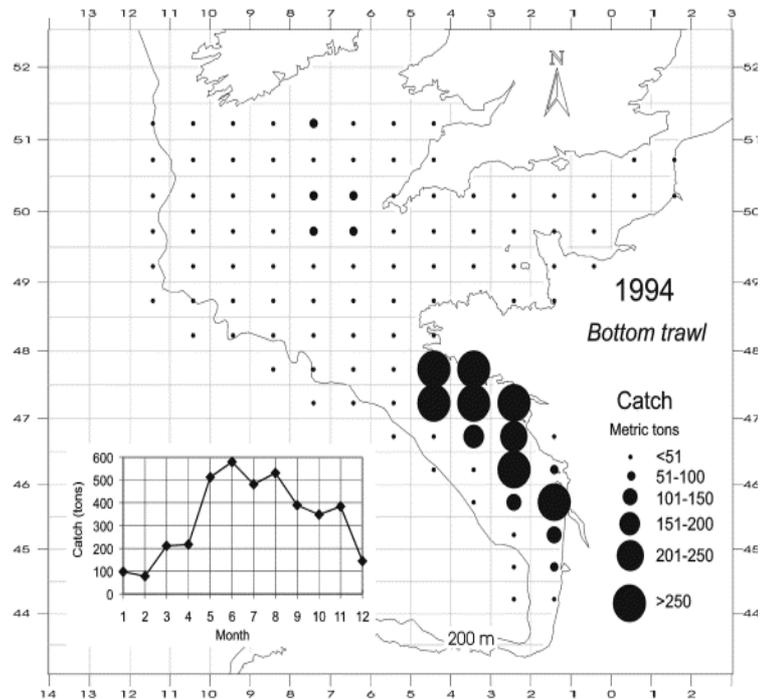
### Les captures de merlu stock nord

L'Espagne (59%) et la France (29%) sont les deux plus importants pays exploitant ce stock. Le Royaume-Uni (5%), le Danemark (3%), l'Irlande (2%) se partagent le reste avec la Norvège, la Belgique, les Pays-Bas, l'Allemagne et la Suède. Sur l'ensemble de la période 1973 à 1999, la FAO a estimé que sur les 1,34 Million de tonnes de merlus débarquées entre 1973 et 1999, la part de l'Espagne était de 56% alors que celle de la France était de 35% (Figure I.5).



**Figure I.5 :** Débarquements de merlu par les flottilles européennes durant la période 1973 – 1999. (Source : FAO, Fishstat+)

Le golfe de Gascogne et l'ensemble mer Celtique – ouest Irlande, ont contribué à peu près équitablement (44% en moyenne sur les 30 dernières années) aux débarquements de merlu. Les débarquements réalisés par les chalutiers de fond dans ces deux zones géographiques ont été illustrés pour l'année 1994 (Figure I.6) dans l'étude menée par Poulard (2001).



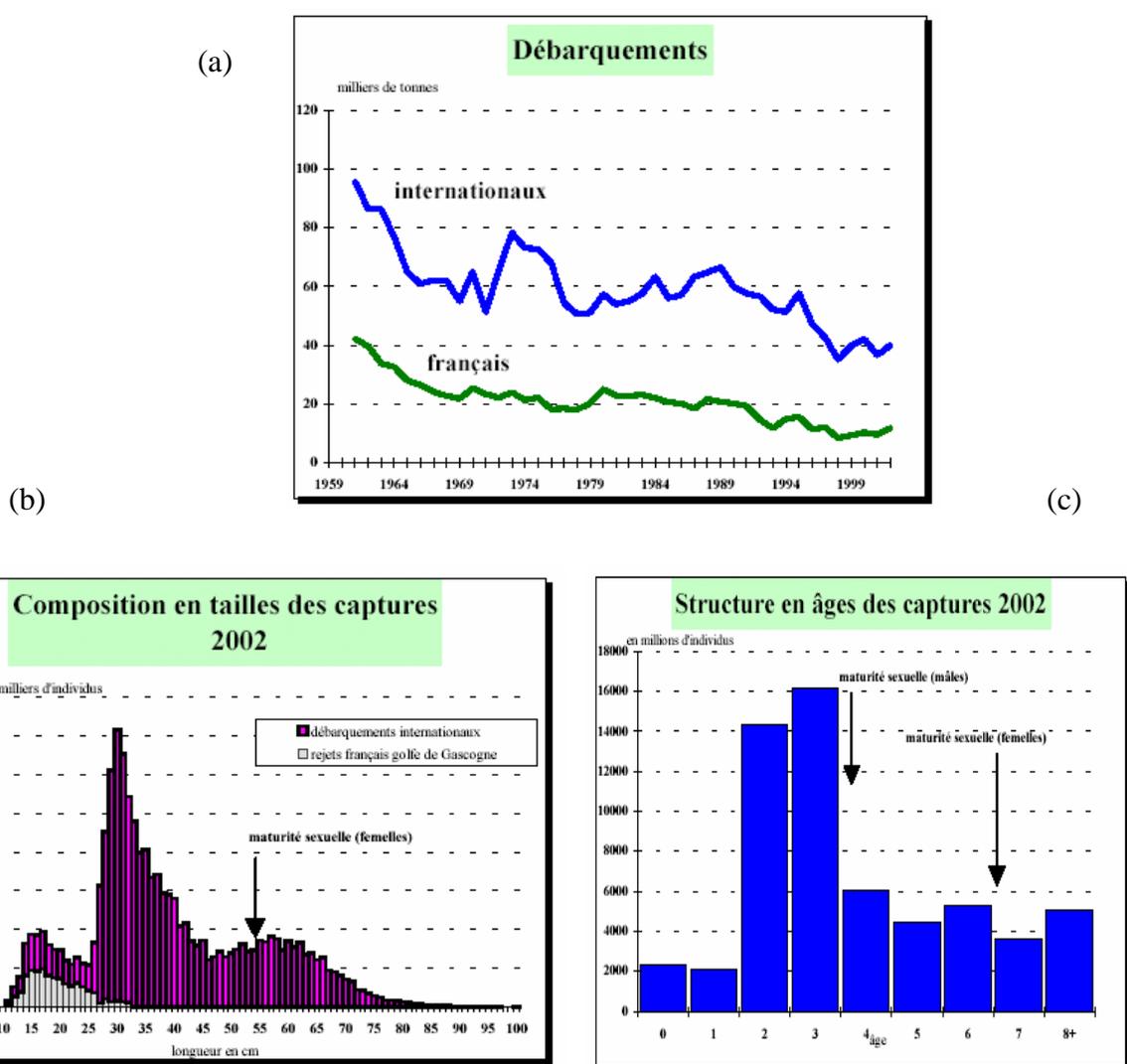
**Figure I.6:** Niveaux des apports en merlu par unité de pêche (chalutier de fond), dans le golfe de Gascogne et dans l'ensemble mer Celtique –ouest Irlande, en 1994. (Par Poulard (2001)).

### Etat du stock de merlu

Le dernier diagnostic porté par la communauté scientifique internationale a été effectué par le groupe de travail sur le merlu du nord (Anon, 2003) à partir de l'analyse de la série de données disponibles (1978-2002) (Figure I.7). Le diagnostic est qu'après une période de relative stabilité autour de 60 000 t dans les années 70 et 80, la production de merlu a chuté de près de la moitié entre 1989 et 1998. En 1998, les débarquements internationaux qui ne dépassent pas 35 000 tonnes sont les plus faibles observés depuis 30 ans. Une légère augmentation est observée depuis (40 000 t en 2002). La mortalité par pêche est au-delà de ce que peut supporter le stock. Le recrutement est relativement stable jusqu'en 1996 et à l'exception de l'année 1999, les recrutements 1997-2001 apparaissent extrêmement faibles en général. Bien qu'il y ait des tailles minimales au débarquement, les volumes d'immatures

(sous taille) rejetés en mer oscillent entre 70 et 80% du volume des captures durant la période 1978-1998 (Anon, 2002). La biomasse des reproducteurs a diminué de moitié entre le début des années 80 et le milieu des années 90. Depuis 1995 elle fluctue légèrement au bas niveau d'environ 20% en dessous du seuil défini dans le cadre de l'approche de précaution estimé à 140 000 tonnes.

Un tel constat suggère que le stock de merlu est en dehors des limites biologiques permettant une exploitation durable. Aussi, un plan de restauration a été recommandé par le CIEM en 1999 pour obtenir de fortes chances que, dans les 5 prochaines années, la biomasse féconde retrouve le niveau conforme à l'approche de précaution permettant une exploitation durable.



**Figure I.7 :** Etat du stock de merlu en 2003 (Anon, 2003b)

- (a) Evolution des niveaux de captures ou de débarquements ;
- (b) Composition en taille des captures en 2002 (Effectifs aux longueurs)
- (c) Structure en âges des captures de 2002

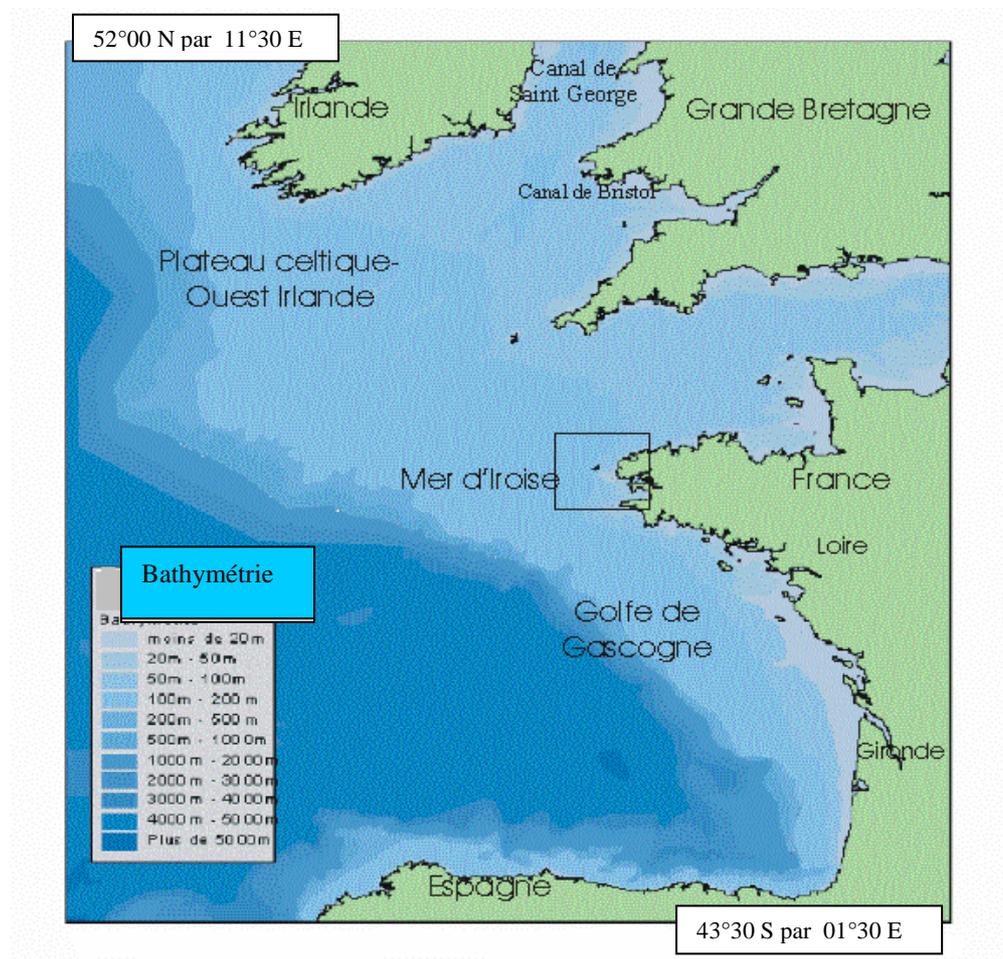
Le problème du suivi et de l'évaluation du stock de merlu est lié aux insuffisances encore persistantes dans la connaissance des aspects les plus importants de sa biologie (les stades juvéniles, la croissance et la maturité). La communauté scientifique a été mise à contribution, à travers le financement de plusieurs projets, pour l'étude de la croissance du merlu, mais malgré cela, les études menées sont restées stériles (Piñeiro et Sainza, 2002). Actuellement, une campagne de marquage (méthode onéreuse pour l'étude de la croissance) du merlu, menée par Ifremer, est en cours de réalisation dans le golfe de Gascogne.

Pourtant, bien que les scientifiques s'accordent sur le fait que la gestion d'un stock de poisson passe par la connaissance de ses stades juvéniles, les études sur les premiers aspects de la vie du merlu (juvéniles), dans ces eaux, n'ont malheureusement bénéficié d'aucun intérêt de leur part.

## B. MATERIELS ET METHODES

### B.1. Présentation de la zone d'étude

La zone d'étude englobe le golfe de Gascogne, la mer Celtique, la mer d'Iroise, le Canal de Bristol et le sud du Canal St Georges. Plus précisément cette zone est délimitée par les latitudes  $52^{\circ}$  au Nord et  $43^{\circ}30'$  au Sud et par les longitudes  $11^{\circ}30'$  à l'Ouest et  $1^{\circ}30'$  à l'Est, et entre les isobathes  $-15$  m à  $-600$  m de profondeur. De manière usuelle, cela correspond à deux aires géographiques définies comme étant le plateau Celtique ouest-Irlande et le golfe de Gascogne (Figure I.8).

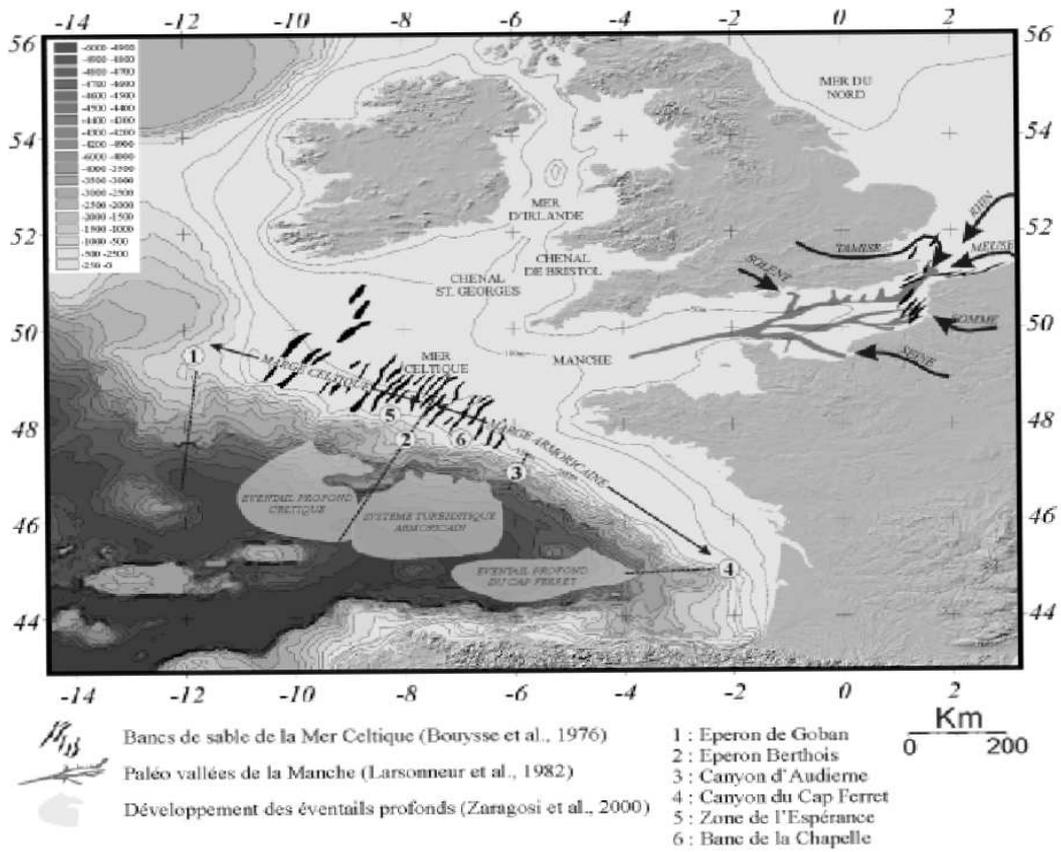


**Figure I.8 :** Présentation de la zone d'étude et de la bathymétrie.

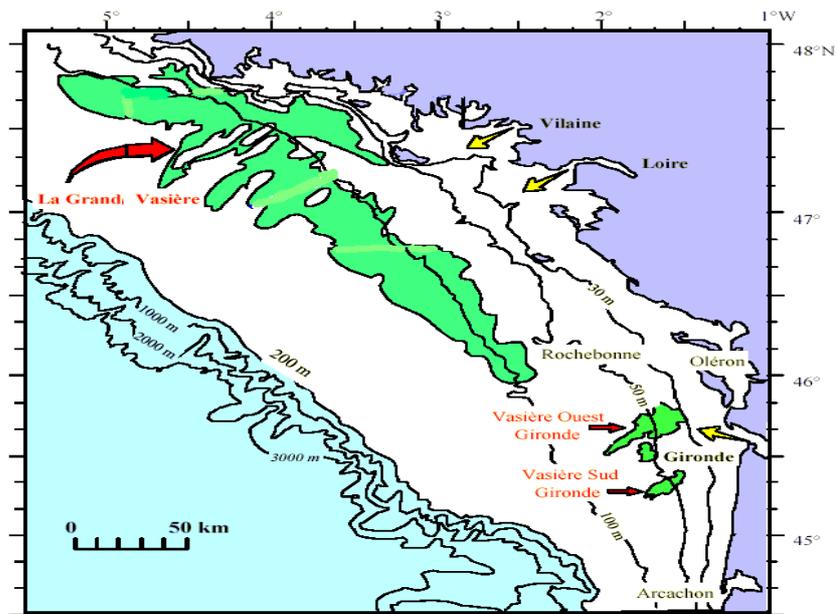
### **Nature du fond de la zone d'étude**

Du nord au sud, on distingue deux types de configurations très différentes (Figure I.9). La première se situe sur le plateau Celtique ouest - Irlande et la seconde concerne le golfe de Gascogne. Les fonds du plateau Celtique ouest - Irlande présentent un plateau continental très large recouvert d'un faciès principalement sableux façonné par le mouvement des marées. Reynaud *et al* (1999 a-b) y décrivent des bancs sableux, de plus de 35 m de hauteur et de 40 à 180 km de long avec un espacement régulier de 16 km, se développant à des profondeurs de 100 à 170 m et orientés systématiquement perpendiculairement à la rupture du plateau continental. En plus des bancs sableux, la présence de grandes dunes de sable (en moyenne, longues de 4 à 5 km, hautes de 11 m et larges de 500 m), entourées par des étendues sablo-vaseuses et orientées parallèlement à la rupture du plateau continental (accotes des 200 m) ont été signalées par Servain (1976). Les dépressions comme celle des Small's situées à la sortie du canal de St George ainsi que la zone se trouvant au large de l'Irlande, ont une tendance vaseuse beaucoup plus marquée (Servain, 1976), alors que des cailloutis pre - littoraux n'existent de façon notable qu'au sud de l'Irlande et autour de la Cornouaille (Pinot, 1974).

Le golfe de Gascogne est une baie océanique largement ouverte sur l'Océan Atlantique. Le plateau y est très étroit dans sa partie sud s'élargissant régulièrement en allant vers le nord. Selon Glemarec (1973), dans la partie nord du golfe de Gascogne, où le plateau est le plus large, et en allant de la côte vers le large, le fond est constitué de dépressions envasées, une dorsale rocheuse quasi assédimentaire, des sédiments sablo-graveleux, une vaste étendue de dépôts sablo-vaseux et enfin une zone externe couverte de sables fins. Parmi ces fonds vaseux, on distingue deux vasières principales (Figure I.10) décrites par Lesueur en 1992.



**Figure I.9:** Carte physiographique du plateau Celtique ouest - Irlande et du golfe de Gascogne d'après Zaragosi (2001).



**Figure I.10 :** Localisation des vasières du golfe de Gascogne d'après Lesueur (1992)

## Hydrodynamisme et hydrologie

Au niveau du plateau Celtique ouest-Irlande, l'hydrodynamisme est particulièrement complexe (Servain, 1976; Zaragossi, 2001). Si certaines transgressions (mouvements de masses d'eau) apériodiques sont bien connues, les mécanismes les provoquant le sont beaucoup moins. Ainsi, des écoulements d'eau à forte densité le long de la pente continentale peuvent se produire au cours d'hivers particulièrement froids.

Plus énigmatiques sont les phénomènes de remontées d'eaux froides et de forte salinité originaires de cette même partie continentale et qui, au contraire des précédentes, remontent en direction des bancs de Grande Sole et de Cockburn (Cabioch, 1968). Ou encore, la présence au sud de la Bretagne (de Penmarc'h à Belle-Ile) d'un bourrelet d'eau froide d'une quarantaine de mètres d'épaisseur et de 40 miles de large qui est juché sur le bord du plateau continental et dont l'origine est encore très controversée.

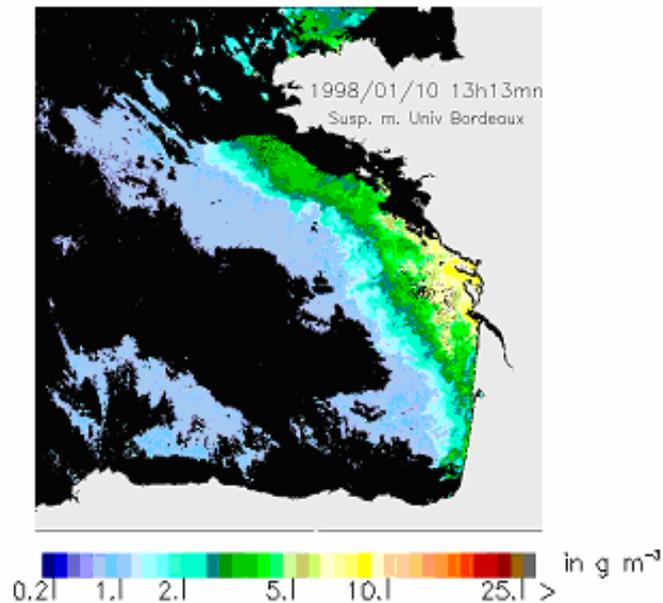
Globalement, sur la plateau Celtique, l'hydrodynamisme est plus influencé par les mouvements très importants de marées; aussi l'action du vent en devient secondaire (Pingree et Le Cann, 1989).

Dans le golfe de Gascogne, l'hydrodynamisme est mieux connu. Le plateau continental du golfe de Gascogne est un milieu à haute énergie avec comme principaux agents dynamiques, le vent et la marée (Barthe et Castaing, 1989). Pour ces auteurs, les mouvements de masses d'eau y sont très lents et comme résultante il y a en surface une prédominance de courants, dus à l'impulsion des vents dominants, vers le large et sur le fond, une prédominance des courants de marées vers la côte.

De par sa situation, le golfe de Gascogne sert d'exutoire pour trois principaux fleuves dont la Vilaine (débit moyen  $80 \text{ m}^3/\text{s}$ ), la Loire (débit moyen  $890 \text{ m}^3/\text{s}$ ) et la Gironde (débit moyen  $980 \text{ m}^3/\text{s}$ ), provoquant des panaches entraînant une variation importante des salinités (29 ‰ à 33‰) dans les eaux dites côtières. A ce sujet, Jegou et Lazure (1995) estiment que : « ces panaches ont une tendance naturelle à longer la côte vers le nord. Toutefois, lorsque le vent souffle et que les débits faiblissent, les eaux dessalées sont susceptibles d'être transportées vers le sud ou le large de manière très significative. C'est ce qui explique la présence, certaines années, d'eaux issues de la Loire dans la zone de dilution de la Gironde. » Ajoutés aux panaches des fleuves (Figure I.11), dans la partie sud-ouest du golfe de Gascogne, les phénomènes d'upwelling sont intenses (Koutsikopoulos *et al.*, 1998 ; Gohin *et al.*, 2002).

Pour un certain nombre d'auteurs (Castaing *et al.*, (1995-1998) ; Jégou et Lazure (1995) ; Lazure et Jégou (1998)), en hiver, comme souvent, lorsque la quantité des sédiments provenant des rivières atteint son maximum annuel, un front océanique thermohalin prend naissance aux alentours des -100 mètres ( $T^{\circ}$  12°C et salinité 35,6‰). La turbidité est dès lors beaucoup plus faible (comparable à celle de l'été) dans les eaux plus au large du plateau continental. Ce front, qui dure quelques mois, agit comme un filtre empêchant les sédiments en suspension dans l'eau d'atteindre la partie la plus au large du plateau continental et le talus. En définitive, les sédiments en suspension prisonniers entre ce front thermohalin et l'embouchure des rivières se déposent, probablement, au niveau de la Grande vase. En ce qui concerne le bassin de Gironde, devant l'estuaire, l'aire couverte par l'influence estuarienne (déterminée par télédétection de la nappe turbide) atteint, en période de débit fluvial supérieur à 1500 m<sup>3</sup>/s, une superficie d'environ 1000 km<sup>2</sup> et s'étend jusqu'au-dessus des fonds de - 50m (Castaing *et al.*, 1980).

D'autres événements dynamiques importants déterminent l'environnement physique dans le secteur d'étude. Ils incluent les fronts, les remous, les courants résiduels et les marées. Tous définissent une circulation générale dans le secteur, qui montre des changements saisonniers importants (Pingree, 1993). Les courants résiduels au-dessus du plateau continental sont principalement régis par le vent, la marée (particulièrement dans les secteurs nord) et la densité de l'eau. La situation météorologique induit l'hétérogénéité spatiale et temporelle marquée ce qui peut avoir une influence considérable sur des populations de poissons (Sanchez, 1994; Koutsikopoulos et Le Cann, 1996; Borja *et al.*, 1996).



**Figure I.11** : Matières en suspension le 10 janvier. Faisant suite à de violents vents de sud-ouest, ayant eu lieu en début janvier, des vents de sud-est écartent de la côte les particules en suspension (les surfaces en noir sont nuageuses et masquées). (Selon Gohin *et al.*, 2002)

## B.2. Echantillonnage

### Présentation de la campagne EVHOE

Les échantillonnages de merlu ont été réalisés lors des campagnes Evhoe (Evaluation des ressources halieutiques de l'ouest de l'Europe) de 2001 (F : du 15 octobre au 2 décembre 2001) et de 2002 (G : du 12 octobre au 2 décembre 2002). Ces campagnes réalisées par Ifremer à bord du navire océanographique « Thalassa », ont pour objectif le suivi annuel de l'abondance des espèces commerciales, notamment : le merlu ; le merlan ; la cardine ; la sole et la baudroie, dans le golfe de Gascogne et sur le plateau Celtique - ouest Irlande. Les pêches étant réalisées par chalutage de fond.

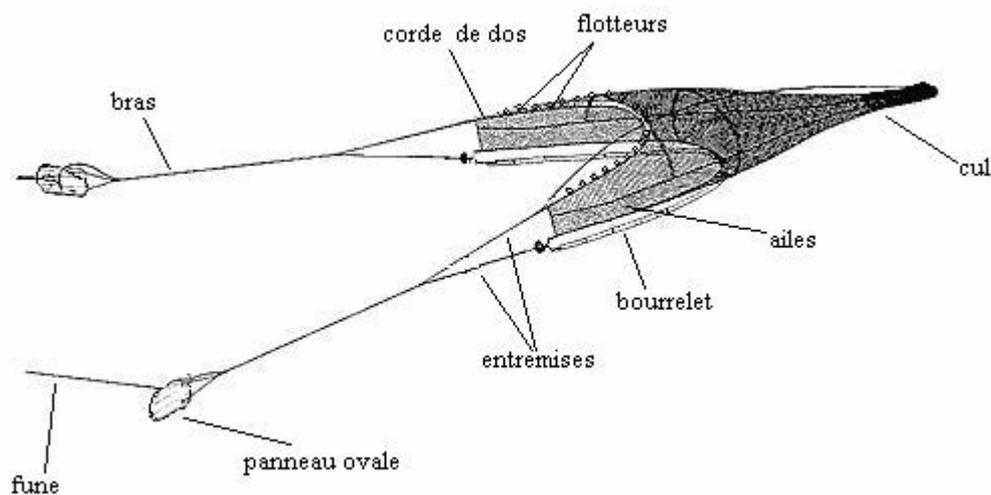
### Description de l'engin de pêche et de contrôle des pêches.

L'engin de pêche utilisé (Figure.I.12) est un chalut de fond à panneaux ovales de type (GOV36/47). C'est un chalut à grande ouverture verticale (GOV) muni d'une poche (sac) de

60 millimètres de maillage monté sur un bourrelet de caoutchouc d'une longueur de 36 mètres et d'une corde de dos de 47 mètres (36/47). Le sac est doublé à l'intérieur par une nappe dont le maillage est de 20 millimètres permettant un bon échantillonnage des jeunes classes d'âge. L'ouverture verticale du chalut oscille entre 3 et 5 mètres et la distance entre les panneaux (en pêche) est de 100 mètres en moyenne.

Pour assurer la fiabilité des différents indices d'abondance, les variations géométriques du train de pêche, la tension et la longueur des fûnes sont contrôlées en permanence. Deux systèmes d'enregistrement à hautes fréquences (Scanmar et Pacha) contrôlent ces paramètres toutes les 15 secondes. Le scanmar est composé de 6 capteurs : 2 sont fixés sur la corde du dos pour contrôler l'ouverture verticale du chalut, 2 sont fixés sur la pointe des ailes pour contrôler l'ouverture horizontale du chalut et enfin 2 autres sont fixés sur les panneaux pour contrôler leur écartement. Le système Pacha permet de suivre le positionnement du chalut par rapport au navire.

Les paramètres hydrologiques (température et salinité) sont mesurés à chaque station à l'aide d'une sonde CTD « Sea bird ». Ils sont complétés par l'enregistrement des températures près du fond, pendant le chalutage, en utilisant l'un des canaux du Scanmar.



**Figure. I.12:** Schéma global d'un chalut à grande ouverture verticale (GOV) similaire à celui utilisé lors des campagnes EVHOE (Quéro et Vayne, 1997)

### B.3. Echantillonnage et traitement des échantillons

Les stations à prospecter sont réparties selon un plan d'échantillonnage aléatoire stratifié. Au total, 7 strates bathymétriques ont été définies : 15-30 m, 31-80 m, 81-120 m, 121-160 m,

161-200 m, 201-400 m et 401-600 m. Chaque nuit, une prospection nocturne et une reconnaissance des parcours chalutables sont effectuées autour des positions prévues pour chaque station le lendemain. En fonction du temps de transit (parcours) entre chaque position, 5 à 6 chalutages sont réalisés chaque jour entre 7 H et 18 H. La durée standard de chaque trait est de 30 minutes et par rapport aux caractéristiques du chalut, l'aire balayée par station représente une surface moyenne de 70 000 m<sup>2</sup>. A chaque trait, sont relevés le numéro de station, l'heure et les positions géographiques du filage et du virage permettant d'estimer la durée du trait et la distance chalutée.

### **Travaux et observations à bord**

Comme pour toutes les autres espèces et à l'issue de chaque chalutage, les captures de merlu sont inventoriées, sexées, pesées, dénombrées et mesurées. Des prélèvements d'otolithes sont systématiquement effectués.

Les mensurations sont opérées (à l'aide d'ichtyomètres gradués au millimètre), poisson posé à plat sur le côté droit, de l'extrémité du museau à l'extrémité de la nageoire caudale, et rapportées au centimètre inférieur. Elles sont réalisées par espèce et par sexe différencié (indéterminé, mâle et femelle).

Les sexes sont déterminés visuellement en observant la nature de la glande génitale après ouverture de l'abdomen. Les ovaires, pairs et de couleur jaune-orangé, sont allongés. Ils s'étendent de chaque côté de l'intestin et sont prolongés en arrière au-delà de l'anus. Les testicules sont blancs, allongés, à bords plus ou moins festonnés et sont plus longs que les ovaires.

Les pesées sont réalisées par espèce, pour l'ensemble de la capture et ensuite par sexes différenciés (indéterminés, mâles et femelles).

Les prélèvements d'otolithes sont réalisés par incision, au couteau, de la boîte crânienne au dessus des yeux. Les otolithes logés de part et d'autre de la masse cervicale, sont prélevés à la pince et conditionnés dans des pochettes en papier.

Pour les besoins de notre étude, des prélèvements et des pesées supplémentaires ont été accomplis. Lors de la campagne 2001, un grand nombre de merlus sexés et mesurés ont été pesés individuellement et des tractus digestifs pleins ont été prélevés puis conservés individuellement dans une solution de formol à 10% (voir chapitre écologie alimentaire). De même, un grand nombre de paires d'otolithes ont été prélevés sur des merlus de telle sorte à couvrir tout l'éventail des longueurs par sexe (voir chapitre croissance).

Enfin, un échantillon de petits merlus (longueur  $\leq 23\text{cm}$ ) a été congelé ( $-40^{\circ}\text{C}$ ) pour un traitement ultérieur en laboratoire. Durant la campagne 2002, des spécimens de diverses tailles, non traités (ni sexés ni otolithés), ont été prélevés et congelés ( $-40^{\circ}\text{C}$ ).

### **Les données recueillies durant les campagnes.**

#### **-Données concernant les stations**

A chaque station, les coordonnées GPS et l'heure, de filage et de virage, sont relevées et enregistrées. De la même manière, sont enregistrées les données d'hydrologie (température et salinité) en surface et à proximité du fond.

#### **-Données concernant les espèces**

Pour chaque station, les données de pesées, de mensurations et de dénombrements par espèce et par sexes sont introduites dans une base de données informatique (logiciel Casino, Pupitrie, Raptrie et fishview).

### **Traitement des échantillons en laboratoire et analyses**

Les méthodologies concernant les différentes études sont détaillées dans les chapitres correspondants.

#### **Remarque :**

**Lors de nos analyses statistiques (notamment les comparaisons de moyennes), nous avons souvent utilisé le test du  $\lambda^2$  de Kruskal-Wallis du fait de la non homogénéité de nos distributions et parfois d'échantillons peu importants ( $n < 30$ ).**

## CHAPITRE II

### VARIABILITE ETHNIQUE CHEZ LE MERLU

#### II- 1. INTRODUCTION

Les diverses espèces de merlu ont de tout temps été un sujet intéressant pour les biologistes des pêches du fait de leurs capacité à s'adapter, autant sur le plan morphologique que physiologique, aux contraintes environnementales (Jones, 1974 ; Orsi-Relini *et al.*, 2002 ; Grant et Leslie, 2001). En effet, des merlus fossiles se sont avérés remonter à l'Éocène dans le Pacifique et à l'Oligocène en Europe (Alheit et Pitcher, 1995 ; Grant et Leslie, 2001). Parmi les raisons identifiées pour expliquer cette 'flexibilité' biologique, certaines caractéristiques biologiques et écologiques significatives peuvent être énumérées : la large distribution en fonction de la profondeur (la répartition verticale du merlu s'étend du plateau continental jusqu'au talus et au delà) ; l'étalement de la période de reproduction (ainsi les œufs et les larves rencontrant une multitude de contraintes liées aux différentes conditions environnementales) et la possibilité de cannibalisme (si la densité est trop élevée, une partie de population meurt, servant de support alimentaire à ses congénères (Payne et Punt, 1995)).

Jusqu'en 1998, sur le plan taxonomique, douze (12) espèces du genre merlu ont été identifiées sur la base d'études morphométriques (Tableau II.1) (Inada, 1981 ; In Roldan *et al.*, 1999). L'existence d'une espèce additionnelle (*M. hernandezii*) a été mise en évidence dans le golfe de Californie (Mathews, 1985) mais son statut taxonomique est resté à ce jour incertain (Cohen *et al.*, 1990).

Espèces	Nom commun	Distribution géographique
<i>M. merluccius</i>	Merlu européen	Europe et nord-ouest africain
<i>M. senegalensis</i>	Merlu du Sénégal	Nord-ouest africain
<i>M. polli</i>	Merlu du Benguela	Des côtes de Mauritanie à l'Angola
<i>M. capensis</i>	Merlu côtier du Cap	Angola et Afrique du sud
<i>M. paradoxus</i>	Merlu du large du Cap	Namibie et Afrique du sud
<i>M. bilinearis</i>	Merlu argenté	Côtes atlantiques nord-ouest à l'Amérique du nord
<i>M. albidus</i>	Merlu du large	Côtes ouest atlantiques, golfe du Mexique, et la mer des Caraïbes
<i>M. productus</i>	Merlu du Pacifique	Côtes du <pacifique à l'Amérique du nord
<i>M. angustimanus</i>	Merlu du Panama	Baya, côtes californiennes à la Colombie
<i>M. gayi</i>	Merlu du Chili	Pérou et côtes nord du chili
<i>M. hubbsi</i>	Merlu argentin	Côtes argentines
<i>M. australis</i>	Merlu néo-zélandais	Côtes sud de l'Argentine, côtes sud du Chili et côtes de la nouvelle Zélande

**Tableau II.1** : Les différentes espèces du genre merlu (*Merluccius*) reconnues par Inada (1981) et leurs distributions géographiques (In Roldan *et al.*, 1999).

La répartition géographique du merlu européen (*M. merluccius*) est large et s'étend de la mer noire au détroit de Gibraltar et le long des côtes atlantiques, du Maroc jusqu'en Norvège, (Svetovidov, 1986). En dépit de son importance économique, il y a peu de connaissances sur la structure des populations de merlu européen. D'ailleurs, la gestion de cette espèce est basée sur l'existence de deux stocks distincts isolés par le détroit de Gibraltar, à savoir : un stock méditerranéen et un stock atlantique (Roldan *et al.*, 1998). Cette supposition est étayée par des données méristiques (nombre de vertèbres) (Belloc, 1935 ; Cadenat, 1952 ; Maurin, 1968) mais aussi par des données génétiques (Pla *et al.*, 1991 ; Roldan *et al.*, 1999 ; Castillo *et al.*, 2003), biochimiques (Imsiridou et Triantaphyllidis, 1999) et phylogénétiques (Grant et Leslie, 2001).

En ce qui concerne le merlu des côtes atlantiques, le Conseil International pour l'Exploitation de la Mer (CIEM) le répartit en deux stocks distincts : un stock nord, incluant tous les merlus évoluant dans le nord du golfe de Gascogne, la mer Celtique et toutes les eaux à l'ouest des îles britanniques et de Norvège, et un stock sud qui inclue les merlus évoluant dans les eaux méridionales du golfe de Gascogne et autour de la péninsule ibérique. Cette ségrégation des stocks est basée sur deux critères principaux : d'abord, l'existence d'une barrière hydrographique (le canyon du cap breton), qui sépare les eaux françaises et espagnoles, ensuite, le comportement et la distribution des adultes géniteurs et la dispersion des stades juvéniles qui suggèrent deux stocks (Casey et Pereiro 1995; Bartsch *et al.*, 1996).

D'ailleurs, pour Casey et Pereiro (1995), la baisse des captures par unité d'effort du merlu stock sud et, simultanément, l'augmentation des captures de merlu stock nord, soutiennent cette ségrégation.

Très récemment, des études génétiques ont abouti à des conclusions plus précises en ce qui concerne la structure des populations de merlus des côtes européennes dans le nord-est Atlantique. Selon ces dernières (Roldan *et al.*, 1998 ; Lundy *et al.*, 1999), au plan génétique, trois populations distinctes évoluent dans les eaux européennes du nord-est atlantique. Il s'agit de la population de merlus évoluant dans les eaux incluant le golfe de Gascogne et la mer Celtique, la population de merlus évoluant dans les eaux ibériques et la population de merlus évoluant dans les eaux norvégiennes. Il reste à déterminer les statuts taxonomiques respectifs de ces merlus.

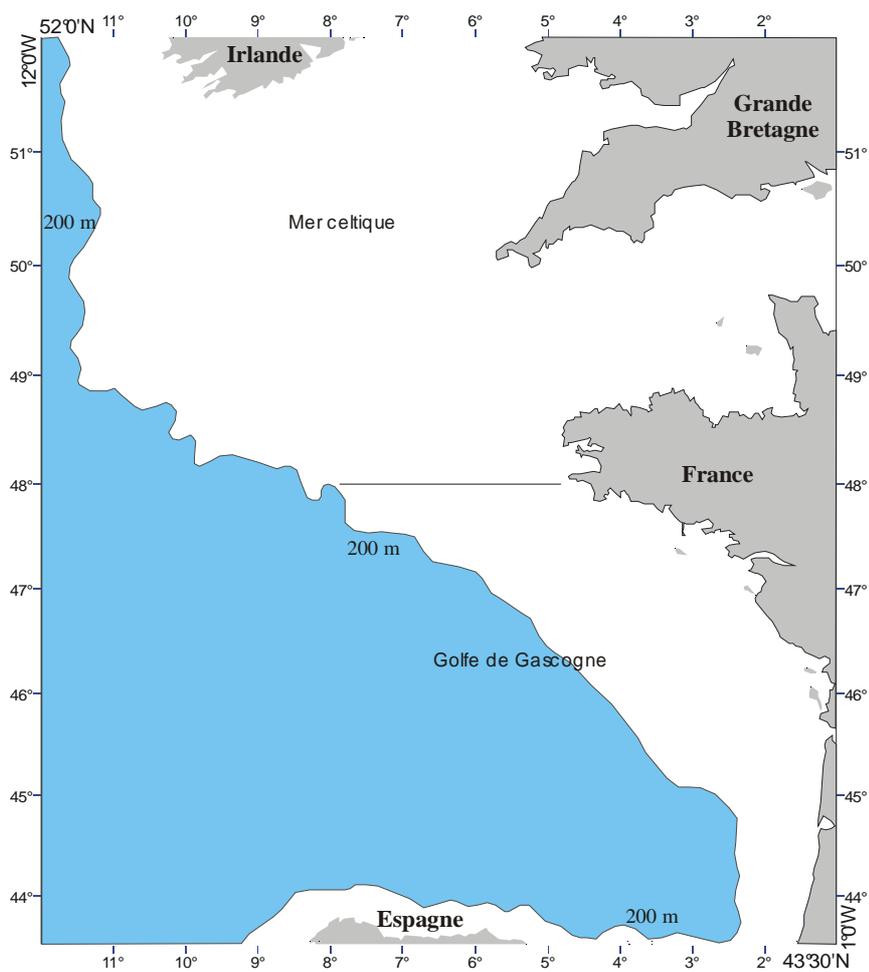
Au début du siècle, une étude basée sur la comparaison des moyennes vertébrales du merlu du golfe de Gascogne et du merlu de la mer Celtique (Belloc, 1935) conclut à l'existence de deux entités ethniques différentes. Or les caractères meristiques tel que le nombre de vertèbres, peuvent être influencés par les facteurs environnementaux (Zupanovic et Jardas, 1986). Sachant que les conditions environnementales fluctuent dans le temps et sont différentes que l'on soit dans le golfe de Gascogne ou bien en mer Celtique, nous avons voulu réévaluer et comparer, environ près de 70 ans plus tard, les moyennes vertébrales du merlu capturé durant la période octobre-décembre 2002 dans ces deux zones géographiques. Le but est de les comparer aux moyennes vertébrales estimées par Belloc (1935) et en cas de différence, de discuter l'impact des changements environnementaux sur ce caractère meristique chez le merlu.

## II- 2. MATERIEL ET METHODES.

Les zones géographiques retenues dans le cadre de cette étude sont délimitées comme suit (Figure II.1) :

Pour la mer Celtique :  $48^{\circ}\text{N } 44^{\circ}\text{W}$  à  $52^{\circ}\text{N } 110^{\circ}\text{W}$

Pour l'ensemble du golfe de Gascogne :  $43^{\circ}30'\text{N } 10^{\circ}\text{W}$  à  $48^{\circ}\text{N } 84^{\circ}\text{W}$



**Figure II.1** : Délimitation de la zone d'étude pour l'étude des caractères meristiques chez le merlu.

### **Le caractère méristique (moyenne vertébrale)**

Les colonnes vertébrales ont été prélevées sur des merlus décongelés provenant de la campagne EVHOE 2002. Pour les extraire, les merlus ont été cuits à l'eau bouillante pour faciliter l'enlèvement des masses musculaires. La pièce squelettique ainsi obtenue se compose du crâne, de la colonne vertébrale et de l'urostyle. En laissant sécher cette pièce à l'air, elle blanchit et les intervalles qui séparent les vertèbres deviennent plus apparents ce qui facilite leur dénombrement. Conformément à la méthodologie retenue par les auteurs précédemment cités, le dénombrement ou le comptage des vertèbres a été effectué du condyle occipital exclu à l'urostyle inclus.

Des comparaisons (estimation du  $\chi^2$  de Kruskal-Wallis,  $p = 0,005$ ) entre moyennes vertébrales obtenues ont été effectuées entre celles obtenues sur les Merlu-0 de la mer Celtique et les Merlu-0 du golfe de Gascogne, les mâles de la mer Celtique et les mâles du golfe de Gascogne, les femelles de la mer Celtique et les femelles du golfe de Gascogne, l'ensemble mâles et femelles de la mer Celtique et l'ensemble des mâles et des femelles du golfe de Gascogne et entre la totalité du Merlu-0 et la totalité des mâles et des femelles sur l'ensemble de la zone d'étude.

## II- 3. RESULTATS

Au total, 205 colonnes vertébrales ont été prélevées sur des merlus répartis en Merlu-0, en merlus mâles et en merlus femelles, par zone géographique (Tableau II.2).

Catégorie de Merlu	Intervalles de longueur (cm)	N colonnes Vertébrales	Minimum vertèbres	Maximum vertèbres	Moyenne Vertébrale	Ecart-type
Merlu-0 Celt	8,2 -- 24,0	147	48	53	50,728	0,678
Merlu-0 Gasc	8,5 – 23,6	47	49	52	50,702	0,623
Femelles Celt	18,7 – 46,2	39	49	53	51,282	0,759
Femelles Gasc	19,7 – 38,5	13	50	52	51,154	0,689
Mâles Celt	16,1 – 50,9	39	49	52	51	0,649
Mâles Gasc	19,9 – 37,2	24	49	53	51	0,834
Femelles et Mâles Celt	16,1 – 50,9	78	49	53	51,141	0,716
Femelles et Mâles Gasc	19,7 – 38,5	37	49	53	51,054	0,78
Merlu-0 Total	8,2 – 24,0	76	49	52	50,684	0,547
Total Femelles et Mâles	16,1 – 50,9	115	49	53	51,113	0,735

**Tableau II.2 :** Récapitulatif des caractéristiques des merlus traités pour l'analyse des moyennes vertébrales.

Que ce soit en mer Celtique ou bien dans le golfe de Gascogne, les moyennes vertébrales du Merlu-0, des merlus femelles et des merlus mâles sont très proches et oscillent entre 50 et 51 vertèbres. Néanmoins, les résultats des comparaisons (Tableau II.3) montrent que la moyenne vertébrale du Merlu-0 est significativement inférieure à celles des merlus sexés (mâles et femelles). Par contre il n'existe pas de différence significative entre les moyennes vertébrales des Merlu-0 ou des merlus sexés selon la zone géographique (golfe de Gascogne ou mer Celtique).

Comparaisons entre	$\chi^2$ estimé ; P= 0,005 et dl = 1	$\chi^2$ table
Merlu-0 Celt (n=76) et Merlu-0 Gasc (n=47)	0,276	7,88
Femelles Celt (n=39) et Femelles Gasc (n=13)	0,276	7,88
Mâles Celt (n=39) et Mâles Gasc (n=24)	0,012	7,88
Femelles Total (n=52) et Mâles Total (n=63)	3,524	7,88
Merlu-0 Total (n=76) et total Femelles +t Mâles (n=115)	19,63	7,88

**Tableau II.3:** Résultats des comparaisons ( $\chi^2$  de Kruskal-Wallis ; P=0,005 et dl=1) estimés sur les moyennes vertébrales des Merlu-0, des merlus mâles et femelles par zone géographique et pour l'ensemble de la zone d'étude. « n » représente les effectifs comparés.

## II- 4. DISCUSSION.

Les études génétiques (Roldan *et al.*, 1998 ; Lundy *et al.*, 1999) réalisées dans les eaux européennes de l'Atlantique nord-est, concluent que dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique, la population de merlu est homogène et ne présente aucune différence sur le plan génétique. Sur le plan meristique, nos résultats confirment ces conclusions car les moyennes vertébrales estimées sur le merlu du golfe de Gascogne ne présentent pas de différence avec celles estimées sur le merlu de la mer Celtique. Mais on observe aussi que les moyennes vertébrales évoluent en fonction de l'âge. En effet, avant la fin de sa première année de vie, la moyenne vertébrale du merlu est de  $50,67 \pm 0,63$  vertèbres, alors qu'au delà de cette période de sa vie, la moyenne vertébrale augmente pour se stabiliser à  $51,12 \pm 0,73$  vertèbres. Cette évolution peut induire un biais sur l'estimation de la moyenne vertébrale du merlu puisque, en fonction du nombre de juvéniles pris en compte dans l'échantillonnage, elle peut augmenter ou bien diminuer.

Nombre d'auteurs ont estimé les moyennes vertébrales du merlu européen dans diverses zones géographiques (Tableau 1.4). Les caractères meristiques, dont le nombre de vertèbres, sont probablement influencés par les facteurs environnementaux (Zupanovic et Jardas, 1986). D'autres auteurs affirment que si la moyenne vertébrale du merlu européen est sensiblement supérieure en Méditerranée par rapport à celle estimée en Atlantique, la raison en est la diminution progressive de l'influence des eaux atlantiques qui se traduit, entre autres, par une augmentation de la température d'Ouest en Est (Cadenat, 1950; Maurin, 1965-1968). Ces conclusions quand elles sont relativisées par rapport à un intervalle temporel raisonnable, ont été confirmées par les études phylogénétiques (Grant et Leslie, 2001).

Les moyennes vertébrales (Tableau II.4) nous amènent à considérer avec prudence les estimations de Belloc (1935) et de Bouhlal (1973). En ce qui concerne Belloc (1935), son estimation de la moyenne vertébrale du merlu du golfe de Gascogne est très proche de celle des Merlu-0 que nous avons estimée dans cette même zone. Ce qui nous amène à penser que dans son échantillonnage, le nombre de juvéniles était assez important pour que celle-ci (la moyenne vertébrale) soit sous estimée.

Région	Moyennes vertébrales	Auteur
Nord-est tunisien	51,64	Bouhlal, (1973)
Nord-est tunisien	52,06	Maurin, (1968)
L'est algérien	51,95	Maurin, (1968)
L'ouest algérien	51,59	Maurin, (1968)
Côtes marocaines de Méditerranée	51,34	Maurin, (1968)

Mauritanie	50,48 ± 0,29	Belloc, (1935)
Côtes marocaines atlantiques	50,69	Maurin, (1965)
Côtes portugaises	50,80	Da Franca, (1962)
Côtes nord espagnoles	50,68 ± 0,36	Belloc, (1935)
Golfe de Gascogne	50,82 ± 0,33	Belloc, (1935)
Golfe de Gascogne	50-52	Stevidov, (1986)
Ouest de la Manche et Sud de l'Irlande	51,11 ± 0,09	Belloc, (1935)
Ouest Irlande	51,15 ± 0,16	Belloc, (1935)
Merlus adultes (sexés) Golfe de Gascogne et mer Celtique	51,113 ± 0,735	<b>Présente étude</b>
Merlu-0 Golfe de Gascogne et mer Celtique	50,684 ± 0,547	<b>Présente étude</b>

**Tableau II.4:** Récapitulatif des moyennes vertébrales du merlu européen dans diverses zones Géographiques.

Dans les eaux du nord-est tunisien la moyenne vertébrale du merlu établie par Bouhlal (1973) est inférieure à celle établie par Maurin (1968). Nous supposons que l'estimation établie par Bouhlal (1973) a été biaisée du fait de la présence, dans son échantillonnage, d'un nombre important de juvéniles.

Enfin, la variabilité des conditions environnementales entre le golfe de Gascogne et la mer Celtique ne sont pas d'ordre à affecter la moyenne vertébrale du merlu. Nos résultats montrent qu'il est important de tenir compte de l'âge des individus (juvéniles/adultes) lors d'études de caractères meristiques tel que la moyenne vertébrale.

## Chapitre III

### Croissance du merlu

#### III- 1. Introduction

La connaissance de l'âge des individus constituant une population est nécessaire pour l'analyse des variations temporelles en structure et en abondance. Ceci est particulièrement important lorsque l'on s'intéresse à la dynamique des populations exploitées et à la gestion des ressources dans les pêcheries. Comme sur les écailles, vertèbres, rayons épineux des nageoires,..., l'existence de marques saisonnières sur les otolithes des poissons d'eaux tempérées est connue et est utilisée couramment depuis la fin du 19<sup>ème</sup> siècle en tant qu'indicateur de l'âge des poissons.

Une grande littérature existe sur l'utilisation des écailles et des otolithes pour déterminer l'âge et étudier la croissance du merlu dans diverses zones géographique (Guichet, 1996 ; Morales-Ninn, 1997), mais les résultats font qu'à ce jours, il existe autant de descriptions de l'évolution de la croissance chez le merlu européen que de zones géographiques de répartition. Dans les eaux européennes de l'Atlantique nord-est la croissance du merlu a été étudié par plusieurs auteurs dont : Birtwistle et Lewis (1925) dans les eaux irlandaises; Belloc (1929) dans le golfe de Gascogne, l'ouest et le sud-ouest de l'Irlande; Hickling (1933) dans l'ouest de la Grande Bretagne et de l'Irlande ; Bagenal (1954) et Lucio *et al* (2000) dans le golfe de Gascogne ; Guichet *et al* (1973-1974), Lopez Veiga *et al* (1974) et Decamps et Labastie (1978) dans l'ouest et le sud-ouest de l'Irlande ; Iglecias et Derry (1983) et Piñero et Saínza (2003) dans les eaux atlantiques de la péninsule ibérique. En Méditerranée, la croissance du merlu a été étudié par : Aldebert et Carriès (1988) dans le golfe du lion ; Orsirelini *et al* (1989) en mer Ligure ; Oliver (1991) dans les îles Baléares ; Morales-Nin et Aldebert (1997) dans le golfe du Lion ; etc.

Malgré la mise en place de groupes de travail internationaux, pour le merlu du nord-est Atlantique (Guichet, 1996) et pour la Méditerranée (Morales-Ninn, 1997), dans le but d'uniformiser les préparations des otolithes pour une lecture en sections transversales, les différences d'interprétations ont subsisté. Les difficultés de lecture des otolithes de merlu

sont liées à sa structure, sa forme et à la présence d'un grand nombre de marques de ralentissement de croissance dédoublées ou ne correspondant pas à des structures annuelles. Il s'y ajoute le problème d'identification de la première marque hivernale et celui de l'analyse du bord de l'otolithe (Guichet et Labastie, 1992).

Lorsque l'étude des marques saisonnières est rendue difficile, l'étude des accroissements journaliers peut permettre d'obtenir des résultats sur les premières périodes de la vie d'un poisson. La découverte des marques de croissance journalières sur les otolithes (Pannella, 1971), a engendré un regain d'attention pour l'otolithométrie et a ouvert de nouvelles voies de recherches. Cette technique est basée sur l'hypothèse que les accroissements se forment avec une périodicité journalière et que leur dénombrement est représentatif de l'âge du poisson. Le caractère journalier du dépôt de ces microstructures est maintenant démontré (validation) chez la majorité des poissons vivant aussi bien en eaux marines qu'en eaux douces des régions tempérées et tropicales (Campana et Neilson, 1985). Couramment employée pour l'estimation de l'âge et de la croissance des larves et des juvéniles, les applications de la microstructure des otolithes sont nombreuses et en pleine extension. On peut citer le rétro-calcul de la date de naissance, la métamorphose, la microchimie, etc..).

La formation des accroissements journaliers n'a pas été validée directement chez le merlu européen. Néanmoins, cette méthode a été utilisée pour estimer l'âge des juvéniles de merlu durant leur première année de vie (Morales-Nin et Aldebert, 1997).

Malgré son importance économique, l'étude des premiers stades de vie du merlu du golfe de Gascogne et de la mer Celtique n'a pas été d'un intérêt particulier de la part de la communauté des chercheurs. Pourtant elle peut combler quelques lacunes encore persistantes dans la connaissance de la période de ponte, de la croissance et de l'écologie de cette espèce. Pour y parvenir, Nous avons entrepris la démarche suivante.

- Dans un premier temps, nous avons étudié la croissance du merlu durant sa première année de vie en analysant la microstructure des otolithes. Cela a permis d'estimer le taux de croissance et la taille du merlu à la fin de sa première année de vie.
- Dans un second temps, nous avons rétro-calculé la période de ponte (les dates de naissance) et nous avons estimé la longueur du merlu au premier janvier suivant sa naissance.
- Ensuite, sur des coupes transversales d'otolithes, nous avons tenté de localiser la position de la première marque hivernale en utilisant comme repère la longueur du

merlu estimée au premier janvier suivant sa naissance. Pour cela nous avons utilisé les paramètres de la période de ponte et le modèle de croissance des stades juvéniles

- Les paramètres de croissance du modèle de Von Bertalanffy ( $L_{\infty}$ ,  $K$  et  $t_0$ ) ont été déterminés en utilisant le modèle de Gulland (1969) aux longueurs rétro-calculées aux marques hivernales que nous aurons considéré comme telles. Pour vérifier leur cohérence, une estimation du coefficient instantané de mortalité naturelle  $M$  a été réalisée en utilisant le modèle de Pauly (1984);
- Les relations taille - poids du merlu ont été établies. En même temps l'estimation du facteur de conversion entre le poids total et le poids éviscéré nous a permis d'évaluer les indices de condition des juvéniles.

## **III- 2. CROISSANCE DU MERLU DURANT SA PREMIERE ANNEE DE VIE (MERLU-0)**

### **III-2. 1. Matériel et méthodes**

#### *a. prélèvement et préparation des otolithes pour la lecture des accroissements journaliers*

Pour estimer la croissance en longueur chez le Merlu-0 dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique, nous avons interprété et dénombré les accroissements journaliers sur les otolithes de Merlu-0 (taille  $\leq 24$  cm) capturés durant les campagnes d'échantillonnage de 2001 et de 2002. Ces individus ont été congelés puis au laboratoire, après décongélation, leurs longueurs totales ont été mesurées au millimètre et leurs poids relevés au milligramme.

Les otolithes (sagittae) ont été prélevés, nettoyés (élimination des fragments de tissus des capsules otiques), lavés puis séchés à l'air libre. Ils ont été montés sur lame de verre en les fixant avec une goutte de colle cyanoacrylate de sorte que la face concave adhère à la colle - la face convexe sillonnée par le sulcus vers le haut-.

Après une demi-heure de séchage, les otolithes sont soumis à un premier ponçage au papier de ver (0,3 mm de grain) et ensuite à un polissage et à un lissage à l'aide de feutres de polissage (*Feutres de 'Magnet-Palf-Alumines fines en suspension' avec grain à 600 d'ESCIL*).

Une deuxième phase de ponçage est réalisée avec de la poudre d'aluminium (0.1 $\mu$ m) suivie d'un lissage avec les feutres précités.

La phase de ponçage et de polissage est terminée lorsque le nucléus est bien exposé et lorsque l'ensemble des nuclei accessoires bien défini. En effet, arrivé à cette profondeur de polissage, tous les accroissements journaliers sont lisibles.

### ***b. lecture des otolithes.***

Toujours collées sur la lame de verre, les sagittae poncées et polies sont observées sous un microscope photonique relié au système d'analyse d'image «Optimas». Pour la lecture et l'interprétation des accroissements journaliers, le passage par divers grossissements est nécessaire (Gx10, Gx20, Gx40, Gx100) ; une goutte d'huile d'immersion est ajoutée à l'avance sur les otolithes pour les éclaircir.

La lecture et l'interprétation des accroissements situés dans la zone centrale, correspondant à la phase larvaire, sont difficiles sur les sagittae des merlus dont la longueur est supérieure à 8 centimètres. Pour contourner cette contrainte, les âges en jours (nombre d'accroissements journaliers) ont été estimés en comptant les accroissements journaliers compris en le nucleus accessoire le plus antérieur (le premier formé car proche du noyau), qu'on désignera par *NAA*, et l'extrémité du rostre (bord antérieur de l'otolithe). Cet axe (*NAA* → *bord du rostre*) est caractérisé par une bonne définition des accroissements et donc une meilleure image du patron de croissance de l'otolithe. Ainsi, il est aisé de suivre les prolongements des accroissements et de mettre en évidence tout tassement ou dédoublement de ces derniers.

Le choix du nucleus accessoire (ou centre accessoire de croissance) le plus antérieur (*NAA*) est lié au fait que celui ci apparaît durant la phase de transition de la vie pélagique larvaire à la vie démersale du merlu (Arneri et Morales-Nin, 2000). L'âge ainsi estimé correspond à la période de vie démersale du merlu.

Chez certains merlus dont la longueur est inférieure à 8 centimètres, il nous a été possible de dénombrer les accroissements situés entre le nucleus et le *NAA*, nous permettant ainsi d'estimer la durée de la période larvaire pélagique.

Les accroissements ont été comptés deux fois et une troisième fois par un spécialiste en la personne de R. Amara. Les lectures et relectures ont été espacées dans le temps et effectuées en échantillonnant, à chaque fois, différents lots d'otolithes. La moyenne des trois lectures sur chaque otolithe est retenue comme étant l'âge en jours du Merlu-0 depuis sa transition à la vie démersale. Une quatrième lecture est réalisée si, sur les trois premières, le pourcentage moyen d'erreur estimé (AE de Beamish et Fournier, 1981) est supérieur à 10%. Si l'anomalie persiste, l'otolithe est éliminé de l'analyse.

La précision des estimations de l'âge des merlus analysés au cours de cette étude est déterminée à partir du calcul de l'écart-type et du coefficient de variation (CV). Le CV permet de vérifier statistiquement la reproductibilité des évaluations de l'âge (Chang, 1982) <sup>(1)</sup>.

$$CV = 100 \% \cdot \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - \bar{X}_j)^2}{R-1}}}{\bar{X}_j} \quad (1)$$

Où  $X_{ij}$  est la  $i^{\text{ème}}$  estimation d'âge du  $j^{\text{ème}}$  poisson,  $\bar{X}_j$  est l'âge moyen du  $j^{\text{ème}}$  poisson et R le nombre de fois que l'on donne un âge à chaque poisson.

### ***c. Le taux de croissance journalier du Merlu-0***

Pour estimer le taux de croissance journalier ( $T_c \cdot J^{-1}$ ), un ajustement linéaire est réalisé entre la longueur du Merlu-0 et son âge en jours (comptabilisé à partir du NAA). Le taux de croissance journalier ( $T_c \cdot J^{-1}$ ) correspond à la pente de l'équation <sup>(2)</sup> de la droite ainsi obtenue.

Soit la régression linéaire :  $L_t \text{ (mm)} = a * (\text{âge}) + b$ ; <sup>(2)</sup>

- a Pente de la droite de régression et valeur du taux de croissance ( $T_c \cdot J^{-1}$ )
- âge Nombre de jours ou bien nombre moyen d'accroissements lus sur l'otolithe, entre le NAA et le bord de l'otolithe.
- b Ordonnée à l'origine de la droite

Les régressions linéaires sont établies séparément pour les Merlu-0 de 2001 et les Merlu-0 de 2002 pour l'ensemble de la zone d'étude ; pour les Merlu-0 de 2002 de la mer Celtique et les Merlu-0 de 2002 du golfe de Gascogne.

Les courbes de croissance sont comparées (Ancova); avec comme *Ho* : *les pentes et les ordonnées à l'origine des droites sont différentes*).

Pour obtenir l'âge total des Merlu-0, on a ajouté à l'âge estimé depuis le NAA, la durée de la vie pélagique larvaire (39 jours en moyenne selon nos estimations). Une régression linéaire entre la longueur totale et l'âge total permet de définir l'évolution de la longueur du Merlu-0 dans le temps durant sa première année de vie.

La phase embryonnaire chez le merlu ne dure pas plus de 72 heures, soit trois jours, (Belloc, 1929). Pour estimer la longueur du Merlu-0 au terme d'une année de vie, nous avons tenu compte de la durée de la vie pélagique larvaire.

### **III- 2.2. RESULTATS**

Le nombre total d'otolithes utilisés est de 150 (47 pour 2001 et 103 pour 2002). Du fait des pertes (casse, sur-ponçage ou otolithes à patrons de croissance incomplets), seuls 129 otolithes (86% du total) ont été lus (33 au total pour 2001 et 96 pour 2002). En 2001, il n'a pas été tenu compte de l'origine géographique des otolithes, alors qu'en 2002, 48 otolithes provenaient du golfe de Gascogne et 48 autres de la mer Celtique.

#### ***a. Description des otolithes***

Autour du nucleus de l'otolithe analysé apparaît une structure polygonale (Figure III.1) de laquelle un nombre variable de nucléi accessoires (nouveaux centres d'accrétion) se déposent. Ces nucléi accessoires se prolongent en forme de cônes striés et constituent la crête du sulcus. La succession des stries que sont les accroissements journaliers représente le patron de croissance de l'otolithe. Parmi les nuclei accessoires, le plus antérieur est celui qui présente les accroissements les plus lisibles car ces derniers s'épaississent au fur et à mesure que l'on se rapproche du bord de l'otolithe (Figure III.1).

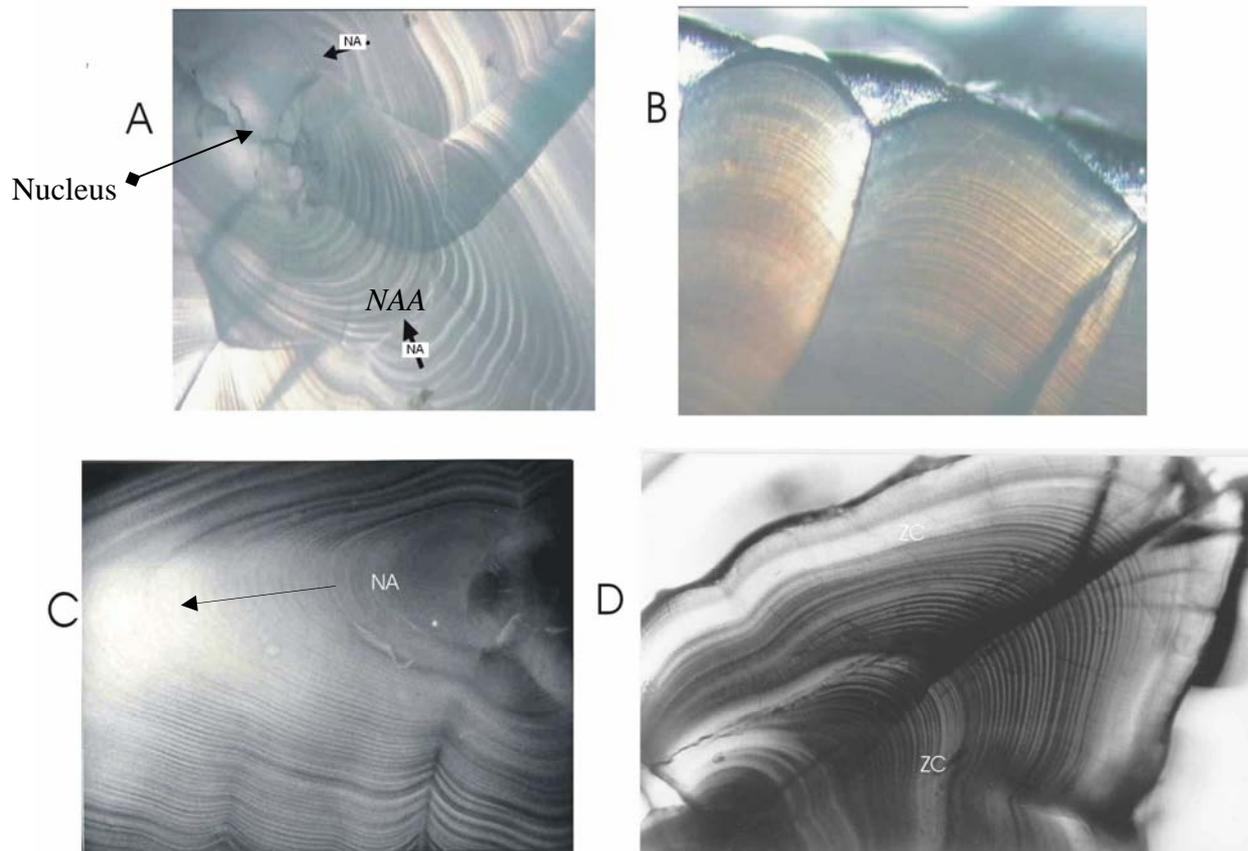
#### **La zone correspondant à la phase larvaire pélagique**

Sur l'ensemble des otolithes lus, seuls 13 ont des zones correspondant à la vie pélagique larvaire (entre le nucleus et le NAA) lisibles. Ces otolithes ont été prélevés sur des juvéniles capturés en 2002 et dont la longueur était inférieure à 80 mm. Les accroissements dénombrés varient de 29 à 53 accroissements ( $\text{moy} = 39 \pm 7$  accroissements,  $n = 13$ ).

#### **Les zones translucides ou anneaux**

Plusieurs zones translucides apparaissent lorsque l'on observe l'otolithe du Merlu-0. Mais en suivant les accroissements les composants sur l'axe antérieur, quelques unes d'entre elles reprennent un aspect opaque.

Les zones translucides forment un anneau sans discontinuité qui est composé d'accroissements plus fins que les accroissements journaliers communs. Leurs dispositions sur le patron de croissance ont été schématisées (Figure III.2).



**Figure III.1** : Récapitulatif des aspects observés sur les sagittae de merlu traités pour une lecture des accroissements journaliers.

Image A : Aspects et position des nuclei accessoires (NA) sur la sagittae d'un jeune merlu

Image B : Aspects des accroissements journaliers positionnés en bordure des sagittae.

Image C : Aspects des accroissements journaliers et position du nuclei accessoire (NAA) le plus antérieur à partir duquel les dénombrements sont effectués (la flèche indique le sens du dénombrement).

Image D : Aspects des accroissements journaliers sur l'axe antérieur (nuclei accessoire vers le bord du rostre) et aspect des zones translucides (ZC) apparaissant sur les sagittae des jeunes merlus.

### **La première zone translucide (1<sup>er</sup> anneau)**

Peu fréquente, elle apparaît entre le 31<sup>ème</sup> et le 41<sup>ème</sup> accroissement journalier sur des otolithes de juvéniles dont la longueur totale varie de 72 mm à 93 mm (moy =  $78 \pm 9$  mm; n = 5). En moyenne, cette zone débute au 38<sup>ème</sup> accroissement ( $\pm 4$ ; n = 5) et le nombre d'accroissements fins la composant varie de 29 à 44 (moy =  $39 \pm 9$  accroissements, n = 5).

### **La deuxième zone translucide (2<sup>ème</sup> anneau)**

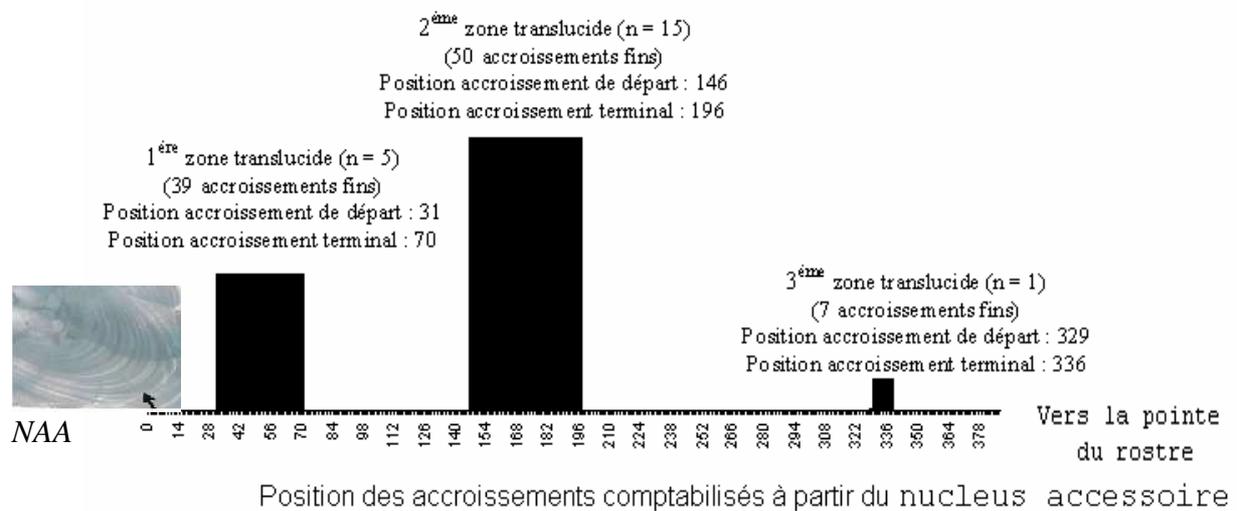
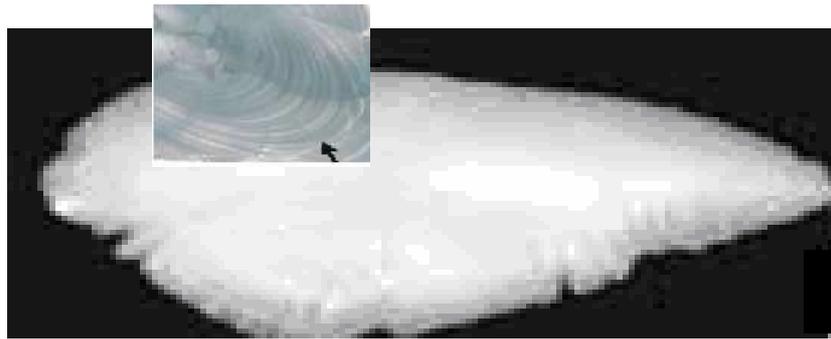
Plus fréquente, elle apparaît à partir d'accroissements parfois très éloignés d'un otolithe à un autre. Elle a été observée sur les otolithes de juvéniles dont la longueur variait de 91 mm à 225 mm (moy =  $149 \pm 46$  mm, n = 15). L'accroissement de départ de cette deuxième zone translucide est observé en moyenne au 146<sup>ème</sup> accroissement journalier ( $\pm 65$ , n = 15). Le nombre d'accroissements fins la composant va de 14 jusque 75 (moy =  $50 \pm 21$  accroissements ; n = 15).

### **La troisième zone translucide (3<sup>ème</sup> anneau)**

Elle a été observée sur un seul otolithe prélevé sur un merlu de 225 mm. La position de celle-ci apparaît au 329<sup>ème</sup> accroissement, en bordure de l'otolithe, et elle comporte 7 accroissements fins.

### **Les bords translucides**

Des bords translucides ont été observés sur 5 otolithes de Merlu-0 dont la longueur variait de 89 à 220 mm (moy =  $187 \pm 55$  mm, n = 5). Ces otolithes ne comportent aucune autre zone translucide. Ces bords translucides ont été observés entre le 104<sup>ème</sup> et le 224<sup>ème</sup> accroissement journalier soit en moyenne au 185<sup>ème</sup>  $\pm 53$  (n = 5). Le nombre d'incrément fins les composant varie de 9 à 97 (moy =  $43 \pm 36$  accroissements, n = 5).



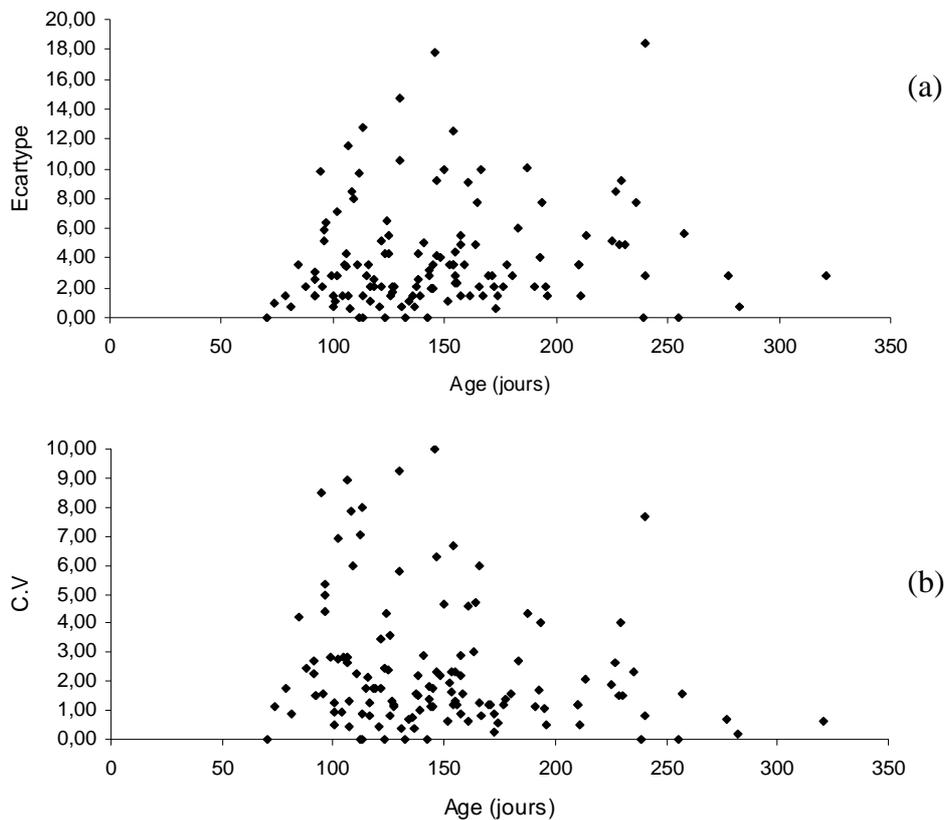
**Figure III.2 :** Schéma de la disposition des zones translucides sur le patron de croissance de la sagittae du merlu (image du haut)

\*Les histogrammes correspondent aux zones translucides avec le nombre moyen d'accroissements fins les composant et la position du premier et du dernier accroissement les déterminant.

\*L'image de gauche représente le nuclei accessoire antérieur de la sagittae du merlu et celle du haut, la disposition de l'otolithe de merlu lors de la lecture et le dénombrement des accroissements journaliers.

### *Précision des estimations d'âges.*

Dans l'ensemble, l'écart-type et le coefficient de variation (C.V) sont moyens. (Figure III.3). On observera toutefois une légère tendance à la diminution avec l'âge du Merlu-0. Sur l'ensemble de nos lectures, le coefficient de variation (C.V) moyen est de 2,33%, soit bien en dessous du seuil maximal du C.V toléré (5%) pour considérer que les lectures sont acceptables (Laine *et al*, 1991). Il est toutefois important de noter que la précision des estimations ne peut en aucun cas être utilisée comme indicateur de la justesse des dénombrements. Cette dernière étant évaluée en comparant les âges estimés à l'âge absolu ou âge vraie des poissons. Des estimations justes ne sont pas forcément précises et vice versa (Campana et Mokness, 1991).



**Figure III.3:** Relation entre écart-type et âge (a) et entre coefficient de variation (CV) et âge. L'écart-type et le coefficient de variation sont calculés à partir de 3 estimations d'âge sur le même otolithe (n = 129).

### ***Age moyens et longueurs moyennes des Merlu-0 analysés.***

Les accroissements dénombrés, sur l'ensemble des otolithes (2001), varient de 70 à 255 (moy =  $145 \pm 51$  accroissements, n = 33). La longueur des juvéniles varie de 80 à 237 mm (moy =  $126,15 \pm 39,21$  mm, n = 33).

Sur l'ensemble des otolithes (2002), le nombre d'accroissements varie de 74 à 336 (moy =  $149 \pm 47$  accroissements, n = 96). La longueur des Merlu-0 varie de 65 à 220 mm (moy =  $113,38 \pm 38,75$  mm, n = 96).

Pour les otolithes (2002) provenant du golfe de Gascogne, le nombre d'accroissements varie de 107 à 336 (moy =  $160 \pm 46$  accroissements, n = 48). La longueur des Merlu-0 varie de 82 à 220 mm (moy =  $123,14 \pm 37,21$  mm, n = 48).

Enfin, sur les otolithes (2002) provenant de la mer Celtique, le nombre d'accroissements varie de 74 à 257 (moy =  $145 \pm 41$  accroissements, n = 48). La longueur moyenne des Merlu-0 varie de 65 à 207 mm (moy =  $110,09 \pm 34,61$  mm, n = 48).

### ***b. Le taux de croissance journalier des Merlu-0***

Le meilleur ajustement des données taille / âge est obtenu par régression linéaire. Le taux de croissance correspondant à la pente de la droite (Figure III.4).

Les taux de croissance des Merlu-0 capturés en 2001 et en 2002 sont respectivement de :  $0,716 \text{ mm} \cdot \text{J}^{-1}$  et  $0,7417 \text{ mm} \cdot \text{J}^{-1}$ . La comparaison des pentes des droites, (Ancova:  $F_{\text{calculé}} = 3,147 < F_{\text{table}} = 3,76$ ;  $P = 0,025$  et  $dl = 2$ ) montre que le taux de croissance des Merlu-0 de 2001 est significativement inférieur à celui des Merlu-0 de 2002.

Les taux de croissance des Merlu-0 du golfe de Gascogne et de la mer Celtique capturés en 2002 sont respectivement de  $0,7063 \text{ mm} \cdot \text{J}^{-1}$  et de  $0,7137 \text{ mm} \cdot \text{J}^{-1}$ . La comparaison (Ancova:  $F_{\text{calculé}} = 7,523 > F_{\text{table}} = 3,86$ ;  $P = 0,025$  et  $dl = 2$ ) montre que le taux de croissance des Merlu-0 du golfe de Gascogne n'est pas différent de celui des Merlu-0 de la mer Celtique.

Au regard de ces résultats, on s'en tiendra donc à deux constats :

-il existe bien une variabilité interannuelle dans le taux de croissance des Merlu-0 mais pas de variabilité géographique au cours de la même année.

-le taux de croissance des Merlu-0 capturés entre octobre et décembre de l'année 2001 est significativement plus faible que celui des Merlu-0 capturés entre octobre et décembre de l'année 2002.

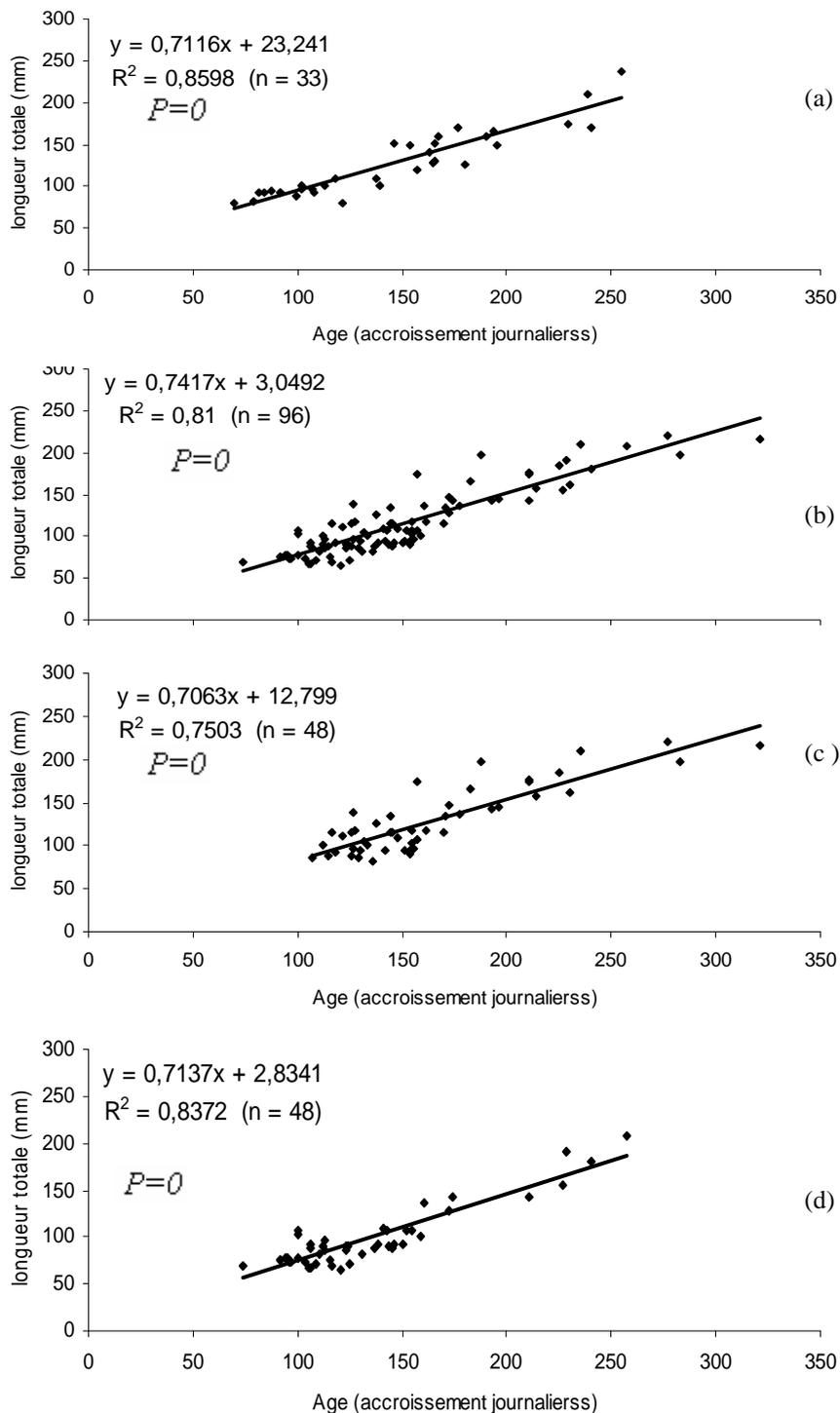
### ***Relation entre l'âge total et la taille du Merlu-0.***

L'ajustement par régression linéaire des données taille / âge total (Figure III.5) est obtenu en ajoutant à la variable âge du Merlu-0 la période pélagique larvaire que nous avons estimé à 39 jours. Du fait de l'inexistence de variabilité géographique la même année, l'ajustement a été réalisé sur les données de 2001, de 2002 et des deux années (2001 + 2002) obtenues sur l'ensemble de la zone d'étude.

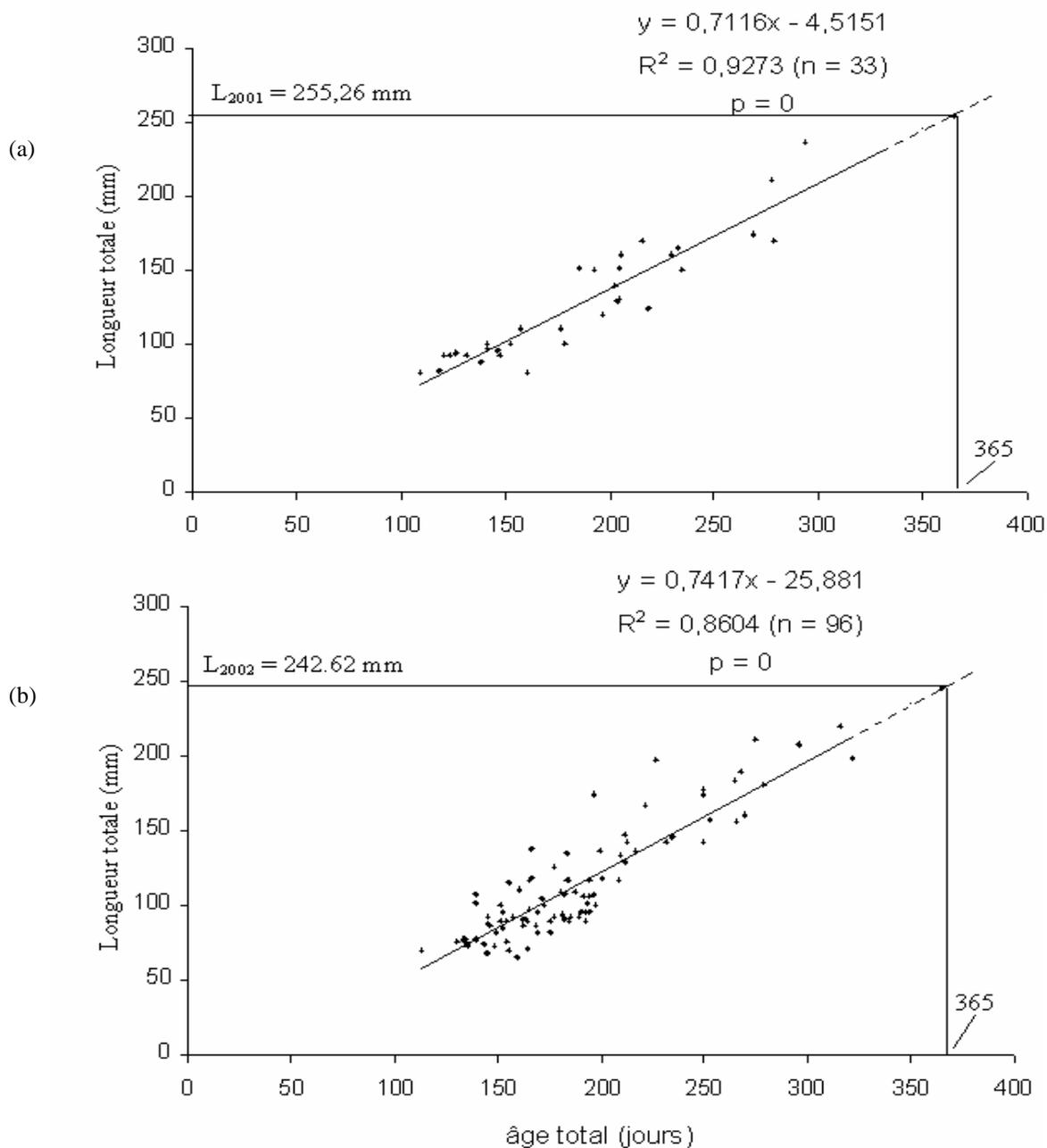
### ***c) La taille du Merlu-0 au terme d'une année de vie.***

En ajoutant aux estimations d'âges la durée de la période larvaire (39 jours) nous avons estimé la taille du merlu au terme de sa première année de vie (Figure III.5). Nous avons obtenu que les Merlu-0 de 2001 et de 2002 atteignent respectivement une longueur totale de 255,26 mm et de 242,62 mm. Sur l'ensemble des deux années la taille du Merlu-0 a été estimée à 244,22 mm.

Pour la poursuite de l'étude, on retiendra comme taille du Merlu-0 du golfe de Gascogne et de la mer Celtique, celle obtenue sur les deux années d'échantillonnage et rapportée au centimètre inférieur soit : 24 cm.



**Figure III.4:** Régression linéaire entre l'âge estimé (à partir du NAA) et la longueur : des Merlu-0 2001 (a) et des Merlu-0 de 2002 (b) de l'ensemble de la zone d'étude et, pour 2002, des Merlu-0 du golfe de Gascogne (c) et de la mer Celtique (d) 'P' correspond à la probabilité de significativité.



**Figure III.5:** Régressions linéaires entre la longueur totale et l'âge total (la période larvaire pélagique comprise) des Merlu-0 capturés en 2001(a) et des Merlu-0 capturés en 2002 (b). 'P' correspond à la probabilité de significativité..

### III. 2.3. DISCUSSION

Comme précisé au début de cette partie de l'étude, le Merlu-0 qui fait l'objet de cette discussion correspond au merlu n'ayant pas encore atteint une année de vie.

Par la présente étude nous avons décrit et estimé, pour la première fois, l'âge et la croissance des juvéniles de merlu pendant leur première année de vie dans l'Atlantique nord-est (golfe de Gascogne et mer Celtique). Ces résultats sont importants puisqu'ils ont permis d'estimer la taille du merlu au premier hiver et à la fin de sa première année de vie : données indispensables pour la croissance du merlu.

La structure de l'otolithe (sagittae) de merlu du golfe de Gascogne et de la mer Celtique est similaire à celle décrite pour le merlu du golfe de Lion par Morales-Nin et Aldebert, 1997) et le merlu du cap (*M. capensis*) par Gordoia *et al* (2000). Ce type de structure se rencontre chez de nombreux gadidae (Gauldie, 1993 ; Lombarte et Morales-Nin, 1995) mais aussi chez d'autres poissons (Karakiri et Westernhagen, 1989).

Chez un certain nombre de poissons 'ronds' ou 'plats', la morphologie de la sagittae se complique, au cours de la métamorphose, par notamment le développement d'une zone de transition et de nuclei accessoires. Les nuclei accessoires sont en fait de nouveaux centres d'accrétion. Ils contribuent à la formation des crêtes du sillon (sulcus) et ils participent, d'une façon plus générale, au modelage définitif de l'otolithe (Lagardère *et al*, 1998). Les centres accessoires de croissance sur les otolithes (nuclei accessoires) sont fréquents chez les espèces qui subissent des changements marqués durant leur passage de la phase larvaire à l'état de juvénile. Leur apparition est liée à un changement dans la physiologie, l'habitat ou le comportement (Modin *et al*, 1996). Chez le merlu européen, les nuclei accessoires sont supposés apparaître lors du passage de la vie pélagique larvaire à la vie démersale (Arneri et Morales-Nin, 2000). Des observations similaires ont été rapportées par Gordoia *et al* (2001) sur le merlu du cap.

A travers l'étude de l'évolution de la croissance du Merlu-0, par l'interprétation des accroissements journaliers, nous avons pu observer que durant la première année de vie, plusieurs discontinuités structurelles (zones translucides) apparaissent sur le patron de croissance des otolithes. Celles-ci ne présentent aucune régularité tant en terme d'occurrence qu'en terme de position dans le patron de croissance et varient d'un individu à l'autre.

Ces zones translucides ont été observées sur les otolithes de merlus capturés en méditerranée (Morales-Nin et Aldebert, 1997). Sur des otolithes de merlus capturés au large des côtes

portugaises et dont les longueurs variaient de 8 à 22cm, Meneses (1999; comm. pers.) a identifié plusieurs zones et bords translucides (le nombre d'accroissements composant ces zones translucides variait de 6 à 36). Les mêmes observations ont été faites par Gordo *et al.*, (2001) sur les otolithes du merlu du cap (*M. capensis*) dont les longueurs variaient de 13 cm à 24 cm (le nombre d'accroissements composant ces zones translucides variait de 3 à 113).

Ces zone translucides ne correspondent pas à des étapes importantes dans la physiologie du merlu durant ses premières périodes de vie (Morales-Nin et Aldebert, 1997). Au contraire, selon Lagardère *et al.*, (1998), le taux d'accrétion (épaisseurs des accroissements) varie avec l'âge du poisson et est gouverné par l'ensemble des facteurs de l'environnement et surtout par la rythmicité de ces derniers (rythme photopériodique jour/nuit, rythme alimentaire et évolution des températures). De fait, des perturbations physiologiques ou environnementales peuvent altérer ces circarythmes, générant l'apparition de marques de stress et de faux annaux.

En ce qui nous concerne, plusieurs de ces zones translucides apparaissent de manière irrégulière du fait, probablement, du trajet parcouru par le merlu après sa transition vers la vie démersale. En effet, à cause de sa densité corporelle, le jeune merlu recherche des eaux froides et à forte salinité (Belloc, 1929). Durant son trajet vers ses zones de nourriceries, la perturbation de l'un ou de l'autre de ces facteurs hydrologique provoque un stress et un effort pour retrouver des eaux plus favorables, ce qui peut se traduire par des marques sur le patron de croissance à ces période de vie précoces. Ce sont ces marques qui ont rendu difficiles la lecture des accroissements chez les très jeunes Merlu-0 ce qui explique la diminution de l'écart-type et du coefficient de variation (CV) en fonction de l'âge (Figure III.3).

Sur l'ensemble des zone translucides que nous avons observé, trois d'entre elles apparaissent plus fréquemment que les autres, mais c'est la deuxième zone translucide, en partant du NAA vers le bord de l'otolithe, qui nous a le plus interpellé. Elle est observée sur les sagittae de Merlu-0 dont la longueur moyenne est de  $14,9 \pm 4,6$  cm. En moyenne, elle débute au 146<sup>ème</sup> ( $\pm 65$ ) accroissement journalier et le nombre d'accroissements fins la composant (moyenne =  $50 \pm 21$ ) est relativement important. Elle ne peut pas correspondre à une marque hivernale vue la taille moyenne (naissance vers avril 2002) des juvéniles sur lesquels elle a été observée et la période de leur capture (octobre – décembre). Pour le merlu du golfe de Gascogne et de la mer Celtique, Il semble plus prudent, avant d'engager une études de la

croissance par l'interprétation des marques saisonnières ou journalières, de bien observer les marques déposées sur les otolithes de juvéniles dont la date de capture ou d'échantillonnage est comprise entre la période d'éclosion et le premier hiver suivant celle-ci. Sans quoi, ces marques liées à des facteurs physiologique ou environnementaux ponctuels, si elles sont interprétées comme étant des marques saisonnières induiraient une sous-estimation de l'âge et / ou de la taille au premier hiver et biaiseraient ainsi l'ensemble du schéma de croissance.

Sur notre échantillon de 2001, l'âge moyen (dénombré à partir du NAA) le plus élevé (255 jours) a été interprété sur l'otolithe d'un Merlu-0 de 237 mm de longueur. Sur notre échantillon de 2002, l'âge moyen le plus élevé (329 jours) a été interprété sur l'otolithe d'un Merlu-0 de 217 mm de longueur dans le golfe de Gascogne, alors qu'en mer Celtique l'âge moyen le plus élevé (257 jours) a été interprété sur l'otolithe d'un Merlu-0 de 207 mm.

En dénombrant les accroissements journaliers à partir du nucléus accessoire des otolithes de merlus du Portugal, Meneses (1999, comm.pers.) a déterminé un âge de 258 jours sur un merlu de 19 cm de longueur et un âge de 228 jours sur un merlu de 20 cm. La combinaison de ces résultats suggère que jusqu'à une longueur d'au moins 20 cm, l'âge du merlu des eaux portugaises, du golfe de Gascogne et de la mer Celtique est inférieur à une année.

La périodicité journalière des accroissements des otolithes des larves et des juvéniles de merlu a été indirectement validée (Arneri et Morales-Nin, 2000). L'identification des marques d'accroissement saisonnières et/ ou journalières n'est jamais aisée, à cause de la présence d'anneaux doublés, de discontinuités ou d'autres structures qui correspondent à des événements acycliques (exemple : le changement d'habitat, la migration, la reproduction, etc.) (Panfili *et al.*, 2002). La durée de la période précédant le passage à la vie démersale, estimée dans cette étude (39 jours) est semblable à la durée (40 jours) estimée en Adriatique (Arneri et Morales-Nin, 2000). Ces valeurs de durée de la phase larvaire sont également proches de celles estimées pour d'autres espèces de merlu (Bailey, 1982 ; Jeffrey et Taggart, 2000). Les larves de merlu européen élevées expérimentalement se métamorphosent environ 30 jours après l'éclosion (Bjelland et Skiftesvik, 2000).

Le taux de croissance journalier du Merlu-0 présente une variabilité interannuelle (0,71 mm. J<sup>-1</sup> en 2001 et 0,74 mm. J<sup>-1</sup> en 2002) mais ne présente pas de variabilité interrégionale sur la même année. Ces différences pourraient s'expliquer par les conditions

thermiques rencontrées par les juvéniles au cours des deux années d'étude. En effet, la température moyenne du fond de la zone d'étude en 2001 était inférieure (11,99°C) à celle de 2002 (12,21°C). De nombreuses études (expérimentales et *in situ*) soulignent le rôle déterminant de la température sur la croissance des poissons. Toutefois, on ne peut négliger l'impact d'autres facteurs tel que la nourriture disponible pour les juvéniles.

Ces taux de croissance journaliers sont dans la même gamme que ceux estimés sur d'autres espèces de merluccidæ comme le merlu du pacifique (*M. productus*) dont le taux de croissance journalier (0,73 à 1,11 mm. J<sup>-1</sup>) a été estimé par Woodbury *et al.*, (1995) et le merlu du cap (*M. capensis*) dont le taux de croissance journalier (0,63 mm. J<sup>-1</sup>) a été estimé par Gordoia *et al.*, (2001). Cependant ils sont plus élevés que ceux estimés sur le merlu méditerranéen. Dans le golfe du Lion Morales-Nin et Aldebert (1996) l'on estimé à 0,5 mm J<sup>-1</sup>, alors qu'en mer adriatique il variait de 0,35 à 0,6 mm. J<sup>-1</sup> (Arneri et Morales-Nin, 2000). Cette croissance, en générale plus lente chez le merlu de Méditerranée par rapport au merlu des eaux atlantiques, a déjà été mentionnée par Belloc (1929).

Dans l'ensemble de notre zone d'étude, la longueur du merlu au terme d'une année de vie ( $\approx$  24 cm), est proche de celle estimée (22,3 cm) par Norbis *et al.*, (1999) pour le merlu uruguayen (*M. hubbsi*), de celle estimée (20 cm) par Gordoia *et al.*, (2001) pour le merlu du cap (*M. capensis*) et de celle estimée (20 à 25 cm) par Horn (1998) pour le merlu de Nouvelle-Zélande (*M. australis*). Mais elle est supérieure à celle estimée (16 cm) dans le golfe du Lion en Méditerranée par Morales-Nin et Aldebert (1997) et à celle estimée (15 cm) en Adriatique par Arneri et Morales-Nin (2000).

Pour Norbis *et al.*, (1999) et Gordoia *et al.*, (2001), ces différences dans la croissance sont à attribuer aux différences de productivité primaire des mers (la Méditerranée notamment) et océans (l'Atlantique et le Pacifique).

Une longueur moyenne de  $\approx$  24 cm, obtenue au terme de la première année de vie, indique que la vitesse de croissance du merlu dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique est beaucoup plus rapide qu'on ne la supposait auparavant : longueur moyenne de 15,5 cm estimée (lecture des annaux annuels) par Décamps et Labastie (1978) ; 16,3 cm estimée (distribution des fréquences de taille) par Guichet (1988). D'ailleurs, la longueur au terme d'une année de vie que nous avons estimé est considérée par Décamps et Labastie (1978), Guichet et Labastie (1992) et par le groupe de travail du merlu stock nord (Anon, 2000) comme étant la longueur atteinte par le merlu au terme de deux années de vie.

En dépit d'une grande littérature sur l'étude de la croissance chez le merlu européen à travers l'analyse des anneaux annuels ou bien des distributions des fréquences de longueurs, il demeure qu'aucun critère standardisé pour l'interprétation des otolithes n' a encore été posé. Morales-Nin (1997) a remis en cause l'utilisation des anneaux annuels dans la détermination de l'âge du merlu. En réalité, les problèmes principaux avec les otolithes du merlu européen sont le dédoublement des anneaux, qui fait qu'on ne peut pas distinguer les vrais anneaux des faux (Guichet, 1996), mais surtout la méconnaissance de la position du premier anneau hivernal qui constitue la source la plus importante d'incertitude dans la lecture d'âge (Morales-Nin, 1997). Comme précisé auparavant, sur l'ensemble des otolithes des Merlu-0 (qui n'avaient pas encore atteint une année de vie), nous avons observé plus d'une zone translucide. Ces dernières, probablement connexes avec des événements physiologiques et environnementaux, rendent difficile la localisation du premier anneau hivernal (Alvarez *et al*, 2000). Le comportement du juvénile de merlu dès la transition à la vie démersale (quête des couches d'eau particulièrement salée et froides) décrit par Belloc (1929) peut expliquer la formation de certaines de ces zones translucides.

Pour contourner toutes ces contraintes, nous avons essayé de déterminer la longueur du Merlu-0 au premier janvier suivant sa naissance. Pour ce faire, nous avons tenter d'établir sa date de naissance, en rétro-calculant sa période de ponte, et de suivre, en utilisant son taux de croissance, l'évolution de sa longueur au terme de la période comprise entre sa date de naissance et le premier janvier suivant.

### **III- 3. ESTIMATION DE LA PERIODE DE PONTE**

#### **III- 3. 1. Matériel et méthodes.**

Comme établi antérieurement, la longueur du merlu au terme d'une année de vie avoisine les 24 cm. Tous les merlus dont la taille est inférieure ou égale à 24 cm ont été retenus pour le rétro-calcul de la période de ponte.

Le principe de la méthode de rétro-calcul est simple : à partir d'un échantillonnage aléatoire représentatif de la population, une distribution de fréquence de dates de naissances est établie en retranchant à la date de capture l'estimation de l'âge des individus capturés. Cependant cette méthode est sensible aux problèmes liés à la mortalité différentielle (les individus les plus âgés ont théoriquement subi une mortalité cumulative plus importante que les individus les plus jeunes) et à la sélectivité due aux engins de pêche. Par conséquent, elle doit être appliquée avec beaucoup de précaution (Campana et Jones, 1992).

Disposant des distribution de fréquence de tailles et des ajustement tailles / âge total (incluant la période larvaire), nous avons estimé l'âge total (en jours) pour chaque juvénile. Ensuite, les dates de capture étant connues, nous avons retranché à la date de capture l'estimation de l'âge des individus capturés. Ainsi nous avons obtenue une distribution de fréquence de dates de naissance pour les juvéniles de merlu par année et par secteur géographique.

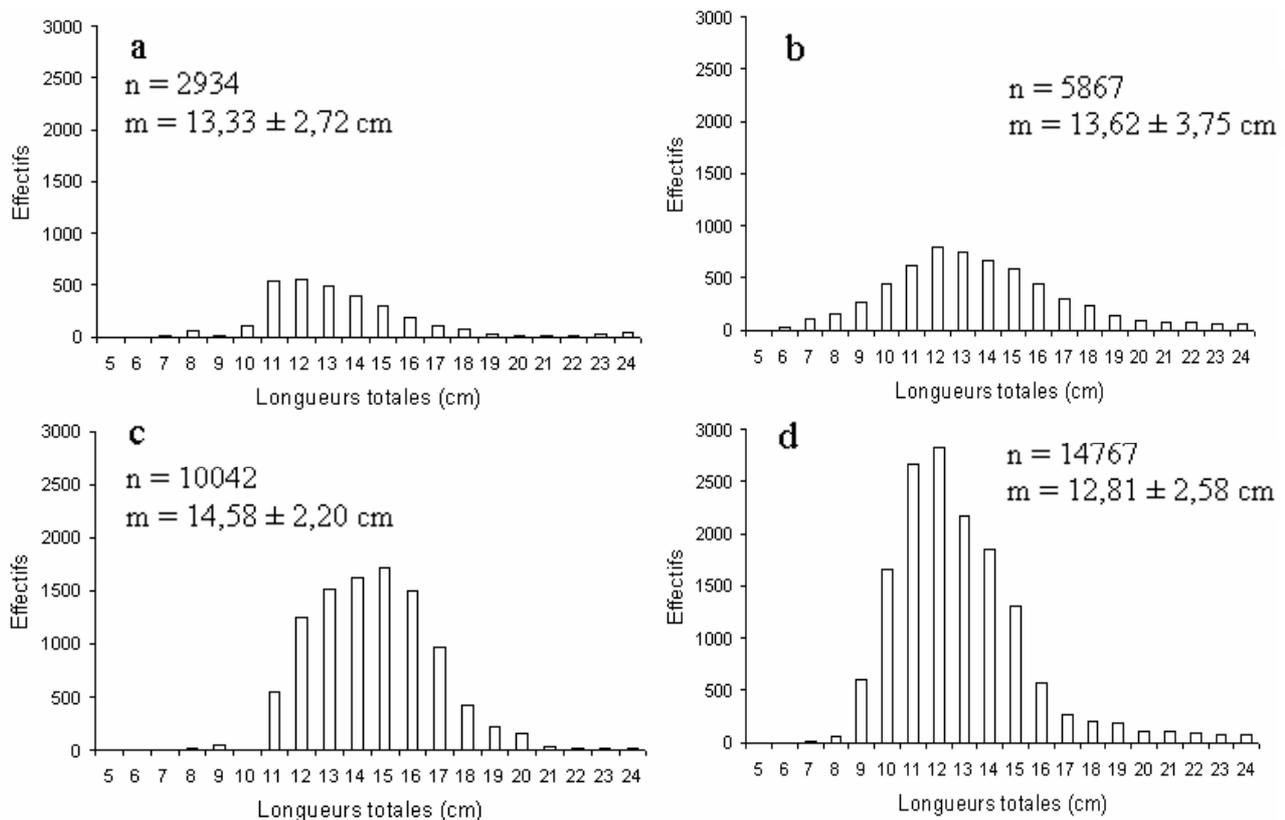
La période embryonnaire du merlu étant très courte (3 jours), nous avons délibérément confondu les dates de naissance avec les dates de ponte. Pour chaque distribution de fréquence de ponte, nous avons estimé la date de début de ponte, la date de fin de ponte, la date moyenne de ponte et sa durée.

La compilation en mois des dates de ponte nous a permis de déterminer les mois où la ponte est maximale. Enfin, connaissant la date de naissance de chaque individu, nous avons estimé la taille atteinte par le juvénile de merlu au premier janvier suivant sa naissance.

### III-3. 2. RESULTATS.

Les effectifs en Merlu-0 représentent 91% et 90,4% de l'ensemble des captures en merlu, respectivement en 2001 et 2002. Dans le golfe de Gascogne on a comptabilisé 10042 individus en 2001 et 14767 individus en 2002, alors qu'en mer Celtique 2934 individus ont été comptabilisé en 2001 et 5867 individus en 2002.

Les longueurs moyennes ont été estimées sur la base des distributions de fréquences de longueurs (Figure III.6).



**Figure III.6 :** Distribution des fréquences de longueurs des Merlu-0 par zone géographique et par année d'étude.

Merlu-0 mer Celtique 2001 (a); Merlu-0 mer Celtique 2002 (b);  
Merlu-0 golfe de Gascogne 2001 (c); Merlu-0 golfe de Gascogne 2002 (d);  
« n » et « m » désignent les « Effectifs » et les « moyennes de longueurs par zone géographique »

Les résultats des comparaisons (test du  $\chi^2$  de Kruskal-Wallis,  $P=0,005$  :  $dl =1$ ) entre longueurs moyennes Merlu-0 par zone géographique et par année (Tableau III.1) montrent que:

- En 2001, la longueur moyenne des Merlu-0 du golfe de Gascogne est plus élevée que celle des merlu-0 de la mer Celtique.
- Au contraire, en 2002, la moyenne des Merlu-0 est plus élevée en mer Celtique comparativement à celle des Merlu-0 du golfe de Gascogne.

La comparaison des longueurs moyennes estimées dans la même zone géographique mais d'une année à l'autre, montre que dans le golfe de Gascogne, les Merlu-0 de 2001 avaient une longueur moyenne plus élevée qu'en 2002, alors qu'en mer Celtique, ce sont les Merlu-0 de 2002 qui ont une longueur moyenne plus élevée que ceux de 2001.

Comparaisons entre	Valeurs du $\chi^2$ calculée	Valeurs du $\chi^2$ de la table
Les longueurs moyennes des Merlu-0 Gascogne 2001 et mer Celtique 2001	812,02	7,88
Les longueurs moyennes des Merlu-0 Gascogne 2002 et mer Celtique 2002	293,40	7,88
Les longueurs moyennes des Merlu-0 Gascogne 2001 et Gascogne 2002	3817,04	7,88
Les longueurs moyennes des Merlu-0 Celtiques 2001 et Celtiques 2002	11,280	7,88

**Tableau III.1** : Résultats des comparaisons (test du  $\chi^2$  de Kruskal-Wallis,  $P=0,005$  :  $dl =1$ ) entre longueurs moyennes Merlu-0 par zone géographique et par année.

### III.3.2.1. PERIODES DE PONTE

Les périodes de ponte rétro-calculées pour les Merlu-0 de 2001 et pour les Merlu-0 de 2002 ont été établis (Tableau III.2).

Paramètres de la période de ponte	Golfe de Gasc 2001	M. Celtique 2001	Zone d'étude 2001	Golfe de Gasc 2002	M. Celtique 2002	Zone d'étude 2002
N	10042	2934	12976	14767	5867	20634
Date de début	12-nov-00	05-déc-00	12-nov-00	20-oct-01	16-nov-01	20-oct-01
Date de fin	20-juil-01	11-août-01	11-août-01	12-juin-02	08-août-02	08-août-02
Date médiane	02-avr-01	19-mai-01	10-avr-01	06-avr-02	16-avr-02	11-avr-02
Date moyenne	31-mars-01	12-mai-01	10-avr-01	31-mars-02	13-avr-02	04-avr-02
Durée de la ponte	8 mois	8 mois	9 mois	8 mois	8 mois	8,5 mois

**Tableau III.2** : Récapitulatif des paramètres des périodes de ponte, par zone géographique et pour l'ensemble de la zone d'étude, des Merlu-0 de 2001 et des Merlu-0 de 2002.

La Figure III.7 montre les distributions des dates de ponte. On peut observer que :

- Quelle que soit l'année, la période de ponte débute et prend fin plus tôt dans le golfe de Gascogne par rapport à la mer Celtique soit un décalage d'un mois environ ;
- Sa durée, quelle que soit l'année ou bien la zone géographique, s'étale sur une période de 8 mois, mais la majorité des individus proviennent des pontes qui se sont déroulées entre mars et mai;
- L'analyse graphique montre une ponte en lots successifs ;
- Dans le golfe de Gascogne, les dates moyennes des périodes de ponte de 2001 et de 2002 sont similaires. Au contraire, en mer Celtique, la date moyenne de la période de ponte de 2002 (mois d'avril) a été plus précoce que celle de 2001 (mois de mai).
- Les dates moyennes de la période de ponte de 2002 sont similaires (mois d'avril) quel que soit le secteur géographique considéré.

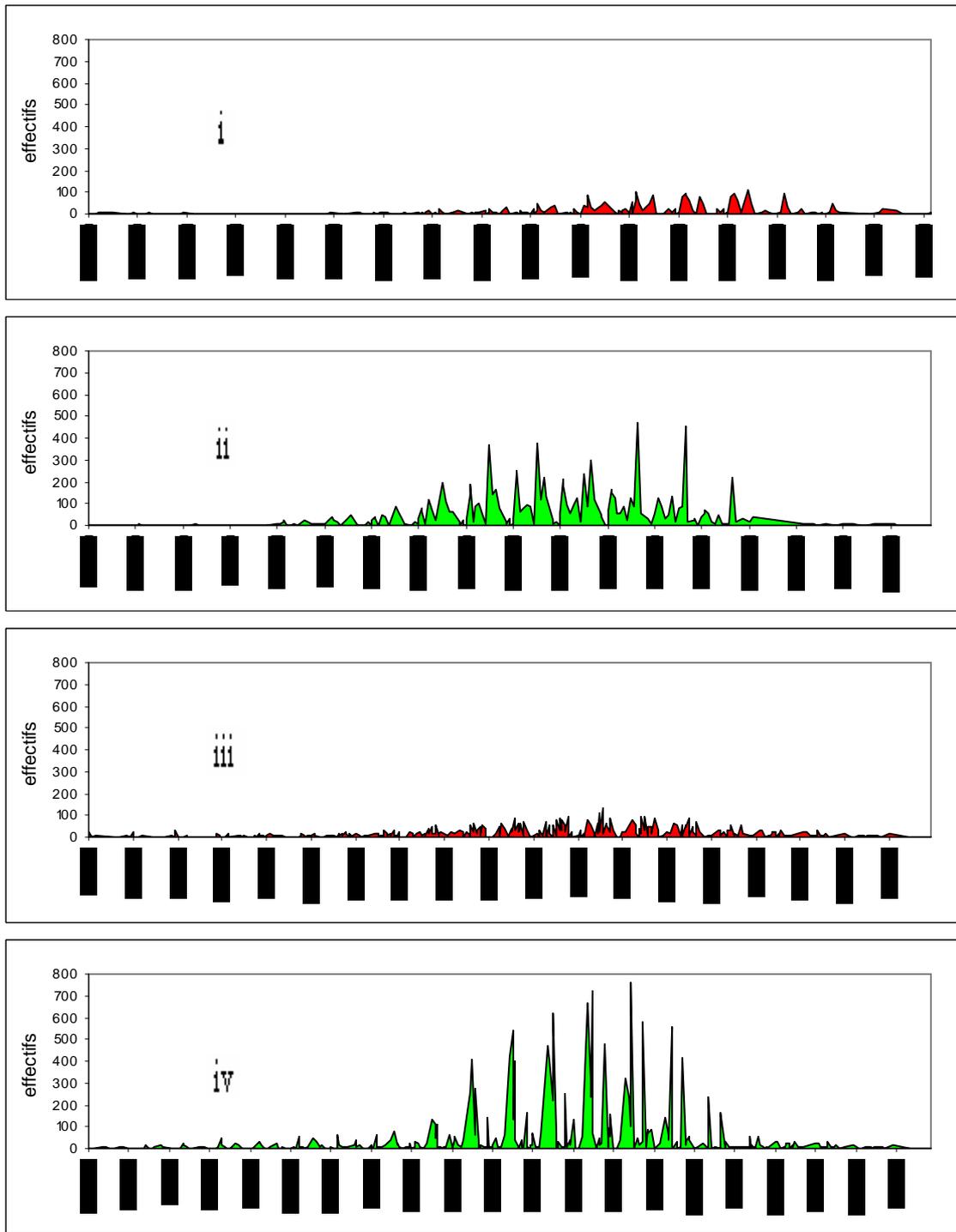
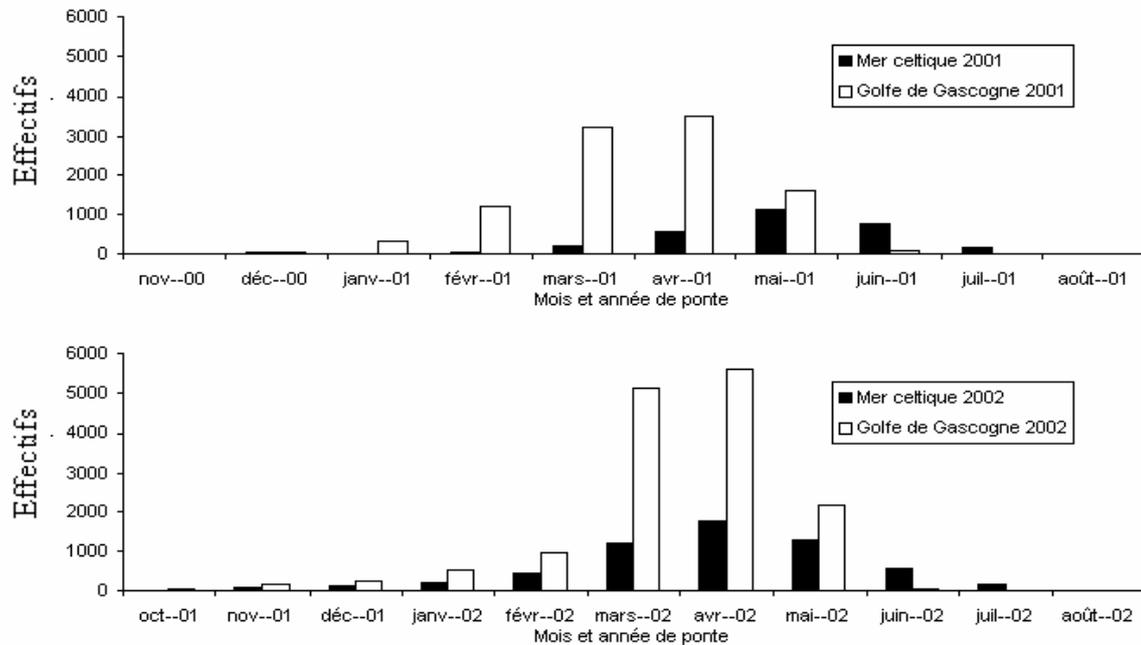


Figure III.7 a : Distribution des fréquences de dates de naissance du merlu par année et par zone géographique. En abscisse les dates de naissance.

- (i) : Merlu de la mer Celtique capturé en 2001 ;
- (ii) : Merlu du Golfe de Gascogne capturé en 2001 ;
- (iii) : Merlu de la mer Celtique capturé en 2002 ;
- (iv) : Merlu du Golfe de Gascogne capturé en 2002.



**Figure III.7b** : Rétro-calcul des dates de naissance des Merlu-0 par zone géographique, pour les Merlu-0 de 2001 et les Merlu-0 de 2002

### III.3.2.2. ESTIMATION DE LA LONGUEUR DU MERLU-0 AU PREMIER HIVER SUIVANT SA NAISSANCE

Le nombre de jours compris entre la date de naissance et le premier janvier suivant la naissance a été comptabilisé à partir de la date médiane de la période de ponte estimée pour l'ensemble de la zone d'étude (10 avril et 11 avril, respectivement en 2000 et en 2001). A partir de là, nous avons pu estimer la longueur moyenne du merlu au premier hiver suivant sa naissance, en utilisant les régressions linéaires entre la longueur totale et l'âge total des Merlu-0 établis pour chaque année d'étude. Cette dernière est de 18,58 cm en 2001 et de 17,07 cm. en 2002

### III- 3.3. DISCUSSION

La connaissance de la période ponte et de sa durée est importante pour la compréhension de la dynamique des populations notamment dans les stades larvaires et juvéniles. Des auteurs ont déterminé la période de ponte maximale du merlu dans les eaux européennes de l'Atlantique Nord – Est en se basant sur l'abondance des œufs et des larves de merlu, l'histologie des ovaires de femelles de merlus ou bien encore l'analyse du rapport gonado-somatique (RGS). Des études antérieures ont déterminé la période de ponte du merlu dans les eaux européennes de l'Atlantique nord-est ; dans le nord et le nord-ouest des eaux ibériques le pic de ponte se produit en février et mars (Valencia *et al.*, 1989; Lago de Lanzós, 1994; Alvarez *et al.*, 2001), entre janvier et mai dans les eaux galiciennes (Perez et Pereiro, 1985) et dans le golfe de Gascogne (Arbault et Lacroix-Boutin, 1969; Sarano, 1983 ; Martin, 1991; Casarino et Motos, 1994), entre avril et juin en mer Celtique (zone CIEM VII) (Clark, 1920 ; Coombs et Mitchell, 1982 ; Horstman, 1988 ; Fives *et al.*, 2001), de mars à juillet au sud et à l'ouest de l'Irlande (Hickling, 1930; Hickling et Rutemberg, 1936 ; Fariña et Fernández, 1986), d'avril à juillet dans les eaux de l'ouest Ecosse (Hickling, 1930 et O'Brien, 1986), et probablement en août dans les eaux occidentale de la Norvège (Kvenseth *et al.*, 1996). En Méditerranée, la ponte est plus précoce (hiver) et s'étale sur toute l'année (Olivar *et al.*, 2003).

Globalement, dans les eaux européennes, la période de ponte maximale du merlu est plus précoce dans les eaux méridionales et est plus tardive au fur et à mesure que la latitude augmente (Casey et Pereiro, 1995). Ces différences latitudinales de la ponte en été mis en relation avec les différents régimes de températures (Alvarez *et al.* ; 2001).

Dans la présente étude, nous avons utilisé les accroissements journaliers déposés sur les otolithes des juvéniles de merlu pour rétro-calculer la période de ponte. Nos résultats, concernant le pic de ponte (avril en 2001 et 2002 pour le golfe de Gascogne et pour la mer Celtique) sont conformes à ceux établis, en utilisant les méthodes classiques, par Arbault et Lacroix-Boutin (1969), Sarano (1983), Martin (1991) et Casarino et Motos (1994) pour le merlu du golfe de Gascogne et par Clark (1920), Coombs et Mitchell (1982), Horstman (1988) et Fives *et al.* (2001) pour le merlu de la mer Celtique. La ponte semble se dérouler en lots successifs. La durée de la période de ponte que l'on a estimée (qui s'étale sur une période de 8 à 9 mois, du milieu de l'automne et au milieu de l'été) est plus longue et plus précoce que celle récemment établie par Piñeiro et Sainza (2003) pour les eaux ibériques. Ces auteurs estiment que la ponte du merlu a lieu entre décembre et mai. Dans le golfe de Lion, la ponte

est étalée sur toute l'année avec deux périodes principales ; la première entre novembre et décembre et la seconde en mars (Morales-Nin et Aldebert, 1997).

Nous avons pu mettre évidence une variabilité latitudinale et interannuelle de la période de ponte. Ces différences observées du rythme d'évolution de la ponte peuvent s'expliquer par les différences thermiques. En effet, la température est connue pour influencer le déclenchement de la ponte chez les poissons. Selon Horwood (1993), la température peut influencer la migration des reproducteurs et, par conséquent, affecter indirectement la période de ponte. En effet, il a été établi que le déclenchement de la ponte chez le merlu européen est intimement lié à la température de l'eau. Cette température, comprise dans un intervalle de 10°C à 12,5°C, a été déterminée pour la première fois par Arbault et Lacroix-Boutin, (1969) puis confirmée par Coombs et Mitchell, (1982). Néanmoins, d'autres facteurs parmi lesquels la photopériode peuvent aussi contribuer aux variations interannuelles et latitudinales de la période de ponte.

La méthode de rétro – calcul peut fournir des informations précises sur la période de ponte. Toutefois, il ne faut pas perdre de vue que les dates de ponte, telles que estimées dans la présente étude, sont rétro-calculées à partir des survivants (Merlu-0). La méthode du rétro-calcul des dates de naissance est sensible aux problèmes liés à la mortalité différentielle et à la sélectivité par les engins de pêches. A cela s'ajoute qu'on ne peut exclure des erreurs liées aux estimations de l'âge (Campana et Mokness, 1991).

Les études futures doivent préciser l'interprétation des microstructures, notamment l'identification de la marque d'éclosion et estimer la mortalité durant les premiers stades juvéniles dans le but d'améliorer le rétro-calcul des périodes de ponte.

Enfin, pour les besoins de l'étude de la croissance en longueur chez le merlu, en utilisant les marques hivernales sur les otolithes, la longueur des juvéniles au premier hiver après leur naissance a été estimée. Ces longueurs (18,58 cm en 2001 et 17,07 cm en 2002) correspondent à celles des merlus dits du groupe-0 (Morales-Nin, 1997) ou merlu G-0. Elles nous serviront de repère pour la poursuite de l'étude.

### **III- 4. LES PARAMETRES DE CROISSANCE ET ESTIMATION DES CLES AGES / LONGUEURS CHEZ LE MERLU.**

#### **III- 4. 1. Matériel, méthodes et hypothèses**

Pour déterminer les paramètres de croissance et estimer la matrice longueurs aux âges du merlu, il a fallu procéder en plusieurs étapes :

##### **a. Préparation des otolithes pour une lecture des marques hivernales.**

Nous avons réalisé des coupes sur un échantillon d'otolithes de merlus prélevés durant la campagne EVHOE 2001. Le mode opératoire utilisé est conforme à celui retenu par les groupes de travail internationaux pour le merlu du nord-est Atlantique et décrit par Guichet (1996) et Morales-Nin (1997). Il consiste en la préparation des otolithes pour une lecture en sections transversales.

Les otolithes sont prélevés, lavés puis conservés à sec et stockés. Dans le laboratoire d'halieutique de l'Ifremer de Lorient, nous avons procédé à leur inclusion dans de la résine préalablement teintée par un pigment noir. Séchés pendant 24 heures, les pains de résines sont passés à la tronçonneuse pour des coupes de 0,2 millimètres d'épaisseur. Plusieurs coupes (de 4 à 6, en fonction de la taille de l'otolithe) sont obtenues sur le même otolithe. Le choix pour la lecture est fait sur la coupe où la zone du noyau est bien apparente et centrée.

##### **b. Lecture des coupes d'otolithes**

C'est au laboratoire de l'Ifremer de Boulogne sur mer que nous avons réalisé nos lectures. En utilisant un microscope (lumière transmise) connecté au système TNPC (logiciel de Traitement Numérique de Pièces Calcifiées), nous avons calibré nos observations au centimètre ( $G : \times 6,50$ ). Sur écran nous avons pointé et mesuré toutes les marques (anneaux) apparentes, sur l'axe nucleus  $\rightarrow$  bord postérieur de l'otolithe (cet axe nous l'appellerons *NBPO*), sans nous soucier de leur interprétation.

##### **c. Le Rétro-calcul des longueurs aux anneaux**

Avant d'établir les fonctions de rétro-calcul (FRC) entre la longueur totale ( $L_t$ ) du merlu et la distance comprise entre le nucleus et le bord postérieur de son otolithe (que nous appellerons *Rmax*), nous avons comparé (test du  $\chi^2$  de Kruskal-Wallis,  $P=0,005$  :  $dl = 1$ ), entre sexes et entre zone géographique, les ratios moyens :  $Rmax / L_t$ .

La fonction de rétro-calcul que nous avons utilisé est une adaptation, aux otolithes, de *la loi de proportionnalité des rayons des anneaux aux tailles successives* de Lea (1910) qui a été ajustée par Lee (1920).

Lors de notre étude sur la détermination de la période de ponte par le rétro-calcul, nous avons estimé la longueur atteinte par le merlu au premier janvier suivant sa naissance. Nous avons fixé cette longueur, qu'on appellera «  $L_0$  », comme repère.

Sur l'ensemble des otolithes appartenant aux merlus dont la longueur totale est inférieure ou égale à «  $L_0$  », nous avons localisé l'anneau le plus éloigné du nucléus et le plus fréquemment pointé sur les différents otolithes. Ensuite nous avons observé sa fréquence sur l'ensemble des otolithes sans distinction de longueur. Cette démarche peu rigoureuse est donc basée sur l'hypothèse que la majeure partie des otolithes provient de merlu dont la date de naissance correspond au 10 avril de chaque année.

Disposant de la fonction (FRC), nous avons rétro-calculé la longueur «  $L_0$  » à cet anneau qui correspondrait en fait au premier anneau hivernal.

A ce stade de la démarche, sur l'ensemble des lectures que nous avons réalisées sur les coupes d'otolithes, nous n'avons qu'une certitude et elle concernerait la position de la première marque hivernale. Pour la majeure partie des autres marques (anneaux), nombreuses et peu cohérentes (les distances entre deux marques successives ne diminuant pas au fur et à mesure que l'on se rapproche du bord postérieur de l'otolithe), qui apparaissaient parfois ou disparaissaient, nous avons préféré ne pas les interpréter.

Pour déterminer de manière sûre les « bonnes » marques annuelles, nous avons retenu deux principes :

- d'abord, que dans une même aire géographique, sur tous les poissons d'un même groupe d'âge, les marques s'inscrivent sur les otolithes aux mêmes moments correspondants à des événements cycliques importants dans leur physiologie et donc, approximativement, à la même distance dans l'axe *NBPO*. Cela veut dire que si une marque (anneau) n'est pas apparente sur la coupe de l'otolithe d'un poisson ayant une longueur  $L_n$ , elle est obligatoirement retrouvée sur la coupe de l'otolithe d'un poisson appartenant à un groupe d'âge supérieur ayant une longueur  $L_p$  ( $p > n$ ).
- ensuite qu'à mesure que le poisson vieillit, il développe une résistance et /ou un conditionnement qui fait que les événements ponctuels ou anodins, en dehors des

périodes de disettes longues (hivernales et maturités sexuelles), sont de moins en moins marqués sur ses otolithes.

En effet, sur les coupes d'un certain nombre d'otolithes de merlus adultes, nous avons observé, vers les extrémités des coupes (axe *NBPO*) quatre anneaux successifs (qu'on a désigné par w, x, y et z) dont les distances successives diminuaient de manière cohérente. Nous les avons pointé et considéré comme étant des marques hivernales tout en ignorant les âges correspondants.

Nous avons rétro calculé les longueur ( $L_w$ ), ( $L_x$ ), ( $L_y$ ) et ( $L_z$ ), à ces anneaux (w, x, y et z) en utilisant les fonctions de rétro-calcul (FRC) déjà établies.

#### **d. Estimation des paramètres de croissance**

Ayant la longueur au premier hivers ( $L_o$ ) et les longueurs aux quatre derniers anneaux, ( $L_w$ ), ( $L_x$ ), ( $L_y$ ) et ( $L_z$ ), nous avons appliqué la méthode de Gulland (1969) dérivée du modèle de croissance de Von Bertalanffy (1938) pour estimer les paramètres de croissance ( $L^\infty$ , K et  $t_0$ ) tel que recommandé dans ces cas là par Postel (1973).

Le modèle de croissance de Von Bertalanffy (1938) s'écrit sous la forme:

$$L_t = L^\infty (1 - e^{-K(t-t_0)}),$$

- $L_t$  est la longueur du poisson au temps 't' considéré (jours, moi ou bien année).

-La constante  $L^\infty$  est appelée L- infinie ou longueur asymptotique. Ce paramètre est considéré comme étant la longueur d'un poisson infiniment âgé. Cependant, puisque la longueur est définie comme étant la longueur moyenne de la cohorte (groupe d'âge), nous considérerons que  $L^\infty$  est la taille moyenne des poissons infiniment âgés (ou encore, des plus vieux poissons possibles).

-La constante K est appelée constante de croissance ou paramètre de courbure. Elle détermine à quelle vitesse le poisson atteint sa taille maximale. La valeur de K est d'autant plus grande que la croissance de l'espèce est plus rapide.

-Le paramètre  $t_0$  est appelé aussi *t-zéro* ou bien paramètre de condition initiale. Il est défini comme étant l'âge du poisson à la taille zéro, s'il avait toujours suivi (dans le passé) une croissance selon le modèle de Von Bertalanffy. Sa valeur n'a pas de signification biologique.

Pour pouvoir estimer les valeurs de ces paramètres plusieurs méthodes ont été développées. Elles sont en général graphiques. Parmi elles on citera la méthode de Ford-Walford, de Loockwood et de Gulland. A l'exception de la méthode de Gulland (1969), les autres méthodes nécessitent d'avoir au préalable les longueurs moyennes des groupes d'âges successifs. La méthode de Gulland (1969) peut être appliquée à partir du moment où l'on dispose d'au moins une taille correspondant à un âge confirmé (Postel, 1973).

En partant du modèle de Von Bertalanffy :  $L_t = L^\infty (1 - e^{-K(t-t_0)})$ ,

au temps  $t+1$ , le modèle devient :  $L_{t+1} = L^\infty (1 - e^{-K(t+1-t_0)})$

Le taux de croissance entre le temps  $t$  et le temps  $t+1$  s'écrirait après développement :

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

Cette écriture est celle d'une équation de régression linéaire en  $L_t$  où  $L^\infty$  est une constante ;  $(1 - e^{-K})$  également. L'accroissement annuel  $(L_{t+1} - L_t)$  exprimé en fonction de  $L_t$  est une droite de pente  $-(1 - e^{-K})$  dont l'intersection avec l'axe des abscisses détermine  $L^\infty$ .

On calcule la valeur de  $K$  au moyen des logarithmes : Soit la pente de la droite  $p$

$$p = -(1 - e^{-K}) \text{ ce qui nous amène à } \log(p+1) = -K \log e ; \text{ soit } \log(p+1) = -K.$$

La valeur de  $t_0$  du modèle de Von Bertalanffy (1938) est obtenue par la transformation de l'expression:

$$t_0 = t - [\log L^\infty - \log(L^\infty - L_t)] / K \log e$$

### **e. La longueur aux âges du merlu (clé âge / longueur) et taux de croissance absolu.**

La clé âge / longueur est déterminée en remplaçant les paramètres de croissance ( $L^\infty$ ,  $K$  et  $t_0$ ) par leurs valeurs respectives dans le modèle de Von Bertalanffy et en incrémentant la valeur de l'âge  $t$ . par les valeurs 1, 2, 3, ...etc.

Le taux de croissance absolu (TCA) ou l'évolution de la taille par unité de temps. Il est obtenu en dérivant, par rapport au temps  $t$ , l'équation de Von Bertalanffy. L'expression du taux de croissance absolu est :  $dL / dt = K (L^\infty - L_t)$ .

#### **f. L'âge maximum chez le merlu**

De nombreux auteurs ont montré que la valeur du paramètre K de la courbe de croissance de Von Bertalanffy (1938) est, chez les poissons, étroitement lié à leur longévité et que dans la nature, les plus vieux poissons d'un stock grandissent jusqu'à atteindre 95% de leur longueur asymptotique (Taylor, 1962 et Beverton, 1963).

Pauly (1985) procède aux transformations suivantes du modèle de Von Bertalanffy (1938).

Ainsi avec:  $L_t = L_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)})$ , on arrive à :  $t - t_0 = \{ \log L_\infty - \log (L_\infty - L_t) \} / K \log e$ ,  
ce qui donnerait si on tient compte des 95% de  $L_\infty$  :  $t - t_0 = t_{max} = 2,9957 / K$ .

#### **g. Estimation du coefficient instantané de mortalité naturelle M.**

L'estimation de ce coefficient est réalisée dans le but de vérifier la cohérence des paramètres K et  $L_\infty$  obtenus par rapport au coefficient de mortalité naturelle (M), habituellement attribué aux gadidae. La méthode utilisée est le modèle empirique de Pauly (1984) qui intègre dans son expression le paramètre 'température du milieu' et les paramètres de croissance K et  $L_\infty$ .

$$\text{Log}_{10} M = -0,006 - 0,279 \cdot \text{Log}_{10} L_\infty + 0,6543 \cdot \text{Log}_{10} K + 0,4634 \text{Log}_{10} T$$

Où 'M' est le coefficient instantané de mortalité naturelle et 'T' la température moyenne de l'eau dans la zone considérée.

### III- 4. 2. RESULTATS

Au total, des coupes ont été réalisées sur un échantillon de 134 otolithes de merlus (F : femelles ; M : mâles et I : indéterminés) prélevés durant la campagne EVHOE 2001 dans le golfe de Gascogne (Gasc) et en mer Celtique (Celt). Les longueurs et les Rmax de leurs otolithes avaient les mensurations résumées (Tableau III.3) ci-dessous.

Rmax en cm	Rmax F Celt	Rmax I Celt	Rmax M Celt	Rmax F Gasc	Rmax I Gasc	Rmax M Gasc
N	36	22	23	23	7	23
Minimum	0,148	0,065	0,173	0,17	0,124	0,156
Maximum	0,48	0,158	0,461	0,679	0,17	0,324
Médiane	0,252	0,109	0,262	0,286	0,142	0,251
Moyenne	0,265	0,114	0,28	0,288	0,147	0,236
Ecart-type	0,083	0,03	0,085	0,094	0,018	0,048

Long en cm	Long F Celt	Long I Celt	Long M Celt	Long F Gasc	Long I Gasc	Long M Gasc
N	36	22	23	23	7	23
Minimum	17	7	20	20	14	20
Maximum	82	19	71	108	20	47
Médiane	35	13,5	33	38	17	35
Moyenne	39,306	13,227	38,783	40,13	17	33,261
Ecart-type	15,733	3,69	15,315	16,71	2,16	8,001

**Tableau III.3:** récapitulatif des Rmax moyens et des longueurs moyennes des merlus analysés, par sexe et par zone géographique.

#### a. Lecture des coupes d'otolithes

Sur l'ensemble des coupes lues, nous avons établi une matrice de 46 colonnes (contenant les marques ou anneaux classés au 10<sup>ème</sup> de millimètre) sur 134 lignes (comportant chacune un individu merlu dont l'otolithe a été lu). L'anneau le plus proche a été observé à une distance de 0,065 cm du nucleus et le plus éloigné à 0,55 cm.

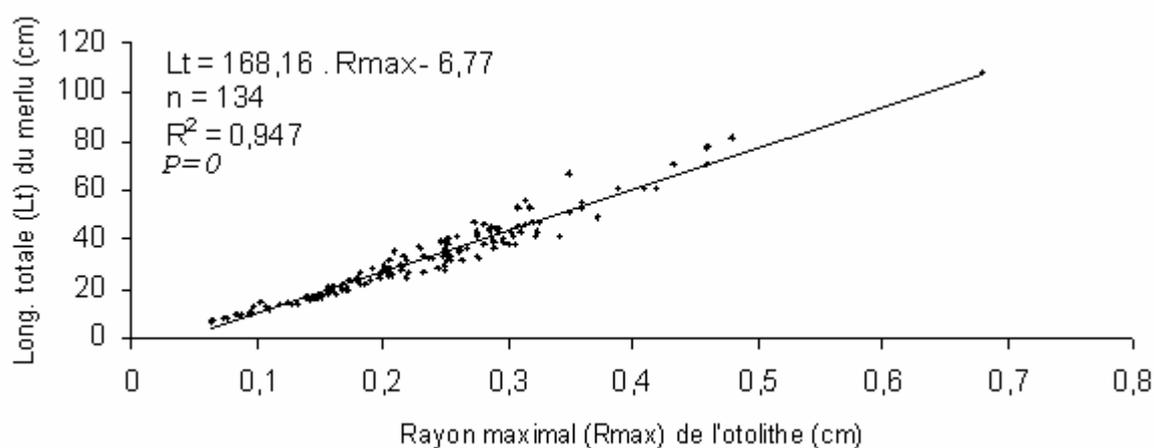
### b. La fonction de Rétro-calcul chez le merlu

Les résultats des comparaisons (test du  $\chi^2$  de Kruskal-Wallis,  $P=0,005$  :  $dl=1$ ) entre les ratios moyens :  $R_{max} / L_t$  (Tableau III.4), montrent que quel que soit le sexe ou bien la zone géographique, ces derniers ne présentent aucune différence. L'évolution du rayon de l'otolithe par rapport à la longueur du merlu n'est différentielle ni entre sexe ni entre zone géographique.

En conséquence, la fonction de rétro-calcul (FRC) que nous retiendrons est celle établie pour le merlu de l'ensemble de la zone d'étude sans distinction de sexe (Figure III.8).

Comparaison $R_{max} / L_t$ ( $p=0,005$ $dl=1$ ) entre	$\chi^2$ calculé	$\chi^2$ de la table
Femelles Celtiques (n = 36) et Femelles Gascogne (n = 23)	2,923	7,88
Mâles Celtiques (n = 23) et Mâles Gascogne (n = 22)	0,596	7,88
Femelles Celtiques (n = 36) et Mâles Celtiques (n = 23)	4,802	7,88
Femelles Gascogne (n = 23) et Mâles Gascogne (n = 22)	0,149	7,88
Femelles Celt et Gasc (n = 59) et Mâles Celt et Gasc (n = 45)	2,083	7,88

**Tableau III.4** : Résultats des comparaisons (test du  $\chi^2$  de Kruskal-Wallis,  $P=0,005$  :  $dl=1$ ) entre les ratios moyens :  $R_{max} / L_t$  établis par sexe et par zone géographique



**Figure III.8** : Fonction de rétro-calcul (FRC) du merlu capturé durant la campagne EVHOE 2001 (sans distinction de sexe ou bien de zone géographique). « P » : « probabilité de significativité ».

### c. Détermination de la première marque hivernale

Dans la partie précédente (période de ponte chez le merlu) on a établi que la longueur du merlu au premier hiver (1<sup>er</sup> janvier) suivant sa naissance était de 18,58 cm en 2001.

Nos otolithes provenant de merlus capturés entre octobre et décembre 2001, dans notre matrice « distance aux marques et longueurs des merlus », nous avons localisé la marque la plus éloignée et qui apparaissait le plus fréquemment sur les otolithes des merlus, dont la longueur était comprise entre 7 cm et 19 cm. Elle était positionnée à une distance moyenne de  $0,144 \pm 0,008$  cm ( $n = 10$ ) du nucléus et le plus petit merlu dont l'otolithe portait cette marque avait 10 cm de longueur.

Nous avons observé cette marque sur les otolithes de l'ensemble des merlus et nous avons estimé ses fréquences d'apparition et ses positions (distance) minimales, maximales et moyennes par rapport au nucleus (Tableau III.5).

Positions de la première marque hivernale (cm)	Longueur Femelles	Position Femelles	Longueur Mâles	Position Mâles	Longueur Ensemble des merlus	Position : Ensemble des merlus
N	34	34	30	30	73	73
Minimum	17	0,13	21	0,131	10	0,13
Maximum	67	0,157	71	0,158	71	0,158
Médiane	32	0,141	35	0,141	31	0,141
Moyenne	35,412	0,142	35,8	0,143	33,137	0,143
Ecart-type	11,335	0,009	12,195	0,008	12,79	0,008

**Tableau III.5 :** Position de la première marque hivernale et caractéristique en longueur des merlus sexés dont les otolithes avaient cette marque.

La comparaison (test du  $\chi^2$  de Kruskal-Wallis,  $P=0,005$  :  $dl=1$ ) entre les positions moyennes de la première marque hivernale sur les otolithes des femelles et sur les otolithes des mâles ne montrait pas de différence ( $\chi^2$  calculé = 0,241 et  $\chi^2$  table = 7,88)

On retiendra donc comme position de la première marque hivernale sur l'otolithe, celle estimée pour l'ensemble des merlus soit  $0,143 \pm 0,008$  cm.

### d. Détermination des marques hivernales les plus éloignées

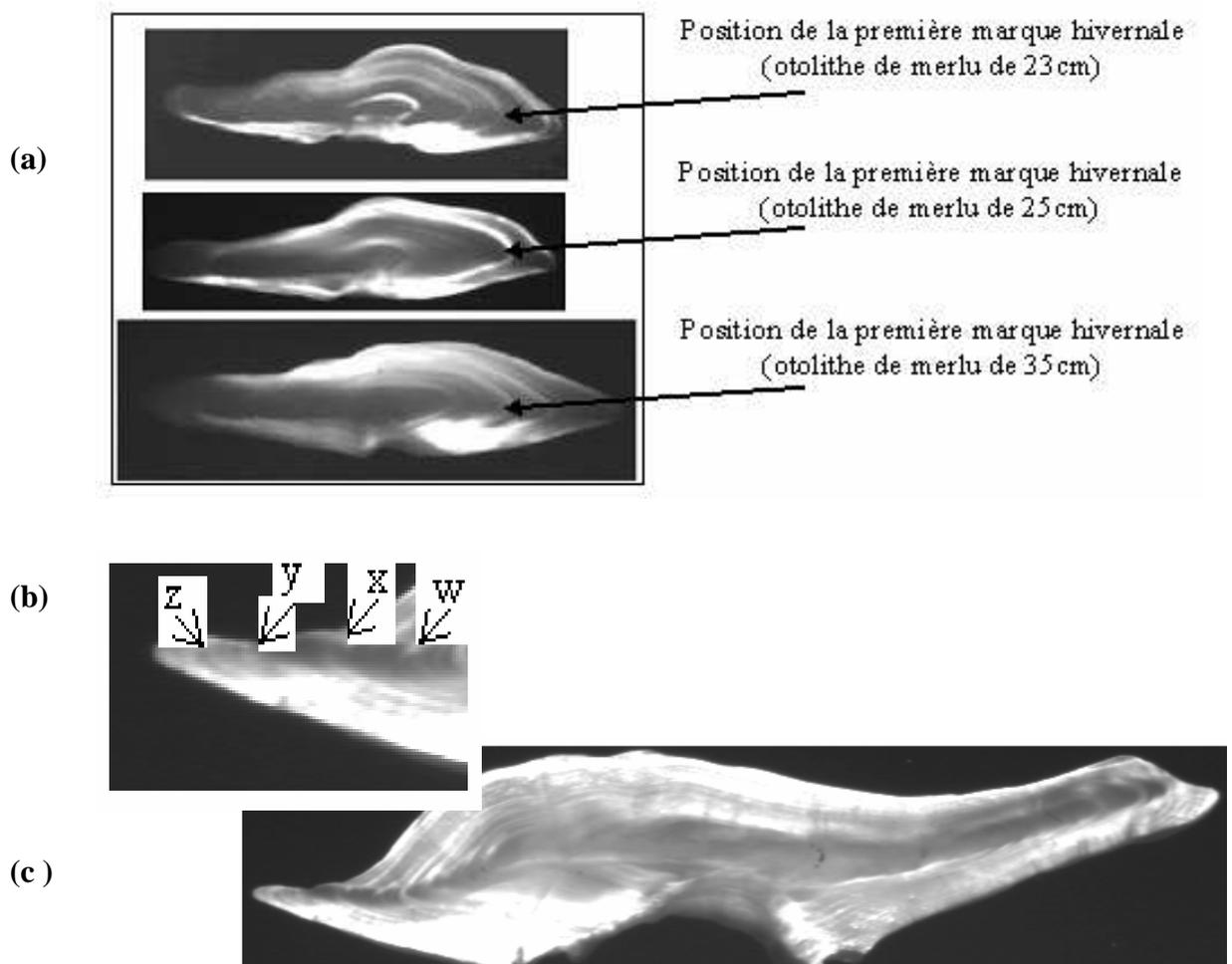
Sur les coupes d'otolithes de merlus adultes nous avons localisé 4 marques successives (w, x, y et z) (Figure III.9). Leurs distances par rapport au nucléus et les longueurs des merlus dont les otolithes portaient ces marques sont résumées ci-dessous (Tableau III.6).

On remarquera que les 3 derniers anneaux ont été observés sur le même otolithe d'un merlu femelle de 108 cm. La raison en est que c'était le seul individu de cette taille à avoir été pêché

et qu'il nous a été très difficile d'obtenir des otolithes de merlus de grandes tailles du fait des besoins d'Ifremer.

Marques	Distance moyenne (cm)	Ecart-type	Distance (cm) min. – max.	Long des merlus (cm) min. – max.	N
W	0,4555	0,006	0,45 -- 0,464	61 – 108	5
X	0,508	-	-	108	1
Y	0,5519	-	-	108	1
Z	0,59	-	-	108	1

**Tableau III.6** : Distance des marques hivernales repérées à proximité du bord postérieur des otolithes de merlus adultes.



**Figure III.9** : (a) Position de la première marque hivernale sur les otolithes de merlu

(b) Grossissement de la position des marques hivernales (w, x, y et z) sur la coupe de l'otolithe d'un merlu femelle de 108 cm

(c) Coupe de l'otolithe femelles de 108 cm sur laquelle les marques hivernales (w, x, y et z) ont été observées.

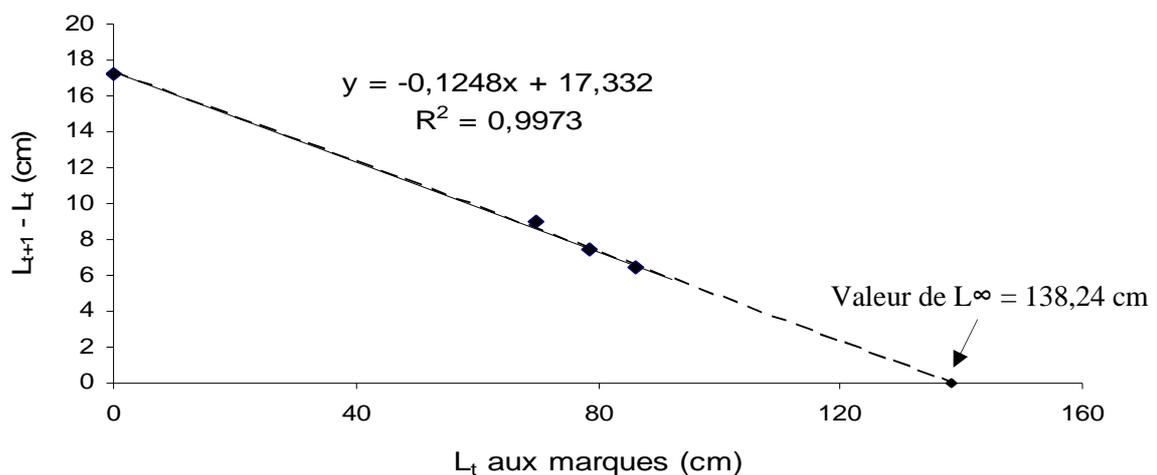
### e. Le Rétro-calcul des longueurs aux marques hivernales

En utilisant la fonction de rétro-calcul (Figure III.8), nous avons estimé les longueurs aux différentes marques hivernales que nous avons déterminé à savoir :

Longueur à la première marque hivernale (0,143) :	17,27 cm
Longueur à la marque hivernale W (0,4555) :	69,82 cm
Longueur à la marque hivernale X (0,508) :	78,64 cm
Longueur à la marque hivernale Y (0,5519) :	86,03 cm
Longueur à la marque hivernale Z (0,59) :	92,43 cm

### f. Estimation des paramètres de croissance ( $L^\infty$ ; $K$ et $t_0$ )

L'application de la méthode de Gulland (1969) a permis de calculer les paramètres de croissance ( $L^\infty = 138,24$  cm ;  $K = 0,132$ ) (Figure III.10). Le développement du modèle de Von Bertalanffy a permis d'estimer la valeur de  $t_0$  à -0,998.

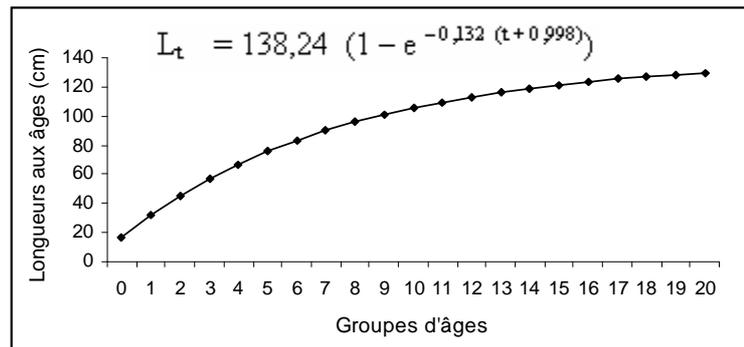


**Figure III.10** : Droite de régression résultant de l'application du modèle de Gulland (1969) sur les longueurs aux marque hivernales localisées sur les otolithes de merlus.

**g. Estimation des longueurs aux groupes d'âge et des taux de croissance absolus (TCA).**

En intégrant les valeurs des paramètres de croissance ( $L^\infty$  ;  $K$  et  $t_0$ ) dans l'équation de Von Bertalanffy (1938) nous avons établi les longueurs moyennes, aux groupes d'âge (de 0 à 20), du merlu à la formation de chaque anneau. et la courbe de croissance correspondante (Figure III.11).

âges (ans)	Longueur (cm)	TCA (cm. An <sup>-1</sup> )
		24,50
0	17,3	15,96
1	31,97	14,03
2	45,08	12,30
3	56,56	10,78
4	66,63	9,45
5	75,46	8,29
6	83,2	7,27
7	89,99	6,37
8	95,94	5,58
9	101,16	4,89
10	105,73	4,29
11	109,74	3,76
12	113,25	3,30
13	116,33	2,89
14	119,04	2,53
15	121,4	2,22
16	123,48	1,95
17	125,3	1,71
18	126,9	1,50
19	128,29	1,31
20	129,59	1,14



**Figure III.11:** Longueurs moyennes aux groupes d'âge, taux de croissance aux âge respectifs et modèle de croissance en longueur chez le merlu (sexes confondus) dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique.

#### **h. Estimation de la valeur de l'âge maximum.**

La valeurs de l'âge où le merlu atteint 95% de sa longueur asymptotique est, en appliquant la méthode empirique de Pauly (1985), de :  $t_{\max.} = 22,77$  ans.

#### **i. Estimation du coefficient instantané de mortalité naturelle M.**

En 2001, la température moyenne des eaux du fond de la zone d'étude était de 11.99°C. L'estimation de M par l'application du modèle empirique de Pauly (1984) est de 0,209.

### **III- 4. 3. DISCUSSION**

L'interprétation de l'âge (marques hivernales) n'a put être réalisé qu'en ayant comme repère la longueur du merlu à son premier hiver suivant sa naissance. Comme cela a été signalé par plusieurs auteurs (Guichet et Labastie, 1992 ; Morales-Nin, 1997 ;...etc.), un des principaux freins quant à la détermination de l'âge du merlu, en utilisant les marques hivernales, réside dans la difficulté à déterminer la marque du premier hiver vécu par le merlu. Comme on le décrivait précédemment, plusieurs zones translucides apparaissent sur les merlus n'ayant pas encore un an d'âge. Les différentes interprétations données à ces zones translucides sont responsables des erreurs de lectures des marques annuelles de ralentissements de la croissance. Pour Piñeiro et Sainza (2002), l'interprétation de ces zones translucides comme des marques annuelles ont souvent amené aux sous estimations des taux de croissance chez le merlu. Sur les lectures réalisées sur les otolithes de merlu provenant du golfe de Gascogne et de la mer Celtique, la première marque hivernale apparaît parfois en 2<sup>ème</sup> position ou bien en 3<sup>ème</sup> position sur l'otolithe.

Bien que l'approche méthodologique puisse être soumise à quotient, nous avons estimé la distance du nucleus à la première marque hivernale, que nous avons considéré, à 0,143 cm. Celle-ci est en accord avec celle observée (0,13 cm) sur les otolithes de merlus des côtes ibériques (Piñeiro et Sainza, 2002). Des estimations aussi proches peuvent être expliquées par la proximité des eaux qui fait que les merlus du golfe de Gascogne et de la mer Celtique et les merlus des eaux ibériques subissent les mêmes hivers à la même période de l'année.

La longueur (17,03 cm) estimée au premier hiver, suivant la naissance du merlu (longueur du merlu G-0), dans le cadre de notre cette étude est supérieure à celle établies antérieurement

par d'autres auteurs dans ces mêmes secteurs géographiques (golfe de Gascogne et mer Celtique) mais aussi en Méditerranée (Tableau III.7). Au contraire, elle est proche de celle estimée sur le merlu des eaux ibériques : 17,3 cm par Piñeiro et Hunt (1989) ; 17,3 cm pour le mâle et 16,8 cm pour les femelles par Piñeiro et Sainza (2002).

Nous n'avons pas pu établir de croissance différentielle entre les merlus mâles et les merlus femelles du golfe de Gascogne et de la mer Celtique. Cela va dans le même sens que les résultats préliminaires de l'expérience de marquage du merlu du golfe de Gascogne (De Pontual *et al.*, 2003) qui montrent qu'il n'y a pas de différence dans le taux de croissance entre les mâles et les femelles tout au moins dans la gamme de tailles considérée.

Les paramètres de croissance ont été estimés pour le merlu sans distinction de sexes et pour l'ensemble de la zone d'étude. La longueur à l'âge G-0 (merlu G-0), établie dans le cadre de cette étude, étant différente de celles estimées par d'autres auteurs dans la même zone géographique ou bien à proximité, il est naturel que les valeurs des paramètres de croissance obtenus par ces derniers soient différentes (Tableau III.8).

La courbe de croissance de Von Bertalanffy (1938) que nous avons obtenue est différente de celle obtenue auparavant. Lors des travaux récents sur la croissance du merlu du golfe de Gascogne, Lucio *et al* (2000) ont rapporté que jusqu'à une taille de 42 cm, les mâles étaient plus grands que les femelles à âge équivalent, la tendance s'inversant au-delà 43 cm en faveur des femelles. Le même constat a été fait par Piñeiro et Sainza (2002) pour le merlu des eaux ibériques.

Le taux de croissance absolu ( $0.033 \pm 0.002$  cm. J<sup>-1</sup>) a été estimé par De Pontual *et al* (2003) sur des merlus dont la taille était comprise entre 13 et 58 cm. Il est peu différent de notre estimation du taux absolu de croissance moyen ( $0,036 \pm 0,006$ ) sur le même intervalle de longueurs (merlus des groupes d'âge G-0 à G-3).

L'âge maximum du merlu du golfe de Gascogne et de la mer Celtique ( $\approx 23$  ans) est proche de celui retenu (20 ans) par la communauté scientifique (Fishbase). Le coefficient instantané de mortalité naturelle (0,21) est également proche à celui retenu (0,20) par le groupe de travail sur le merlu du nord (Anon, 2000) car considéré comme étant caractéristique des gadidae.

Région	Longueur du merlu G-0 (cm)	Méthode d'estimation	Auteur
Eaux ibériques	17,4	Normsep*	Guichet, 1988
Eaux ibériques	17,3	Rétro-calcul	Pineiro et Hunt 1989
Eaux ibériques	17,16	Normsep*	Iglesias et Dery, (1981)
Eaux ibériques	17 à 20	Non communiquée	(Perez <i>et al</i> , 1996 : In Piñeiro et Sainza, 2002)
Golfe de Gascogne	11	Rétro-calcul	Bussy, (1968)
Golfe de Gascogne	15,2	Normsep*	Guichet 1988
Golfe de Gascogne	13,1	Moy. Des longueurs aux anneaux	Lucio <i>et al</i> , (2000)
du golfe de Gascogne	15,5	Normsep*	Decamps et Labastie 1978
du golfe de Gascogne	16,3	Normsep*	Guichet 1988
Golfe du lion	12,6	Rétro-calcul	Aldebert et Carriès 1988
Iles Baléares	10,2	Rétro-calcul	Oliver, 1991
Mer ligure	12	Rétro-calcul	Orsi—Relini <i>et al</i> 1989
Adriatique	9	Rétro-calcul	Zupanovich, 1968
Adriatique	14	Rétro-calcul	Flamigni, 1984

**Tableau III.7 :** Récapitulatif des longueurs du merlu G-0 estimées dans différentes zones géographiques et par différentes méthodes. \*La méthode Normsep correspond à la détermination des groupes d'âge en utilisant les distributions de fréquences de longueurs:

Auteur		$L_{\infty}$	K	$t_0$
Bussy, (1968) GG : Sexes confondus		171,78 cm	0,059	-
Robles <i>et al</i> , (1975) GG: Sexes confondus		125,43 cm	0,07	-
Decamps et Labastie, (1978) GG : Femelles		116 cm	0,098	-0,51
	Mâles	83 cm	0,148	-0,42
Anon, (1986) GG: Sexes confondus		114 cm	0,09	-1,16
Lucio <i>et al</i> , (2000) GG:	Femelles	110 cm	0,122	-0,619
	Mâles	80 cm	0,181	-0,724
	Sexes confondus	110 cm	0,124	-0,452
Piñeiro et Sainza (2002) (eaux ibériques)	Femelles	70 cm	0,184	-0,973
	Mâles	88,7 cm	0,127	-1,157
	Sexes confondus	88,10 cm	0,128	-1,174
<b>Présente étude :</b>	Sexes confondus	138,24 cm	0,132	-0,998

**Tableau III.9 :** Récapitulatif des valeurs des paramètres de croissance établis pour le merlu du golfe de Gascogne et de la mer Celtique par différents auteurs. GG : Golfe de Gascogne

### III- 5. CROISSANCE EN POIDS DU MERLU ET INDICE DE CONDITION.

Certains auteurs pensent que la modélisation de la croissance en poids est dépendante de la précision à accorder à la relation d'allométrie  $W = a \cdot L^b$ .

En effet, Gros (1979) estime que les variables étudiées (W et L) supportent une composante résiduel aléatoire qui rend compte non seulement des erreurs de mesure mais aussi de la variabilité interindividuelle du matériel biologique. Ainsi, pour cet auteur, la relation poids – longueur, pour chaque individu, s'écrirait alors :  $W_i = a \cdot L_i^b + \varepsilon_i$  ou ce qui revient au même par sa linéarisation logarithmique :  $\log W_i = b \cdot \log L_i + \log a + \log \varepsilon_i$

Fréon, (1978) suggère, pour contourner cette contrainte, de procéder d'abord à une estimation annuelle des paramètres de l'ajustement (a et b) puis, par l'intermédiaire des coefficients de conditions d'étudier les effets saisonniers sur la relation. Mais, pour Mouneimne (1981), une telle démarche semble périlleuse et il signale que selon que l'on prend soin ou non d'avoir des échantillons mensuels comparables en effectifs totaux et en distribution des fréquences de tailles, les statistiques obtenues, tout en s'adressant à la même population, peuvent varier considérablement.

#### III- 5. 1. MATERIEL ET METHODES

Lors de la campagne EVHOE 2001 (période : octobre – décembre), plusieurs centaines de merlu ont été sexés, mesurés au centimètre inférieur, et pesés ( $\pm 5g$ ). Durant la campagne Evhoe 2002 et à la même période, un échantillon de merlus a été stocké (congelés) et ramené au laboratoire. Les individus composant cet échantillon (2002) ont été décongelé, sexés, mesurés au millimètre et pesés (poids total :  $W_t$  et poids éviscéré :  $W_e$ ) au milligramme.

##### a. Relations poids - longueurs

Les relations poids – longueur ( $W = a \cdot L^b$ ) ont été établies pour les merlus échantillonnés en 2001. Pour cela, les merlus ont été répartis par sexe (mâles : M et femelles : F) et par zone géographique (Golfe de Gascogne : Gasc ; mer Celtique : Celt).

Et pour observer si oui ou non la croissance en poids fluctue entre les stades juvéniles et les stades adultes, nous avons établi les relations poids – longueur pour les Merlu-0 (< 25 cm) par zone géographique.

Les relations poids – longueur ( $W = a \cdot L^b$ ) ont été linéarisées ( $\log W = b \cdot \log L + \log a$ ) et les paramètres a et b (obtenus par zone géographique, pour les mâles, les femelles et les Merlu-0) comparés (Ancova; avec comme  $H_0$  : les pentes et les ordonnées à l'origine des droites sont différentes).

### **b. Modélisation de la croissance en poids.**

La détermination des matrices poids aux âges passe par l'estimation du poids total infini ( $W_{t \infty}$ ) du merlu. La courbe de croissance pondérale est déduite du modèle de croissance de Von Bertalanffy (1938) :

$$W_{\text{âge}} = W_{\infty} \left[ (1 - e^{-k(t-t_0)}) \right]^b : W_{\infty} = a \cdot L_{\infty}^b$$

### **c. Le facteur de conversion et les indices de condition**

#### **- Le facteur de conversion.**

Il s'agit du rapport existant entre le poids total de l'individu ( $W_t$ ) et son poids éviscéré ( $W_e$ ) (Lucio *et al*, 2000). Ce rapport « Fc » est défini par la relation :  $W_t = Fc \cdot W_e + b'$ . Il a été établi sur l'échantillon de merlus obtenu lors de la campagne de 2002 sur lesquels les poids éviscérés ont été relevés.

#### **- Indice de condition du Merlu-0**

La détermination de l'indice de condition permet d'expliquer l'état somatique du poisson en fonction de son environnement

L'indice de condition k de Fulton (1911) est déduit de la relation :

$$k = (W / L^3) * 100 \text{ (où } W \text{ est le poids éviscéré du poisson).}$$

### - Estimation de l'indice de condition k sans connaissance du poids éviscéré(We)

Du fait que nous ne disposons pas des poids éviscérés pour les Merlu-0 mesurés et pesés en 2001, il nous faut les calculer en utilisant le facteur de conversion (Fc). Ainsi l'indice de condition k de chaque Merlu-0 dont le poids total est disponible sera estimé selon la relation :

$$k = \frac{\left( \frac{Wt}{Fc} \right)}{\left( \frac{1}{Lt^3} \right)} \times 100$$

Les indices de condition des Merlu-0 ont été estimés par année et par zone géographique puis comparés (test du  $\chi^2$  de Kruskal-Wallis, P=0,005 : dl =1).

### III-5. 2. RESULTATS

En 2001, des merlus au nombre de 2724 ont été sexés, mesurés et pesés. Ils ont été répartis en mâles (M), femelles (F) et Merlu-0 par zone géographique (Tableau III.10).

Femelles 2001	N	Minimum	Maximum	Moyenne	Ecart-type
Lt :Long totale Gasc (cm)	268	20	108	35,433	9,109
Wt : Poids total Gasc (g)	268	55	8860	401,063	581,745
Lt : Long totale Celt (cm)	394	17	82	33,731	10,343
Wt : Poids total Celt (g)	394	30	3850	360,266	466,574

Mâles 2001	N	Minimum	Maximum	Moyenne	écart-type
Lt :Long totale Gasc (cm)	400	19	50	34,198	6,829
Wt : Poids total Gasc (g)	400	50	1025	327,825	173,769
Lt : Long totale Celt (cm)	450	17	71	30,571	8,239
Wt : Poids total Celt (g)	450	30	2630	254,6	297,155

Merlu-0 2001	N	Minimum	Maximum	Moyenne	écart-type
Lt :Long totale Gasc (cm)	845	7	24	15,617	3,664
Wt : Poids total Gasc (g)	845	5	115	30,083	21,725
Lt : Long totale Celt (cm)	557	6	24	15,483	4,789
Wt : Poids total Celt (g)	557	5	125	32,882	29,108

**Tableau III.10** : Description des merlus (M, F et Merlu-0), mesurés sexés et pesés en 2001, par zone géographique.

### a. Relations taille - poids

Les relations taille - poids ont été linéarisées (Tableau III.11). Les résultats de la comparaison (Tableau III.12) entre les paramètres a et b des relations montrent qu'il n'y a pas de croissance différentielle en poids, entre sexes, entre zone géographique ou bien entre stade de vie (juvéniles ou adulte).

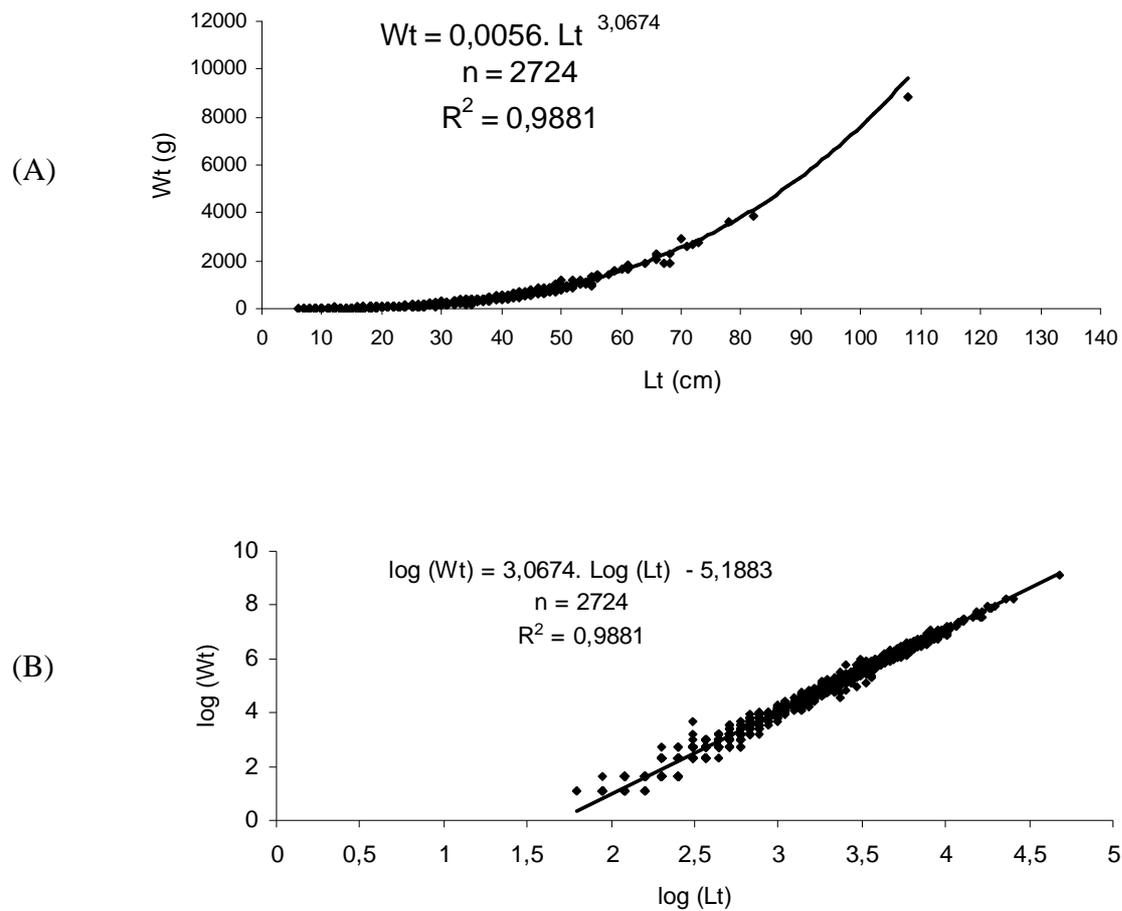
De fait c'est la relation taille - poids de l'ensemble des merlus pesés en 2001 (Figure III.12) qui représente le mieux la croissance en poids en fonction de la longueur du merlu dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique.

Groupe de merlus	N	Relation poids - longueur	R <sup>2</sup>
Femelles Gasc	268	$\log Wt = 2,962 \log Lt - 4,78$	0,98
Mâles Gasc	400	$\log Wt = 2,998 \log Lt - 4,91$	0,98
Femelles Celt	394	$\log Wt = 3,072 \log Lt - 5,23$	0,98
Mâles Celt	450	$\log Wt = 3,092 \log Lt - 5,28$	0,98
Merlu-0 Gasc	845	$\log Wt = 3,041 \log Lt - 5,13$	0,93
Merlu-0 Celt	557	$\log Wt = 2,967 \log Lt - 4,91$	0,96

**Tableau III.11** : Relations taille - poids (linéarisées) établies pour les merlus mâles, femelles et pour les Merlu-0 par zone géographique.

Comparaison entre	F <sub>Calculé</sub> comparaison des pentes : a	F <sub>Calculé</sub> comparaison des ordonnées à l'origine :b	F table
Femelles Gasc et Mâles Gasc	16,72	113,35	3,72
Femelles Celt et Mâles Celt	34,01	223,87	3,72
Femelles Gasc et Femelles Celt	24,48	170,54	3,72
Mâles Gasc et Mâles Celt	27,91	220,94	3,72
Merlu-0 Gasc et Merlu-0 Celt	164,57	693,30	3,72
Ensemble mâles + femelles et Ensemble Merlu-0	114,77	969,40	3,72

**Tableau III.12** : Résultat des comparaisons entre les pentes et les ordonnées à l'origine des relations taille-poids (linéarisées) établies pour les merlus mâles, femelles et pour les Merlu-0.



**Figure III.12** : Relation taille-poids du merlu ayant évolué dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique en 2001.

(A) : Relation puissance ( $Wt = a * Lt^b$ )

(B) : Linéarisation de la relation puissance (A)

## b) Modélisation de la croissance en poids.

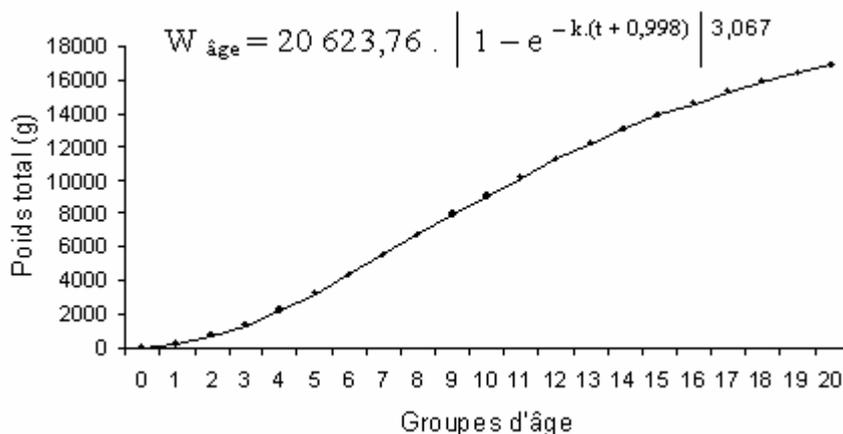
-Estimation du poids total infini ( $W_{t_{\infty}}$ ) du merlu.

La longueur totale infinie étant connue ( $L_{t_{\infty}} = 138,24 \text{ cm}$ ) et les paramètres de la relation poids – longueurs (A) étant déterminés, le poids total infini du merlu ( $W_{t_{\infty}}$ ) est estimé par la relation :  $W_{t_{\infty}} \text{ (g)} = 3,0674 \cdot L_{t_{\infty}}^{(0,0056)}$  ; soit  $W_{t_{\infty}} \text{ (g)} = 20623,76$

La matrice poids aux âges et la courbe de croissance pondérale (Figure III.13) ont été établies en remplaçant les paramètres  $k$ ,  $t_0$ ,  $W_{t_{\infty}}$  et  $b$  par leurs valeurs dans la fonction de croissance en poids (FCVB) de Von Bertalanffy (1938).

$$\text{Soit : } W_{\text{âge}} = W_{\infty} \left( 1 - e^{-k(t-t_0)} \right)^b :$$

âge (ans)	Poids total (g)
0	33,71
1	232,97
2	667,94
3	1339,60
4	2213,44
5	3240,67
6	4370,47
7	5556,42
8	6759,37
9	7948,18
10	9099,41
11	10196,40
12	11228,17
13	12188,29
14	13073,90
15	13884,80
16	14622,73
17	15290,74
18	15892,81
19	16433,38
20	16917,18



**Figure III.13:** Poids total ( $W_t$ ) aux groupes d'âge et courbe de croissance en poids chez le merlu (sexes confondus) dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique.

Nous avons estimé les poids moyens des merlus que nous avons pesé durant la campagne Evhoé 2001 et dont les longueurs (estimées au centimètre inférieur) correspondaient aux longueurs moyennes des groupes d'âge G-0, G-1, G-2, G-3 et G-4 (soit : 17 cm ; 32 cm ; 45 cm ; 56 cm et 66 cm). La comparaison des moyennes des poids totaux avec les poids moyens estimés en utilisant la courbe de croissance en poids de Von Bertalanffy (1938) montrent que les deux estimations sont très proches (Tableau III.13).

Merlu dont la longueur (en cm) est de:	Moyenne des poids totaux (en g)	écart-type	n
17	32,64	4,91	127
32	243,21	27,36	56
45	652,61	53,57	23
56	1338,33	86,07	3
66	2181,67	88,93	3

Tableau III.13 : Récapitulatif des moyennes des poids totaux des merlus pesés durant la campagne Evhoé 2001 et dont les longueurs correspondent aux longueurs aux groupes d'âges établis en utilisant le modèle de Von Bertalanffy (1938).

### c. Le facteur de conversion et les indices de condition

En 2002, des merlus au nombre de 235 ont été sexés, mesurés et pesés (poids total : Wt et poids éviscéré : We). Ils ont été répartis en mâles (M), femelles (F) et Merlu-0 par zone géographique (Tableau III.14)

Femelles 2002	n	Minimum	Maximum	Moyenne	écart-type
Lt : Long totale Gasc (cm)	13	19,7	38,5	31,4	5,563
Wt : Poids total Gasc (g)	13	38,8	454,5	241,862	123,107
We : Poids éviscéré Gasc (g)	13	36,7	416,5	216,262	109,158
Lt : Long totale Celt (cm)	33	25,2	46,2	34,5	5,183
Wt : Poids total Celt (g)	33	95,8	625,4	308,852	135,463
We : Poids éviscéré Celt (g)	33	90,2	584,8	285,588	126,381

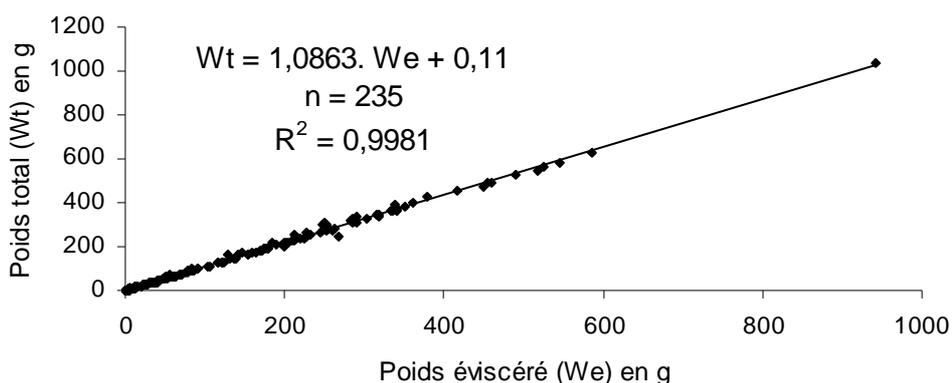
Mâles 2002	n	Minimum	Maximum	Moyenne	écart-type
Lt : Long totale Gasc (cm)	39	16,1	50,9	28,046	7,868
Wt : Poids total Gasc (g)	39	25,2	1034,5	189,118	192,328
We : Poids éviscéré Gasc (g)	39	23,5	942,7	175,436	176,795
Lt : Long totale Celt (cm)	24	19,9	37,2	26,929	5,311
Wt : Poids total Celt (g)	24	50,4	359,4	144,154	98,65
We : Poids éviscéré Celt (g)	24	47,6	332,7	131,279	89,077

Merlu-0 2002	n	Minimum	Maximum	Moyenne	écart-type
Lt : Long totale Gasc (cm)	47	8,5	23,6	14,36	5,013
Wt : Poids total Gasc (g)	47	2,7	85,6	23,055	24,862
We : Poids éviscéré Gasc (g)	47	2,4	79,5	21,285	22,85
Lt : Long totale Celt (cm)	106	6,5	24	12,735	5,483
Wt : Poids total Celt (g)	106	1,1	99,4	19,858	24,852
We : Poids éviscéré Celt (g)	106	1	86,7	18,42	22,879

Tableau III.1 : Description des merlus (M, F et Merlu-0), mesurés sexés et pesés en 2002, par zone géographique.

### - Le facteur de conversion.

Les relations poids – longueur ne présentant pas de différence entre sexes, entre zone géographique ou bien entre stades de vie (juvénile ou adulte) en 2001, on considère que ce schéma est resté identique en 2002. La relation entre le poids total (Wt) et le poids éviscéré (We) est établie pour l'ensemble des merlus pesés et mesurés en 2002 (Figure III.14). Le facteur de conversion ainsi établi est :  $Fc = 1,086$



**Figure III.14:** Relation entre le Poids total (Wt) et le Poids éviscéré (We) du merlu évoluant dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique en 2002. La pente de la droite correspond à la valeur du facteur de conversion (Fc).

### -Indice de condition du Merlu-0

Les résultats des comparaisons (Tableau.III.16) entre indices de condition k des Merlu-0 (Tableau III.15), montrent que sur la même année, il n'y a pas de variabilité entre golfe de Gascogne et la mer Celtique. Par contre, l'existence d'une variabilité interannuelle est bien établie. En 2002, les Merlu-0 du golfe de Gascogne et de la mer Celtique avaient des indices de condition sensiblement plus faibles que ceux estimés en 2001.

	n	Minimum	Maximum	Médiane	Moyenne	écart-type
Merlu-0 Gasc 2001	845	0,335	1,381	0,629	0,621	0,127
Merlu-0 Celt 2001	557	0,346	2,131	0,631	0,655	0,192
Merlu-0 Gasc 2002	47	0,336	0,607	0,433	0,461	0,076
Merlu-0 Celt 2002	106	0,348	0,674	0,472	0,489	0,073

**Tableau III.15 :** Récapitulatif des moyennes et écart-type des indices de condition k obtenus pour les Merlu-0 par zone géographique et par année d'échantillonnage.

Comparaison k. / L <sub>t</sub> (p=0,005 dl=1) entre Merlu-0	$\chi^2$ calculé	$\chi^2$ de la table
Gasc 2001 (n = 845) et Celt 2001 (n = 557)	6,701	7.88
Gasc 2002 (n = 47) et Celt 2002 (n = 106)	5,399	7.88
Gasc 2001 (n = 845) et Gasc 2002 (n = 47)	75,027	7.88
Celt 2001 (n = 557) et Celt 2002 (n = 106)	137,450	7.88

**Tableau III.16** : Résultats des comparaisons (test du  $\chi^2$  de Kruskal-Wallis, P=0,005 : dl =1) entre les indices de condition k moyens estimés sur les Merlu-0 par zone géographique et par année.

### III- 5. 3. DISCUSSION

La relation ( $W_t = a \cdot L^b$ ) poids / longueur établie dans le cadre de cette présente étude concerne les merlus sexes confondus évoluant dans l'ensemble « golfe de Gascogne et mer Celtique ». Ses paramètres ( $a = 0,0056$  et  $b = 3,0674$ ) que nous avons établi sont similaires à ceux rapportés par Quéro (1984) établis pour le merlu du golfe de Gascogne et de la mer Celtique ( $a = 0,005$  et  $b = 3,074$ ) et par Coull *et al* (1989) établis pour le merlu de la mer du nord et de l'ouest de l'Ecosse ( $a = 0,0047$  et  $b = 3,099$ ).

Les résultats de la présente étude n'ont pas permis d'établir une croissance différentielle du poids entre sexes, entre stades de vie (juvénile ou adulte) ou bien entre zone géographique. Ce qui est contraire aux conclusions de Decamps et Labastie (1978) et Lucio *et al* (2000) qui soutiennent que, dans le golfe de Gascogne et au niveau du même groupe d'âge, le poids des femelles est plus élevé que le poids des mâles. De plus l'utilisation des paramètres de croissance en poids ( $W^\infty$ , k et  $t_0$ ) et du coefficient d'isométrie ( $b = 3,067$ ) dans le modèle de croissance en poids de Von Bertalanffy (1938), aboutit à des estimations en poids similaires à celles obtenues en réalisant des pesées sur les merlus entiers capturés durant la campagne Evhoé 2001.

Le facteur de conversion ( $F_c = 1,086$ ) que nous avons obtenu pour le merlu (sexes confondus) est en conformité avec les résultats obtenus par Lucio *et al* (2000) dans le golfe de Gascogne ( $F_c = 1,118$ ), par Coull *et al* (1989) pour le merlu de la mer du nord et des côtes ouest de l'Ecosse ( $F_c = 1,069$ ).

Les résultats obtenus suggèrent que durant la même année, les conditions environnementales (notamment alimentaires) rencontrées par les juvéniles de merlu dans le golfe de Gascogne ne sont pas différentes de celles rencontrées par les juvéniles de merlu en mer Celtique, ce qui d'ailleurs est confirmé par les estimation du taux de croissance. Toutefois, ces conditions évoluent d'une année à l'autre.

La comparaison entre les indices de condition moyens estimés ( $k \approx 0,63$  pour les Merlu-0 de 2001 et  $k \approx 0,47$  pour les Merlu-0 de 2002), montrent que c'est en 2001 que les conditions environnementales étaient meilleurs que celles de 2002 pour les stades juvéniles de merlu. A ces stades précoces de la vie, l'indice de condition est régulé par une disponibilité alimentaire de qualité : celle ci est principalement composée d'euphausiacés (Alvarez *et al*, 2004 ; présente étude). La variabilité de l'indice de condition  $k$  entre ces deux années successives (2001 et 2002) peut être attribuée, entre autres facteurs, à la ration alimentaire dont a bénéficié chaque juvénile. En effet, les abondances de merlu observées en 2002 étaient supérieures comparativement à celles observées en 2001.

## CHAPITRE IV

### REPARTITION SPATIALE ET BATHYMETRIQUE DU MERLU

#### IV- 1.Introduction

Assurer le suivi de l'état d'un stock passe par le suivi de l'abondance de ses juvéniles, lors de leurs déplacements de leur aire d'éclosion vers leurs zones de nourricerie, et du suivi de la répartition spatiale des groupes d'âge ainsi que du sex ratio. Ces études, qualitatives et quantitatives, renseignent sur l'organisation spatiale et les fluctuations des niveaux de reconstitution du stock, d'une année sur l'autre, mais aussi sur l'influence des paramètres environnementaux et de la pêche qui peuvent en être la cause.

L'une des particularités des espèces du genre *Merluccius* réside dans l'éloignement géographique entre les frayères et les zones de nourricerie. Ce fait apparaît dans les résultats de plusieurs études sur la répartition spatiale et le suivi des abondances des œufs et des larves de merlus dans divers secteurs géographiques. Dans les eaux européennes de l'Atlantique nord - est, ces études ont été menées en mer Celtique et dans le golfe de Gascogne (Horstman, 1988 ; Alvarez *et al*, 2001–2004 ; Fives *et al*, 2001), dans les eaux galiciennes et portugaises (Pereiro et Fernández, 1983). En Méditerranée, une étude récente (Olivar *et al*, 2003) a été menée sur le merlu des côtes catalanes. Pour les autres espèces du genre merlu et dans d'autres eaux que l'Atlantique ou bien la Méditerranée, Bailey *et al* (1982) et Moser *et al* (1997) sont arrivés aux mêmes conclusions en menant des études similaires sur le merlu du pacifique (*M productus*) des eaux californiennes.

Les résultats de ce genre d'études apportent un grand nombre d'informations sur la dispersion des œufs et des larves, sur la localisation des frayères, le calendrier de la période de ponte et des paramètres environnementaux qui la déclenchent, etc. En outre, elles mettent en évidence l'influence du régime hydrologique du milieu et de ses variations, sur la répartition spatiale et les abondances des stades larvaires chez les poissons (Holowed et Bailey, 1989 ; Koutsikopoulos *et al*, 1991 ; Koutsikopoulos et Lacroix, 1992 ; Sanchez, 1994 ; Koutsikopoulos et Le Cann, 1996; Borja *et al*, 1996). En effet, dans certains cas, les perturbations du système hydrologique du milieu peuvent causer des mortalités élevées chez les larves des organismes marins (Laevastu et Hayes, 1981; Holowed et Bailey, 1989). Plusieurs études corroborent l'influence du régime hydrologique du milieu sur le transport et la diffusion des œufs et des larves du merlu : Sánchez et Gil, (2000) dans le sud du golfe de

Gascogne ; Sánchez *et al*, (2000), Motos *et al*, (1997), Motos *et al*, (2000) et Alvarez *et al*, (2001) dans le golfe de Gascogne ; Fives *et al*, (2001) en mer Celtique. Les effets provoqués, par ces perturbations, sur les larves de merlu sont : une dérive et une mortalité importante (Horne *et al*, 1999).

Néanmoins, à l'inverse du merlu du pacifique (Grover *et al*, 2002), il n'y a pas eu d'étude traitant de l'influence du régime hydrodynamique sur les juvéniles du merlu, des côtes atlantiques d'Europe, au niveau de leurs zones de nourricerie. D'ailleurs, la localisation actuelle de ces dernières est encore peu maîtrisée. Malgré un certain nombre d'études (Desaunay *et al*, 1978 ; Guichet, 1996), les localisations des zones de nourricerie du merlu sont décrites plus ou moins précisément, à l'exception de certaines d'entre elles comme la Grande Vasière (dans le golfe de Gascogne) et la Grande Sole (en mer Celtique). En général, les auteurs s'accordent à les définir comme étant localisées au niveau des lieux de pêche du merlu (Olivar *et al*, 2003)

La création, le maintien et la disparition des aires de répartition des organismes aquatiques résultent de processus biologiques et physiques qui agissent à des échelles spatiales et temporelles différentes. (Horn *et al*, (1999). En effet, ces auteurs ont rapporté que la persistance de courant dans les zones de nourricerie (en Californie) influence la croissance somatique chez les juvéniles de merlu du pacifique et peut provoquer leur départ actif vers d'autres zones.

Le déterminisme sexuel est peu connu chez le merlu européen ; or la gestion rationnelle d'un stock est dépendante de la fécondité de l'espèce. La proportion des sexes est une caractéristique de l'espèce dont les variations sont parfois en relation avec le milieu. En dynamique des populations, la connaissance du sex ratio d'un stock reproducteur permet, en liaison avec d'autres facteurs, l'évaluation de la fécondité potentielle de ce stock. (Kartas et Quignard., 1984). Sur le merlu européen du golfe de Gascogne et de la mer Celtique, rares sont les études qui se sont intéressées à la comparaison des densités et des tailles des individus sexés en fonction de la bathymétrie. Poulard (2001) s'est intéressé à la répartition spatiale du merlu en analysant les débarquements réalisés par les professionnels. Or les limitations dans le maillage chez les professionnels donne une image incomplète de la répartition spatiale des sexes ou bien des proportions d'un sexe par rapport à l'autre.

L'objectif de cette étude est d'apporter des informations supplémentaires sur :

- la répartition spatiale et bathymétrique du merlu, réparti en groupes d'âge, dans le but de localiser ses zones de nourricerie situées dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique.
- le comportement des juvéniles dans leurs zones de nourricerie en fonction des paramètres environnementaux.
- la répartition spatiale et bathymétrique du merlu par sexe et par groupe d'âge (en densités et en longueur au niveau de différentes strates de profondeurs).
- le sex ratio en fonction des longueurs et en fonction des groupes d'âge.

#### **IV- 2. MATERIEL ET METHODES**

En vue d'affiner les diverses analyses, il a été procédé à deux types de découpage sur la zone d'étude.

Le premier est un découpage basé sur la répartition des zones de pêche en aires statistiques telles qu'établies par le CIEM dans le nord-est atlantique. Nous avons, en conséquence, délimité trois secteurs géographiques principaux, à savoir :

**-Le secteur de la mer Celtique** (48°N 44°W et 52°N 110°W) qui englobe toutes les stations prospectées dans les aires CIEM (VII h, j et g) ;

**-Le secteur nord Gascogne** (45°N11°30'W à 48°N 84W) qui englobe toutes les stations prospectées dans l'aire CIEM (VIII a) ;

**-Le secteur sud Gascogne** (43°30'N 10°W à 45°N 11°30'W) qui regroupe toutes les stations prospectées dans l'aire CIEM (VIII b).

Le second a consisté en un découpage en carrés statistiques CIEM (carrée de 0, 5° / 1°), en vue de visualiser la variabilité du nombre de stations par carré d'une campagne à une autre.

Les positions GPS par station ont permis de cartographier (sous Kartow) les mesures de température et de salinité de fond enregistrées en utilisant la bathysonde (Sea bird). Les moyennes de températures et de salinités de fond ont été comparées, par secteur géographique

et par année d'échantillonnage, en utilisant un test non paramétrique (test du  $\lambda^2$  de Kruskal-Wallis (pour un intervalle de confiance  $P = 0.005$  et pour un degré de liberté  $dl = 1$ )).

Les densités de merlu par station (individus. ½ heure de chalutage) ont été réparties en groupes d'âge (G-0, G-1, G-2,...etc.), en fonction de leur longueur (voir chapitre croissance), et par sexe. Les intervalles de longueur des 4 premiers groupes d'âge sont définis comme suit :

Longueur G-0  $\in$  [0 et 16 cm [ ; longueur G-1  $\in$  [17 et 31 cm [ ;

Longueur G-2  $\in$  [32 et 44 cm [ ; longueur G-3  $\in$  [45 et 56 cm [.

Les cartes de répartition spatiale des captures de merlus appartenant au groupe d'âge G-0, au groupe d'âge G-1 et des merlus appartenant aux groupes d'âge G-2 et plus (G-2+), ont été établies (sous Kartow) pour les deux campagnes d'échantillonnage.

La répartition spatiale du merlu a été abordée, par secteur géographique, en tenant compte des groupes d'âge uniquement. Dans un premier temps, nous avons analysé les occurrences du merlu (% du nombre de stations dans lesquelles le merlu a été capturé par rapport au nombre total de stations). Ensuite, nous avons estimé les densités moyennes du merlu par groupe d'âge. Les densités moyennes correspondent à la somme des effectifs sur le nombre de station où ces effectifs ont été comptabilisés.

Pour l'étude de la répartition bathymétrique et la localisation des zones de nourricerie du merlu, nous avons divisé la tranche d'eau en paliers de 30 m de profondeur (par exemple : le palier de 15 m correspond à l'intervalle des profondeurs  $P \in$  [0 m et 30 m [ ). La répartition bathymétrique a été analysée, par rapport à la densité relative moyenne de merlu au niveau du palier de profondeur considéré. Pour le merlu G-0 par exemple, nous avons calculé les densités moyennes en merlu G-0 à tous les paliers de profondeur. Ensuite, nous avons rapporté en pourcentage, la densité X du merlu G-0 se trouvant au palier Y par rapport à la somme des densités des merlu G-0 de tous les paliers de profondeur.

Disposant des coordonnées Gps par station, nous les avons localisées et délimitées nommément (lorsque le nom est connu) ; sinon nous les avons positionnées géographiquement par rapport à une zone connue (Est de ...; ouest de ... ; Sud de ...). Nous avons regroupé toutes les stations se trouvant dans la même zone géographique et nous avons estimé la densité

moyenne en merlu G-0. Les zones où le merlu G-0 est présent en densité moyenne importante ont été considérées comme zones de nourricerie.

La répartition spatiale des densités du merlu sexé a été analysée, par secteur géographique, pour l'ensemble des merlus capturés et par groupes d'âge.

La répartition bathymétrique des densités relatives moyennes a été analysée par palier de profondeur et par groupes d'âge sexés (G-0, G-1, G-2+). Les longueurs moyennes des mâles et des femelles, du même groupe d'âge, ont été observées par secteur géographique et d'une année sur l'autre.

Enfin, le sex ratio a été estimé (nombre de femelles sur la somme des mâles et des femelles) au centre de classe de longueur (par pas de 1cm) et par groupe d'âge, par secteur géographique et pour chaque campagne d'échantillonnage.

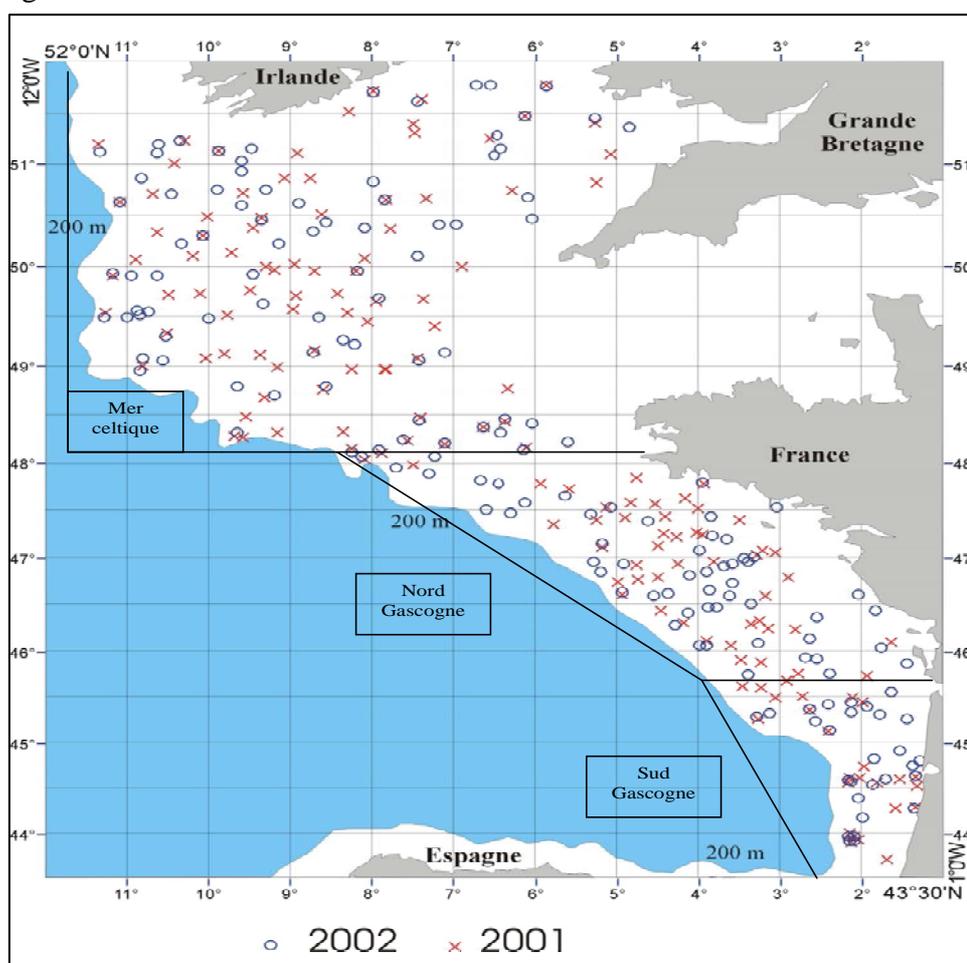
### IV-3. RESULTATS

#### Découpage de la zone d'étude et positions des stations échantillonnées.

Comme illustré ci dessous (Figure IV.1), le nombre de stations par carré statistique n'est pas identique d'une campagne d'échantillonnage à une autre. De même, le nombre de stations échantillonnées par secteur géographique diffère, plus ou moins, d'une campagne à l'autre (Tableau IV.1).

Campagne	Mer Celtique	Nord Gascogne	Sud Gascogne
EVHOE 2001	77	44	24
EVHOE 2002	64	44	27

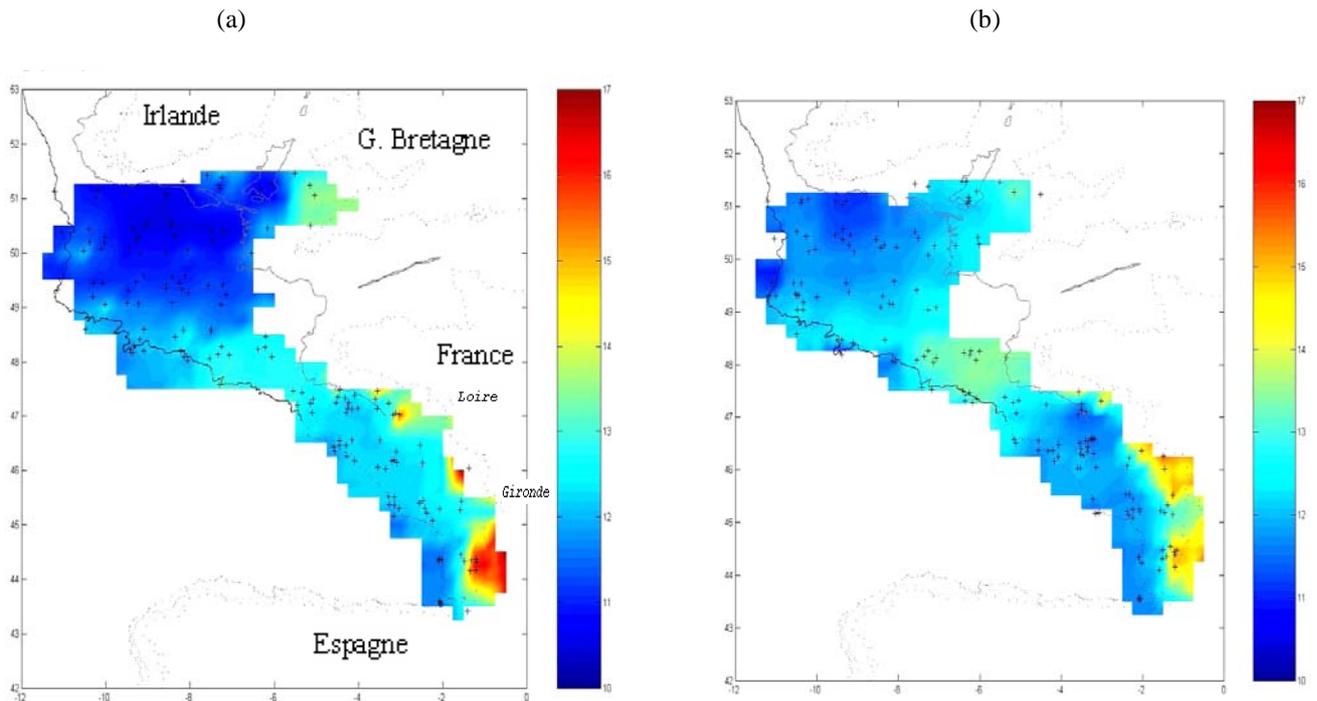
**Tableau IV.1 :** Nombre de stations échantillonnées par secteur géographique durant les campagnes EVHOE 2001 et 2002



**Figure IV.1 :** Illustration de la zone d'étude et position des stations prospectées durant les campagnes d'échantillonnage : EVHOE 2001 et EVHOE 2002.

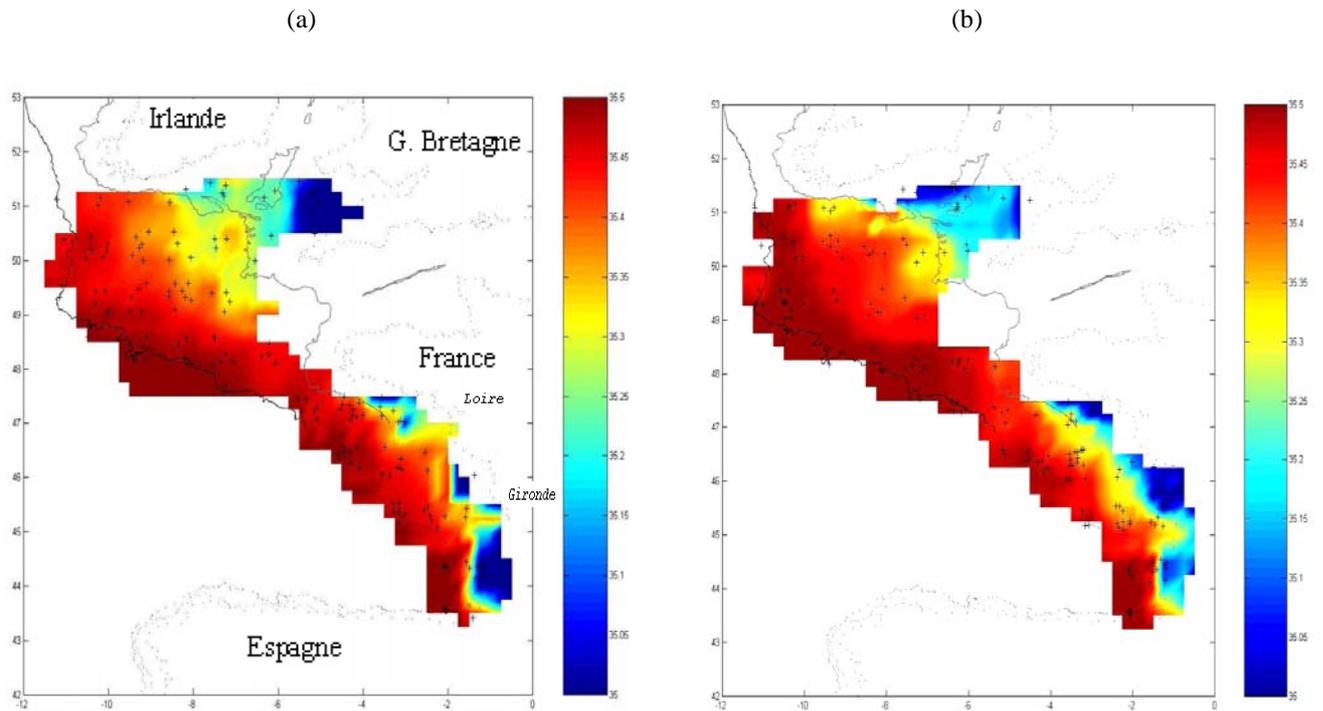
### IV- 3.1. Hydrologie

Les relevés des températures de fond montrent que les eaux les plus chaudes sont localisées près des côtes (Figure IV.2). Les températures, des eaux côtières, les plus élevées ont été mesurées à proximité des côtes du sud du golfe de Gascogne alors que les plus basses ont été mesurées près des côtes de la mer Celtique. On observe également que les températures des eaux côtières ont diminué en 2002 comparativement à 2001.



**Figure IV.2 :** Cartographie contour des températures de fond par station relevées au cours de la campagne EVHOE 2001 (a) et EVHOE 2002 (b)

De la même manière, les relevés des salinités de fond ont montré que c'est au niveau des eaux côtières que les eaux du fond sont les moins salées (Figure IV.3). Les plus faibles salinités ont été relevées dans les eaux côtières du golfe de Gascogne et celles-ci ont été plus faibles (33,9-34,5 ‰) en 2001 comparativement à 2002 (34,5-35 ‰). Par contre, les salinités de fond de la mer Celtique n'ont pas varié sur les deux années d'étude.



**Figure IV.3 :** Cartographie contour des salinités de fond par station relevées au cours de la campagne EVHOE 2001(a) et EVHOE 2002 (b)

Ces incidences sur les températures (élévations) et les salinités (baisses) des eaux du fond à proximité des côtes sont le fait des estuaires. On citera comme exemple celui du bassin d'Arcachon, de la Gironde et de la Loire dans le golfe de Gascogne.

Sur le plateau continental, quelques variations dans les températures et les salinités de fond ont été observées en 2002 comparativement à 2001 (Tableau IV.2).

Températures de fond	N Stations	Minimum	Maximum	Médiane	Moyenne	écart-type
T° Total zone 2001	145	10,423	17,901	12,103	11,997	1,133
T° Mer Celt 2001	77	10,423	13,646	11,351	11,51	0,787
T° Golfe Gasc 2001	68	11,013	17,901	12,278	12,55	1,214
T° Nord Gasc 2001	44	11,465	17,888	12,306	12,634	1,166
T° Sud Gasc 2001	24	11,013	17,901	12,205	12,395	1,308
T° Total zone 2002	135	10,627	16,184	11,942	12,208	0,974
T° Mer Celt 2002	64	10,627	13,517	11,93	12,037	0,647
T° Golfe Gasc 2002	71	11,124	16,184	11,983	12,361	1,178
T° Nord Gasc 2002	44	11,124	15,54	12,027	12,401	1,173
T° Sud Gasc 2002	27	11,214	16,184	11,949	12,296	1,206
Salinités de fond	N Stations	Minimum	Maximum	Médiane	Moyenne	écart-type
Salin Total zone 2001	145	33,93	35,89	35,442	35,388	0,209
Salin Mer Celt 2001	77	34,842	35,513	35,421	35,381	0,132
Salin Golfe Gasc 2001	68	33,93	35,89	35,451	35,396	0,272
Salin Nord Gasc 2001	44	33,93	35,89	35,448	35,382	0,295
Salin Sud Gasc 2001	24	34,406	35,54	35,472	35,42	0,226
Salin Total zone 2002	135	34,504	35,544	35,444	35,391	0,173
Salin Mer Celt 2002	64	34,921	35,544	35,462	35,429	0,133
Salin Golfe Gasc 2002	71	34,504	35,518	35,425	35,358	0,197
Salin Nord Gasc 2002	44	34,504	35,512	35,392	35,32	0,214
Salin Sud Gasc 2002	27	34,877	35,518	35,484	35,418	0,149

**Tableau IV.2 :** Moyennes des températures de fond et moyennes des salinités de fond relevées par secteur géographique et sur l'ensemble de la zone d'étude durant les campagnes EVHOE 2001 et 2002.

Les résultats des comparaisons (Tableau IV.3) entre valeurs moyennes des températures de fond et valeurs moyennes des salinités de fond, estimées par secteur géographique et pour l'ensemble de la zone d'étude, montrent que:

### **Les moyennes de températures de fond**

- En 2001, les moyennes des températures de fond du nord et du sud du golfe de Gascogne ne présentaient pas de différence significative. Mais la moyenne des températures de fond de l'ensemble du golfe de Gascogne était significativement plus élevée que celle estimée en mer Celtique.
- En 2002, les moyennes des températures de fond ne présentaient aucune différence significative entre les différents secteurs géographiques.
- Les comparaisons interannuelles entre moyennes estimées dans le même secteur géographique montrent que les eaux du fond du golfe de Gascogne étaient plus chaudes

en 2001 comparativement à 2002. Dans la partie sud du golfe de Gascogne, les températures des eaux du fond n'ont pas varié de manière significative.

Dans l'ensemble du golfe de Gascogne, les températures des eaux du fond ont été significativement plus élevées en 2001 comparées à 2002. Les eaux du fond de la mer Celtique étaient plus chaudes en 2002 comparées à 2001. Enfin, la température du fond de l'ensemble de la zone d'étude n'a pas évolué de manière significative entre les périodes d'échantillonnage de 2001 et de 2002.

### **Les moyennes des salinités de fond**

- En 2001, les moyennes des salinités de fond ne présentaient aucune différence significative entre les différents secteurs considérés. En 2002, les moyennes des salinités de fond de la partie sud du golfe de Gascogne et de la mer Celtique ne présentaient pas de différence mais elles étaient plus élevées que la moyenne estimée dans le nord du golfe de Gascogne. Ainsi la différence significative estimée entre la totalité du golfe de Gascogne et la mer Celtique est le fait de la partie nord du golfe de Gascogne.
- Les comparaisons interannuelles entre moyennes estimées dans le même secteur géographique montrent qu'à l'exception de la mer Celtique où la salinité des eaux du fond a significativement augmenté en 2002, dans les deux secteurs du golfe de Gascogne il n'y a pas eu de variation significative entre 2001 et 2002.

Comparaisons intersectorielles entre moyennes	Estimation du $\chi^2$ comparaison Température de fond	Estimation du $\chi^2$ comparaison Salinités de fond	Valeur du $\chi^2$ table 1 dl et p = 0,005
Nord Gasc 2001 et Sud Gasc 2001	2,784	3,416	7,88
Golfe Gasc 2001 et Mer Celtique 2001	<b>36,197</b>	6,551	7,88
Nord Gasc 2002 et Sud Gasc 2002	0,004	<b>9,114</b>	7,88
Sud Gasc 2002 et Mer Celtique 2002	0,075	0,189	7,88
Golfe Gasc 2002 et Mer Celtique 2002	0,503	<b>8,561</b>	7,88
Comparaisons inter annuelles entre moyennes	Estimation du $\chi^2$ comparaison Température de fond	Estimation du $\chi^2$ comparaison Salinités de fond	Valeur du $\chi^2$ table 1 dl p = 0,005
Nord Gasc 2001 et Nord Gasc 2002	<b>9,927</b>	6,395	7,88
Sud Gasc 2001 et Sud Gasc 2002	2,223	1	7,88
Mer Celt 2001 et Mer Celtique 2002	<b>17,632</b>	<b>11,771</b>	7,88
Golfe Gasc 2001 et Golfe Gasc 2002	<b>11,952</b>	4,51	7,88

**Tableau IV.3** : Résultats des comparaisons (test du  $\chi^2$  de Kruskal-Wallis ; p = 0.005 et 1 dl) entre les moyennes des températures de fond et les moyennes des salinités de fond estimées par secteur géographique durant les campagnes EVHOE 2001 et 2002

### IV- 3 .2. REPARTITION SPATIALE DU MERLU

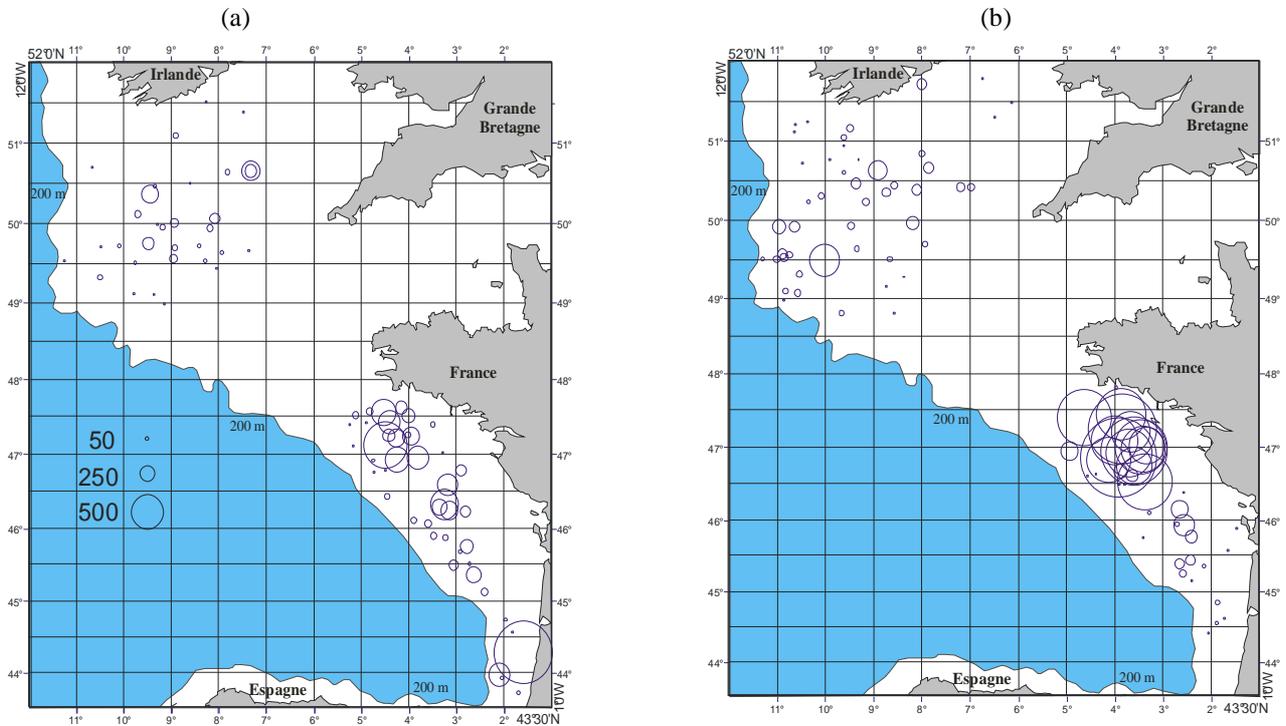
#### Effectifs

L'occurrence de merlu (nombre de stations où le merlu était représenté par rapport au total des stations échantillonnées) était, respectivement en 2001 et en 2002, de 86% et 96% en mer Celtique, de 91,3% et 88% dans le nord du golfe de Gascogne et de 92% et 93,1% dans le sud du golfe de Gascogne. Au total 14275 merlus ont été échantillonnés en 2001 dont 3630 en mer Celtique, 7934 dans le nord du golfe de Gascogne et 2711 dans le sud du golfe de Gascogne. En 2002, ce sont 22878 merlus qui ont été échantillonnés dont 6914 en mer Celtique, 14787 dans le nord du golfe de Gascogne et 1177 dans le sud du golfe de Gascogne.

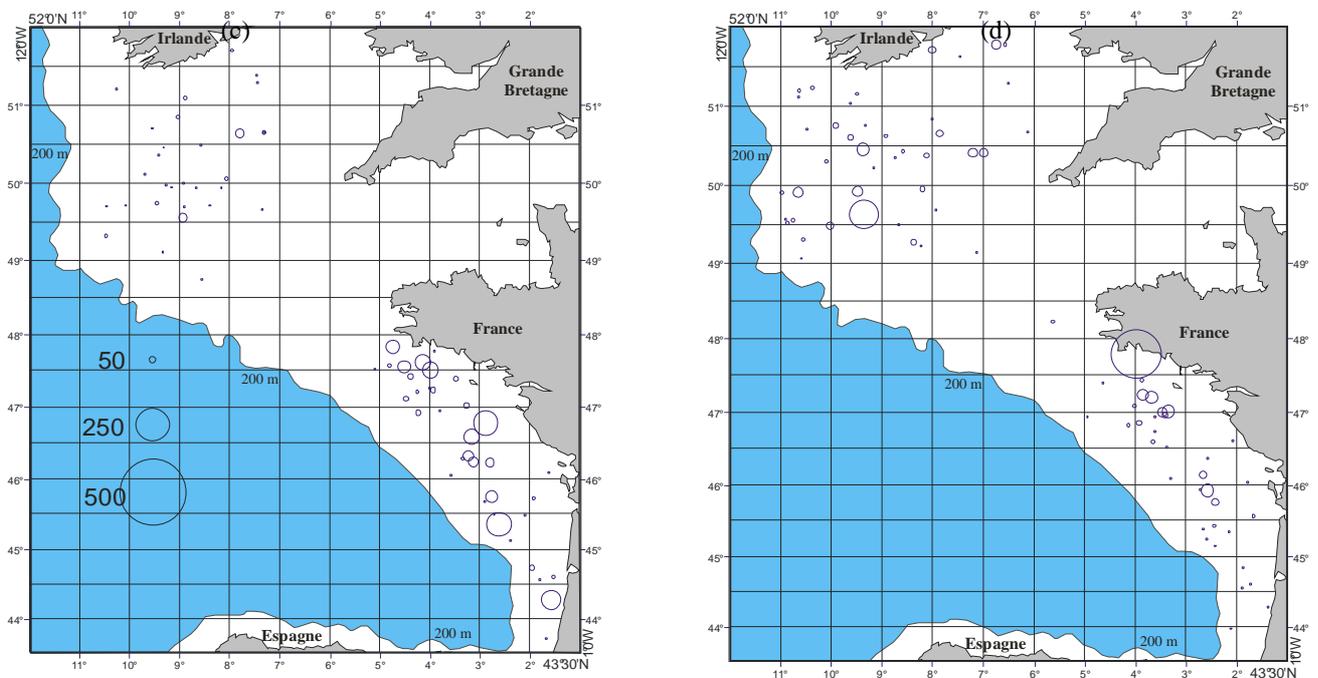
#### Groupes d'âge

La composition des captures par année, par secteur géographique et par groupes d'âge est détaillée ci-dessous (Tableau IV.4). Elle montre que ce sont les juvéniles (G-0 et G-1) qui sont le plus représentés (Figure IV.4 et 4.5). Les proportions en effectifs (G-0 + G-1) capturés sont, respectivement en 2001 et en 2002, de l'ordre de 90.58% et 92.07% du total des captures en mer Celtique, 95.87% et 95.79% dans le nord du golfe de Gascogne et de 95.50% et 77.82%

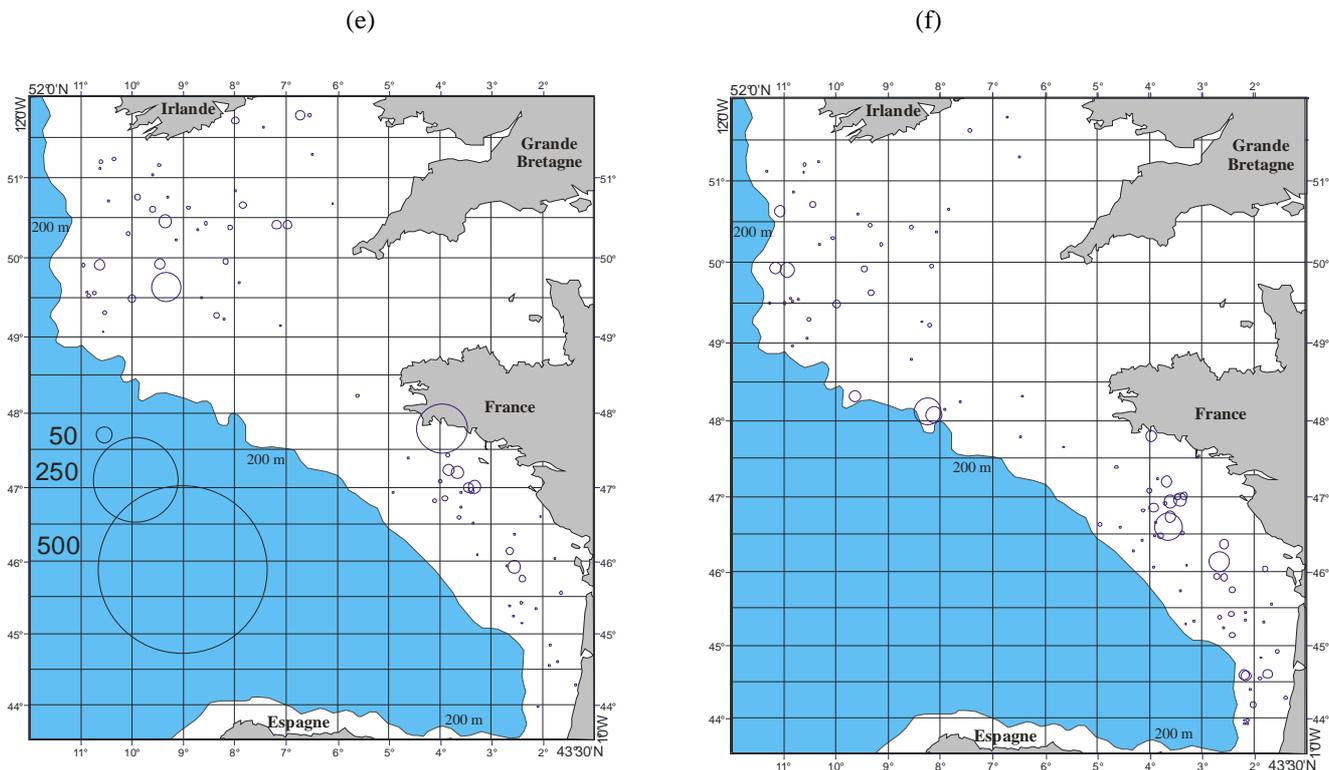
dans le sud du golfe de Gascogne. Les groupes d'âge G-2 (maximum = 602 individus dans le nord du golfe de Gascogne en 2002) et G-3 (maximum = 117 individus en mer Celtique en 2001) sont peu représentés, alors que les groupes d'âge supérieurs sont très rares (Figure IV.6).



**Figure IV.4 :** Répartition spatiale des densités (nombre d'individus par 1/2 heure de Chalutage) en merlus G-0 capturés durant les campagnes EVHOE 2001 (a) et 2002 (b).



**Figure IV.5 :** Répartition spatiale des densités (nombre d'individus par 1/2 heure de chalutage) en merlus G-1 capturés durant les campagne EVHOE 2001 (c) et 2002 (d).



**Figure IV.6 :** Répartition spatiale des densités (nombre d'individus par ½ heure de chalutage) en merlus G-2 et + capturés durant les campagne EVHOE 2001 (e) et 2002 (f)

### Densités moyennes

En général, les densités (½ heures de trait de pêche) moyennes par station et par groupe d'âge ont augmenté en 2002 en comparaison à 2001 (Tableau IV.4). L'évolution des densités moyennes par groupe d'âge et par secteur géographique montre que :

- les densités moyennes du groupe d'âge G-0 ont augmenté dans le nord du golfe de Gascogne et en mer Celtique, alors qu'elles ont diminué dans le sud du golfe de Gascogne ;
- les densités moyennes du groupe d'âge G-1 ont augmenté en mer Celtique, n'ont pas évolué dans le nord du golfe de Gascogne et ont diminué dans le sud du golfe de Gascogne ;
- les densités moyennes du groupe d'âge G-2 ont augmenté dans tous les secteurs géographiques ;
- les densités moyennes du groupe d'âge G-3 ont diminué dans l'ensemble des secteurs géographiques ;
- les densités moyennes du groupe d'âge G-4 ont augmenté en mer Celtique alors qu'elles n'ont pas évolué dans les deux secteurs du golfe de Gascogne ;

-en ce qui concerne les groupes d'âge supérieurs à G-4, les effectifs étaient trop faibles pour être commentés.

Groupes d'âge	Mer Celtique 2001				Mer Celtique 2002			
	N Stations	effectif Total	Densité moyenne	écart-type	N Stations	effectif Total	Densité moyenne	écart-type
G-0	60	2640	44	63,25	64	4828	75,44	82,73
G-1	57	648	11,37	12,96	58	1538	26,52	32,63
G-2	49	198	4,04	3,40	58	444	7,66	9,42
G-3	13	117	9	20,19	16	80	5	10,30
G-4	8	19	2,38	3,89	4	16	4	2,94
G-5	6	6	1	0	3	4	1,33	0,58
G-6	1	2	2	0	1	1	1	-
G-7	0	0	0	0	2	2	1	0
G-8	0	0	0	0	0	0	0	-
G-9	0	0	0	0	0	0	0	-
G-10	0	0	0	0	1	1	1	-
	Nord Gascogne 2001				Nord Gascogne 2002			
Groupes d'âge	N Stations	effectif Total	Densité moyenne	écart-type	N Stations	effectif Total	Densité moyenne	écart-type
G-0	42	6124	145,81	153,32	35	12923	369,23	378,88
G-1	39	1482	38	45,50	33	1242	37,64	66,12
G-2	33	299	9,06	10,17	43	602	14	15,79
G-3	14	26	1,86	2,38	11	18	1,64	0,92
G-4	1	1	1	0	1	1	1	-
G-5	1	1	1	0	1	1	1	-
G-6	0	0	0	0	0	0	0	-
G-7	0	0	0	0	0	0	0	-
G-8	0	0	0	0	0	0	0	-
G-9	0	0	0	0	0	0	0	-
G-10	1	1	1	0	0	0	0	-
	Sud Gascogne 2001				Sud Gascogne 2002			
Groupes d'âge	N Stations	effectif Total	Densité moyenne	écart-type	N Stations	effectif Total	Densité moyenne	écart-type
G-0	17	2093	123,12	228,88	17	758	44,59	51,68
G-1	18	496	27,56	51,31	20	158	7,90	6,44
G-2	21	109	5,19	5,07	27	254	9,41	7,79
G-3	6	12	2	1,26	5	6	1,20	0,45
G-4	1	1	1	0	1	1	1	-
G-5	0	0	0	0	0	0	0	-
G-6	0	0	0	0	0	0	0	-
G-7	0	0	0	0	0	0	0	-
G-8	0	0	0	0	0	0	0	-
G-9	0	0	0	0	0	0	0	-
G-10	0	0	0	0	0	0	0	-

**Tableau IV.4** : Répartition des captures (en effectifs et en densités moyennes) des merlus par groupe d'âge, par secteur géographique et par campagne d'échantillonnage. La densité moyenne correspond à la moyenne des effectifs pour chaque groupe d'âge par station (par ½ heures de trait de pêche).

### IV- 3.3. REPARTITION BATHYMETRIQUE DU MERLU.

#### Les densités relatives moyennes du merlu (en groupes d'âge) par paliers de profondeurs

L'analyse des pourcentages relatifs des densités par groupe d'âge aux profondeurs (Figure IV.7) montre pour :

### **Le merlu du groupe d'âge G-0 ;**

La distribution bathymétrique du merlu G-0 présente des variations en fonction du secteur géographique et en fonction de l'année d'échantillonnage :

- en 2001, en mer Celtique et dans le nord du golfe de Gascogne, les densités relatives les plus importantes étaient localisées au niveau des paliers de profondeur de 105 m et 135 m (soit entre 90 et 150 m de profondeur). Dans le sud du golfe de Gascogne, les densités relatives importantes étaient concentrées au niveau de paliers éloignés (105 m et 195 m ) soit entre 80 et 120 m et entre 180 et 210 m de profondeur.

- en 2002, dans les deux secteurs du golfe de Gascogne, les densités relatives importantes étaient concentrées aux paliers de 105 m et 135 m (soit entre 90 et 150 m de profondeur). En mer Celtique, des densités relatives, d'importance équivalente, étaient localisées sur plusieurs paliers de profondeur successifs (105 m, 135 m, 165 m et 195 m) mais la densité relative la plus élevée se trouvait à un palier plus profond que les précédents (255 m)

### **Le merlu du groupe d'âge G-1 ;**

-en 2001, quel que soit le secteur géographique considéré, les densités relatives importantes étaient localisées au niveau des paliers de 75 m, 105 m et 135 m (soit entre 60 et 150 m de profondeur). Notons également que c'est dans le nord du golfe de Gascogne que le merlu G-1 était le plus côtier comparativement aux deux autres secteurs géographiques.

-en 2002, la répartition bathymétrique du merlu G-1 est discontinue. Dans le nord du golfe de Gascogne, la plus forte densité relative est localisée au palier de 15 m (soit entre 0 et 30 m de profondeur) ensuite au palier de 105 m (soit entre 90 et 120 m de profondeur). Dans le sud du golfe de Gascogne, les densités relatives, d'importance équivalente, sont localisées au niveau des paliers de 45 m, 105 m et 135 m. La mer Celtique est le seul secteur où les densités relatives, d'importance équivalente, sont localisées à des paliers de profondeurs à succession régulière (75 m, 105 m, 135 m).

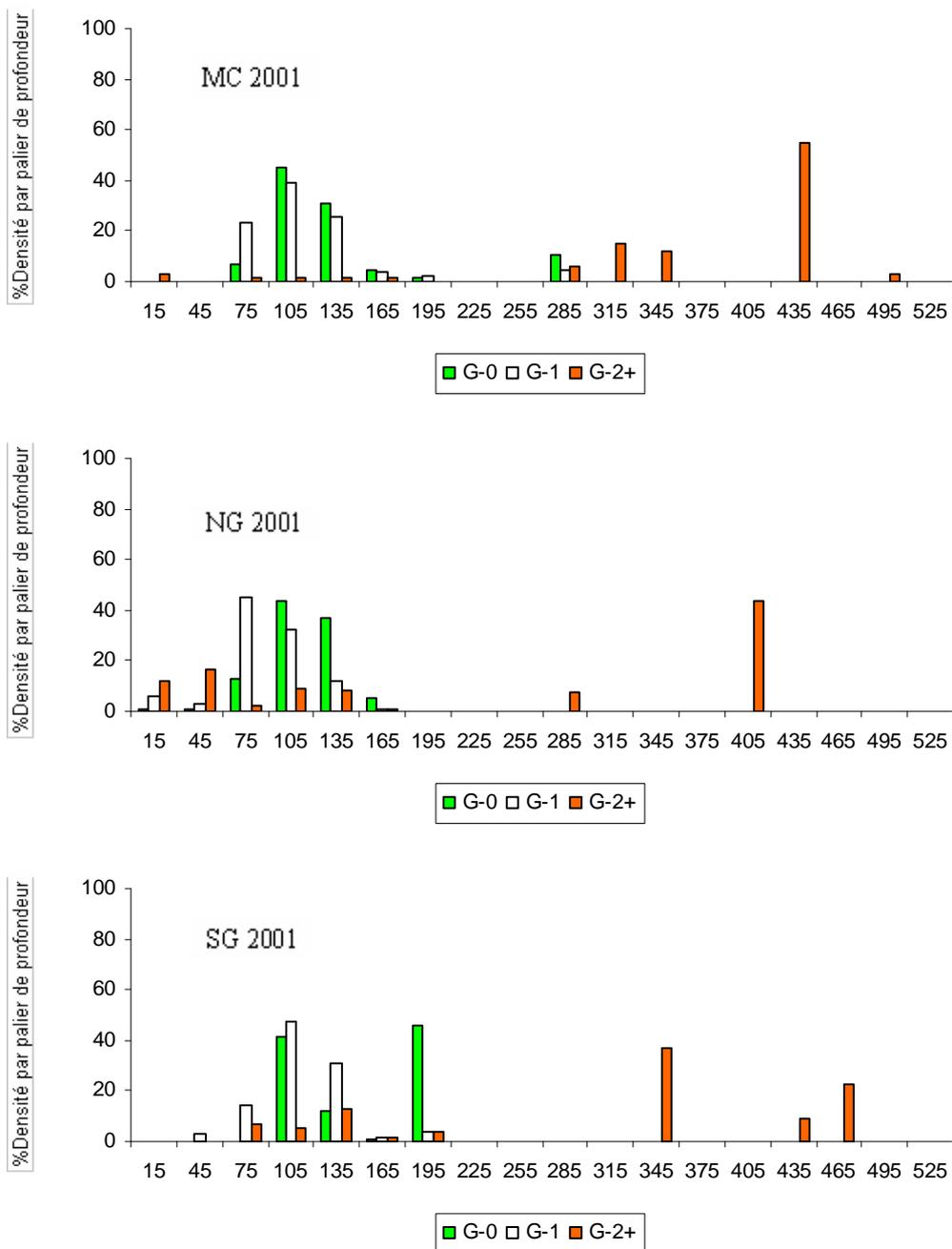
### **Les merlus des groupes d'âges G-2 et + ;**

-en 2001 et quel que soit le secteur géographique considéré, les merlus des groupes d'âge G-2+ étaient manifestement plus au large (au delà de l'isobathe des 200 m) que les juvéniles des groupes d'âge G-0 et G-1.

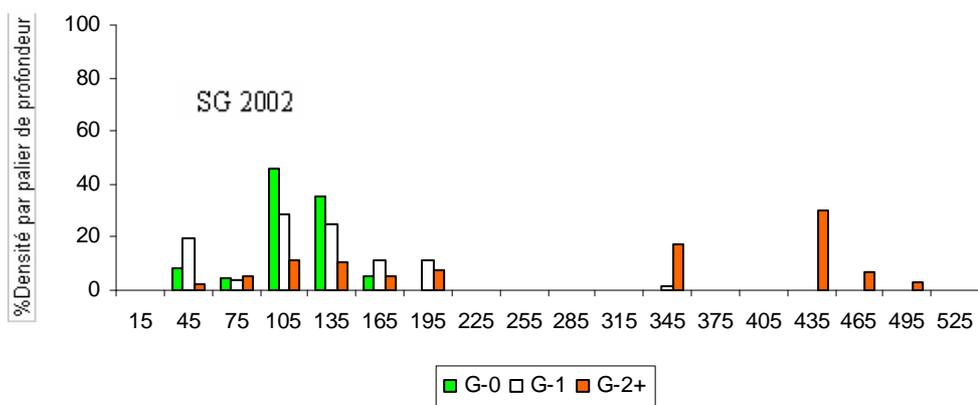
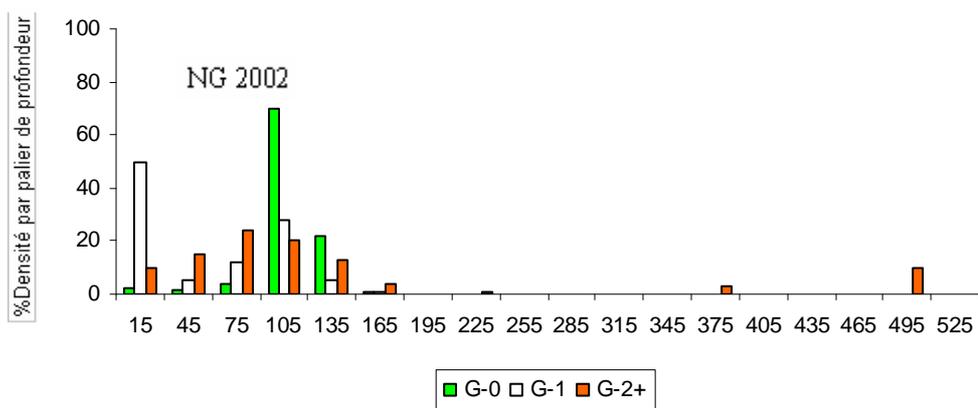
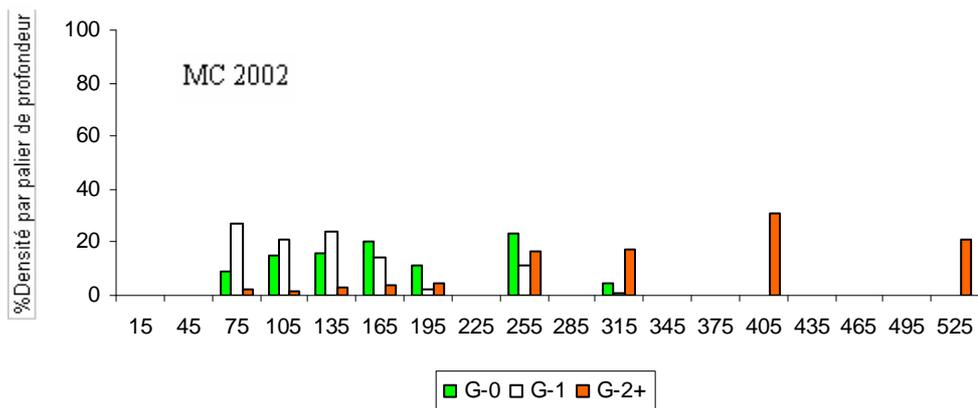
-en 2002, alors que la localisation de ces groupes d'âge supérieurs n'avait pas changé en mer Celtique et dans le sud du golfe de Gascogne, on observe dans le nord du golfe de Gascogne,

une concentration des densités relatives importantes au niveau des paliers côtiers de 45 m, 75 m et 105 m.

**D'une manière générale**, on constate que quel que soit le secteur géographique considéré, le merlu du groupe d'âge G-1 est plus côtier que le merlu du groupe d'âge G-0. Quant au merlu des groupes d'âge supérieurs (G-2+), il est habituellement plus au large, comparativement aux juvéniles (G-1 et G-2) bien que parfois, dans le nord du golfe de Gascogne, il se concentre dans les eaux peu profondes, c'est à dire dans les même zones de concentration que le merlu du groupe d'âge G-1.



**Figure IV.7a** : Répartition bathymétrique, par secteur géographique (Mer Celtique : MC ; Nord Gascogne : NG et Sud Gascogne : SG) des densités moyennes relatives des groupes d'âge (G-0 ; G-1 et G-2+) du merlu capturé en 2001 par palier de profondeur. Sur l'axe des abscisses sont représentés les paliers de profondeurs (15, 45, 75, etc.).



**Figure IV.7b:** Répartition bathymétrique des densités relatives moyennes (en pourcentage) des groupes d'âge (G-0 ; G-1 et G-2+) du merlu capturé en 2002 par palier de profondeur. Sur l'axe des abscisses sont représentés les paliers de profondeurs (15, 45, 75, etc.).

#### IV- 3. 4. LES ZONES DE NOURRICERIES.

En localisant les stations où les densités moyennes de merlu G-0 ont été les plus importantes, les zones de nourricerie ont été déduites (Tableau IV.5).

Nourricerie Mer Celtique	Profondeur moyenne 2001	Densité moyenne G-0 2001	Profondeur moyenne 2002	Densité moyenne G-0 2002
Banc Jones	132,47	76,00	131,10	<b><i>139,00</i></b>
Banc Labadie	113,78	72,67	122,46	<b><i>162,60</i></b>
Sud du Banc Nymphé	107,87	183,33	109,00	134,67
Grande Sole	131,73	60,50	137,43	<b><i>150,71</i></b>
Zone ouest de la Grande Sole	145,00	69,00	170,46	<b><i>137,13</i></b>
Nourricerie Nord Gascogne	Profondeur moyenne 2001	Densité moyenne G-0 2001	Profondeur moyenne 2002	Densité moyenne G-0 2002
Grande Vasière	120,48	150,56	136,22	<b><i>342,08</i></b>
Nourricerie Sud Gascogne	Profondeur moyenne 2001	Densité moyenne G-0 2001	Profondeur moyenne 2002	Densité moyenne G-0 2002
Le Fer à cheval	125,30	132,00	116,72	100,00
Large de St Jean de Luz	93,90	931,00	118,75	62,00
Limites Gouffe Cap Breton	183,10	357,00	np	np

**Tableau IV.5** : Densités moyennes de merlu G-0 et profondeurs moyennes estimées au niveau des bancs correspondant aux zones de nourricerie dans les divers secteurs géographiques en 2001 et en 2002. Les délimitations ont été réalisées en utilisant les données Gps des stations échantillonnées et les coordonnées de ces zones trouvées dans la littérature (Belloc, 1929) et des sites Internet (par exemple : <http://www.lazarus.elte.hu>). Les données en caractères gras italiques désignent les zones de nourricerie où les effectifs en merlu G-0 ont augmenté en 2002 comparativement à 2001. La mention « np » : signifie « non prospectée ».

-En mer Celtique, les zones de nourricerie sont « centrales » et localisées géographiquement de telle sorte à être occupées par des juvéniles provenant de diverses directions. Elles sont nombreuses et dispersées dans le centre et l'ouest de la mer Celtique. Leur colonisation varie (ont augmenté en 2002) d'une année à l'autre (période octobre à décembre). Leurs profondeurs moyennes, colonisées par les merlus G-0, s'étendent de 107 m à 137 m sauf pour la nourricerie située à l'ouest de la *Grande Sole* (par 49°N à 49°54 N de latitude et 10°W à 10°32W de longitude) et dont la profondeur moyenne occupée est plus importante (145 m à 175 m). La position de la zone Sud banc de Nymphé est 50°25 N à 50°50N de latitude et de 7°11 W à 7° 59 W de longitude.

-Dans le nord du golfe de Gascogne, le dénivelé du plateau continental est régulier de la côte vers le large. Au regard du schéma de distribution des densités, le merlu G-0 arrive du large pour se concentrer dans des eaux moins profondes. Une zone de nurricerie importante est localisée dans ce secteur géographique (*La Grande Vasière*) et comme pour celles de la mer Celtique, sa colonisation évolue (a augmenté en 2002) d'une année à l'autre (période octobre à décembre). Sa profondeur moyenne colonisée par les merlus G-0 s'étend de 120 à 136 m).

-Dans le sud du golfe de Gascogne, le plateau continental est étroit et la proximité de la rupture du plateau continental (isobathe des 200m de profondeur) est d'autant plus marquée que l'on se dirige vers le sud. Trois zones de nurricerie sont localisées au niveau de ce secteur géographique :

-la zone dite '*Limites Gouffe de Cap Breton*' (par 183 m de profondeur) est seconde en importance. Elle est colonisée par les merlus G-0 à une profondeur de 183 m.

-la zone de nurricerie la plus importante (*Large de Saint-Jean de Luz*) est colonisée aux profondeurs moyennes s'étendant de 93 à 118 m.

-la dernière zone de nurricerie (*Le Fer à cheval*) est colonisée aux profondeurs allant de 117 à 125 m.

A l'inverse des zones de nurricerie de la mer Celtique et du nord du golfe de Gascogne, la colonisation des nurriceries du sud du golfe de Gascogne a baissé en 2002 en comparaison à 2001.

#### **IV-3. 5. LA COMPOSITION DES CAPTURES PAR SEXE ET PAR GROUPES D'AGE**

Chez les juvéniles du groupe G-0, à l'exception de 2 individus mâles (capturés en 2002), le sexe n'a pu être identifié. Dans le groupe d'âge G-1, les merlus de la mer Celtique dont le sexe n'a pu être déterminé représentaient 33,18% en 2001 et 55,07% en 2002. Dans le nord du golfe de Gascogne, ils représentaient 90,01% en 2001 et 64,65% en 2002. Enfin, dans le sud du golfe de Gascogne, ils représentaient 90,52% en 2001 et 50 % en 2002 (Tableau IV.6).

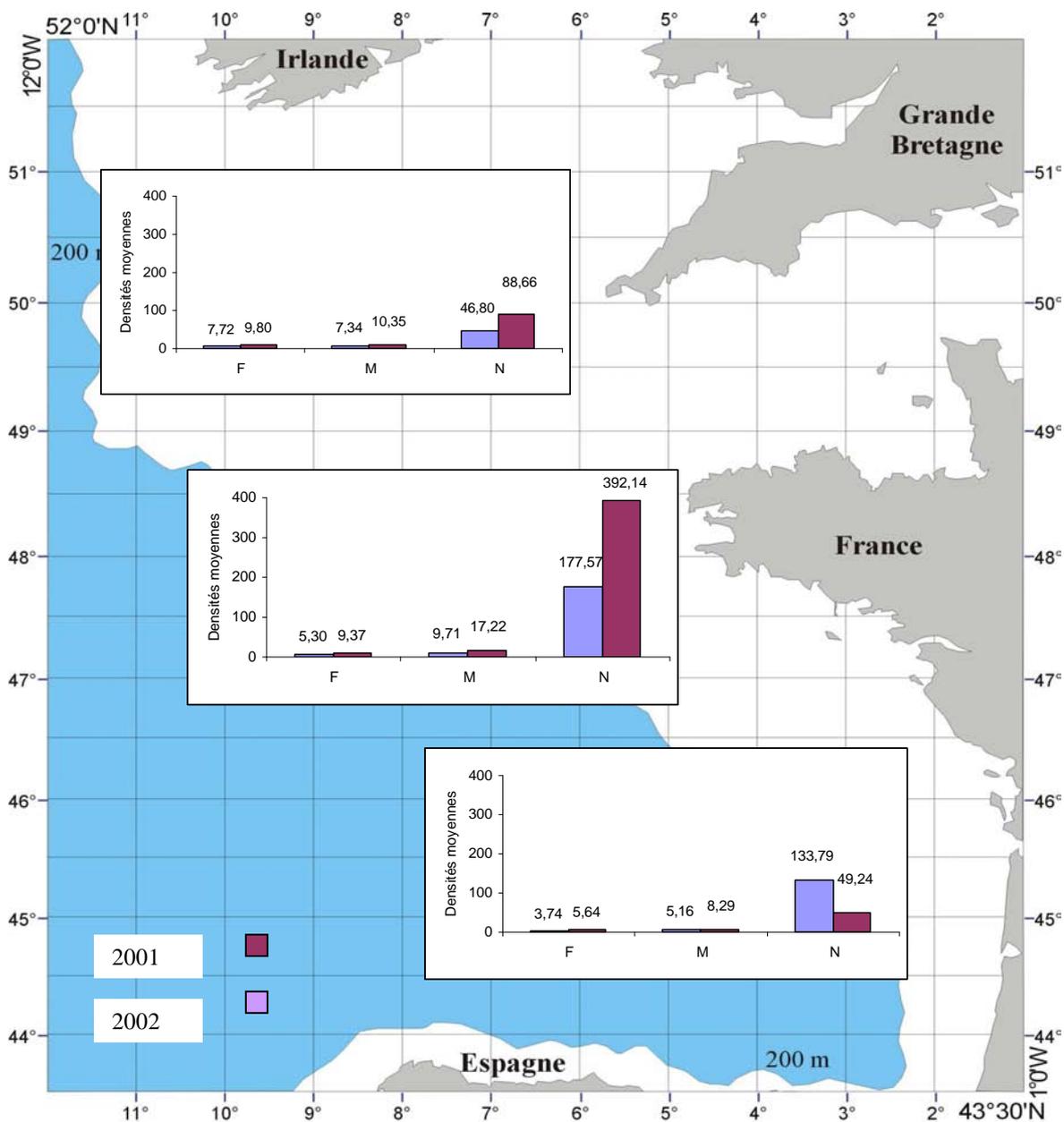
2001	Mer celtique			Nord Gascogne			Sud Gascogne		
âge	Femelles	Mâles	Indéterminés	Femelles	Mâles	Indéterminés	Femelles	Mâles	Indéterminés
G-0	0	0	2640	0	0	6124	0	0	2093
G-1	168	265	215	58	90	1334	12	35	449
G-2	112	86	0	102	197	0	48	61	0
G-3	88	29	0	12	14	0	10	2	0
G-4	11	8	0	1	0	0	1	0	0
G-5	5	1	0	1	0	0	0	0	0
G-6	2	0	0	0	0	0	0	0	0
G-7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G-8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G-9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G-10	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Total	396	389	2855	175	301	7458	71	98	2542

2002	Mer celtique			Nord Gascogne			Sud Gascogne		
âge	Femelles	Mâles	Indéterminés	Femelles	Mâles	Indéterminés	Femelles	Mâles	Indéterminés
G-0	0	1	4827	0	1	12922	0	0	758
G-1	317	374	847	104	335	803	35	44	79
G-2	217	227	0	243	359	0	102	152	0
G-3	43	37	0	7	11	0	4	2	0
G-4	14	2	0	1	0	0	0	1	0
G-5	3	1	0	1	0	0	0	0	0
G-6	1	0	0	0	0	0	0	0	0
G-7	2	0	0	0	0	0	0	0	0
G-8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G-9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G-10	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	598	642	5674	356	706	13725	141	199	837

**Tableau IV.6** : Structure de la population de merlu, échantillonnée par secteur géographique et par année d'échantillonnage, en groupes d'âges sexés (Mâles : M et Femelles : F) et à sexe indéterminé (Indéterminé)

### Densités par sexe et par groupe d'âge

La comparaison des densités (effectifs moyens par station) par sexe montre qu'en général, ce sont les mâles qui sont plus nombreux que les femelles (Figure IV.8). Le seul cas où cela n'est pas vérifié, concerne la mer Celtique (échantillonnage 2001). Chez les mâles, quelle que soit l'année, c'est dans le nord du golfe de Gascogne que les densités les plus élevées sont observées alors que les plus faibles sont localisées dans le sud du golfe de Gascogne. Chez les femelles, c'est en mer Celtique que les densités sont les plus élevées alors que les plus faibles concernent le sud du golfe de Gascogne.



**Figure .4.8 :** Répartition des densités moyennes par station (capture par ½ heure de pêche) des merlus sexés par secteur géographique et par année d'échantillonnage. (F : femelles ; M : mâles ; N : Indéterminés)

En ce qui concerne les merlus à sexe indéterminé (principalement des juvéniles des groupes d'âge G-0 et G-1), les densités les plus élevées sont observées dans le nord du golfe de Gascogne ; les plus faibles ont été localisées en mer Celtique en 2001 et dans le sud du golfe de Gascogne en 2002.

L'évolution des densités moyennes de l'année 2001 à l'année 2002 montre que celles-ci ont augmenté quels que soient le secteur géographique ou bien le sexe. Le seul cas où elles ont diminué concerne les merlus à sexe indéterminé évoluant dans le sud du golfe de Gascogne.

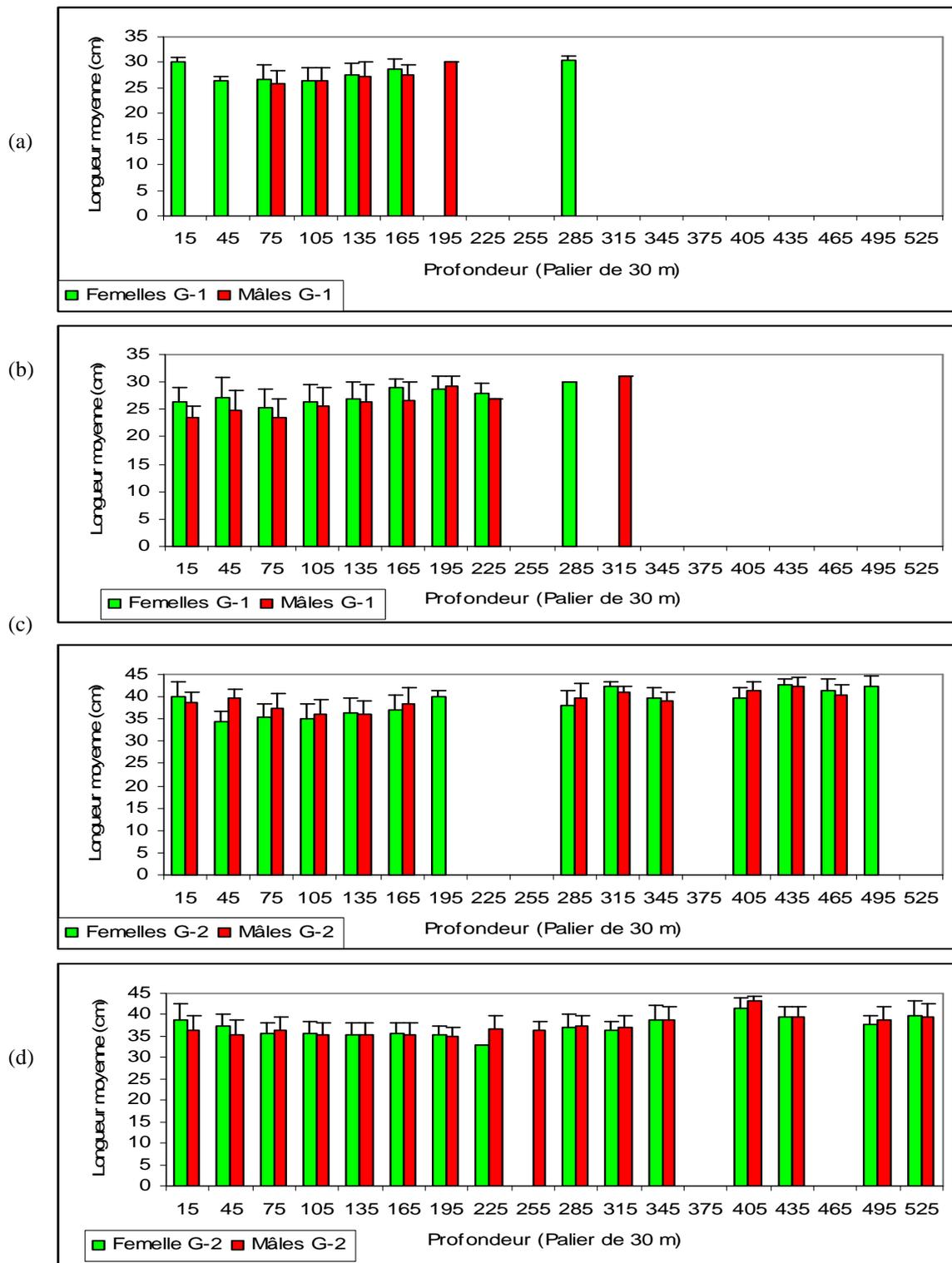
### **Répartition bathymétrique par sexe.**

La répartition bathymétrique (par paliers de 30 m) des densités moyennes (en %) des merlus mâles et femelles par groupe d'âge, montre que plus la profondeur est faible, plus les mâles du groupe d'âge G-1 et les mâles des groupes d'âge G-2 et + présentent des densités importantes, en comparaison à celles des femelles aux âges équivalents (Figure IV.9).

Au-delà des 200 m de profondeur, ce sont les femelles qui sont plus présentes mais cela reste relatif et lié au secteur géographique et à l'année d'échantillonnage.

### **Les longueurs moyennes par sexe aux paliers de profondeur**

Les longueurs moyennes, aux profondeurs, estimées pour les mâles et les femelles des groupes d'âge G-1 et G-2, sur l'ensemble de la zone d'étude, fluctuent d'une année à l'autre (Figure IV.10). En fait, il n'est pas possible d'établir qu'au niveau du même palier de profondeur, la longueur moyenne des mâles est supérieure à celle des femelles ou inversement. En réalité, à profondeur équivalente, la longueur moyenne des mâles ou bien des femelles est tributaire de l'échantillonnage.



**Figure IV.10 :** Longueurs moyennes des merlus G-1 (mâles et femelles) et des merlus G-2 (mâles et femelles) par palier de profondeur sur l'ensemble de la zone d'étude.  
 (a) : merlus G-1 par sexe (M et F) issus de l'échantillonnage 2001  
 (b) : merlus G-1 par sexe (M et F) issus de l'échantillonnage 2002  
 (c) : merlus G-2 par sexe (M et F) issus de l'échantillonnage 2001  
 (d) : merlus G-2 par sexe (M et F) issus de l'échantillonnage 2002.

#### IV- 3.6. LE SEX RATIO

C'est en mer Celtique que nous trouvons les plus petits individus sexés. Et dans l'ensemble, c'est le sexe mâle qui apparaît en premier comparativement au sexe femelle.

Durant la campagne d'échantillonnage de 2001, les plus petits merlus mâles (19 cm, n=2 ; 20 cm, n=4) et femelles (20 cm, n=2) ont été capturés en mer Celtique.

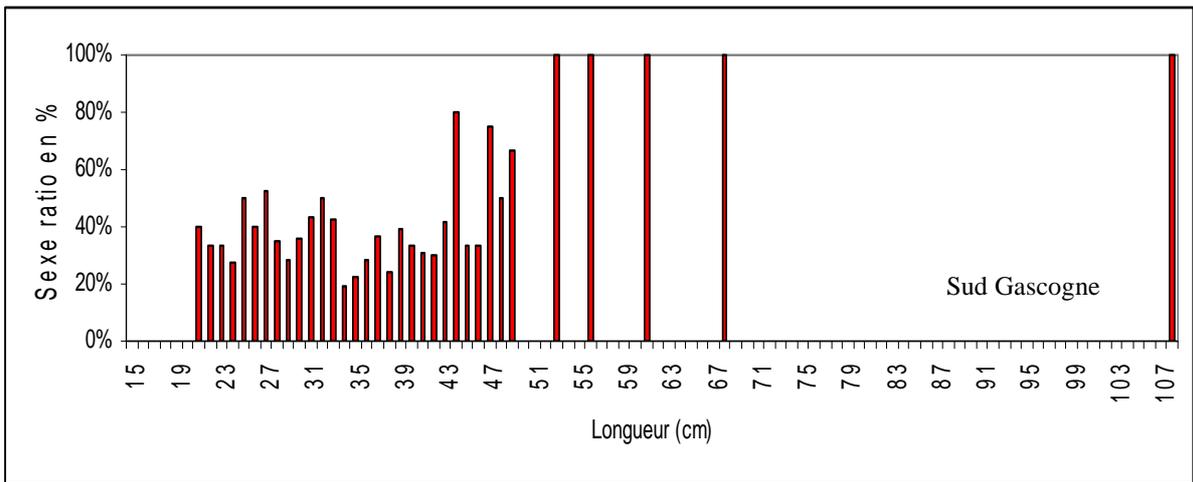
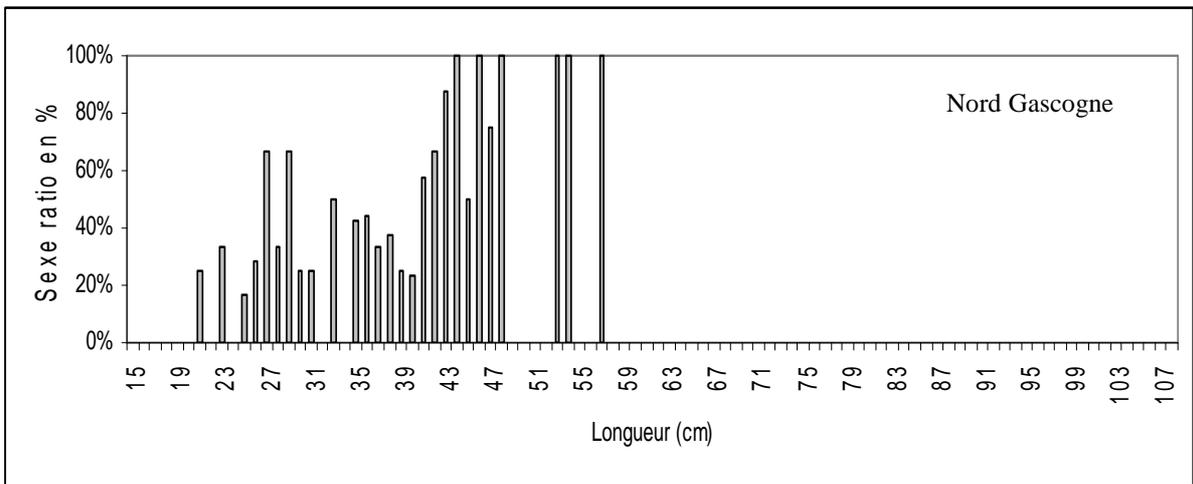
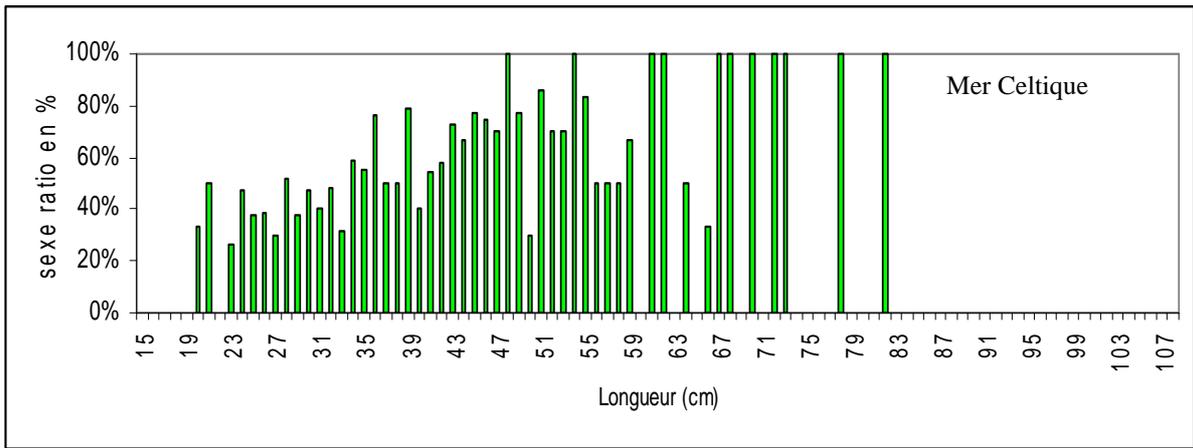
En 2002, des petits mâles (14 cm, n=1 ; 15 cm, n=1 ; 19 cm, n=1) ont été capturés dans le nord du golfe de Gascogne. En mer Celtique, les petits mâles (16 cm, n=1 ; 17 cm, n=1 ; 19 cm, n=4) étaient plus nombreux. Durant cette même année, les plus petites femelles (20cm, n=12) étaient capturées dans le nord du golfe de Gascogne, alors qu'en mer Celtique (20 cm, n=5) elles étaient moins nombreuses.

En 2001, le plus grand mâle mesurait 71 cm en mer Celtique, 50 cm dans le nord du golfe de Gascogne et 47 cm dans le sud du golfe de Gascogne. En 2002, il mesurait 73 cm en mer Celtique, 55 cm dans le nord du golfe de Gascogne et 66 cm dans le sud du golfe de Gascogne. On notera également que dans la distribution des groupes d'âge sexés ce sont les femelles qui sont le plus largement distribuées en nombre de groupes d'âges (elles ne sont absentes que dans le groupe d'âge G-0). Les mâles, bien que très peu représentés dans le groupe d'âge G-0 (N=2), sont absents dans les groupes d'âges G-6, G-7 et G-10 (Tableau IV.6).

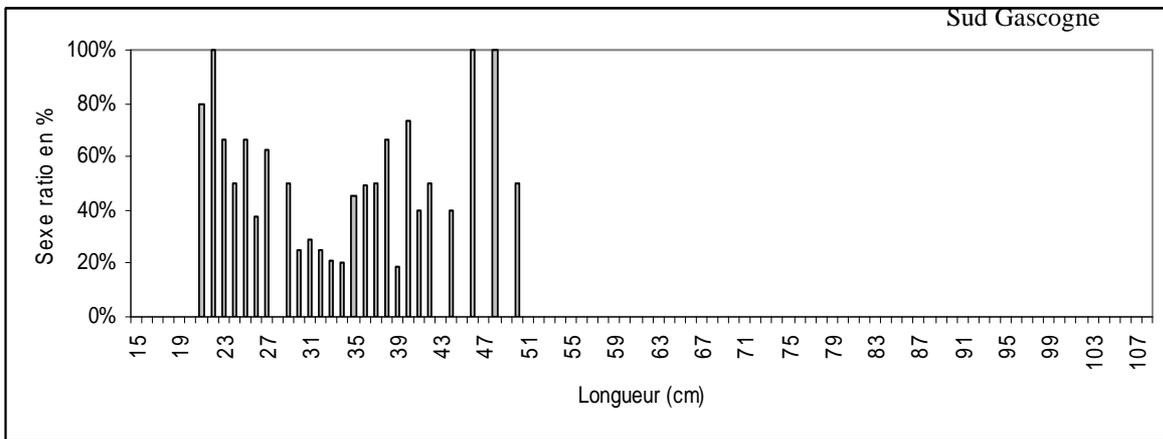
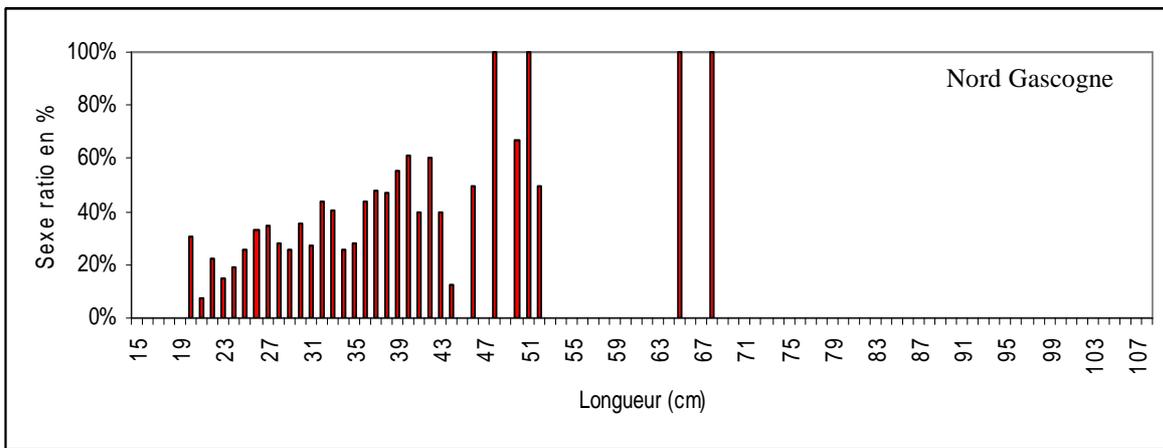
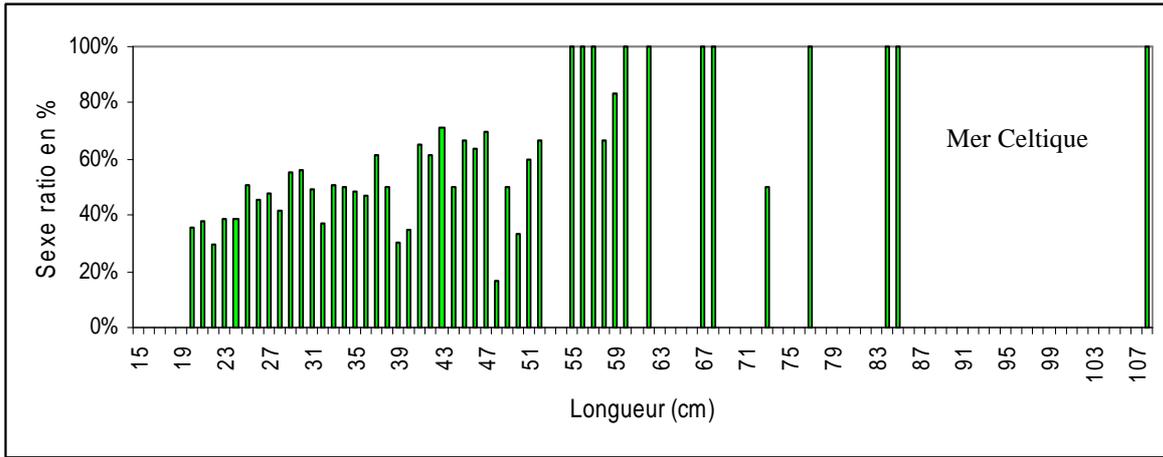
En 2001, la plus grande femelle mesurait 82 cm en mer Celtique, 108 cm dans le nord du golfe de Gascogne et 57 cm dans le sud du golfe de Gascogne. En 2002, la plus grande mesurait 108 cm en Mer Celtique, 68 cm dans le nord du golfe de Gascogne et 50 cm dans le sud du golfe de Gascogne.

Le sex ratio au centre de classe de longueurs montre une évolution semblable dans le même secteur géographique d'une année sur l'autre (Figure IV.11).

En mer Celtique, les 100% de femelles sont atteints à partir de 72 cm en 2001 et à partir de 76 cm en 2002. Dans le nord du golfe de Gascogne, les 100% de femelles sont atteints à 53 cm en 2001 et à 65 cm en 2002. Dans le sud du golfe de Gascogne, les 100% de femelles sont atteints à 48 cm alors qu'en 2002, c'est un mâle qui a la longueur la plus élevée.



**Figure IV.11 a :** Evolution du sex ratio en fonction de la longueur et par secteur géographique chez le merlu échantillonné en 2001



**Figure IV.11 b** : Evolution du sex ratio en fonction de la longueur et par secteur géographique chez le merlu échantillonné en 2002

Les estimations du sex ratio moyen par secteur géographique et par année d'échantillonnage ont été établies (Tableau IV.7) et comparées (test du  $\chi^2$  de Kruskal-Wallis ;  $p = 0.005$  et 1 dl) (Tableau IV.8).

Secteur géographique	N valeurs	longueurs	moyenne	écart-type
Mer Celtique 2001	50	19 à 71cm	0,56	0,27
Nord Gascogne 2001	30	21 à 50 cm	0,39	0,16
Sud Gascogne 2001	27	21 à 48 cm	0,41	0,29
Mer Celtique 2002	48	16 à 73 cm	0,52	0,28
Nord Gascogne 2002	36	15 à 55 cm	0,34	0,25
Sud Gascogne 2002	29	21 à 66 cm	0,45	0,29

**Tableau IV.7 :** Estimation du sex ratio moyen par secteur géographique et par année d'échantillonnage.

Comparaison entre moyennes du sex ratio	$\chi^2$ calculé	$\chi^2$ table
Nord Gascogne et Sud Gascogne 2001	0,003	7,88
Mer Celtique et Ensemble Gascogne 2001	11,971	7,88
Nord Gascogne et Sud Gascogne 2002	2,892	7,88
Mer Celtique et Ensemble Gascogne 2002	11,568	7,88
Ensemble Gascogne 2001 et Ensemble Gascogne 2002	0,049	7,88
Mer Celtique 2001 et Mer Celtique 2002	0,549	7,88

**Tableau IV.8 :** Résultats des comparaisons (test du  $\chi^2$  de Kruskal-Wallis ;  $p = 0.005$  et 1 dl) entre les moyennes des sex ratio.

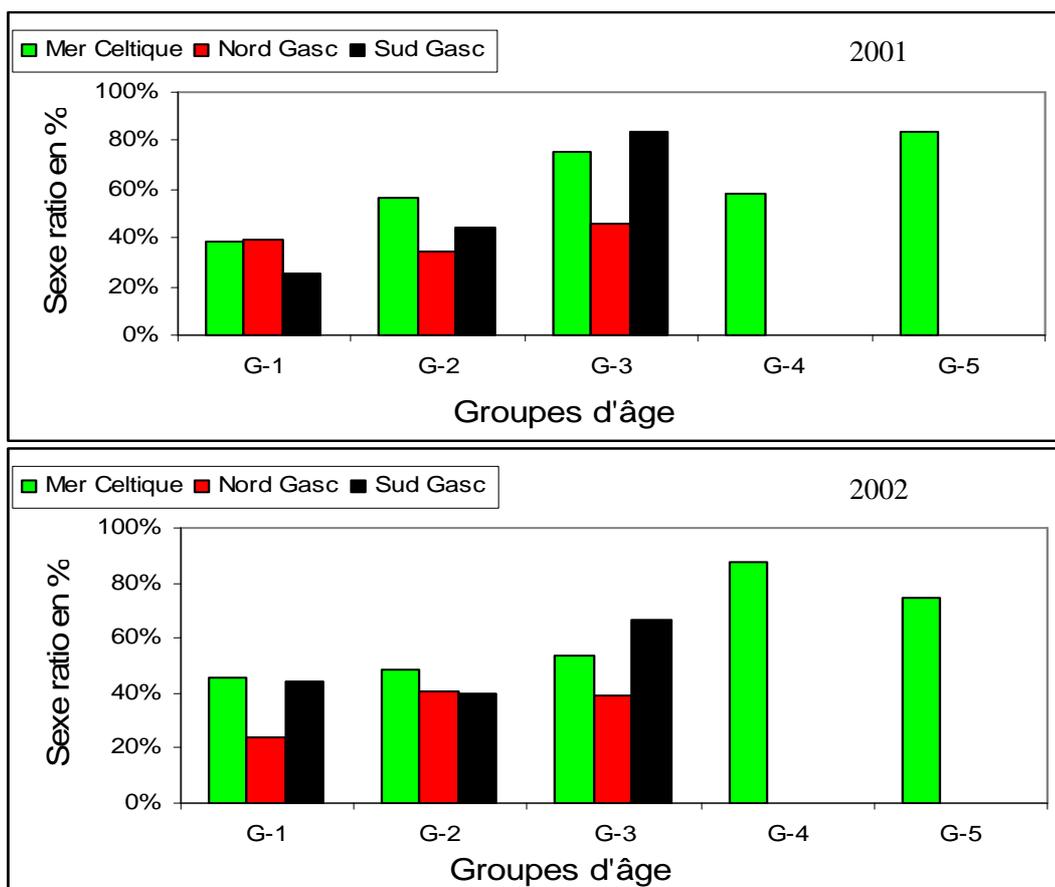
Les résultats des comparaisons montrent que quelle que soit l'année considérée, le sex ratio moyen estimé dans le sud du golfe de Gascogne ne présente pas de différence significative avec celui estimé dans le nord du golfe de Gascogne. Mais le sex ratio moyen estimé en mer Celtique est, également quelle que soit l'année considérée, significativement plus élevé que celui estimé dans le golfe de Gascogne

L'évolution du sex ratio moyen aux groupes d'âges et en fonction des secteurs géographique indique une tendance à l'augmentation au fur et à mesure qu'on avance dans l'âge (Tableau

IV.9 et Figure IV.12). Cette tendance est observée quel que soit l'année ou bien le secteur considéré et elle n'est perturbée qu'au niveau de l'âge G-2 dans le golfe de Gascogne.

Groupes d'âge 2001	Sex ratio Mer Celtique	Sex ratio Nord Gascogne	Sex ratio Sud Gascogne
G-1	38,80%	39,19%	25,53%
G-2	56,57%	34,11%	44,04%
G-3	75,21%	46,15%	83,33%
G-4	57,89%	—	—
G-5	83,33%	—	—
Groupes d'âge 2002	Sex ratio Mer Celtique	Sex ratio Nord Gascogne	Sex ratio Sud Gascogne
G-1	45,88%	23,69%	44,30%
G-2	48,87%	40,37%	40,16%
G-3	53,75%	38,89%	66,67%
G-4	87,50%	—	0,00%
G-5	75,00%	—	—

**Tableau IV.9** : Récapitulatif des valeurs moyennes du sex ratio estimées par groupe d'âge et par secteur géographique.



**Figure IV.12** : Evolution du sex ratio en fonction des groupes d'âge par secteur géographique et par année d'échantillonnage

La comparaison du sex ratio moyen entre groupes d'âge équivalents, montre qu'aux groupes d'âge G-2, c'est en mer Celtique qu'il est le plus élevé. Au groupe d'âge G-3, c'est dans le sud du golfe de Gascogne que le sex ratio est le plus élevé. Pour les groupes d'âge G-4 et G-5, le sex ratio moyen est estimé en mer Celtique uniquement du fait de la présence des mâles et des femelles à ces âges avancés, au contraire des deux autres secteurs.

La comparaison du sex ratio moyen du même secteur géographique mais sur les deux années d'échantillonnages montre qu'en 2002 :

- en mer Celtique le sex ratio a diminué au groupe d'âge G-2, G-3 et G-5, alors qu'on enregistre une augmentation aux groupes d'âge G-1 et G-4.
- dans le nord du golfe de Gascogne, le sex ratio a augmenté aux groupes d'âge G-2, mais il a diminué aux groupes d'âge G-1 et G-3.
- dans le sud du golfe de Gascogne, le sex ratio a augmenté aux groupes d'âge G-1 mais a diminué aux groupes d'âge G-2 et G-3.

#### **IV- 4. DISCUSSION**

Cette partie de l'étude a porté sur la répartition spatiale et bathymétrique du merlu, durant la période octobre – décembre des années 2001 et 2002.

On a observé en 2002 que l'abondance du merlu, notamment des juvéniles des groupes d'âge G-0, a subi une augmentation en mer Celtique et dans la partie nord du golfe de Gascogne et une diminution dans la partie sud du golfe de Gascogne.

Les zones de nourricerie du merlu se confondent avec ses zones de pêche habituelles (Horstman, 1988 ; Valdes *et al*, 1996 ; Alvarez *et al*, 2001 ; Fives *et al*, 2001 ; Olivar *et al*, 2003). Les zones de nourricerie situées dans la partie nord du golfe de Gascogne sont très importantes pour les juvéniles du merlu (Arbault et Lacroix-Boutin, 1968.1969 ; Motos *et al*, 2000). Elles sont principalement localisées à des profondeurs moyennes de 150 m dans des zones vaseuses qui correspondent à la *Grande vasière* (Bez *et al*, 1995), ce que nos résultats corroborent.

Dans la partie sud du golfe de Gascogne, les zones de nourriceries sont de moindre importance et sont situées au large de la côte des Landes (Guichet *et al*, 1974 ; Desaubay *et al*, 1978). Selon un certain nombre d'auteurs (Casey et Pereiro, 1995 ; Olivar *et al*, 2003), les quelques zones de nourricerie situées dans le sud du golfe de Gascogne sont occasionnelles et correspondent plutôt à des zones d'alimentation pour les merlus adultes. D'après nos résultats, certaines de ces zones sont réellement des zones de nourricerie pour les juvéniles du groupe G-0 et elles sont au nombre de 3 (*le Large de Saint-Jean de Luz, Le Fer à cheval et les limites du gouffe de Cap Breton*). Cette dernière a déjà été signalée par deux auteurs. Pour Sánchez (1993), une zone de nourricerie importante semble présente dans le coin sud-est (par 2°W) et localisée près de la rupture du plateau continental, ce qui a été confirmé et localisée plus précisément, par Corbari et Sorbe (2000), au niveau du gouffe de Cap Breton.

En mer Celtique, le *banc de la Grande Sole* est une zone de nourricerie importante pour les juvéniles de merlu (Coomb et Mitchell, 1989 ; Fives *et al*, 2001). Mais les résultats que nous avons obtenu, montrent qu'en plus du *banc de la Grande Sole, les bancs de Labadie et Jones ainsi que deux autres zones (dont les noms n'ont pu être trouvés) situées l'une au sud du banc Nymphé et l'autre à l'ouest de la Grande Sole, semblent correspondre également à des zones de nourricerie.*

Entre octobre et décembre 2001, la température des eaux du fond du golfe de Gascogne était plus élevée que celle des eaux du fond de la mer Celtique. A la même période, mais une année plus tard (2002), la température des eaux du fond du golfe de Gascogne était similaire à celle des eaux du fond de la mer Celtique. Le schéma d'évolution (2001 à 2002) de la température des eaux du fond présentait un refroidissement dans le golfe de Gascogne et simultanément, un réchauffement en mer Celtique.

Nous avons identifié une des causes probables de ces fluctuations dans la température des eaux du fond. En date du 29 septembre 2002, soit moins de 20 jours avant les échantillonnages dans le sud du golfe de Gascogne, un important upwelling s'est produit au nord de l'Espagne. Ses effets se sont traduits par une évacuation des eaux chaudes du golfe de Gascogne vers le nord, sous la pression des vents de nord-est (Gohan *et al*, 2002). Ceci a été accentué par le régime hydrodynamique d'hiver et d'automne du golfe de Gascogne. Ce régime, déjà décrit par plusieurs auteurs (Lazure, 1997 ; Gil et Sanchez, 2000), est caractérisé par une circulation de courants, sur la pente continentale, qui longent les isobathes et sont orientés en direction du pôle (le trajet se faisant d'abord vers l'est, le long des côtes espagnoles, et puis vers le nord, le long des côtes françaises).

La répartition spatiale des juvéniles de merlu (G-0 et G-1) merlu semble avoir été affectée par cette perturbation du régime hydrologique notamment dans leurs zones de nourricerie situées dans le sud du golfe de Gascogne.

Les effets, dans les zones de nourricerie (situées au large des côtes nord-ouest américaines), des courants permanents (Horn *et al.*, 1999) et des upwellings (Benson *et al.*, 2002 ; Grover *et al.*, 2002) sur le comportement des juvéniles du merlu du pacifique (*M. productus*) a déjà été démontré. Pour ces auteurs, la disponibilité en Euphausiacés (aliment de base des juvéniles de merlu) est réduite dans le milieu, ce qui provoque un ralentissement dans la croissance des juvéniles du genre merlu et leur départ de leurs zones de nourricerie habituelles pour des zones 'refuges' où la nourriture est plus abondante. Cette capacité d'adaptation concerne toutes les espèces du genre *Merlu* et a déjà été décrite (Jones, 1974 ; Grant et Leslie, 2001; Orsi-Relini *et al.*, 2002).

On peut dès lors suggérer que sous l'effet de l'upwelling de septembre 2002, les juvéniles de merlu du sud du golfe de Gascogne ont migré vers les zones de nourricerie situées dans le nord, d'où les densités moyennes élevées dans ce dernier secteur géographique.

Chez la larve de merlu et jusqu'à une longueur de 8mm, la diffusion en mer est passive (Alvarez *et al.*, 2001), mais au delà de cette longueur les stades juvéniles sont actifs et nagent vers les zones de nourricerie selon une trajectoire conditionnée par des eaux denses, à forte salinité et donc profondes (expérience réalisée sur des juvéniles de merlu, dont la longueur était supérieures ou égale à 3cm, par Belloc, (1929)). A ce jour, l'hypothèse d'un déplacement vertical (nord-sud ou bien sud-nord) n'a pu être établie chez le merlu. Pour Belloc (1929), les migrations du merlu sont principalement perpendiculaires à la côte. Partant de là, et au regard du comportement du merlu du sud du golfe de Gascogne, on peut suggérer que dans le golfe de Gascogne, les zones de nourricerie du merlu du sud sont différentes de celles des merlus du nord. Après avoir atteint une longueur supérieure à 8 mm, le merlu du sud du golfe de Gascogne nage jusqu'à atteindre ses zones de nourricerie habituelles. Une fois sur les lieux, soit il s'y maintient pour s'y nourrir, sinon, en fonction de la disponibilité en Euphausiacés (régulée par l'hydrologie du milieu) il quitte sa zone de nourricerie du sud en direction des vasières du nord.

En mer Celtique, lorsque la ponte est précoce, un grand nombre de juvéniles arrivent en même temps sur les zones de nourricerie. Les résultats relatifs à la période de ponte du merlu, que nous avons obtenus, montrent que la ponte de 2002 a été plus précoce que celle de 200, d'où

l'importance des densités moyennes en merlu G-0 en mer Celtique durant l'échantillonnage de 2002.

Dans le golfe de Gascogne, les juvéniles de merlu restent dans les zones de nourricerie (tout en se rapprochant de plus en plus vers la côte) jusqu'à atteindre une longueur d'environ 33 cm, puis ils se dispersent mais restent dans l'ensemble du plateau continental (Guichet *et al*, 1974 ; Desaunay *et al*, 1978). Au contraire, en mer Celtique, les juvéniles de merlu restent dans les zones de nourricerie jusqu'à atteindre une longueur de 25 cm puis commencent à se disperser vers le large (Guichet *et al*, 1973-1974). Ces observations ont été confirmées par les conclusions de Poulard (2001) et les résultats que nous avons obtenus les corroborent. En effet, la répartition des densités relatives moyennes, estimées aux paliers de profondeurs (Figure IV.7b), confirme ce schéma de concentration et de déplacement des juvéniles des groupes d'âge G-1 (17 à 31 cm) et G-2+ (>32 cm) dans les différents secteurs géographiques. Le merlu est piscivore dès lors qu'il a atteint une longueur de 25 cm (Du Buit, 1996) et est cannibale (Guichet, 1995 ; Du Buit, 1996). De fait, si la répartition bathymétrique du merlu G-1 est plus côtière que celle des autres groupes d'âge, cela peut être lié au régime alimentaire sachant que ces zones correspondent aux frayères de plusieurs espèces de poisson.

Le déterminisme sexuel est fonction des paramètres du milieu, mais à ce jour leur identification reste encore vague. Chez nos merlus échantillonnés, en 2001 et 2002, les mâles sont plus nombreux que les femelles quel que soit le secteur géographique, mais on note aussi qu'ils sont absents au niveau des groupes d'âge supérieurs à G-5.

Nous n'avons pas pu établir de différence significative entre les longueurs moyennes des mâles et des femelles à groupe d'âge et à profondeur équivalents, contrairement aux observations de Hickling (1930), Sarano (1983), Casey et Pereiro (1995) et Poulard (2001). De plus nous avons observé que lorsque la profondeur est peu importante, la densité des mâles est plus importante que celle des femelles. Au contraire et comme observé par Poulard (2001), plus on s'éloigne des eaux côtières (au delà des 200 m de profondeur) et plus les femelles des groupes d'âge G-2+ dominent en densité. Il est probable que les mâles quittent plus tard que les femelles le plateau continental vers le large.

L'analyse du sex ratio change selon que l'on prenne en compte l'ensemble de la population ou bien les groupes d'âge séparément. Les estimations de Lucio *et al* (2000) vont dans le même sens que les données compilées par Guichet (1996), à savoir que le sex ratio évolue en fonction de la saison mais que globalement il est proche de 50% aussi bien dans le golfe de

Gascogne qu'en mer Celtique. Or nos résultats indiquent que durant la période octobre – décembre, le sex ratio varie selon qu'on se situe en mer Celtique ou bien dans le golfe de Gascogne. D'après les résultats que nous avons obtenus, le sex ratio est plus élevé en mer Celtique comparativement à son estimation dans le golfe de Gascogne et ce quelle que soit l'année considérée.

Le sex ratio au niveau des groupes d'âge montre que plus on avance dans l'âge plus le sex ratio augmente. Ce schéma d'évolution est le fait de la dominance des femelles en effectifs à partir du groupe d'âge G-3. On notera également que le nombre de groupes d'âge le plus élevé concerne la mer Celtique.

L'ensemble de ces résultats montre que la répartition spatiale du merlu est dépendante de la structure en groupes d'âge de sa population dans chaque secteur géographique. C'est pour cela que la gestion du stock de merlu doit tenir compte du comportement des individus en les relativisant au groupe d'âge auquel ils appartiennent. Enfin et pour aboutir à cela, la maîtrise de la croissance du merlu représente le facteur déterminant pour une gestion rationnelle de son stock.

# CHAPITRE V

## ÉCOLOGIE ALIMENTAIRE ET ASSEMBLAGES DU MERLU DU GOLFE DE GASCOGNE ET DE LA MER CELTIQUE

### V- 1. INTRODUCTION

Le merlu européen constitue une espèce écologique et économique importante dans l'écosystème demersal du nord – est de l'Atlantique. D'un point de vue trophique, les études antérieures positionnent le merlu comme un grand prédateur carnivore (Hickling, 1933 ; Larraneta, 1970 ; Guichet, 1995 ; Du Buit, 1996 ; Velasco et Olaso, 1998 ; Poulard, 2001). Or dans la littérature (Sources : Fishbase), la position trophique du merlu est beaucoup plus complexe. Par exemple, le merlu est en compétition alimentaire avec d'autres espèces qui sont elles même proies et prédatrices du merlu.

La gestion actuelle des stocks est réalisée au travers de modèles multispécifiques exigeant une large connaissance du régime alimentaire durant les différentes phases de la vie des espèces (Velasco et Olaso, 1998). Une définition précise de la position du merlu dans sa niche écologique et ses rapports (merlu – prédateur et merlu – proie) avec l'ensemble des espèces présentes en même temps et au même endroit peuvent permettre de mieux clarifier son comportement et l'évolution de son abondance. L'analyse des assemblages du merlu est un moyen qui permet de filtrer les espèces associées au merlu sur le plan spatio-temporel. L'évolution des assemblages étant lié à l'évolution des paramètres environnementaux (Poulard *et al*, 2003), on peut déterminer les proies et ou les prédateurs permanents du merlu dans une large zone géographique.

En ce qui concerne le merlu, sa large répartition et le peu de précision sur sa structure en âges pouvaient rendre difficile la détermination, pour chacune de ses zones de répartition, de sa position précise dans la chaîne trophique.

Cette étude a été menée sur la base des données taille – âge que nous avons obtenu en étudiant la croissance du merlu. Elle est une contribution à l'étude du régime alimentaire du merlu et de son évolution au cours de sa croissance dans trois secteurs géographiques (le sud du golfe de Gascogne, le nord du golfe de Gascogne et la mer Celtique). L'étude des assemblages du

merlu durant les deux périodes d'échantillonnages (octobre – décembre 2001 et 2002) a pour but de vérifier si les données de sélectivité des proies sont concordante avec les espèces permanentes dans ses assemblages.

## **V- 2. MATERIEL ET METHODES**

La répartition, par secteur géographique, retenue dans cette étude est la même que celle qu'on a retenu dans l'étude de la répartition spatiale du merlu. Les intervalles de longueurs retenus pour les différents groupes d'âge sont ceux établit (cf : Croissance du merlu) :

- classe d'âge 0:            0 à 16 cm (G-0), âge au premier hiver (jusqu'à 8 mois)
- classe d'âge 1:            17 à 31 cm (G-1), âge au deuxième hiver (jusqu'à 20 mois)
- classe d'âge 2+:           32 cm et plus (G-2+), plus de 20 mois

### **V-2. .1. Echantillonnage**

L'échantillonnage a été réalisé pendant la campagne EVOHE 2001. A bord du navire, des prélèvements, de deux sortes, ont été réalisés au niveau de stations choisies aléatoirement dans chaque secteur géographique :

Au niveau de chaque station, des merlus sont prélevés pour les besoins de l'étude. Ils sont mesurés (cm), pesé ( $\pm 5$  g) et sexés. Une fois leurs cavités abdominales ouvertes, seuls les estomacs non vides sont prélevés. En effet, l'œsophage étant très court le stockage de proies n'est pas possible, et au niveau de l'intestin l'état de digestion ne permet pas d'identifier les proies mais le contenu de ce dernier (l'intestin) peut apporter des indices sur les proies encore présentes dans l'estomac comme la présence d'otolithes. Les tractus digestifs ainsi prélevés ont été conservés dans une solution de formol (10%).

En plus de ces premiers prélèvements, de très petits individus (taille < 20 cm) ont été conservés entier dans une chambre froide (-20°C) en vue d'un traitement au laboratoire. Enfin, une collection des poissons - proies potentielles de merlu a été constituée et congelée (-40°C) afin d'en prélever les otolithes, vertèbres et écailles en vue de l'étude comparative pour l'identification des proies.

## V-2 .2. Analyses en laboratoire

Pour chaque estomac prélevé, le protocole suivant a été utilisé :

-1°. Evaluation du remplissage de l'estomac, avant ouverture, selon un critère d'observation basé sur le degré de tension de la paroi stomacale (plus ou moins tendu) : «plein,  $\frac{3}{4}$  plein,  $\frac{1}{2}$  plein,  $\frac{1}{4}$  plein, vide ».

-2°. Après ouverture de l'estomac les proies ont été dissociées les unes des autres, identifiées, dénombrées et pesées. Chaque proie a été déterminée le plus précisément possible (de visu, à l'aide d'une loupe binoculaire ou bien d'un microscope photonique). L'état de digestion des proies : «faible ; moyen ; fort», basé sur la présence ou l'absence de certaines parties de la proie (Hislop et Robb, 1991), est estimé.

-Dans le cas d'une proie entière, des mesures telles que (longueur totale, taille des appendices pour les crustacés, taille des otolithes pour les poissons) et des pesées ( $\pm 10^{-4}$ g) ont été effectuées. Ces mesures de tailles et de poids sont utilisées dans les relations allométriques usuelles, déjà établies sur ces espèces («taille / poids», «taille appendice / taille de l'individu» chez les crustacés ou « taille de l'otolithe / taille du poisson »).

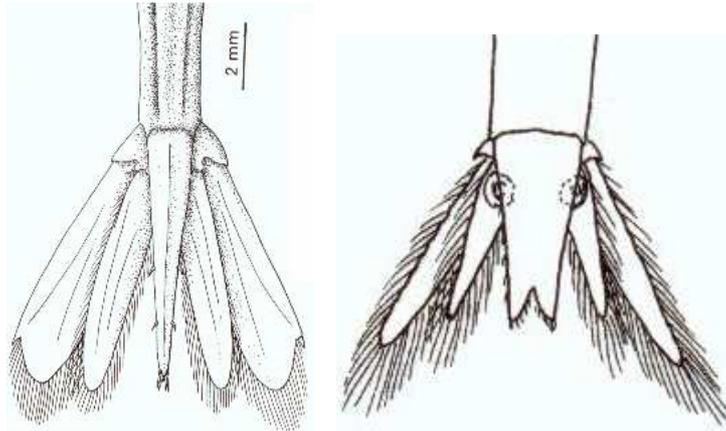
-Dans le cas d'un reste de proie, on effectue une étude comparative des vertèbres, écailles ou otolithes, chez les poissons - proies, appendices chez les crustacés et on mesure les éléments disponibles que l'on compare avec les relations précédemment citées afin d'obtenir la longueur totale et le poids potentiels de chaque proie lorsque cela est possible (Granadeiro et Silva, 2000).

-3°. Le poids par espèce de proie et le poids total de toutes les proies contenues dans l'estomac sont calculés. Cette méthode permet de minimiser les biais dû à l'absorption de formol ou d'eau et à la sécrétion du suc gastrique contenu dans l'estomac.

Chaque proie nouvellement identifiée est conservée dans un flacon référencé contenant une solution à 10% de formol afin de réaliser une collection des proies potentielles du merlu et aussi afin de faciliter l'identification de proies en moins bon état de conservation.

Pour les crustacés, la détermination des espèces est réalisée grâce à différents ouvrages (Hayward et Ryland, 1995 ; Smaldon, 1979) et l'aide du Pr. J.C. Sorbe (Université de Bordeaux). L'identification des crustacés est facilitée en général grâce à une faible digestion du tégument qui permet à lui seul de déterminer l'espèce (exemple Figure V).

AB

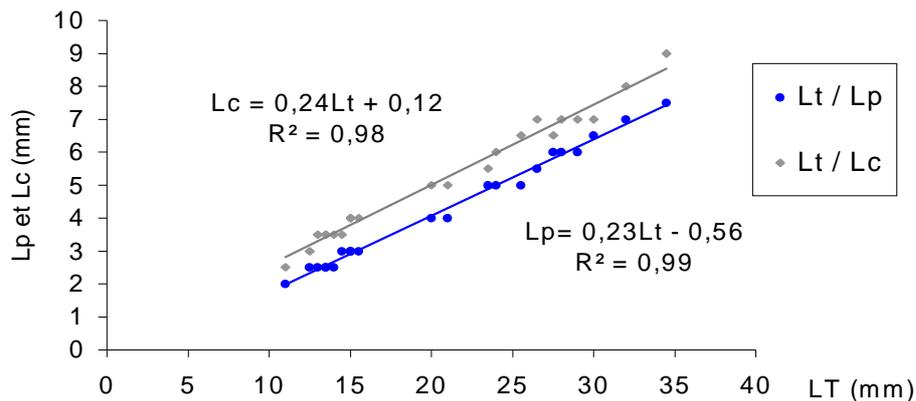


**Figure V.1:** Comparaison des pléons de crustacés appartenant aux décapodes (A) ou aux mysidacés (B).

La détermination des poids et tailles avant digestion des individus non-entiers est obtenue grâce à des relations établies à partir d'individus déjà en collections ou d'individus, provenant d'estomacs, en très bon état de conservation (Annexe 1).

- taille-appendice / taille de l'individu entier (exemple Figure V.2).

- taille de l'individu / poids de l'individus.



**Figure V.2:** Relations de la longueur du pléon (Lp) et de la longueur de la carapace (Lc) en fonction de la longueur totale (Lt) de l'espèce *Crangon allmanni* (une des principales proies des jeunes merlus).

La détermination des espèces de poissons est réalisée grâce à des ouvrages de référence (Bauchot et Pras, 1980 ; Quéro et Vayne, 1997). L'identification du poisson par des critères morphologiques est rare, car la plus part du temps l'individu n'a plus de nageoire ni de tégument et sa forme générale est fortement dégradée. De ce fait, les indices comme, le type d'écaille et leur structure, les vertèbres, la forme de la mâchoire et la forme des otolithes (exemple Figure V.3), permettent une identification plus précise.

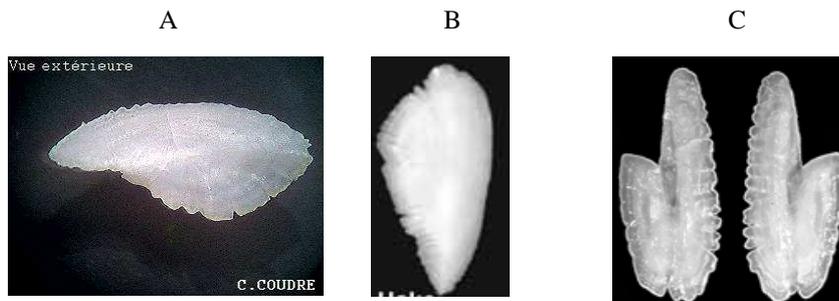


Figure V.3: Comparaison d'otolithe de chinchard (A), de merlu (B) et de hareng (C).

La détermination des poids et tailles des individus avant digestion est réalisée grâce à des relations « taille de l'otolithe / taille de l'individu » ou bien « taille du poisson / poids du poisson » (Dorel, 1986 ; Granadeiro et Silva, 2000).

### V-2. 3. Traitement des données

#### a) Remplissage de l'estomac

Avant d'analyser précisément le régime alimentaire, on peut calculer le pourcentage d'estomacs vides qui est exprimé par l'indice de vacuité (V). Il est estimé par le rapport du nombre d'estomacs vides sur le nombre total d'estomacs analysés.

#### b) Occurrence, nombre et poids de chaque type de proies

\*La méthode d'occurrence permet de déterminer le nombre d'estomac contenant un ou plusieurs individus de chaque catégorie de proies (classe, genre ou espèce) selon la formule :

$$\%O = \frac{e_i}{E} \cdot 100$$

La fréquence d'occurrence (%O) représente le nombre d'estomac contenant un ou plusieurs individus de chaque catégorie de proies ( $e_i$ ) divisé par le nombre total d'estomacs non vides (E). Cet indice fournit une image qualitative brute du spectre de nourriture et permet de suivre l'évolution du régime alimentaire en fonction de la croissance du poisson.

\*La méthode numérique permet de mesurer la proportion en nombre de chaque type de proie selon la formule :

$$\%N = \frac{n_i}{N} \cdot 100$$

La fréquence numérique (%N) est le rapport entre le nombre de proies d'une même espèce observée dans la totalité des estomacs ( $n_i$ ) et le nombre total de proies présentes dans l'ensemble des estomacs étudiés (N).

\*La méthode gravimétrique, exprimée en poids frais (Hyslop, 1980), pour chaque type de proies selon la formule :

$$\%W = \frac{w_i}{W} \cdot 100$$

La fréquence pondérale (%W) est le rapport entre le poids de proies d'une même espèce observée dans la totalité des estomacs ( $w_i$ ) et le poids total de proies présentes dans l'ensemble des estomacs étudiés (W).

### c) Importance de chaque type de proies

La première indication, qui est donnée par l'étude des contenus stomacaux, est le type de proie identifiée. L'importance de chaque proie dans la composition du régime alimentaire, est exprimée par l'indice d'importance relative (IRI) de Pinkas *et al* (1971), modifié par Hacunda (1981) selon les formules ci-dessous. Cet indice permet ainsi de classer les proies par ordre de leur contribution au régime alimentaire.

$$IRI = (\%N + \%W) \cdot \%O$$

$$\%IRI = (IRI / \sum IRI) \cdot 100$$

#### d) Comportement alimentaire

L'indice de diversité de Shannon-Weaver ( $H'$  ; Shannon, 1949) permet de connaître la diversité des proies dans l'alimentation selon la formule :

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i : p_i \text{ est la proportion de l' IRI (IRI } i / \sum \text{ IRI), représenté par chaque espèce proie } i$$

#### e) Sélectivité des proies

La sélection alimentaire des poissons traduit soit la préférence pour certains types de proies, soit l'abondance dans le milieu des proies identifiées. Juger de la sélectivité des proies, au moyen d'indices tels que le pourcentage d'occurrence ou la fréquence numérique, n'est pas suffisant car cela ne tient pas compte de la disponibilité de proies dans le milieu. Ainsi, il faut réaliser des échantillonnages *in situ* des espèces présentes dans l'estomac pour connaître le potentiel de proies disponibles dans le milieu. L'indice apparent de sélection « C » de Jones (1952), chez les poissons, calculé à l'aide la méthode numérique, est le meilleur outil pour déterminer la sélectivité (Berg, 1979).

Son expression est la suivante :

$$C = \frac{\%N \text{ ingéré p ar les p oissons échantillonnés}}{\%N \text{ potentiellement disp onib le dans le milieu}}$$

Plus l'indice apparent de sélection est grand, plus l'alimentation de l'espèce étudiée est choisie en fonction de l'abondance des différentes proies dans le milieu.

De plus, l'indice de Murdoch (1969) permet de connaître la préférence alimentaire entre deux proies selon la formule suivante :

$$\frac{P_1}{N_1} = c . \frac{P_2}{N_2}$$

P1 et P2 sont les pourcentages numériques des proies 1 et 2 dans la nourriture ingérée. N1 et N2 sont les pourcentages numériques des proies 1 et 2 potentiellement disponibles dans le milieu. La préférence pour l'une ou l'autre des proies se mesure à l'aide de c :

- c = 1 : aucune préférence pour la proie 1 ou 2.
- c > 1 : préférence alimentaire pour la proie 1.
- c < 1 : préférence alimentaire pour la proie 2.

#### **f) Relation entre la taille de la proie et la taille du merlu**

Les relations linéaires « taille des poisson proies – taille du merlu » ont été établies pour les proies les plus importantes rentrant dans le régime alimentaire du merlu.

#### **i) Position trophique du merlu.**

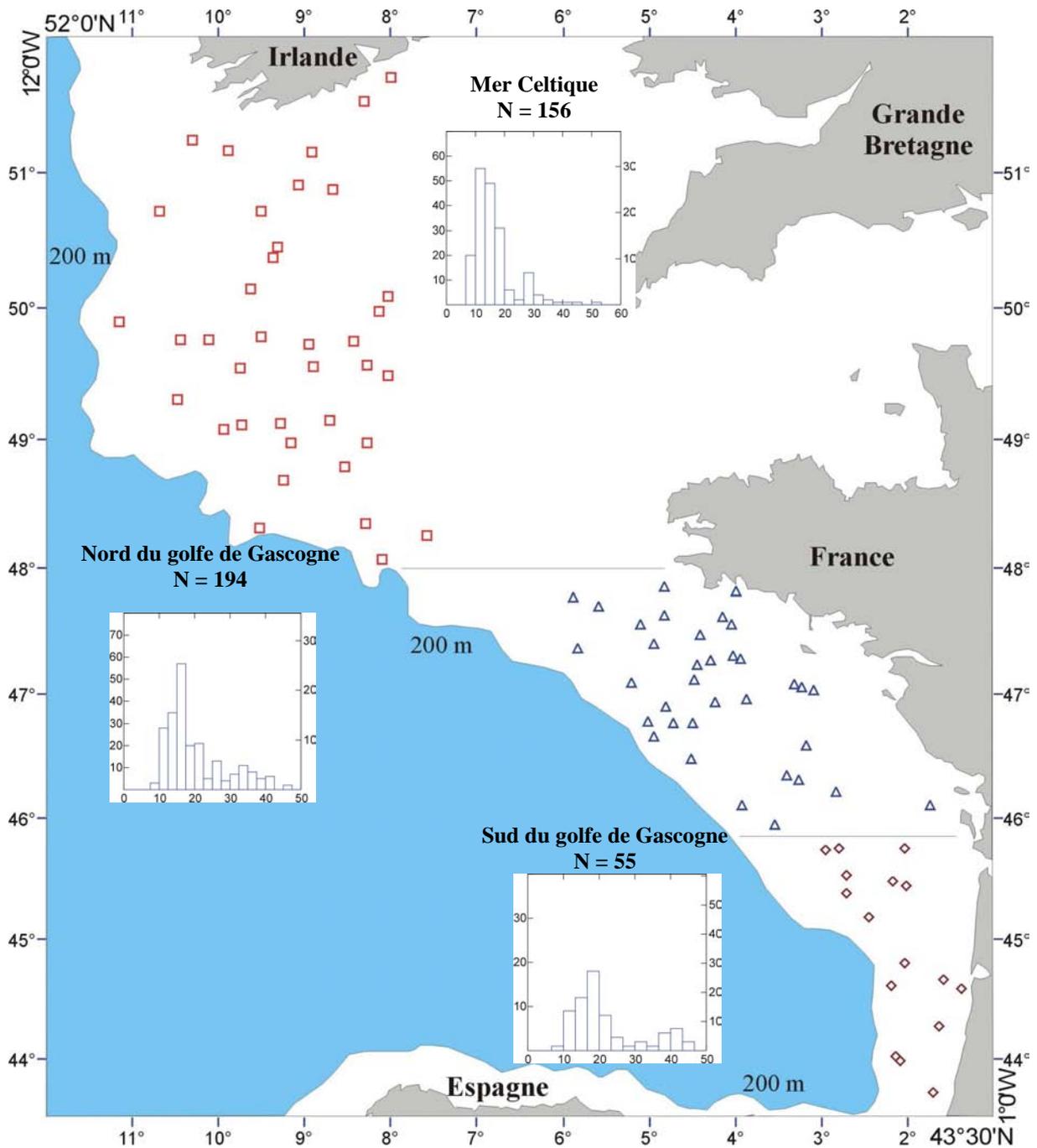
Le niveau trophique du merlu, par groupe d'âge et par secteur géographique a été établie à partir des données du niveau trophique des proies (source : [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)) et selon la formule suivante (Matthews 1993, logiciel TrophLab *In* Fishbase) :

$$\text{troph} = 1 + \sum_{j=1}^G DC_{ij} \cdot \text{troph}_j$$

où  $DC_{ij}$  est la fraction de la proie (i) dans le régime du consommateur (i),  $\text{troph}_j$  est le niveau trophique de j, et G est le nombre de groupes dans le régime du i.

### **V-3. . RESULTATS**

Un total de 1995 merlus a été analysé. Parmi cet échantillon, seuls 405 merlus, répartis par secteur géographique (Figure V.4), présentaient des estomacs non vides. Le nombre de station par secteur géographique est de 39 en Mer Celtique ; 35 en Nord Gascogne et 16 en Sud Gascogne.



**Figure V.4 :** Carte de répartition des stations échantillonnées réparties en 3 secteurs que sont la mer Celtique (□), le nord du golfe de Gascogne(△) et le sud du golfe de Gascogne(◇). Pour chaque secteur, un histogramme en taille des poissons analysés est représenté avec le nombre en ordonné principale et le pourcentage en ordonné secondaire pour chaque classe de taille (en cm).

### V-3. 1. Nature des proies

Le régime alimentaire du merlu a été étudié à partir d'un échantillon de 405 poissons présentant des estomacs non vides. Ces proies sont exprimées en pourcentages d'occurrence (%O), numérique (N%) et pondéral (%W). Le nombre de proies identifiées (Tableau V.1) dans les estomacs de merlu (toutes tailles et secteurs confondus) est de 32 (14 poissons, 17 crustacés, 1 mollusque).

En terme d'occurrence (%O) et de poids (%W), les poissons sont les plus représentés avec, respectivement, 65.4% et 89.5 %. Deux espèces sont particulièrement importantes :

- le chinchard (*Trachurus trachurus*) : 21.55 %O ; 44.83 %W ; 10.70 %N
- le merlu (phénomène de cannibalisme) : 10.53 %O ; 19.20 %W ; 5.41 %N

Il faut souligner aussi que parmi les poissons proies, un grand nombre d'espèces sont pélagiques (chinchard, sardine, anchois,...)

Le deuxième groupe de proies, très important dans l'alimentation du merlu, est constitué de crustacés. Contrairement aux poissons, les crustacés sont des organismes de petite taille. Ainsi, si les valeurs en pourcentages d'occurrence (48.37 %O) et pondéral (10.51 %W) sont inférieurs à ceux des poissons, leur nombre très important, représente 71.43% (%N) du nombre total de proies. Ce pourcentage numérique s'explique, en particulier, par la présence d'une espèce d'euphausiacés (*Euphausia krohni*) qui représente à elle seule, 61.42 %N.

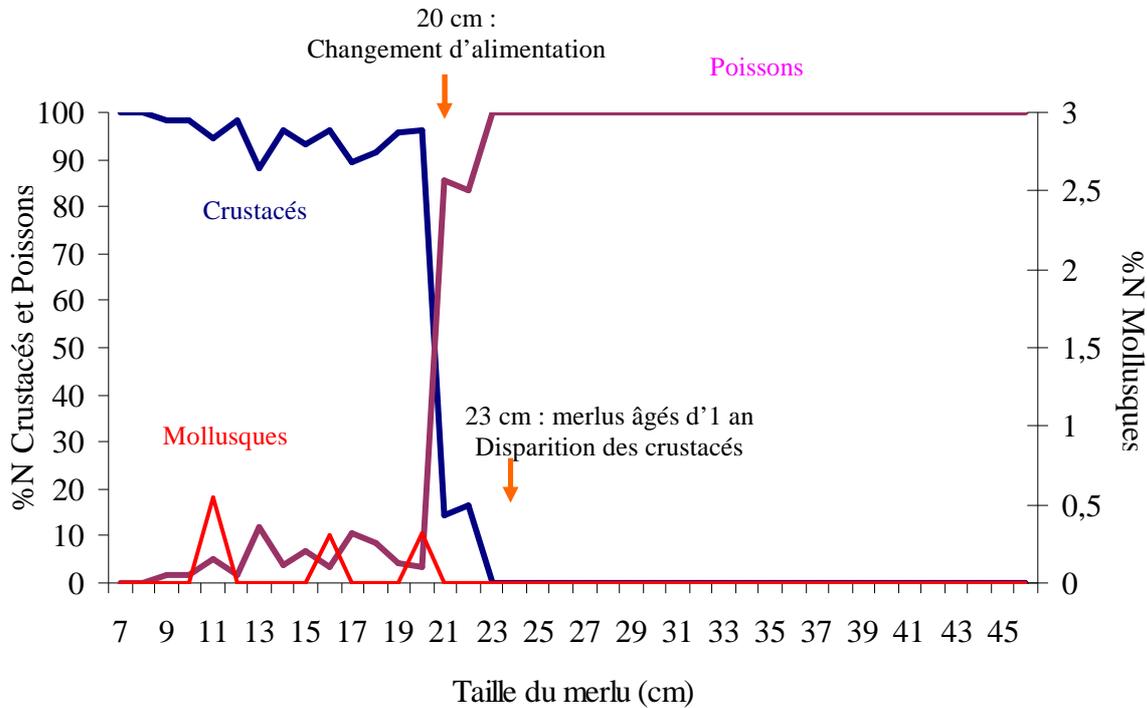
Enfin, l'analyse des contenus stomacaux de merlu montre la présence de mollusques. Toutefois, la part de ce groupe de proies dans le régime alimentaire du merlu est très faible (1 %O ; 0.06 %N ; 0 %W). Seule une espèce de céphalopodes (*Sepiola atlantica*) a pu être identifiée.

		%O	%N	%W
<b>Poissons</b>		<b>65,41</b>	<b>28,51</b>	<b>89,49</b>
perciformes	<b><i>Trachurus trachurus</i> : chinchard</b>	<b>21,55</b>	<b>10,70</b>	<b>44,83</b>
Gadiformes	<i>Gadiculus argenteus</i> : gadicule argentée	0,75	0,42	1,32
	<i>Merlangius merlangus</i> : merlan	0,75	0,24	0,00
	<b><i>Merluccius merluccius</i> : merlu</b>	<b>10,53</b>	<b>5,41</b>	<b>19,20</b>
	<i>Micromesistius poutassou</i> : merlan bleu	4,26	2,75	4,43
	<i>Trisopterus sp.</i> : tacaud	3,51	1,62	3,68
clupéiformes	<i>Alosa alosa</i> : alose	0,50	0,04	0,00
	<i>Engraulis encrasicolus</i> : anchois	5,76	2,34	2,32
	<i>Sardina pilchardus</i> : sardine	2,26	0,67	1,38
osmériiformes	<i>Argentina sp.</i> : argentine	4,01	1,59	10,16
Autres	<i>Arnoglossus imperialis</i> : arnoglosse impérial	0,25	0,10	0,06
	<i>Atherina presbyter</i>	0,25	0,03	0,00
	<i>Callionymus reticulatus</i>	0,25	0,02	0,00
	<i>Gobie</i>	2,51	0,47	0,53
indéterminé		7,01	2,12	1,57
<b>Crustacés</b>		<b>48,37</b>	<b>71,43</b>	<b>10,51</b>
Décapodes	<i>Alpheus glaber</i>	0,25	0,06	0,51
	<i>Crangon allmanni</i>	5,01	2,55	2,88
	<i>Eualus gaimardii</i>	0,50	0,06	0,02
	<i>Eualus sp.</i>	0,75	0,18	0,11
	<i>Palaemonidae sp.</i>	0,25	0,10	0,05
	<i>Pandalus montagui</i>	0,25	0,01	0,00
	<i>Processa canaliculata</i>	4,76	2,13	4,35
euphausiacés	<b><i>Euphausia krohni</i></b>	<b>15,54</b>	<b>61,42</b>	<b>0,94</b>
	<i>Euphausiacés sp</i>	0,50	0,10	0,06
	<i>Meganictyphane norvegica</i>	1,25	0,55	0,31
	<i>Thysanopoda sp.</i>	0,75	0,32	0,08
Mysidacés	<i>Lophogaster typicus</i>	13,78	2,76	1,16
	<i>Gastrosaccus sanctus</i>	0,50	0,42	0,01
	<i>Gastrosaccus spinifer</i>	0,50	0,04	0,00
	<i>Leptomysis lingvura</i>	0,25	0,09	0,00
	<i>Schistomysis ornata</i>	0,25	0,05	0,00
	<i>Mysidacé sp</i>	0,25	0,02	0,00
amphipodes	<i>Hyperia galba</i>	0,25	0,06	0,00
	<i>Amphipode ind</i>	0,75	0,22	0,02
Copépodes	<i>copépole ind</i>	0,25	0,06	0,00
indéterminé	<i>crustacé ind</i>	1,75	0,25	0,02
<b>Mollusques</b>		<b>1,00</b>	<b>0,06</b>	<b>0,00</b>
céphalopodes	<i>Sepiola atlantica</i>	0,50	0,03	0,00
	<i>céphalopode ind</i>	0,50	0,03	0,00

**Tableau V.1 :** Pourcentages d'occurrence (%O), numérique (%N) et pondéral (%W) des proies identifiées dans les contenus stomacaux de merlu (toutes tailles et secteurs confondus).

### V-3. 2. Evolution du régime alimentaire en fonction de la taille du merlu

L'évolution du régime alimentaire (en pourcentage numérique) en fonction de la taille du merlu pour les 3 groupes de proies (poissons, crustacés, mollusques) est illustré dans la Figure.4.5.



**Figure V.5:** Evolution de la proportion des groupes de proies (%N) en fonction de la taille du merlu

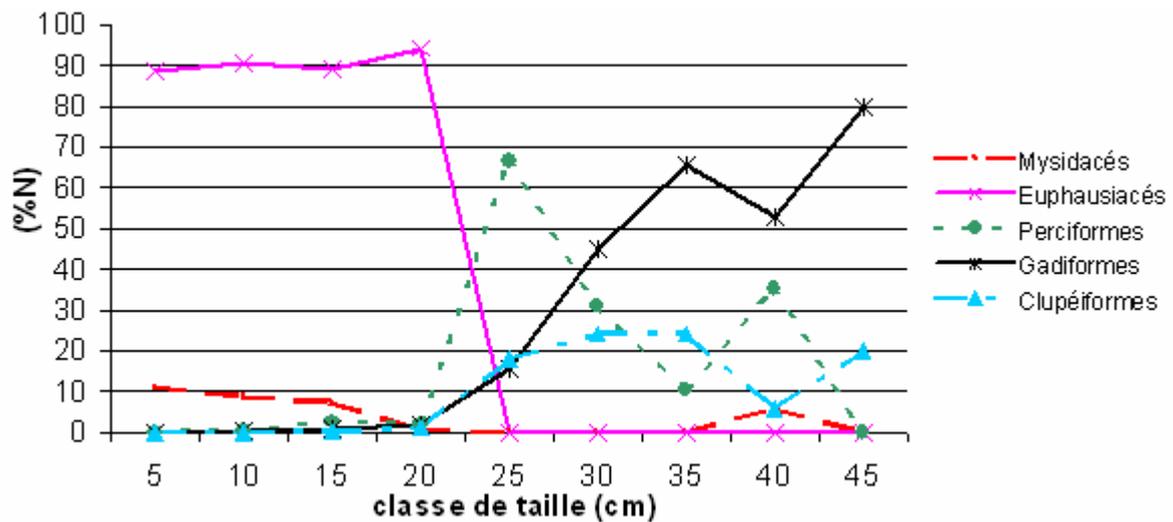
Ce graphique nous montre 3 régimes différents selon la taille du merlu :

-Les petits merlus (de 7 à 20 cm) ont une alimentation presque exclusivement composée de crustacés (essentiellement d'euphausiacés et de mysidacés : Figure V.6). Les poissons sont présents dès que le merlu atteint 8 cm mais dans des proportions ne dépassant pas 10 %N. On note que les mollusques ne sont ingérés qu'en très faible quantité (moins de 1 %N) et par des merlus ne dépassant pas 20 cm.

-Pour les merlus de 20 à 23 cm, on observe une modification très marquée de la proportion des crustacés et des poissons. C'est la transition entre une alimentation essentiellement basée sur les crustacés vers une alimentation constituée de poissons.

-A partir de la classe de taille de 23 cm, le merlu est exclusivement ichtyophage (essentiellement de perciformes, de gadiformes et de clupéiformes).

La Figure V.6 montre l'évolution de la proportion des principaux groupes de proies plus précisément avec des crustacés (euphausiacés et mysidacés) et des poissons (perciformes, gadiformes et clupéiformes) selon la taille du merlu.



**Figure V.6:** Evolution de la proportion des principaux groupes de proies (%N) en fonction de la taille du merlu.

Dans un premier temps, on retrouve donc les crustacés composés à 90% d'euphausiacés représentés par l'espèce *Euphausia krohni* et 10% de Mysidacés représentés par l'espèce *Lophogaster typicus*. Ces deux espèces constituent l'essentiel de l'alimentation des merlus de 5 à 20 cm.

Pour les merlus de 20 à 30 cm ce sont les Perciformes, représentés par le chinchard (*Trachurus trachurus*) avec 40%, qui dominent dans le régime alimentaire. Ensuite viennent les Gadiformes (20%), représentés par le merlu (*M. merluccius*) et les clupéiformes (15%), représentés par l'anchois (*Engraulis encrasicolus*).

Enfin pour les merlus de plus de 30 cm ce sont les Gadiformes avec une grande part de merlan bleu (*Micromesistius poutassou*) dont la proportion dans le régime alimentaire augmente avec la taille du merlu, vient ensuite les Clupéiformes avec la sardine (*Sardina pilchardus*) et les perciformes avec toujours le chinchard.

### V- 3. 3. Influence du secteur géographique et de l'âge du merlu sur son alimentation

L'échantillonnage constitué de 405 individus est décomposé d'une part en secteurs géographiques (la mer Celtique, le nord du golfe de Gascogne et du sud du golfe de Gascogne) et en groupe d'âge (G0 : 0 à 16 cm, G1 : 17 à 31 cm et G2+ : 32 cm et plus) (Tableau V.2).

	Mer Celtique	Nord Gascogne	Sud Gascogne	Tout secteur
G0	101	90	17	208
G1	46	77	28	151
G2+	9	27	10	46
Tout âge	156	194	55	405

**Tableau V.2 :** Nombre d'individus analysés présentant des estomacs non vides selon le secteur géographique et leur groupe d'âge.

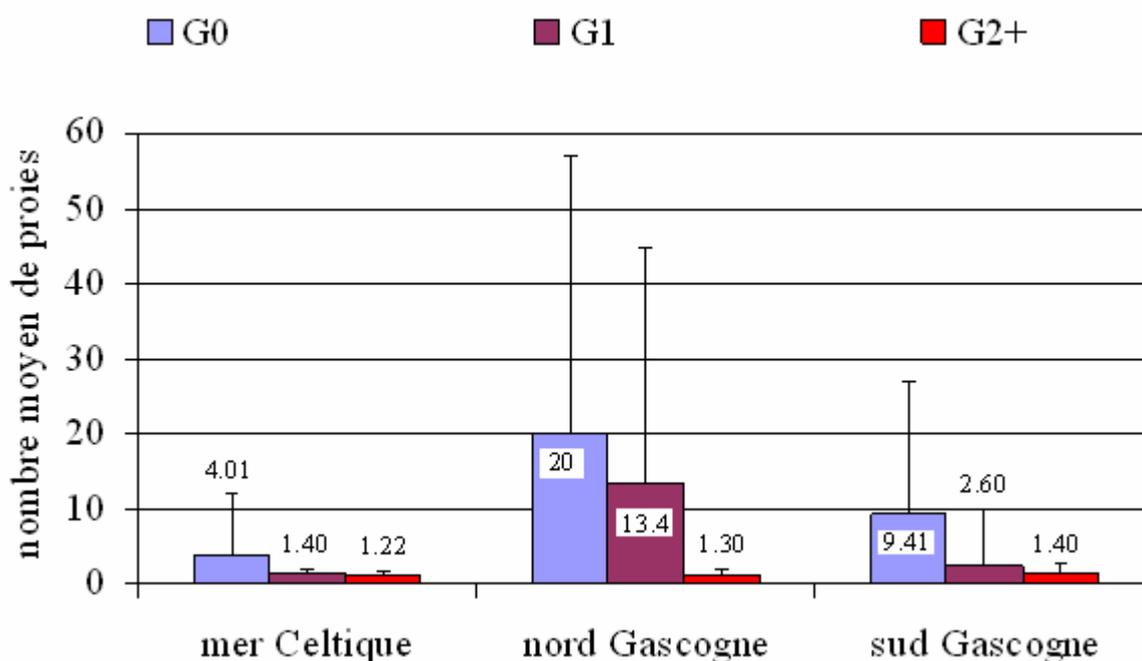
#### a) Remplissage de l'estomac

L'indice de vacuité (V) qui représente le remplissage de l'estomac, a été estimé par le rapport du nombre d'estomacs vides sur le nombre total d'estomacs analysés. Il exprime la somme des merlus qui ont un estomac vide ou qui ont régurgités. La vacuité est de 76.44% pour l'ensemble des secteurs analysés. De plus, l'indice de vacuité ne varie pas selon le secteur géographique considéré. :

- Mer Celtique : V=76.54 %
- Nord Gascogne : V=76.51 %
- Sud Gascogne : V=76.27 %

#### b) Nombre moyen de proies par estomac et diversité

Pour les 405 estomacs analysés, on a dénombré 3594 proies soit une moyenne de  $8.87 \pm 23.84$  proies par estomacs. Si l'on distingue les secteurs géographiques et les groupes d'âge du merlu, le nombre de proies par estomac montre des différences en fonction de ces deux facteurs (Figure V.7).



**Figure V.7 :** Nombre moyen (en chiffre sur les histogrammes) de proies par estomac (moyenne  $\pm$  écart-type) selon le secteur géographique et le groupe d'âge du merlu.

Pour chaque secteur, le nombre moyen de proie par estomac est corrélé de façon négative avec l'âge (ou la taille) du merlu. Les merlus du groupe G-0 ont un nombre de proies plus élevé que celui des merlus plus âgés. La distinction entre les 3 secteurs géographiques, montre que pour le même âge, un merlu présente en moyenne, plus de proies dans son estomac dans le nord du golfe de Gascogne puis dans le sud du golfe de Gascogne et enfin en mer Celtique. On remarque que les écart-types sont très importants pour les merlus de moins de deux ans (G-1). Ceci s'explique par la présence d'une espèce de crustacés appartenant aux euphausiacés (*Euphausia krhoni*) qui représente à elle seule 61.42 % du nombre total de proies (Tableau V .1). Cette proie de petite taille, mangée essentiellement par les juvéniles de merlus, quant elle est présente dans l'estomac, peut atteindre des nombres très importants. C'est le cas d'un merlu du groupe d'âge G-0 du nord du golfe de Gascogne qui a présenté 221 individus d'*Euphausia krhoni*.

### V.3.4. Importance de chaque type de proie

#### a) Nature des proies

Selon le secteur géographique et le groupe d'âge du merlu, les proies sont exprimées en pourcentages d'occurrence (%O), numérique (%N) et pondéral (%W) (Tableaux 4.3, .4 et .5).

		MC	NG	SG	MC	NG	SG	MC	NG	SG
		%O			%N			%W		
<b>Poissons</b>		<b>44,55</b>	<b>32,22</b>	<b>41,18</b>	<b>11,71</b>	<b>2,28</b>	<b>7,50</b>	<b>80,64</b>	<b>59,50</b>	<b>88,55</b>
perciformes	<i>Trachurus trachurus</i>	20,79	7,78	5,88	5,61	0,39	0,63	54,75	35,10	3,54
gadiformes	<i>Gadiculus argenteus</i>	0,99			0,24			0,55		
	<i>Merlangius merlangus</i>									
	<i>Merluccius merluccius</i>	1,98	4,44	5,88	0,49	0,22	0,63	1,48	9,50	56,58
	<i>Micromesistius poutassou</i>			5,88			0,63			16,77
	<i>Trisopterus sp.</i>	0,99			0,24			0,24		
clupéiformes	<i>Alosa alosa</i>									
	<i>Engraulis encrasicolus</i>	0,99		5,88	0,24		0,63	1,25		7,34
	<i>Sardina pilchardus</i>									
osmériiformes	<i>Argentina sp.</i>	10,89			2,68			19,54		
Autres	<i>Arnoglossus imperialis</i>									
	<i>Atherina presbyter</i>		1,11			0,11			2,59	
	<i>Callionymus reticulatus</i>									
	<i>Gobie</i>	3,96	6,67		1,22	0,72		1,11	5,68	
indéterminé		3,96	12,22	41,18	0,98	0,83	5,00	1,72	6,63	4,32
<b>Crustacés</b>		<b>73,27</b>	<b>86,67</b>	<b>52,94</b>	<b>88,29</b>	<b>97,55</b>	<b>92,50</b>	<b>19,36</b>	<b>36,36</b>	<b>11,45</b>
décapodes	<i>Alpheus glaber</i>	0,99			0,24			1,06		
	<i>Crangon allmanni</i>	15,84			5,12			4,43		
	<i>Eualus gaimardii</i>			11,76			1,88			0,51
	<i>Eualus sp.</i>	1,98		5,88	0,49		1,88	0,16		1,14
	<i>Palaemonidae sp.</i>									
	<i>Pandalus montagui</i>		1,11			0,06			0,36	
	<i>Processa canaliculata</i>	13,86	2,22		6,10	0,11		8,95	2,75	
euphausiacés	<i>Euphausia krohni</i>	16,83	30,00	17,65	67,07	90,22	83,75	1,55	16,00	5,96
	<i>Euphausiacés sp.</i>	0,99		5,88	0,24		1,25	0,04		1,32
	<i>Meganictyphane norvegica</i>	4,95		5,88	1,95		1,88	0,55		1,78
	<i>Thysanopoda sp.</i>	0,99	1,11		0,49	0,06		0,16	0,12	
mysidacés	<i>Lophogaster typicus</i>	10,89	45,56	5,88	5,12	6,17	0,63	2,38	15,70	0,71
	<i>Gastrosaccus sanctus</i>	0,99			0,24			0,01		
	<i>Gastrosaccus spinifer</i>									
	<i>Leptomysis lingvura</i>		1,11			0,39			0,03	
	<i>Schistomysis ornata</i>		1,11			0,22			0,10	
	<i>Mysidacé sp.</i>									
amphipodes	<i>Hyperia galba</i>	0,99			0,24			0,01		
	<i>Amphipode ind</i>	1,98			0,49			0,04		
copépodes	<i>copépoide ind</i>	0,99			0,24			0,00		
indéterminé	<i>crustacé ind</i>	0,99	4,44	11,76	0,24	0,33	1,25	0,04	1,30	0,03
<b>Mollusques</b>			<b>3,33</b>			<b>0,17</b>			<b>4,34</b>	
céphalopodes	<i>Sepiola atlantica</i>		2,22			0,11			4,10	
	<i>céphalopode ind</i>		1,11			0,06			0,24	

**Tableau V.3 :** Pourcentages d'occurrence (%O), numérique (%N) et pondéral (%W) des proies identifiées dans les contenus stomacaux des merlus G-0 pour chaque secteur géographique (MC : mer Celtique ; NG : nord du golfe de Gascogne ; SG : sud du golfe de Gascogne).

		MC	NG	SG	MC	NG	SG	MC	NG	SG
		%O			%N			%W		
<b>Poissons</b>		<b>95,65</b>	<b>79,22</b>	<b>96,43</b>	<b>80,95</b>	<b>7,37</b>	<b>41,67</b>	<b>97,28</b>	<b>98,41</b>	<b>99,06</b>
perciformes	<i>Trachurus trachurus</i>	63,04	22,08	21,43	55,56	2,72	8,33	53,81	27,65	27,79
gadiformes	<i>Gadiculus argenteus</i>	4,35			3,17			3,45		
	<i>Merlangius merlangus</i>		2,60			0,19			9,63	
	<i>Merluccius merluccius</i>	8,70	12,99	3,57	6,35	0,97	1,39	29,07	19,95	6,56
	<i>Micromesistius poutassou</i>		3,90	21,43		0,58	8,33		2,58	35,89
	<i>Trisopterus sp.</i>	6,52	7,79	3,57	4,76	0,68	1,39	7,85	4,08	3,67
clupéiformes	<i>Alosa alosa</i>		2,60			0,19			3,15	
	<i>Engraulis encrasicolus</i>		10,39	21,43		0,78	11,11		18,02	17,41
	<i>Sardina pilchardus</i>		7,79			0,58			11,07	
osmériiformes	<i>Argentina sp.</i>	8,70			6,35			2,64		
Autres	<i>Arnoglossus imperialis</i>			3,57			1,39			0,92
	<i>Atherina presbyter</i>									
	<i>Callionymus reticulatus</i>		1,30			0,10			0,09	
	<i>Gobie</i>									
indéterminé		6,52	7,79	25,00	4,76	0,58	9,72	0,46	2,20	6,82
<b>Crustacés</b>		<b>17,39</b>	<b>25,97</b>	<b>10,71</b>	<b>19,05</b>	<b>92,53</b>	<b>58,33</b>	<b>2,72</b>	<b>1,49</b>	<b>0,94</b>
décapodes	<i>Alpheus glaber</i>									
	<i>Crangon allmanni</i>	8,70			11,11			2,49		
	<i>Eualus gaimardii</i>									
	<i>Eualus sp.</i>									
	<i>Palaemonidae sp.</i>			3,57			1,39			0,68
	<i>Pandalus montagui</i>									
	<i>Processa canaliculata</i>	4,35			3,17			0,21		
euphausiacés	<i>Euphausia krohni</i>		18,18	3,57		91,56	55,56		1,25	0,25
	<i>Euphausiacés sp.</i>									
	<i>Megamictyphane norvegica</i>									
	<i>Thysanopoda sp.</i>	2,17			1,59			0,02		
mysidacés	<i>Lophogaster typicus</i>		2,60			0,29			0,04	
	<i>Gastrosaccus sanctus</i>	2,17			3,17			0,01		
	<i>Gastrosaccus spinifer</i>		2,60			0,19				
	<i>Leptomysis lingvura</i>									
	<i>Schistomysis ornata</i>									
	<i>Mysidacé sp.</i>		1,30			0,10			0,00	
amphipodes	<i>Hyperia galba</i>									
	<i>Amphipode ind</i>			3,57			1,39			0,00
copépodes	<i>copépode ind</i>									
indéterminé	<i>crustacé ind</i>		1,30			0,39			0,20	
<b>Mollusques</b>			<b>1,30</b>			<b>0,10</b>			<b>0,06</b>	
céphalopodes	<i>Sepiolo atlantica</i>									
	<i>céphalopode ind</i>		1,30			0,10			0,06	

**Tableau V.4 :** Pourcentages d'occurrence (%O), numérique (%N) et pondéral (%W) des proies identifiées dans les contenus stomacaux des merlus G-1 pour chaque secteur géographique (MC : mer Celtique ; NG : nord du golfe de Gascogne ; SG : sud du golfe de Gascogne).

		MC	NG	SG	MC	NG	SG	MC	NG	SG
		%O			%N			%W		
<b>Poissons</b>		<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>97,06</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>99,85</b>	<b>100</b>
perciformes	<i>Trachurus trachurus</i>	11,11	14,81		18,18	20,59		1,22	7,78	
gadiformes	<i>Gadiculus argenteus</i>									
	<i>Merlangius merlangus</i>		3,70			2,94			4,46	
	<i>Merluccius merluccius</i>	66,67	51,85		54,55	44,12		82,54	51,56	
	<i>Micromesistius poutassou</i>	11,11	7,41	40,00	9,09	5,88	57,14	7,22	6,49	30,20
	<i>Trisopterus sp.</i>	11,11	3,70	10,00	18,18	2,94	7,14	9,02	0,67	3,82
clupéiformes	<i>Alosa alosa</i>									
	<i>Engraulis encrasicolus</i>		14,81	30,00		11,76	21,43		8,95	10,96
	<i>Sardina pilchardus</i>		3,70	20,00		2,94	14,29		12,68	55,01
osmériiformes	<i>Argentina sp.</i>		3,70			2,94			2,11	
Autres	<i>Arnoglossus imperialis</i>									
	<i>Atherina presbyter</i>									
	<i>Callionymus reticulatus</i>									
	<i>Gobie</i>									
indéterminé			3,70			2,94			5,15	
<b>Crustacés</b>		<b>3,70</b>			<b>2,94</b>			<b>0,15</b>		
décapodes	<i>Alpheus glaber</i>									
	<i>Crangon allmanni</i>									
	<i>Eualus gaimardii</i>									
	<i>Eualus sp.</i>									
	<i>Palaemonidae sp.</i>									
	<i>Pandalus montagui</i>									
	<i>Processa canaliculata</i>		3,70			2,94			0,15	
euphausiacés	<i>Euphausia krohni</i>									
	<i>Euphausiacés sp</i>									
	<i>Meganictyphane norvegica</i>									
	<i>Thysanopoda sp.</i>									
mysidacés	<i>Lophogaster typicus</i>									
	<i>Gastrosaccus sanctus</i>									
	<i>Gastrosaccus spinifer</i>									
	<i>Leptomysis lingvura</i>									
	<i>Schistomysis ornata</i>									
	<i>Mysidacé sp</i>									
amphipodes	<i>Hyperia galba</i>									
	<i>Amphipode ind</i>									
copépodes	<i>copépode ind</i>									
indéterminé	<i>crustacé ind</i>									
<b>Mollusques</b>										
céphalopodes	<i>Sepiola atlantica</i>									
	<i>céphalopode ind</i>									

**Tableau V.5 :** Pourcentages d'occurrence (%O), numérique (%N) et pondéral (%W) des proies identifiées dans les contenus stomacaux des merlus G-2+ pour chaque secteur géographique (MC : mer Celtique ; NG : nord du golfe de Gascogne ; SG : sud du golfe de Gascogne).

On notera que l'âge du merlu et le secteur géographique sont déterminants dans son régime alimentaire :

#### **-Merlus du groupe d'âge G-0 (0 à 16 cm ; Tableau V.3)**

Les crustacés sont le groupe le plus représenté à la fois en terme d'occurrence et d'effectifs. Il représente en moyenne (92.78%N). La présence des crustacés dans les estomacs de merlu est faible dans le sud du golfe de Gascogne (52.94 %O) comparativement aux deux autres secteurs géographiques étudiés (MC : 73.27% ; NG : 86.67%). Cependant, cela ne se vérifie pas au niveau numérique car pour les 3 secteurs géographiques, les crustacés représentent environ 90% des proies avec notamment une espèce dominante (*Euphausia krhoni*). Enfin, le sud du golfe de Gascogne se distingue aussi par une importance moins marquée du mysidacé, *Lophogaster typicus*, par rapport aux autres secteurs géographiques.

Les poissons sont les plus représentés en poids. En mer Celtique, l'importance pondérale des poissons est due surtout au chinchard (*Trachurus trachurus*) et à l'argentine (*Argentina sp.*), alors que dans le sud du golfe de Gascogne, elle est essentiellement due au merlu (*Merluccius merluccius*), au merlan bleu (*Micromesistius poutassou*) et à l'anchois (*Engraulis encrasicolus*). Le nord du golfe de Gascogne est le secteur géographique où les poissons sont les moins représentés dans l'alimentation des merlus G-0, mais c'est le seul secteur géographique où les mollusques sont présents dans l'alimentation.

#### **-Merlus du groupe d'âge G-1 (17 à 31 cm ; Tableau V.4)**

Les poissons sont les plus représentés en occurrence et en poids avec des espèces comme le chinchard, le merlu, le merlan bleu et le tacaud (*Trisopterus sp.*). En nombre, on remarque l'importance des poissons en mer Celtique (80.85 %N). Dans le golfe de Gascogne, le groupe le plus important est encore représenté par les crustacés, notamment dans le nord (NG : 92.53 %N dont 91.56 %N d'*Euphausia krohni*). Enfin, on note une forte sélection du chinchard en mer Celtique ; de merlan bleu en sud Gascogne et en anchois dans le golfe de Gascogne en général

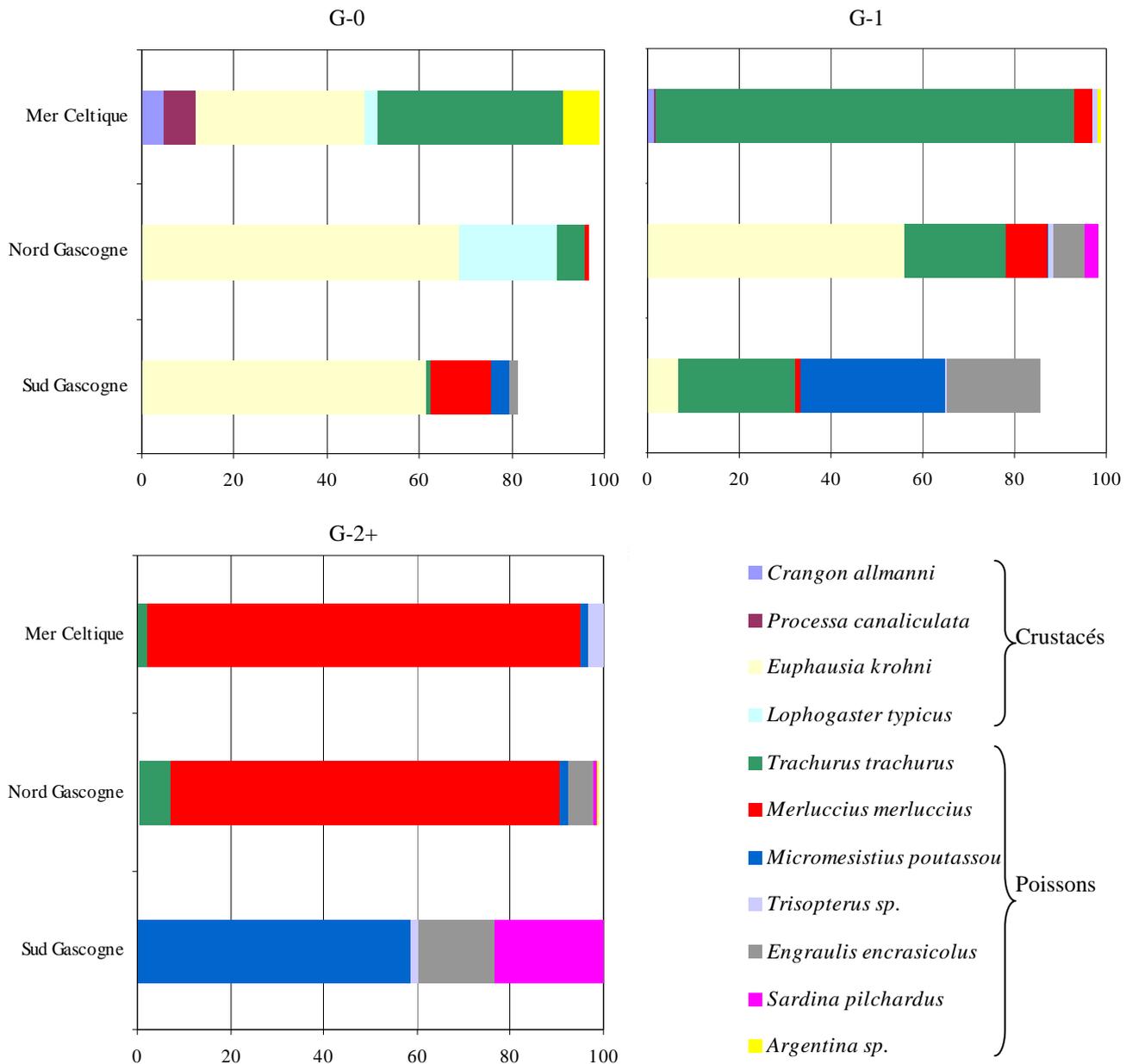
#### **-Merlus du groupe d'âge G-2+ (32 cm et plus ; Tableau 5)**

Les merlus adultes sont presque exclusivement ichtyophages. Le poisson le plus représenté en nombre et en poids dans le nord du golfe de Gascogne et en mer Celtique est le merlu. C'est-à-dire que le phénomène de cannibalisme dans ces secteurs, n'est pas occasionnel. Pour le sud

du golfe de Gascogne, il n'y a pas de cannibalisme observé et les proies sont constituées par le merlan bleu, le tacaud, l'anchois et la sardine (*Sardina pilchardus*).

### Selectivité des proies

L'importance de chaque proie dans la composition du régime alimentaire, est exprimée par l'indice d'importance relative (IRI, Figure V.8).



**Figure V.8 :** Indice d'importance relative (IRI en %) selon le secteur géographique et le groupe d'âge du merlu.

Cet indice permet d'identifier les proies préférentielles en se basant à la fois sur leur nombre, occurrence et poids. D'un point de vue général, on constate des différences assez nettes de l'importance des proies préférentielles selon le secteur géographique et le groupe d'âge considéré.

**Les merlus du groupe G-0** montrent une préférence alimentaire pour les crustacés avec en particulier les euphausiacés. Dans le nord du golfe de Gascogne, les crustacés appartenant aux mysidacés (*Lophogaster typicus*) présentent un IRI de 21.36%. L'alimentation des merlus du groupe G-0 est aussi composée de poissons surtout en mer Celtique (poissons : 47.89 %IRI). Dans les 3 secteurs géographiques étudiés, les poissons n'apparaissent dans l'alimentation du merlu que pour des individus mesurant au minimum 9 cm. En mer Celtique, le chinchard (*Trachurus trachurus* : 39.99 %IRI) est présent dans l'alimentation des merlus qui mesurent entre 11 et 16 cm. La taille des chinchards, quant à elle, est comprise entre 3,9 et 9,5 cm. On remarque aussi l'importance relative du merlu comme espèce proie (merlu : 13.03 %IRI) dans le sud du golfe de Gascogne (il n'est représenté que par un seul individu de 12 cm qui a été mangé par un merlu de 16 cm).

**Les merlus du groupe G-1** montrent des différences très marquées entre les 3 secteurs géographiques. Seuls, les merlus G-1 du nord du golfe de Gascogne préfèrent un crustacé (*Euphausia krhoni* : 55.81 %IRI). Dans tous les secteurs, les crustacés disparaissent de l'alimentation du merlu lorsque celui-ci atteint la taille de 23 cm. Les poissons sont importants dans l'alimentation des merlus G-1. Cependant, selon le secteur géographique considéré, le cortège d'espèces proies diffère. Ainsi, en mer Celtique, les merlus mangent essentiellement du chinchard (91.09 %IRI) alors que dans le golfe de Gascogne, les poissons proies sont plus nombreux avec en plus du chinchard, d'autres espèces comme le merlan bleu (*Micromesistius poutassou*) et l'anchois (*Engraulis encrasicolus*).

**Les merlus du groupe G2+** préfèrent le merlan bleu dans le sud du golfe de Gascogne et le merlu (proie principale) au nord du golfe de Gascogne. Les faibles nombres d'individus échantillonnés en mer Celtique (n=9) et dans le sud du golfe de Gascogne (n=10), ont une incidence sur la représentativité des principales proies.

## Diversité des proies

La diversité du régime alimentaire du merlu dans chaque secteur étudiée et par groupe d'âge est calculée par l'indice de diversité « H' » de Shannon-Weaver (Tableau V.6).

	Mer Celtique	Nord Gascogne	Sud Gascogne	Tout secteur
G-0	2,08	1,39	1,87	1,76
G-1	0,64	1,93	2,32	1,61
G-2+	0,48	1,00	1,47	1,00
Tout âge	1,56	1,55	2,02	

**Tableau V.6 :** Indice de diversité « H' » des proies du merlu selon la secteur géographique et leur groupe d'âge.

La diversité du régime alimentaire du merlu diminue avec l'âge du poisson. La diminution la plus marquée, intervient entre les groupes d'âge G-1 et G-2+. Lorsque les merlus se nourrissent préférentiellement de crustacés, la diversité du régime alimentaire est élevée comparativement à celle obtenue par une nourriture composée exclusivement de poissons. Ainsi, la différence de diversité entre les groupes d'âge G-1 et G-2+ s'explique par la disparition des crustacés dans l'alimentation des merlus du groupe G-2+.

La diversité des proies est plus importante dans le sud du golfe de Gascogne que dans les 2 autres secteurs. Le cortège de poissons proies dans ce secteur est plus élevé que celui du nord du golfe de Gascogne et de la mer Celtique. Cela se traduit par des valeurs importantes de l'indice de diversité pour les groupes d'âge G-1 et G-2+ dans le sud du golfe de Gascogne par rapport aux autres secteurs.

### b) Sélectivité des poissons proies

La comparaison avec l'abondance des proies dans le milieu n'est possible qu'avec les poissons. Ces abondances ont été calculées à partir des captures réalisées au cours de la présente étude. Les cartes d'abondance dans le milieu naturel des poissons proies sont représentées en annexe 2. Pour les espèces très faiblement représentées dans l'alimentation ou bien mal échantillonnées du fait de leurs tailles (gobies, *Atherina presbyter* et *Callionymus reticulatus*), la sélectivité de ces poissons n'a pas été mesurée.

L'indice apparent de sélection a été estimé selon le groupe d'âge (Tableau V.7). La proportion des poissons proies sélectionnés augmente avec l'âge du poisson. Il est à noter que les merlus du groupe G-0, s'alimentant essentiellement de crustacés, ne sélectionnent aucune espèce de

poissons. A l'inverse, les merlus G-2+, ichtyophage exclusif, sélectionnent 5 des 8 espèces analysées. Lorsque les merlus sont ichtyophages (G-1 et G-2+), 3 espèces de poissons sont toujours sélectionnées dans le milieu naturel. C'est le cas du merlu, de l'anchois et de l'argentine. Il est important de remarquer que parmi les espèces, l'identification du tacaud (*Trisopterus sp.*) et de l'argentine (*Argentina sp.*) dans les estomacs analysés, n'a pas permis de connaître l'espèce. Ainsi, les quantités de ces poissons dans le milieu peuvent être surestimées si toutes les espèces appartenant à ces genres ne sont pas présentes dans les estomacs.

		G-0	G-1	G-2+
<i>Trachurus trachurus</i>	chinchard	0,07	0,43	0,34
<i>Gadiculus argenteus</i>	gadicule argentée	0,48	5,04	0,00
<i>Merlangius merlangus</i>	merlan	0,00	0,12	1,76
<i>Merluccius merluccius</i>	merlu	0,29	1,88	23,99
<i>Micromesistius poutassou</i>	merlan bleu	0,00	0,10	0,94
<i>Trisopterus sp.</i>	tacaud	0,02	0,27	0,90
<i>Engraulis encrasicolus</i>	anchois	0,18	2,12	8,70
<i>Sardina pilchardus</i>	sardine	0,00	0,12	1,77
<i>Argentina sp.</i>	argentine	0,81	1,55	1,64
<i>Arnoglossus imperialis</i>	arnoglosse impériale	0,00	0,81	0,00

**Tableau V.7:** Indice apparent de sélectivité « C » des poissons proies selon le groupe d'âge du merlu.

La préférence entre deux proies peut être mesurée par l'indice « C ». Les résultats pour chaque groupe d'âge du merlu sont présentés dans le Tableau V.8. Les merlus du groupe d'âge G-1 préfèrent des poissons comme la gadicule argentée et l'anchois alors que les merlus G-2+ préfèrent le merlu.

		G1	G2+
<i>Gadiculus argenteus</i>	gadicule argentée	1	
<i>Merlangius merlangus</i>	Merlan		3
<i>Merluccius merluccius</i>	Merlu	3	1
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Anchois	2	2
<i>Sardina pilchardus</i>	Sardine		4
<i>Argentina sp.</i>	Argentine	4	5

**Tableau V.8:** Classement décroissant selon l'indice de préférence alimentaire « c » des poissons selon l'âge des merlus.

Les densités moyennes des poissons proies dans le milieu naturel sont différentes selon le secteur géographique considéré (Tableau V.9). Le sud du golfe de Gascogne est le secteur géographique qui présente les plus grandes densités de poissons. Il y a des espèces qui sont présentes soit dans le golfe de Gascogne (sardine, anchois) soit dans la mer Celtique (merlan).

	Mer Celtique	Nord Gascogne	Sud Gascogne
anchois	0,1 ± 0,8	176,7 ± 512,8	117,0 ± 2,1
argentine	104,7 ± 362,2	61,8 ± 50,1	34,9 ± 38,6
arnoglosse impériale	31,9 ± 43,7	26,5 ± 84,9	9,0 ± 5,7
chinchard	5183,8 ± 19507,7	2312,6 ± 3802,8	17891,5 ± 13819,7
gadicule argentée	46,7 ± 67,6	0,3 ± 0,9	52,1 ± 0,7
merlan	72,1 ± 303,6	0,9 ± 2,6	0,0
merlan bleu	1214,7 ± 3096,1	1739,1 ± 3017,2	2311,1 ± 7170,1
merlu	76,8 ± 89,2	178,1 ± 184,2	174,0 ± 20,5
sardine	0,3 ± 0,8	264,4 ± 768,4	699,9 ± 742,5
tacaud	678,0 ± 1817,3	477,3 ± 853,7	177,5 ± 227,5

**Tableau V.9** : Densité moyenne (moyenne ± écart-type) des poissons proies selon le secteur géographique considéré.

L'indice apparent de sélection a été estimé pour les merlus G-1 et G-2+ pour chaque secteur géographique étudié (Tableau V.10). Selon le secteur géographique, le merlu d'une classe d'âge donnée, ne sélectionne pas les mêmes espèces de poissons.

	classe d'âge G1			classe d'âge G2+		
	Mer Celtique	Nord Gascogne	Sud Gascogne	Mer Celtique	Nord Gascogne	Sud Gascogne
chinchard	1,25	0,07	0,12	0,41	0,52	0,00
gadicule argentée	6,94	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
merlan	0,00	24,13	*	0,00	365,86	*
merlu	7,86	0,47	1,82	67,53	21,57	0,00
merlan bleu	0,00	0,03	0,57	0,64	0,27	3,93
tacaud	0,71	0,07	0,91	2,71	0,29	4,66
anchois	0,00	0,37	24,21	0,00	5,64	46,70
sardine	0,00	0,19	0,00	0,00	0,94	4,28
argentine	2,57	0,00	0,00	0,00	3,21	0,00
arnoglosse impériale	0,00	0,00	22,83	0,00	0,00	0,00

**Tableau V.10:** Indice apparent de sélectivité « C » des poissons proies selon le secteur géographique considéré et l'âge du merlu analysé.

Pour chaque secteur géographique, on peut établir les préférences entre les espèces que le merlu sélectionne (Tableau V.11).

	classe d'âge G1			classe d'âge G2+		
	Mer Celtique	Nord Gascogne	Sud Gascogne	Mer Celtique	Nord Gascogne	Sud Gascogne
chinchard	4					
gadicule argentée	2					
merlan		1	*		1	*
merlu	1		3	1	2	
merlan bleu						4
tacaud				2		2
anchois			1		3	1
sardine						3
argentine	3				4	
arnoglosse impériale			2			

**Tableau V.11:** Classement décroissant selon l'indice de préférence alimentaire « c » des poissons selon le secteur géographique étudié.

**Les merlus du groupe d'âge G-1,** se nourrissent toujours de merlus, de tacaud, de chinchard et d'anchois, lorsque ces espèces sont présentes dans le milieu. On remarque en mer Celtique, que le merlu se nourrit de gadicules argentées et d'argentes. Son alimentation est aussi

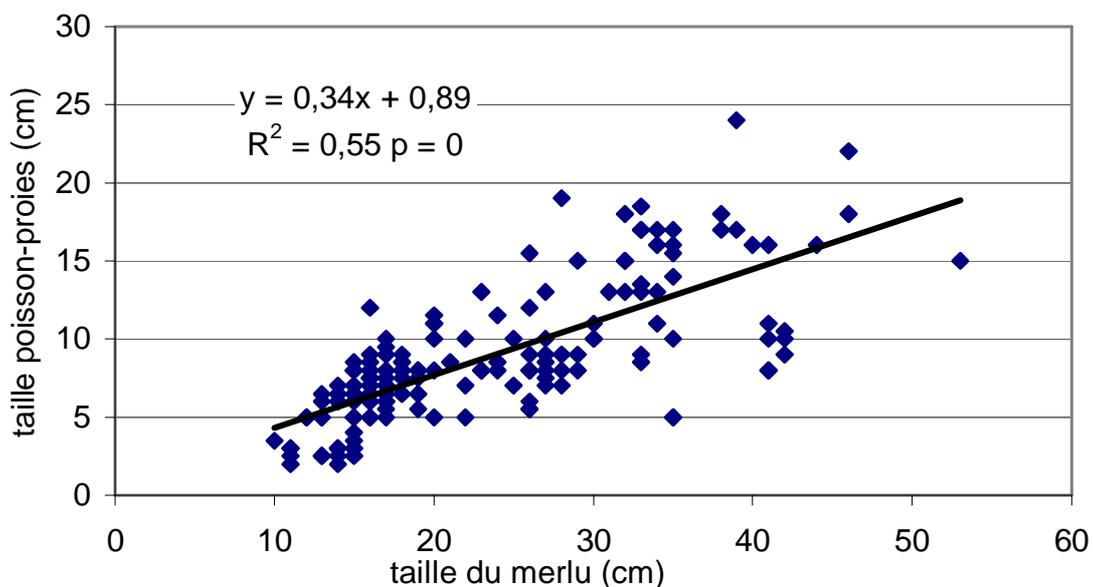
composée d'autres espèces dont il se nourrit dans certains secteurs géographiques comme la sardine, le merlan bleu, l'arnoglosse impériale (poisson plat) et le merlan. Cependant, les différences d'abondances dans le milieu naturel ne sont pas corrélées à leur présence dans l'alimentation du merlu.

**Les merlus du groupe d'âge G-2+**, se nourrissent toujours de tacaud, de merlan bleu, de sardine, de merlu et d'anchois. Ils ne mangent pas de gadicules argentées et d'arnoglosses impériales même s'ils sont présents dans le milieu. En mer Celtique, le merlu se nourrit de merlus qui est la première préférence dans ce secteur. Cependant, cela peut peut-être s'expliquer par les très faibles abondances de la sardine et de l'anchois en mer Celtique puisque ce secteur ne correspond pas à leur zone naturelle de répartition. De la même manière, dans le nord du golfe de Gascogne, il se nourrit d'argentines, de merlans et de merlus.

### c) Relation entre la taille de la proie et la taille du merlu

La Figure V.9 nous montre les relations existantes entre la taille des principales espèces de poissons proies et la taille des merlus, toutes proies confondues.

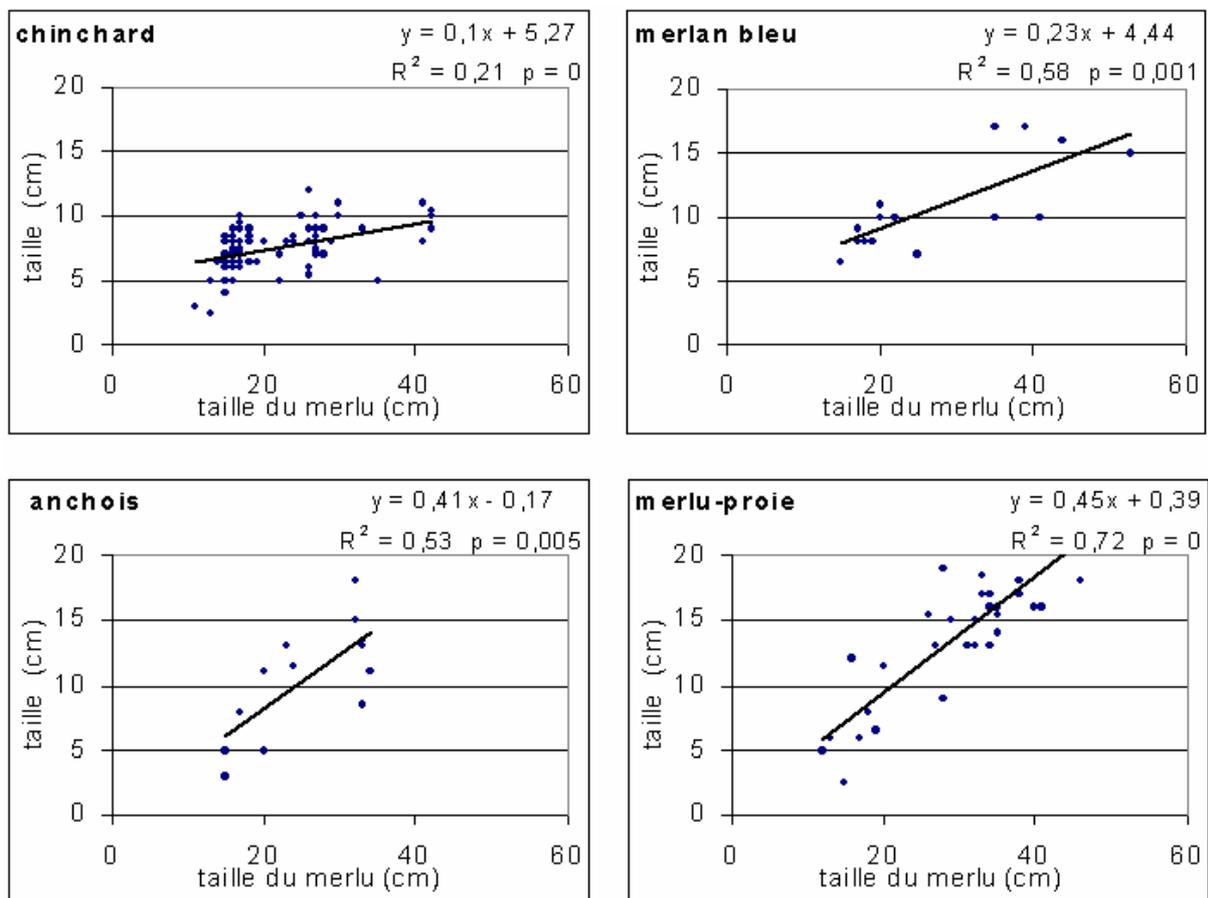
De la même façon, la Figure V.10 présente la relation pour chaque proie principale



**Figure V.9** : Relation taille proie/taille du merlu, toutes proies confondues

D'après la Figure V.9, il existe bien une relation entre la taille du merlu et la taille de la proie. Plus le merlu est grand plus il mange des poissons de grandes tailles, correspondant à son maximum d'ingestion. Il ne cherche pas à chasser des proies de plus petites tailles.

Pour les autres proies (Figure V.10) la régression est significative ( $p < 0.05$ ). Cette relation est très marquée chez le merlu (en tant que proie = cannibalisme). Les merlus consommés ont des tailles  $<$  à 20 cm (des juvéniles) et ils sont ciblés par d'autres merlus faisant parfois plus de deux fois leurs tailles.



**Figure V.10 :** Relation taille proie/taille du merlu, par espèce de poisson proie, toutes proies confondues

#### d) Le cannibalisme

On a observé dans les résultats précédents que le cannibalisme tenait une place importante dans le régime alimentaire du merlu. Nos résultats montrent que le cannibalisme débute à une taille de 12 cm (Figure V.10). L'évolution du cannibalisme en fonction du groupe d'âge et du secteur géographique (Tableau V.12) montre que dans le sud du golfe de Gascogne, le cannibalisme est peu fréquent chez les merlus des groupes d'âge G-0 et G-1, alors qu'il est absent chez les merlus d'âge supérieurs. Dans le nord du golfe de Gascogne, il est plus fréquent et il augmente en fonction de l'âge pour devenir maximal chez les merlus G-2+. Le même schéma est observé en mer Celtique mais avec moins d'intensité comparativement au nord du golfe de Gascogne.

Toutefois on observe que les merlus – proies sont en général des juvéniles du groupe d'âge G-0 et rarement du groupe d'âge G-1.

Secteur géographique	Merlu G-0	N	Minimum	Maximum	moyenne	écart-type
Sud Gascogne	long merlu (cm)	1	16	16	16	,
<b>Sud Gascogne</b>	<b>long merlu proie (cm)</b>	1	<b>12</b>	<b>12</b>	<b>12</b>	,
Nord Gascogne	long merlu (cm)	3	13	16	14	1,732
<b>Nord Gascogne</b>	<b>long merlu proie (cm)</b>	3	<b>3,5</b>	<b>6</b>	<b>4,833</b>	<b>1,258</b>
Mer Celtique	long merlu (cm)	2	12	15	13,5	2,121
<b>Mer Celtique</b>	<b>long merlu proie (cm)</b>	2	<b>2,5</b>	<b>5</b>	<b>3,75</b>	<b>1,768</b>

Secteur géographique	Merlu G-1	N	Minimum	Maximum	moyenne	écart-type
Sud Gascogne	long merlu (cm)	1	28	28	28	,
<b>Sud Gascogne</b>	<b>long merlu proie (cm)</b>	1	<b>9</b>	<b>9</b>	<b>9</b>	,
Nord Gascogne	long merlu (cm)	7	17	31	21,714	5,024
<b>Nord Gascogne</b>	<b>long merlu proie (cm)</b>	7	<b>6</b>	<b>15,5</b>	<b>9,5</b>	<b>3,83</b>
Mer Celtique	long merlu (cm)	3	27	29	28	1
<b>Mer Celtique</b>	<b>long merlu proie (cm)</b>	3	<b>13</b>	<b>19</b>	<b>15,667</b>	<b>3,055</b>

Secteur géographique	Merlu G-2+	N	Minimum	Maximum	moyenne	écart-type
Nord Gascogne	long merlu (cm)	14	32	46	36,071	3,562
<b>Nord Gascogne</b>	<b>long merlu proie (cm)</b>	14	<b>8</b>	<b>18</b>	<b>14,607</b>	<b>3,398</b>
Mer Celtique	long merlu (cm)	7	32	46	36,857	5,273
<b>Mer Celtique</b>	<b>long merlu proie (cm)</b>	7	<b>13</b>	<b>24</b>	<b>17,929</b>	<b>3,899</b>

**Tableau V.12** : Longueurs des merlus prédateurs et des merlus proies en fonction de l'âge et du secteur géographique.

### e) Position dans le réseau trophique

La position trophique du merlu en mer Celtique et dans le golfe de Gascogne est représentée sur la Figure V.12. Les rapports prédateurs – proies ont été identifiés à travers les résultats de cette étude, mais aussi à travers la littérature ou références ([www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)) concernant le régime alimentaire d'autres espèces, prédatrices du merlu (Tableau V.13).

nom vernaculaire	nom latin	prédateurs	proies
alose feinte	<i>Alosa ferrox</i>		*
anchois	<i>Engraulis encrasicolus</i>		*
argentine	<i>Argentina sp.</i>		*
arnoglosse impérial	<i>Arnoglossus imperialis</i>		*
callionyme	<i>Callionymus sp.</i>		*
cepole	<i>Cepola sp.</i>		*
chinchard	<i>Trachurus trachurus</i>		*
gadicule argentée	<i>Gadiculus argenteus</i>		*
gobie	<i>Gobius sp.</i>		*
hareng	<i>Clupea harengus</i>		*
le prêtre	<i>Atherina presbyter</i>		*
maquereau	<i>Scomber scombrus</i>		*
merlan bleu	<i>Micromesistius poutassou</i>		*
orphie	<i>Belone belone</i>		*
poisson sanglier	<i>Capros aper</i>		*
sardine	<i>Sardina pilchardus</i>		*
sébaste	<i>Helicolenus dactylopterus</i>		*
sprat	<i>Sprattus sprattus</i>		*
tacaud	<i>Trisopterus sp.</i>		*
morue	<i>Gadus morhua</i>	*	
merlan	<i>Merlangius merlangus</i>	*	*
raie	<i>Raja sp.</i>	*	
aiguillat commun	<i>Squalus acanthias</i>	*	
dauphin	<i>Tursiops truncatus</i>	*	
lieu noir	<i>Pollachius virens</i>	*	

**Tableau V.13** : Espèces potentielles identifiées comme proie ou prédateur du merlu dans la zone d'étude.

Le niveau trophique du merlu par groupe d'âge et par secteur géographique est résumé dans le Tableau V.14. Pour l'ensemble des individus échantillonnés, le niveau trophique est de 4,00. On remarque que le niveau trophique augmente avec l'âge, ce qui caractérise l'évolution du régime alimentaire composé initialement de crustacés vers un régime alimentaire exclusivement ichtyophage. De plus, pour les groupes d'âge G-1 et G-2+, on observe que le niveau trophique est plus élevé en mer Celtique que dans le golfe de Gascogne. Ceci s'explique par une densité de poissons moins importante en mer Celtique qui se traduit par une augmentation du niveau trophique des proies.

	<b>G-0</b>	<b>G-1</b>	<b>G-2+</b>	<b>Tout âge</b>
<b>Mer Celtique</b>	3,35	4,35	4,98	4,23
<b>Nord Gascogne</b>	3,23	3,31	4,84	3,79
<b>Sud Gascogne</b>	3,31	3,80	4,80	3,97
<b>Toute zone</b>	3,30	3,82	4,87	4,00

**Tableau V.14** : Niveau trophique du merlu selon son âge et sa zone géographique.

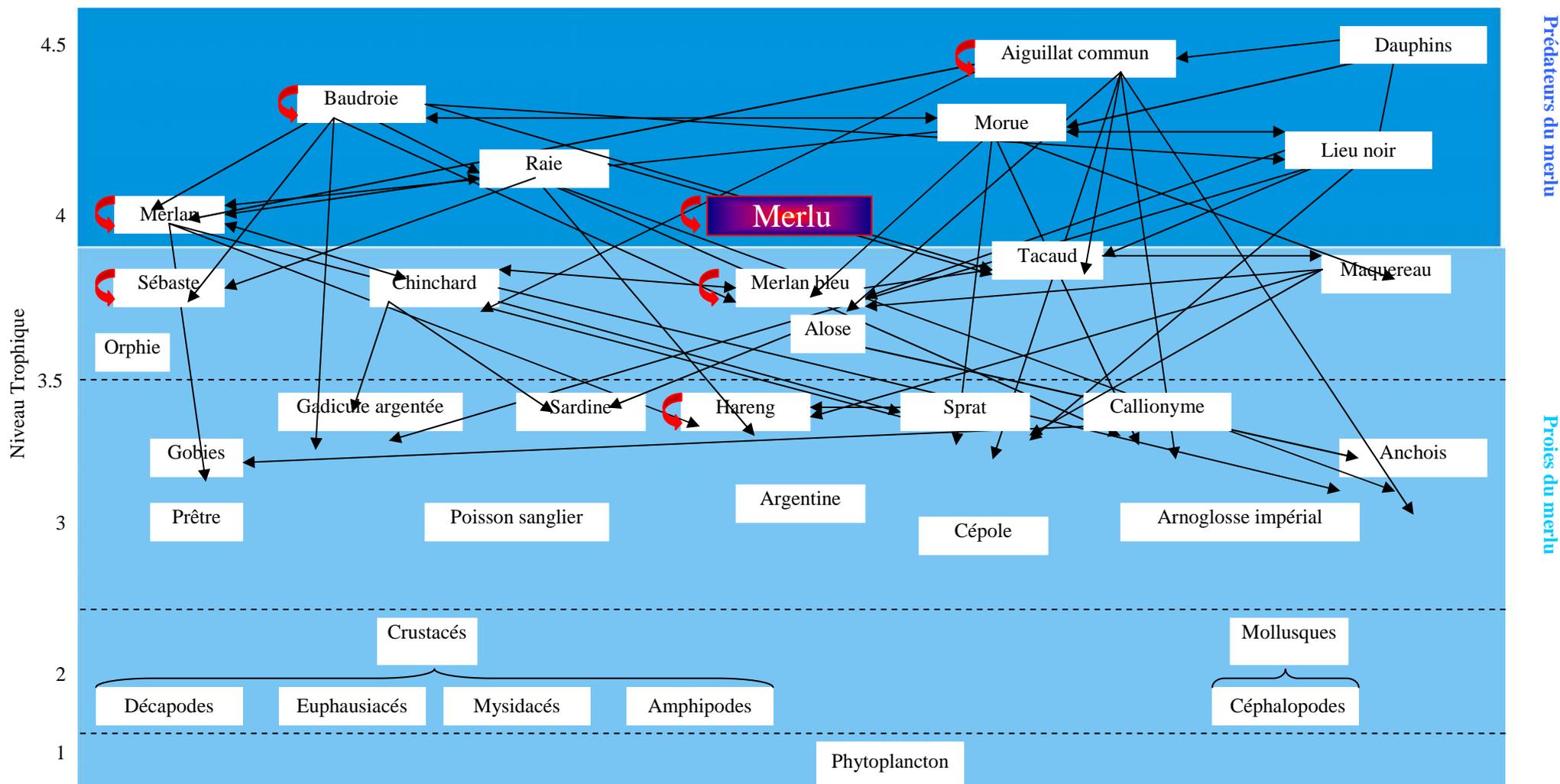


Figure 10 : Position du merlu dans le réseau trophique de la mer Celtique et du golfe de Gascogne. Les flèches sont orientées du prédateur vers la proie et elles ne sont pas représentées lorsque la proie est de niveau 2 ou inférieur.

### V-3. 5. Assemblage du merlu

#### V-3.5.1. Matériel et méthode.

L'étude des assemblages a été réalisée, en collaboration avec S. Souissi (USTL UMR ELICO B013). Elle a concerné le merlu, par rapport à l'ensemble des espèces composant sa faune associée, capturé durant les campagnes EVHOE 2001 et 2002. Les positions Gps et la profondeur des stations ont été retenues comme critère de répartition. Le but de l'étude des assemblages vient en complément à l'étude du régime alimentaire pour vérification des données obtenues dans la partie sélectivité des espèces.

Pour se faire, la population de merlus a été scindée en deux ensembles d'âges distincts, à savoir : le merlu du groupe d'âge G-0 (Taille <17 cm) et le merlu des âges supérieurs (taille >16 cm). Il faut garder à l'esprit qu'à ses stades juvéniles, le régime alimentaire du merlu est essentiellement composé de petits crustacés qui ne pouvaient être échantillonnés avec le chalut utilisé lors des campagnes. Ces derniers ne font pas partie des espèces analysées dans les assemblages.

La méthode utilisée pour l'étude des assemblages a été développée par Souissi *et al* (2001) et modifiée par Anneville *et al.* (2002). Elle permet d'identifier les frontières entre divers habitats et les assemblages d'espèces caractérisant les différents habitats.

Elle se base sur un index d'indicateurs (Indval ou I.V) qui sont déterminés pour chaque espèce indicatrice choisie. Cet index intègre deux indicateurs (déterminés statistiquement) : la spécificité et la fidélité.

Pour chaque espèce indicatrice, la spécificité correspond au rapport de son abondance moyenne dans une aire géographique choisie / la somme des abondances moyennes dans toutes ses aires de répartition. Si la spécificité est égale à 0 (0%), on conclut que l'espèce n'est pas du tout présente (n'est pas caractéristique) dans l'aire géographique choisie. Mais si la spécificité est égale à 1 (100%), on conclut que l'espèce est caractéristique et est indicatrice de l'aire géographique choisie.

La fidélité est un critère de proportion qui correspond au rapport du nombre de stations prospectées / le nombre de station où l'espèce est régulièrement présente.

L'expression de L'Indval s'écrit :  $Ind.Val = 100 \times Spécificité \times Fidélité.$

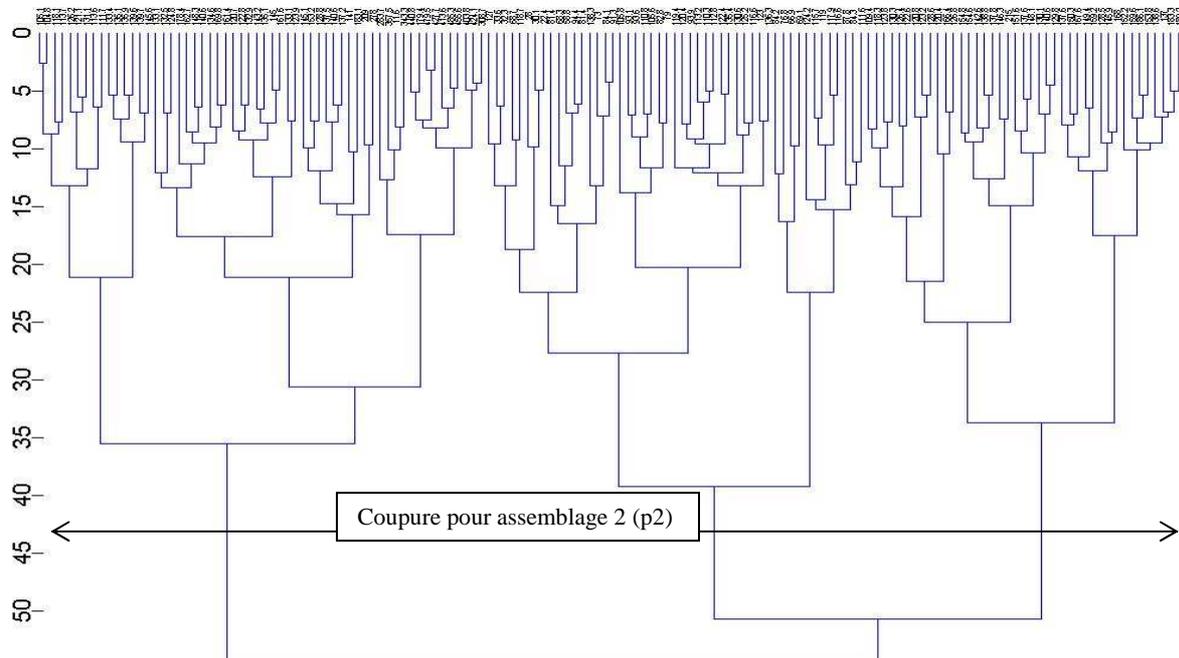
Selon Souissi *et al* (2001), On peut considérer que, pour qu'une espèce soit indicatrice, il suffit que le seuil minimum de 50%, pour la spécificité et pour la fidélité, soit atteint. Ce seuil correspondrait à une valeur minimale de l'Indval de 25% de probabilité.

Les différentes étapes de la méthode ont été programmées sous l'environnement de programmation matricielle du logiciel Matlab (mathworks.com). La sortie résultats est un dendrogramme (exemple Figure V.13), dont les distances euclidiennes sont décryptées par le logiciel. Les différents groupes (assemblages) ainsi que les niveaux trophiques sont rendus dans un tableau « Excel » couplé à une interface de cartographie.

Les cellules de la première ligne comprennent chacune un assemblage et son niveau trophique correspondant. La première colonne indique la composition de chaque groupe (assemblage). Les autres colonnes indiquent les probabilités (I.V) par groupe et par niveau trophique.

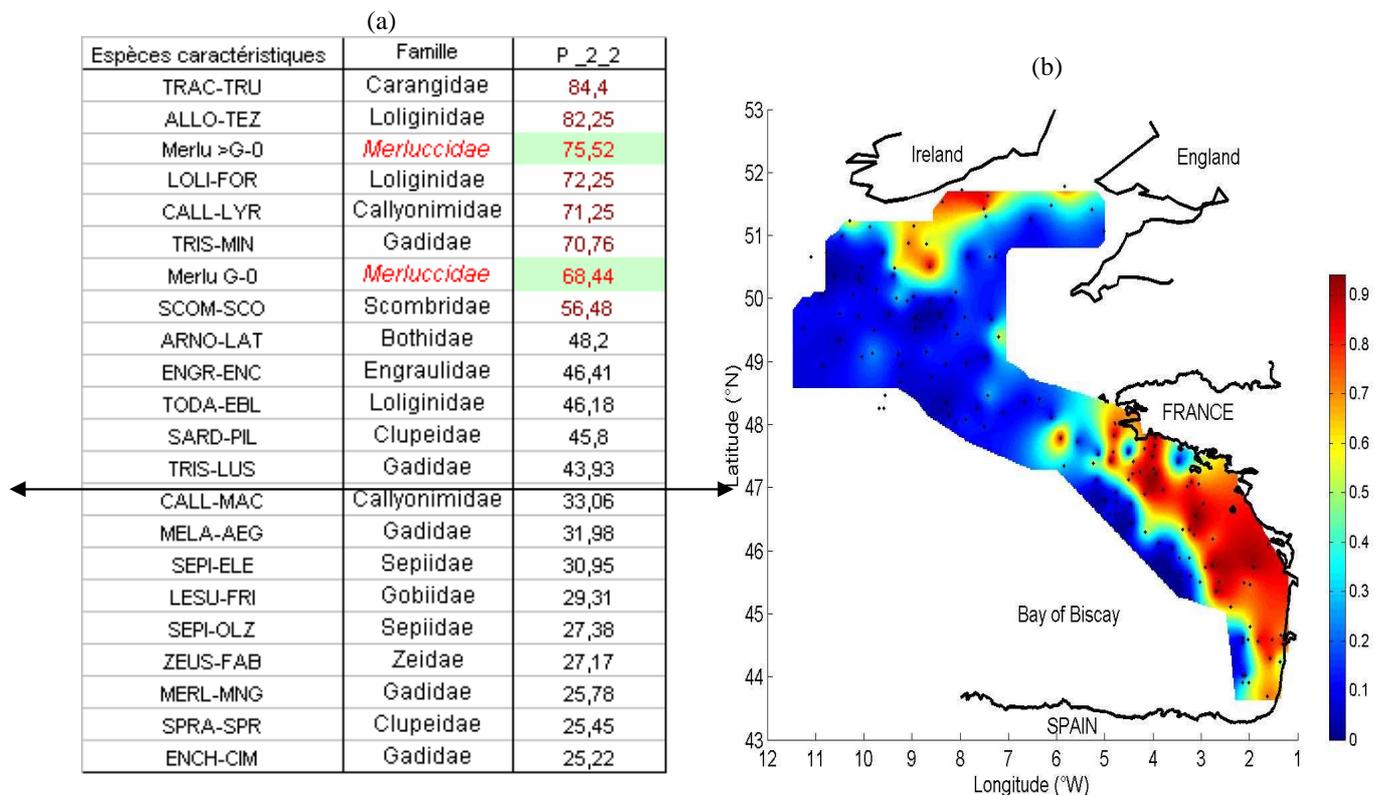
### V- 3.5. 2. RESULTATS.

Le dendrogramme obtenu en analysant les données de la campagne EVHOE 2001 est illustré par la Figure V.13 ci-dessous.



**Figure V.13 :** Dendrogramme résultant du traitement des données EVHOE 2001 et niveau de la coupure qui fait apparaître le merlu comme étant une espèce indicatrice.

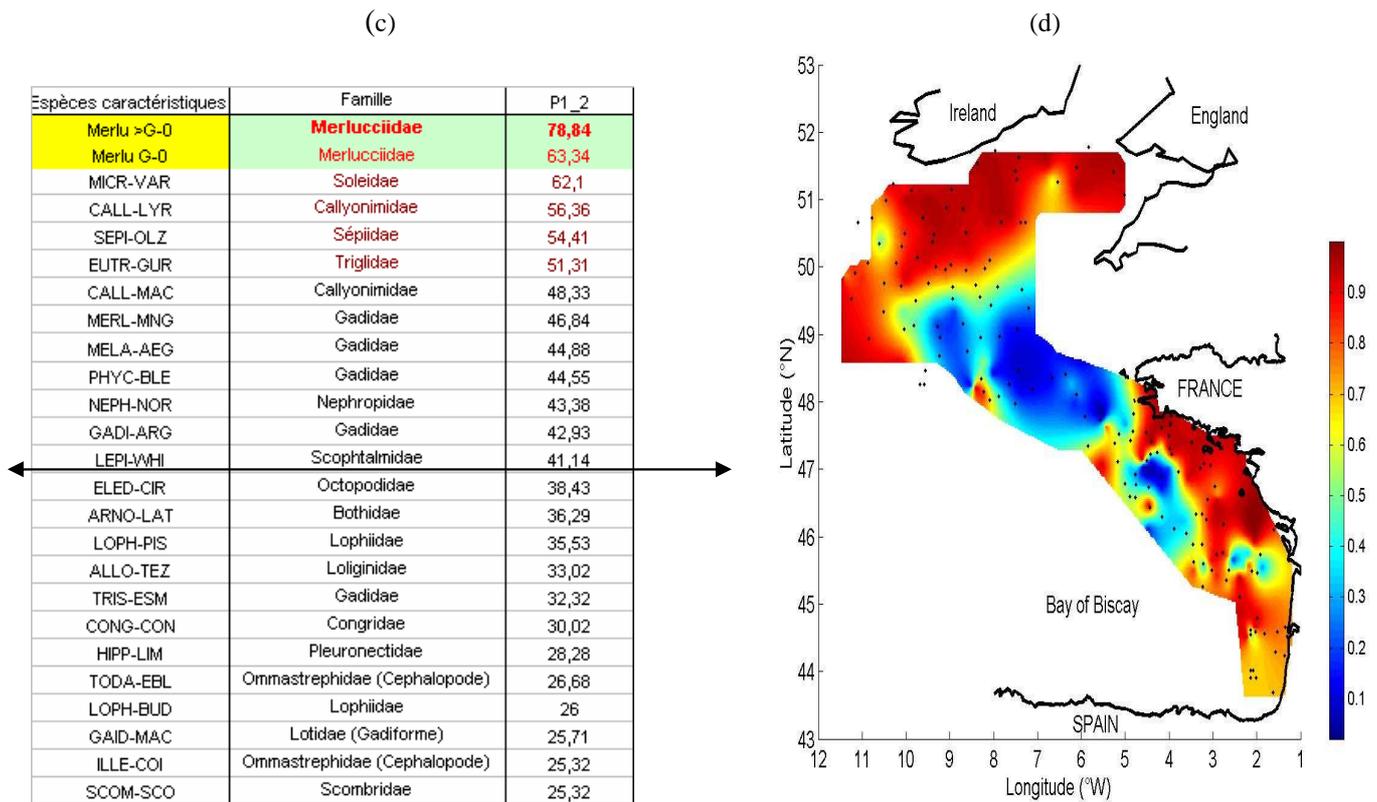
**Données de la campagne EVHOE 2001** : La sélection au niveau du groupe 2\_2 montre un assemblage (Figure V.14) où le merlu représente l'une des espèces les plus indicatrices (probabilités les plus élevées). Le merlu G-0 a une probabilité moins élevée que le merlu plus âgé. Dans cet assemblage, c'est l'ensemble de la zone d'étude qui est prise en considération. Si l'on devait considérer qu'une espèce est fortement indicatrice de cet assemblage à partir d'une probabilité supérieur ou égale à 40%, alors l'assemblage comporterait en plus du merlu 11 autres espèces d'animaux marins. Il s'agit de 3 espèces de mollusques Loliginidae (*Alloteuthis sp* ; *Loligo fortesi* et *Todaropsis eblanée*), de 2 espèces de Gadidae (*Tisopterus minutus* et *trisopterus luscus*), d'une espèce de Callyonimidae (*Callyonimis lyra*), d'une espèce de Bothidae (*Arnoglossus laterna*), d'une espèce de Carangidae (*Trachurus trachurus*), d'une espèce de Scombridae (*Scomber scombrus*), d'une espèce d'Engraulidae (*Engraulis encrasicolus*) et d'une espèce de Clupeidae (*Sardina pilchardus*). Toutes ces espèces, qui sont à considérer en fonction de leur aire de répartition, sont les proies du merlu à ses différents âges. On observe toutefois, que le merlan bleu (*Micromesistus poutassou*) est totalement absent de cet assemblage.



**Figure V.14** : Assemblages du merlu (G-0 et > G-0) au niveau 2\_2 du dendrogramme pour les données EVHOE 2001. Les espèces et leurs probabilités sont décrites dans le tableau (a) à gauche. L'image (b) correspond à la sortie cartographiée du tableau de probabilité (a) avec les probabilités ( $p \cdot 10^{-1}$ ) en échelle de couleurs.

**Données de la campagne EVHOE 2002.** Deux assemblages, avec le merlu comme espèce indicatrice ont été identifiés en 2002. Le premier (Figure V.15) a été identifié au niveau du groupe 1\_2 et le second (Figure V.16) au niveau 2\_3.

Dans le premier groupe où le merlu>G-0 est plus indicateur comparativement au merlu G-0, l'assemblage englobe l'ensemble de la zone d'étude et les espèces, en dehors du merlu, dont la probabilité est élevée pour qu'elle fasse partie de cet assemblage sont au nombre de 11. Il s'agit d'une espèce de Soléidae (*Microcithirus variegatus*), d'une espèce de Scophtalmidae (*Lepidorhombus wiffiagonis*), d'une espèce de Sépiidae (*Sépie sp*), de 2 espèces de callyonimidae (*Callyonimus lyra* et *Callyonimus maculatu*), d'une espèce de Nephropidae (*Nephrops norvégicus*), de 4 espèces de Gadidae (*Melangius melangus*, *Phycis blénoïdes*, *Melanogrammus aeglefinus*, et *Gadiculus argenteus*) et d'une espèce de Triglididae (*Eutrigla gurnardus*). De la même manière que pour 2001, ces espèces sont à considérer en fonction de leurs zones de répartition naturelles. La majeure partie de ces espèces sont des proies du merlu au fur et à mesure de croissance. On remarquera que dans cet assemblage l'absence de chinchard, de merlan bleu, de la sardine et de l'anchois.



**Figure V.15 :** Assemblages du merlu (G-0 et > G-0) au niveau 1-2 du dendrogramme pour les données EVHOE 2002. Les espèces et leurs probabilités sont décrites dans le tableau (c) à gauche. L'image (d) correspond à la sortie cartographiée du tableau de probabilité (a) avec les probabilités ( $p \cdot 10^{-1}$ ) en échelle de couleurs.

Dans le second assemblage c'est le merlu-0 qui est plus indicateur que le merlu>G-0. L'assemblage, dans ce cas précis, est composé d'espèces (au nombre de 5 en dehors du merlu) à fortes probabilités principalement localisées dans le golfe de Gascogne. Il s'agit d'une espèce de Loliginidae (*Alloteuthis sp*), d'une espèce de Bothidae (*Arnoglossus laterna*), d'une espèce de Callyonimidae (*Callyonimus lyra*) et de 2 espèces de Gadidae (*Trisopterus luscus* et *Trisopterus minutus*). La faible présence du chinchard et l'absence totale du merlan bleu, de l'anchois, de la sardine sont notables. Il est utile aussi de rappeler que l'ensemble des espèces dont la probabilité est supérieure ou égale à 40% sont des proies du merlu.

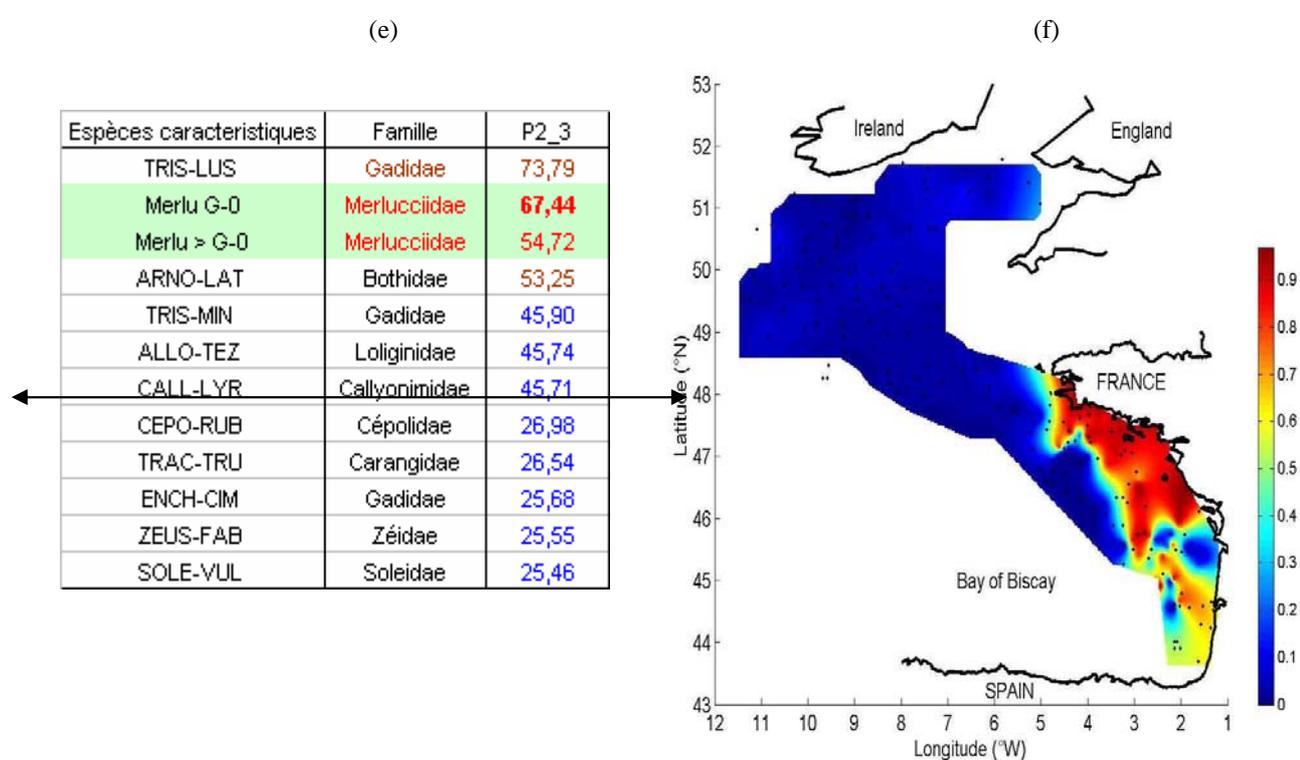


Figure V.16 : Assemblages du merlu (G-0 et > G-0) au niveau 2\_3 du dendrogramme pour les données EVHOE 2002. Les espèces et leurs probabilités sont décrites dans le tableau (e) à gauche. L'image (f) correspond à la sortie cartographiée du tableau de probabilité (a) avec les probabilités ( $p \cdot 10^{-1}$ ) en échelle de couleurs

Lorsque l'on fait le bilan de l'assemblage de l'année 2001 et des deux assemblages de l'année 2002, on remarque, si l'on ne tien pas compte de la valeur de la probabilité, que les espèces (Tableau V.14) qui sont les plus fidèles aux zones de répartition du merlu constituent 4 groupes dont les plus importants sont composés de mollusques et de Gadidés. Les seuls prédateurs (de juvéniles de merlu) présents en permanence dans les assemblages avec le merlu sont : le Saint pierre (*Zeus faber*) et le merlan (*Merlangius merlangus*).

Groupe d'espèce	Species	qualité	espèces
Mollusque céphalopode	<b>ALLO-TEZ</b>	Proie	Alloteuthis sp
Mollusque céphalopode	<b>SEPI-OLZ</b>	Proie	Sepia sp
Mollusque céphalopode	<b>TODA-EBL</b>	Proie	Todaropsis eblanae
poisson plat	<b>ARNO-LAT</b>	Proie	Arnoglossus laterna
Callyonime	<b>CALL-LYR</b>	Proie	Callionymus lyra
Callyonime	<b>CALL-MAC</b>	Proie	Callionymus maculatus
poison (Gadidé)	<b>ENCH-CIM</b>	Proie	Enchelyopus cimbrius
poison (Gadidé)	<b>MELA-AEG</b>	Proie	Melanogrammus aeglefinus
poison (Gadidé)	<b>MERL-MNG</b>	Proie et Prédateur	Merlangius merlangus
poison (Gadidé)	<b>TRIS-LUS</b>	Proie	Trisopterus luscus
poison (Gadidé)	<b>TRIS-MIN</b>	Proie	Trisopterus minutus
poison (Zeiforme)	<b>ZEUS-FAB</b>	Prédateur	Zeus faber
poison (Perciforme)	<b>SCOM-SCO</b>	Proie	Scomber scombrus
poison (Perciforme)	<b>TRAC-TRU</b>	Proie	Trachurus trachurus

**Tableau V.14** : Ensemble des espèces, et leurs qualité en tant que proie ou prédateur, présentes en permanence (octobre à décembre 2001 et 2002) dans les mêmes assemblages que ceux du merlu.

### V-5.4.3. DISCUSSION

Dès ses premières périodes de vie, le comportement du merlu est fonction de l'opportunité du moindre effort. Déjà jeune alevin, il recherche les eaux les plus dense pour pouvoir y évoluer sans effort pour effectuer sa première migration (Belloc, 1929). Les résultats obtenus dans l'étude du régime alimentaire et des assemblages montrent que ce comportement dure au delà de ses stades juvéniles.

Cette étude concerne le régime alimentaire du merlu capturé durant la période octobre – décembre 2001- dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique. L'analyse des contenus stomacaux a permis l'identification de 32 proies dont 14 espèces de poissons, 17 espèces de crustacés, 1 espèce de mollusque).

Le régime alimentaire du merlu évolue avec l'âge et diffère, qualitativement, d'un secteur géographique à l'autre. Il est aussi corrélé au mode de déplacement du merlu lors de sa première migration. Les juvéniles de merlu arrivent du large et se dirigent lentement vers des eaux côtières ou bien les eaux moins profondes qu'il atteignent au terme d'une année de vie (taille  $\approx$  24 cm). Au fur et à mesure de leur trajet et donc de leur taille, la composition du régime alimentaire évolue, mais de manière différente en fonction du secteur géographique et des caractéristiques de la faune qu'ils croisent.

Le régime alimentaire du merlu G-0 (taille < 17 cm) est constitué essentiellement de crustacés (des euphausiacés en particulier) et dans le cadre de cette étude, c'est principalement *Euphausia krohni* qui a été identifiée dans les estomacs analysés. Quelques mollusques céphalopodes (dont *Sépiola atlantica* et d'autres indéterminés) font aussi partie de leur régime alimentaire mais leur part est très faible. Ce comportement alimentaire est commun et a déjà été observé chez le merlu des eaux ibériques (Gonzales *et al*, 1985 ; Velasco et Olaso, 1998), mais aussi chez d'autres espèces du genre merlu telles que : *M. hubbsi* des eaux de Patagonie (Ruis et Fondacaro, 1997), *M. productus* des eaux canadiennes (Mackas *et al*, 1997), *M. albidus* et *M. blinnearis* des côtes nord des Etats Unis d'Amérique (Garisson et Link, 2000).

Au fur et à mesure que la taille du merlu augmente, la part des crustacés dans le régime alimentaire diminue et est compensée par la consommation de petits poissons (chinchard et argentines en mer Celtique ; merlu et merlan bleu dans le sud du golfe de Gascogne). La diminution de la part des crustacés dans le régime alimentaire des juvéniles de merlu est plus tardive dans le nord du golfe de Gascogne comparativement au sud du golfe de Gascogne et à la mer Celtique. La raison est à attribuer à la localisation des zones de concentration en Euphausiacés. En effet, en mer Celtique et dans le sud du golfe de Gascogne, les concentrations les plus importantes en euphausiacés se trouvent à des profondeurs relativement élevées. Dans le sud du golfe de Gascogne par exemple, elles ont été localisées à proximité de l'accroche des 200 m de fond par Corbari et Sorbe (2000). Ce n'est pas le cas dans le nord du golfe de Gascogne où l'existence de phénomènes de rétention, sur une surface s'étendant des zones de nurseries (notamment la grande vasière) jusque dans les eaux côtières, provoqués par l'hydrodynamisme de ce secteur (Heath, 1992 ; Koutsikopoulos *et al*, 1991 ; Koutsikopoulos et Lacroix, 1992) assurent les quantités suffisantes et à long terme en crustacés.

Au delà d'une longueur de 23 cm (soit au terme d'une année de vie) et quelque soit la zone géographique ou bien la profondeur le merlu est exclusivement ichtyophage (voir tableau ci-

dessous). Ce même constat a été rapporté par Du Buit (1996) pour le merlu de la mer Celtique et Guichet (1995) pour le merlu du golfe de Gascogne.

Sud Gascogne			Nord Gascogne			Mer Celtique		
Station	sonde	Taille (cm)	Station	sonde	Taille (cm)	Station	sonde	Taille (cm)
<b>F326</b>	73	22	<b>F403</b>	113	23	<b>F508</b>	146	22
<b>F330</b>	92	22	<b>F431</b>	81	23	<b>F508</b>	146	22
<b>F318</b>	68	25	<b>F442</b>	93	23	<b>F508</b>	146	23
<b>F444</b>	92	22	<b>F402</b>	115	24	<b>F571</b>	117	23
			<b>F442</b>	93	24	<b>F504</b>	137	24
			<b>F424</b>	130	25	<b>F504</b>	137	24
			<b>F432</b>	117	25			
			<b>F442</b>	93	25			

Tableau récapitulatif des origines (zone géographique et profondeurs) des merlus dont les contenus stomacaux ont été déterminés.

En mer Celtique, son régime alimentaire est principalement constitué de chinchard et dans une moindre importance de merlu et d'argentine. Dans le nord du golfe de Gascogne, la part en poisson est composée de chinchard, de merlu, d'anchois et de merlan bleu. Dans le sud du golfe de Gascogne, la part du merlan bleu est aussi importante que celle du chinchard et de l'anchois alors que celle du merlu est très faible.

Le cannibalisme est un phénomène connu chez le merlu (Guichet, 1995). Par rapport aux données de notre étude, il débute à 16 cm et son intensité augmente au cours de la croissance. Le cannibalisme représente 19% en poids (%W). Cette valeur est proche de celle rapportée par Hickling (1927) pour le merlu des côtes ouest de l'Irlande (20%) mais, supérieure à celle rapportée par Velasco et Olaso (1998) en Méditerranée (3%).

Le cannibalisme est peu fréquent dans le sud du golfe de Gascogne. Au niveau de ces latitudes, le même constat a été établi par Velasco et Olaso (1998) pour le merlu des eaux ibériques. Dans les autres secteurs, notamment dans le nord du golfe de Gascogne où le cannibalisme est très intense, il apparaît déjà chez le merlu du groupe G-0 et augmente avec l'âge pour devenir dominant aux âges supérieurs (merlu G-2+). En mer Celtique, bien que le cannibalisme soit important, il reste plus faible que dans le nord du golfe de Gascogne, comme l'a déjà noté Du Buit (1996). D'une manière générale les merlus – proies sont des juvéniles du groupe d'âge G-0 et rarement du groupe d'âge G-1. Ce comportement a déjà été rapporté par Guichet (1995) pour le merlu du golfe de Gascogne.

En mer Celtique et dans le nord du golfe de Gascogne et avant la période de maturité sexuelle (Taille < 45 cm), les merlus se répartissent au niveau des zones de nourricerie (Valdes *et al*,

1996 ; Horstman, 1988 ; Alvarez *et al*, 2001 ; Fives *et al*, 2001 ; Olivar *et al*, 2003) et donc au mêmes endroits où les juvéniles dont l'âge est encore inférieur à une année (taille <24cm) sont les plus abondants. Les juvéniles de merlu deviennent alors des proies pour les merlus plus âgés.

Dans le sud du golfe de Gascogne, les zones de nourriceries des juvéniles sont localisées à proximités de la rupture du plateau continental (Sánchez, 1994 ; Corbari et Sorbe, 2000), or dans ces zones ce sont les merlus matures, et donc dans l'impossibilité de se nourrir de proies, qui sont présents. Sur la bande étroite du plateau continental du sud du golfe de Gascogne, les juvéniles de merlu sont rares et ce sont d'autres espèces de poisson (merlan bleu sardine et anchois) qui sont consommées.

Nos résultats nous ont permis d'établir que la taille des proies augmente avec la taille du merlu. Ce qui va dans le même sens que les conclusions de Guichet (1995), pour le merlu du golfe de Gascogne, et de Du Buit (1996) et de Velasco et Olaso (1989), respectivement pour le merlu de la mer Celtique et pour le merlu des eaux ibériques.

La position du merlu au 4<sup>ème</sup> niveau trophique a été estimée sur la base des espèces proies identifiées dans les estomacs de merlu et de la liste des prédateurs obtenue à travers la littérature. Celle ci a été confirmée par nos résultats sur les espèces indicatrices des assemblages avec le merlu notamment en 2001. En effet, à l'exception du merlan bleu, l'assemblage regroupe tous les groupes d'espèces - proies du merlu à ses différents âges (mollusques et poissons).

En 2002, les assemblages, avec le merlu comme espèce indicatrice, sont de deux niveaux. Les espèces proies pélagiques (chinchard, sardines, anchois, merlan bleu, ... etc.) sont absentes de l'assemblage où le merlu G-2+ est le plus indicateur (ensemble de la zone d'étude). Au niveau du deuxième assemblage où c'est le merlu G-0 qui est le plus indicateur par rapport au merlu G-2+ (dans le golfe de Gascogne), la seule espèce pélagique qui apparaît est le chinchard avec une probabilité assez faible.

Le bilan des espèces qui appartiennent aux mêmes assemblages que le merlu montre que la seule espèce dite pélagique est le chinchard, l'anchois, le merlan bleu et la sardine ne sont présentes que circonstantiellement. A ce sujet, il a été vérifié que les assemblages d'espèces dans le golfe de Gascogne varient en fonction des paramètres environnementaux (Poulard,

2003). C'est pour ces raisons que les affirmations concernant la sélectivité de proies chez le merlu sont soumises à caution.

Au regard de tous ces résultats on peut tirer les conclusions suivantes :

Le merlu est un prédateur opportuniste qui n'est pas très actif. Il est difficile de l'assimiler à un chasseur car l'amplitude de ses déplacements pour se nourrir est très limitée. Par contre on peut le qualifier de prédateur embusqué. Quelques unes des proies (chinchard, merlan bleu et anchois), dont il se nourrit ont le même régime alimentaire que les juvéniles de merlu (zoobenthos, dont les crustacés et les mollusques, en général) et elles se nourrissent aux mêmes endroits. Pour d'autres proies, comme la sardine, elles se reproduisent en se posant sur le fond dans les mêmes secteurs de répartition que le merlu. En ce qui concerne *Euphausia krohni*, aliment principal du juvénile du merlu, celle-ci est principalement concentrée au fond durant la nuit (Andersen *et al.*, 1997 ; Andersen et Sardou, 1992).

En général, c'est au moment où toutes ces proies vont se nourrir ou se reproduire sur le fond, là où elles sont donc les moins véloces, que le merlu les attaque.

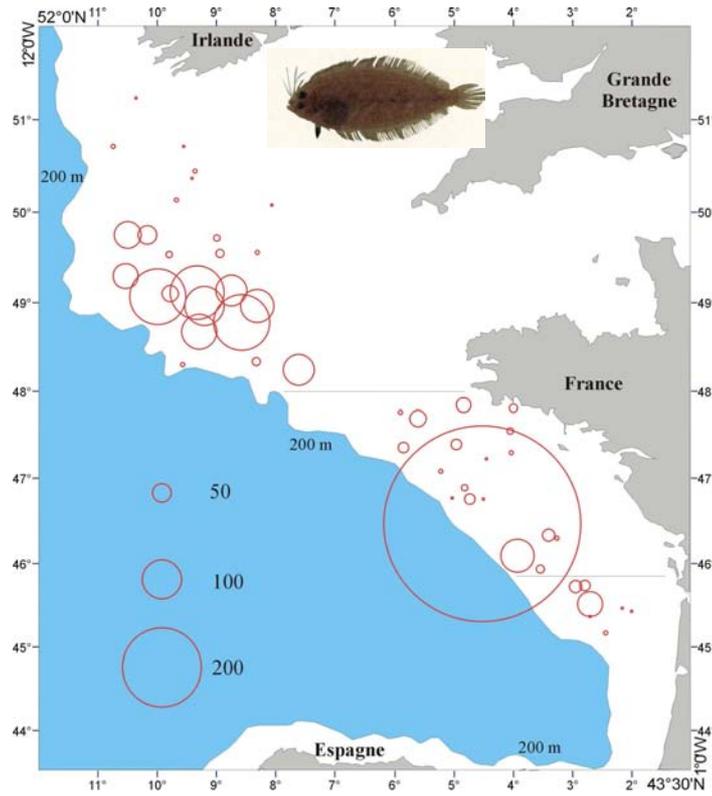
Au vue de ce comportement, le cannibalisme n'est peut être pas une alternative liée à l'absence d'autres espèces proies comme ont conclu Du Buit (1996) pour le merlu de la mer Celtique ou bien Garrison et Link (2000) pour les espèces de merlu des côtes nord américaines. Le merlu consomme des proies qui sont présentes à proximité. D'ailleurs, des corrélations significatives entre les abondances des proies (comme le merlan bleu, le chinchard ou l'anchois) dans les même aire de répartition que le merlu et leur présence dans les estomacs de ces derniers ont été rapportées par Hickling (1927-1929), Guichet (1995). De plus, il a été établi que le cannibalisme des adultes sur les juvéniles n'est pas significatif (Guichet, 1996). En fait, l'intensité du cannibalisme est fonction de la proximité et de la vigilance du juvénile – proies.

Comme nous l'avion mentionné précédemment, le merlu n'est pas un prédateur très actif et c'est pour cela qu'en général, il préfère les proies de grande taille qu'il digérera lentement. Enfin, ce comportement nous fait suggérer que le merlu est un prédateur qui ne remonte pas pour chasser mais il attend que la proie vienne sur le fond.

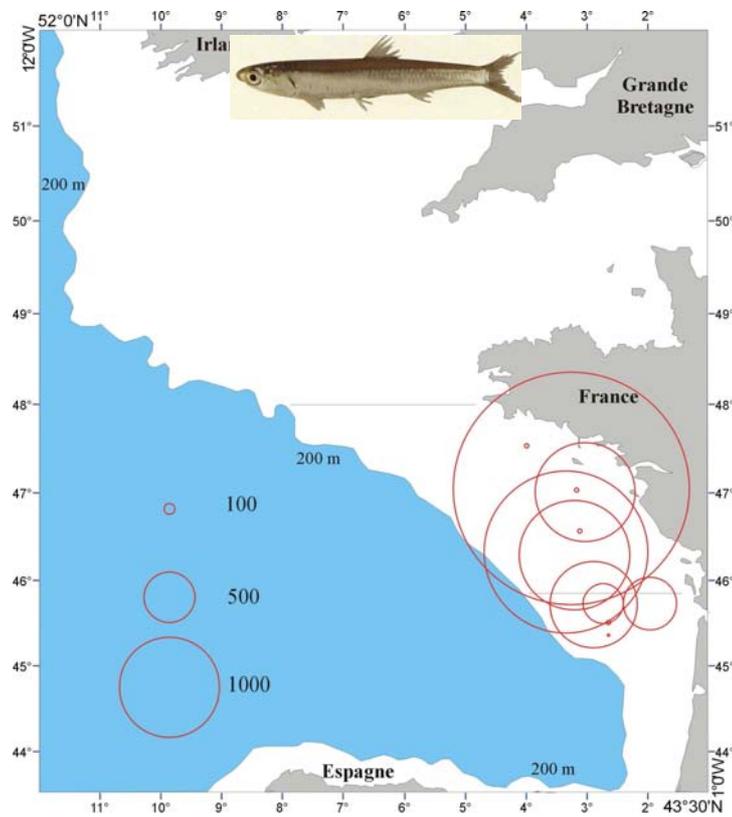
Cartes de distributions des poissons proies du merlu :

- arnoglosse impérial (*Arnoglossus imperialis*)
- anchois (*Engraulis encrasicolus*)
- gadicule argentée (*Gadiculus argenteus*)
- merlan (*Merlangius merlangus*)
- merlu (*Merluccius merluccius*)
- merlan bleu (*Micromesistius poutassou*)
- chinchard (*Trachurus trachurus*)
- sardine (*Sardina pilchardus*)

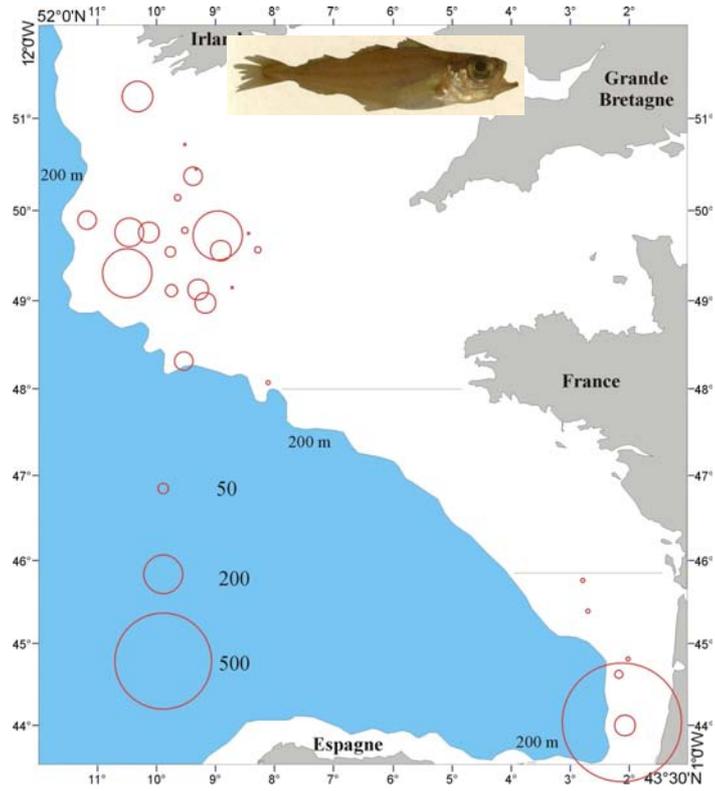
Les photographies des espèces sont extraites de Quéro *et al.*, 2003



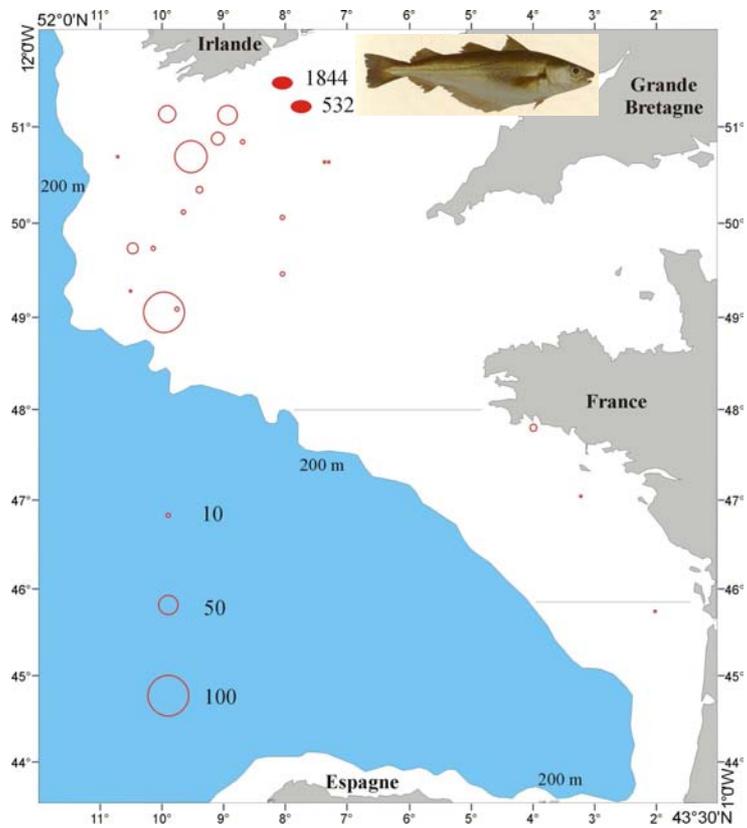
Carte de répartition de l'arnoglosse impérial (*Arnoglossus imperialis*)



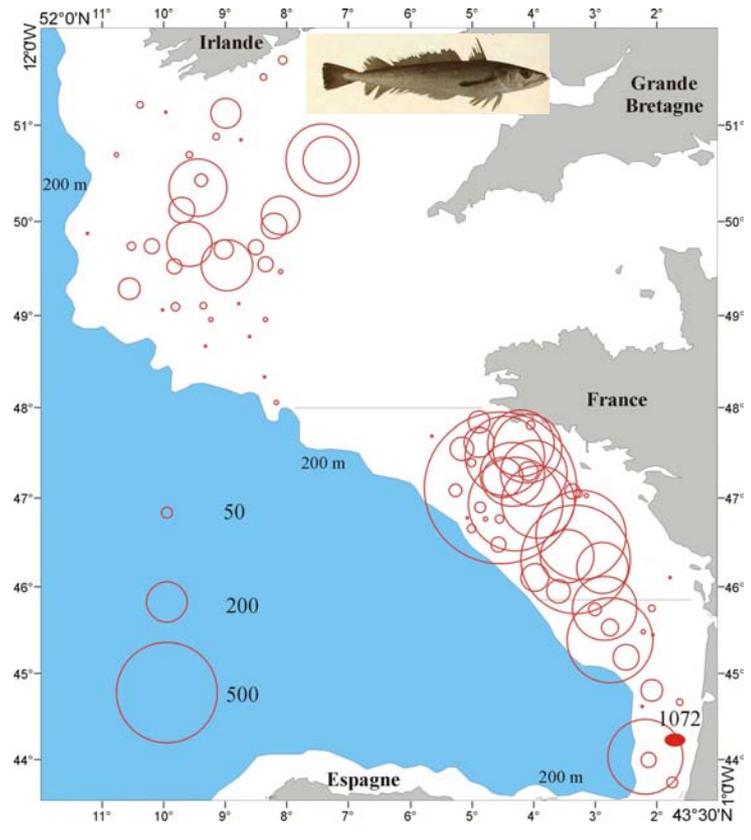
Carte de répartition de l'anchois (*Engraulis encrasicolus*)



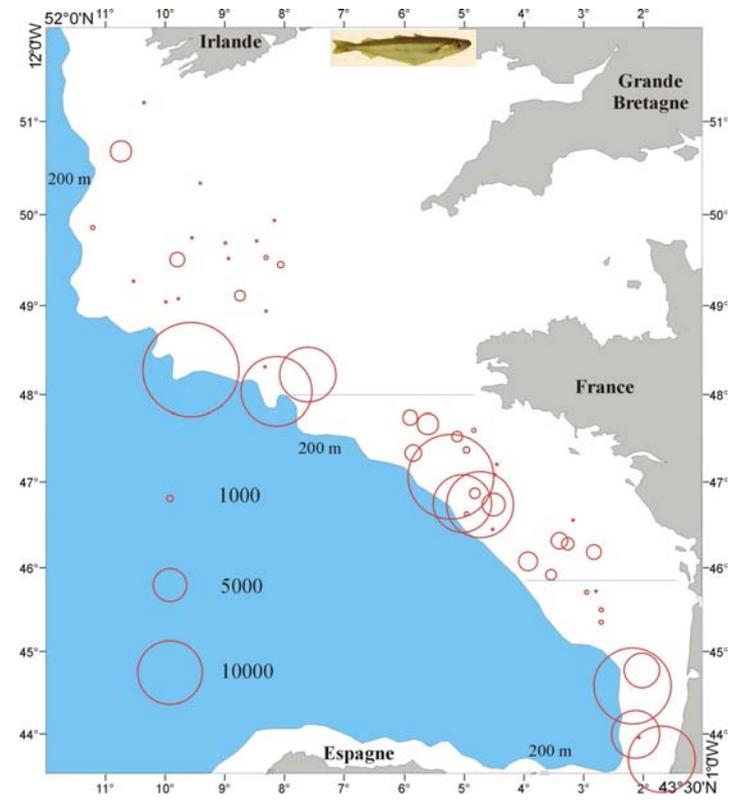
Carte de répartition de la gadicule argentée (*Gadidulus argenteus*)



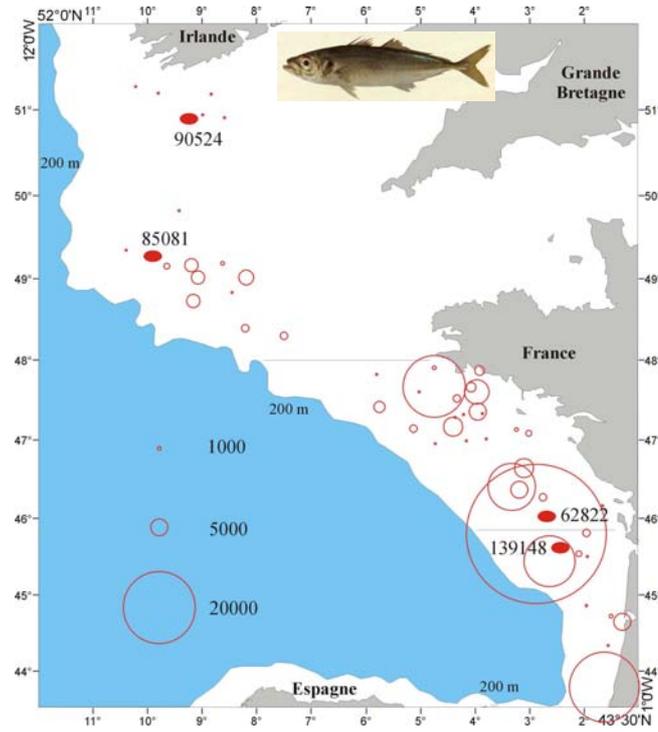
Carte de répartition du merlan (*Merlangius merlangus*)



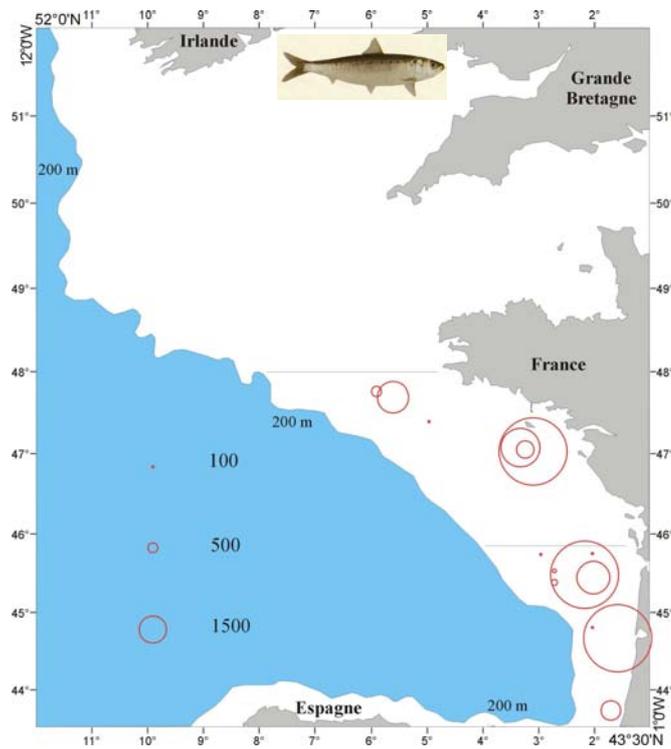
Carte de répartition du merlu (*Merluccius merluccius*)



Carte de répartition du merlan bleu (*Micromesistius poutassou*)



Carte de répartition du chinchard (*Trachurus trachurus*)



Carte de répartition de la sardine (*Sardina pilchardus*)

## 2. DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Le merlu européen est une espèce de première importance du point de vue de la pêche. Depuis quelques années, suite à la surexploitation du stock, il est apparu nécessaire de disposer de connaissances actualisées et détaillées sur la biologie et l'écologie du merlu en particulier durant sa période juvénile (dont il faut rappeler le volume important des captures de juvéniles). Ces connaissances étant indispensables pour permettre une meilleure gestion du stock de cette espèce (Voir recommandations et plan de gestion proposés par la DGXIV : bulletin UE 6-2003).

A partir de différentes approches, tels que l'estimation des abondances, de l'âge, d'étude du régime alimentaire des juvéniles et des adultes de merlu, j'ai pu analyser des processus (répartition, ponte, croissance, prédation, etc...) et avoir une vision spatio-temporelle de leur dynamique et de leur variabilité sous l'effet des modifications environnementales.

### **a. Variabilité ethnique... unité de gestion.**

Les moyennes vertébrales estimées sur les merlus provenant du golfe de Gascogne et de la mer Celtique ne sont pas différentes mais elles évoluent avec la croissance des individus. Chez les juvéniles de merlu, dont l'âge est inférieur à un an (longueur  $\leq 24$  cm), la moyenne vertébrale estimée ( $50,67 \pm 0,63$  vertèbres) est identique sur ces deux secteurs géographique mais elle est significativement inférieure à celle estimée sur des individus plus âgés ( $51,12 \pm 0,73$  vertèbres). Les facteurs environnementaux étant susceptibles de provoquer des modifications dans les caractères morphologiques (Zupanovic et Jardas, 1986), on peut également suggérer que la variabilité des conditions environnementales entre le golfe de Gascogne et la mer Celtique n'est pas d'ordre à affecter la moyenne vertébrale du merlu.

L'évolution de la moyenne vertébrale avec la croissance semble avoir été une source d'erreur dans les estimations antérieures réalisées sur le merlu de la mer Celtique (Belloc, 1935) et du golfe de Gascogne (Belloc, 1935 ; Stevidov, 1986). En effet, ces auteurs ont conclu à des estimations proches de celles que nous avons estimé sur les juvéniles du fait, probablement, de la présence dans leurs échantillonnages, d'un nombre important de merlu dont l'âge était inférieur à un an.

Nos résultats vont dans le même sens que ceux établis par les études génétiques. En effet, le merlu évoluant dans le golfe de Gascogne et le merlu évoluant en mer Celtique font partie de la même population génétique; différente de celle à laquelle appartient le merlu des eaux

ibériques, le merlu des eaux de l'ouest de la Norvège ou encore le merlu de Méditerranée (Roldan *et al.*, 1998 ; Lundy *et al.*, 1999).

## **b. Croissance**

La description de la croissance du merlu durant sa première année de vie a été établie en utilisant les accroissements journaliers des otolithes (Pannella, 1971). La structure de l'otolithe (sagittae) de merlu du golfe de Gascogne et de la mer Celtique est similaire à celle décrite pour les espèces du genre merlu mais aussi chez d'autres poissons. Plusieurs zones translucides, différemment positionnées sur l'axe nucleus accessoire antérieur (le plus ancien) → pointe du rostre, apparaissent sur le patron de croissance de l'otolithe du juvénile de merlu. Nos résultats confirment qu'elles ne correspondent pas à des marques hivernales (ou annuelles), mais plutôt à des événements environnementaux et / ou physiologiques ponctuels et vécus soit individuellement soit en groupe, par les juvéniles de merlu.

Le taux de croissance des juvéniles de merlu ne présente pas de variabilité que l'on soit dans le golfe de Gascogne ou bien en mer Celtique, mais une variabilité interannuelle existe bien. Le taux de croissance estimés pour les juvénile de 2001 ( $0,71 \text{ mm.J}^{-1}$ ) était significativement inférieur à celui de 2002 ( $0,74 \text{ mm.J}^{-1}$ ). Cette variabilité interannuelle est à attribuer aux paramètres du milieu dont la température de l'eau.

De telles valeurs du taux de croissance et donc des longueurs atteintes au terme d'une année de vie ( $\approx 24 \text{ cm}$ , dans le cadre de notre étude) sont supérieures à celles estimées en Méditerranée mais sont proches de celles estimées sur d'autres espèces du genre merlu telle que le merlu du pacifique (*M. productus*), le merlu du Cap (*M. capensis*) et le merlu uruguayen (*M. hubbsi*).

Dans notre zone d'études, les estimations antérieures assimilaient une longueur de 24 cm, obtenue par l'interprétation des marques annuelles, à celle d'un merlu dont l'âge était proche de deux années. Le grand nombre d'estimations des longueurs aux âges du merlu, obtenues par cette technique, explique par lui-même la difficulté liée à l'interprétation des marques hivernales. En effet, le problème réside dans la localisation la première marque hivernale et donc de la longueur du merlu à son premier hiver (Descamps et Labastie, 1978 ; Morales-Nin *et al.*, 1998). Comme nous l'avons signalé précédemment, de nombreuses zones translucides sont déposées sur le patron de croissance des otolithes prélevés sur les juvéniles de merlu ; elles peuvent, si elles sont assimilées à des marques annuelles, biaiser le schéma de croissance

du merlu de différentes manières. D'ailleurs Piñeiro et Sainza (2002) ont rapporté que l'interprétation de ces zones translucides comme des marques annuelles a souvent amené à une sous estimation des taux de croissance chez le merlu.

Notre conviction était que ce problème de détermination de la première marque hivernale ne pouvait être résolu que si nous connaissions avec précision la longueur et l'âge atteints par le merlu au premier janvier suivant sa naissance.

Pour cela, il était nécessaire de déterminer sa date de naissance et rétro-calculer la période de ponte. Et parce que la croissance du merlu est linéaire durant ses premières périodes de vie, pour déterminer cette longueur, il suffisait de remplacer dans la relation taille – âge, établies pour les juvéniles, la variable « âge » par le nombre de jour compris entre la date de naissance et 1<sup>er</sup> janvier qui suit celle ci.

Comme pour l'étude de la croissance des juvéniles, nous avons utilisé la microstructure des otolithes (Campana et Jones, 1992) pour estimer la période de ponte du merlu dans le golfe de Gascogne et en mer Celtique. Selon nos estimations, elle se déroule en lots successifs et s'étale sur 8 mois (du milieu de l'automne au milieu de l'été) avec un maximum qui se produit au mois d'avril. Ces résultats sont corroborés par ceux obtenus par d'autres auteurs dans la même zone géographique : dans le golfe de Gascogne par Arbault et Lacroix-Boutin (1969), Sarano (1983), Martin (1991) et Casarino et Motos (1994) et en mer Celtique par Coombs et Mitchell (1982), Horstman (1988) et Fives *et al.* (2001).

Les données sur la période de ponte nous ont permis d'estimer la longueur du merlu au premier janvier suivant sa naissance. Celle estimée pour les merlus de 2001 a été utilisée comme repère pour positionner la première marque hivernale sur des otolithes préparés en coupes transversales.

La courbe de croissance du merlu a été obtenue en utilisant le rétro-calcul des longueurs aux anneaux. Contrairement aux conclusions de la majeure partie des auteurs qui ont étudié la croissance du merlu en utilisant diverses méthodes (distribution des fréquences de tailles, rétro-calcul ou longueurs moyenne au nombre d'anneaux), on n'a pas pu établir de croissance différentielle entre mâles et femelles. Notre estimation de la longueur du merlu (17,3 cm) à son premier hiver (Groupe G-0) est supérieure à celles établies, dans la même zone géographique, même récemment (Lucio *et al.*, 2000), par d'autres auteurs. Elle est toutefois similaire à celle du merlu des eaux ibériques : 17,3 cm (Piñeiro et Hunt, 1989) ; 17,3 cm pour

le mâle et 16,8 cm pour les femelles (Piñeiro et Sainza, 2002). D'ailleurs, sur nos coupes d'otolithes, nous avons localisé la première marque hivernale à 0,143 cm de distance du nucleus ; alors qu'elle a été localisée à 0,13 cm du nucleus sur les coupes d'otolithe du merlu des eaux ibériques par Piñeiro et Sainza (2002). Une telle similitude peut s'expliquer par la proximité des eaux de notre zone d'étude et des eaux ibérique et de la quasi-simultanéité des saisons (dont les hivers) et la faible différence (0,013 cm) pourrait être expliquée par la précocité (du fait de la latitude), bien que très faible, des saisons dans les eaux ibériques.

Les paramètres de croissance ( $L_{\infty}$ ,  $K$  et  $t_0$ ) que nous avons estimé semblent cohérents lorsqu'ils sont utilisés pour l'estimation des taux de croissance absolus aux âges (TCA), l'âge maximum ( $t_{max} \approx 23$  ans), le poids moyen aux âges et le coefficient instantané de mortalité naturelle ( $M = 0,2$ ).

On a pu établir que l'évolution du poids du merlu en fonction de la taille est constante et quasi isométrique ( $b = 3,099$ ). Ce même constat avec un coefficient d'isométrie similaire a été rapporté par Quéro (1984) pour le merlu (sans distinction du sexe) du golfe de Gascogne et de la mer Celtique ( $b = 3,074$ ) et par Coull *et al.* (1989) pour le merlu (sans distinction du sexe) de la mer du nord et de l'ouest de l'Ecosse ( $b = 3,099$ ).

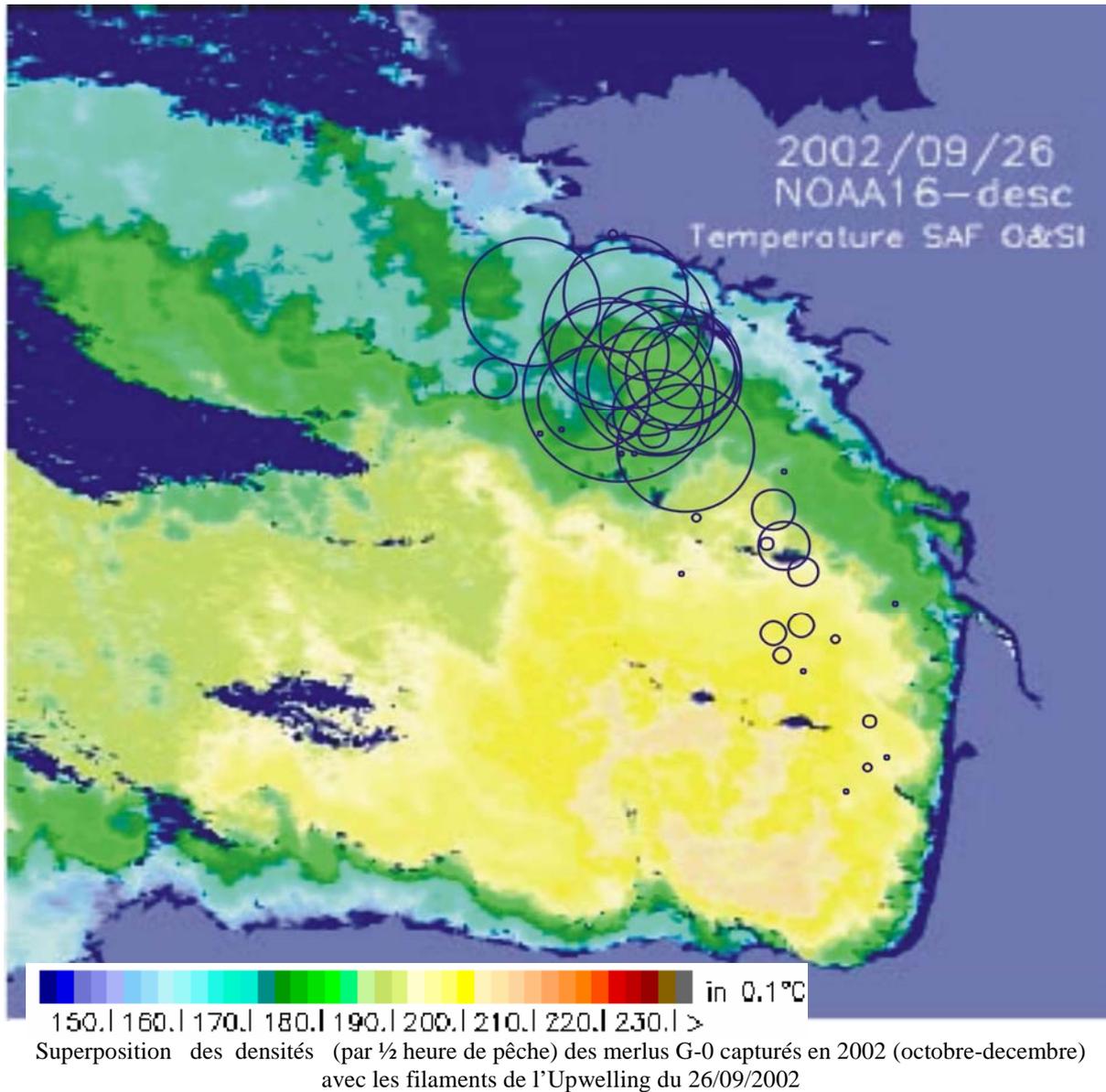
De la même manière, nos résultats ont montré que le poids total du merlu est relié à son poids éviscéré par un facteur de conversion ( $F_c = 1,086$ ). Cette valeur du  $F_c$  est également similaire à celle établie pour le merlu, sans distinction du sexe, par Lucio *et al.* (2000) dans le golfe de Gascogne ( $F_c = 1,118$ ) et par Coull *et al.* (1989) pour le merlu de la mer du nord et des côtes ouest de l'Ecosse ( $F_c = 1,069$ ).

L'estimation du facteur de conversion ( $F_c$ ) nous a permis de calculer les indices de condition  $k$  du merlu durant sa première année de vie et de les comparer. Les résultats que nous avons obtenus nous ont montré que sur la période d'octobre à décembre de 2001 les juvéniles de merlu ( $k = 0,63$ ) se trouvait dans de meilleures conditions environnementales que les juvéniles de merlu de la même période en 2002 ( $k = 0,43$ ).

### **c. Répartition spatiale**

Notre étude sur la répartition spatiale du merlu (notamment le merlu du groupe G-0 et G-1) a montré qu'en présence de perturbations de l'hydrologie dans les zones de nurserie, le comportement de celui pouvait se traduire par des comportements (migrations) inhabituels.

En effet, sous l'impact d'un upwellings qui s'est produit en septembre 2002 (Gohan *et al.*, 2002) les juvéniles de merlu (G-0 et G-1) ont déserté leurs zones de nourricerie situées dans le sud du golfe de Gascogne. La superposition de la répartition spatiale des ces groupes d'âge juvéniles avec le les filaments de l'upwelling sus-cité (figure ci-dessous) va dans le sens de cette interprétation.



De tels comportements ont déjà été observés sur le merlu du pacifique (*M. productus*) des côtes du nord-ouest américaines par Horn *et al.* (1999), Benson *et al.* (2002) et Grover *et al.* (2002). Pour ces auteurs, l'effet des upwellings (Benson *et al.*, 2002 ; Grover *et al.*, 2002) et des courants permanents (Horn *et al.*, 1999), la disponibilité en Euphausiacés (aliment de base des juvéniles de merlu) est réduite dans le milieu, ce qui provoque un ralentissement dans la croissance des juvéniles du genre merlu et leur départ de leurs zones de nourricerie habituelles

pour des zones ‘refuges’ où la nourriture est plus abondante. Les capacités d’adaptation des espèces du genre merlu aux variations importantes de leurs milieux ont déjà été décrites (Jones, 1974 ; Grant et Leslie, 2001; Orsi-Relini *et al.*, 2002). A ce propos, l’étude de la répartition bathymétrique des juvéniles de merlu nous a montré que les zones de nourricerie du merlu sont nombreuses. En plus de celles déjà connues (Grande vasière dans le golfe de Gascogne et Grande Soles en mer Celtique), nous avons pu délimiter d’autres zones dans le sud du golfe de Gascogne ((*le Large de Saint-Jean de Luz, Le Fer à cheval et les limites du gouffe de Cap Breton*) et en mer Celtique (*les bancs de Labadie et Jones ainsi que deux autres zones (dont les noms n’ont pu être trouvés) situées l’une au sud du banc Nymphé et l’autre à l’ouest de la Grande Sole*). Dans l’ensemble des zones de nourricerie, les résultats que nous avons obtenus ont confirmé que jusqu’à son deuxième hiver (32 cm) le merlu se concentrait dans sa zone de nourricerie. Sa diffusion dans la zone de nourricerie s’effectue dans le sens ‘eaux profondes → vers eaux côtières’ en fonction de sa croissance. Au delà de cette taille (> à 32 cm), le merlu reprend la direction du large. Ces observations ont été rapportées par Guichet *et al.*, (1974), Desaunay *et al.* (1978) et Poulard (2001). L’étude de la répartition bathymétrique par sexe et par groupe d’âge n’a pas permis, contrairement aux conclusions de certains auteurs (Hickling, 1930 ; Sarano, 1983 ; Casey et Pereiro, 1995 et Poulard, 2001), d’établir une variabilité entre les tailles des mâles et des femelles au même groupe d’âge et au même palier de profondeur. Toutefois, les densités des mâles du groupe d’âge G-1 sont supérieures à celles des femelles du même groupe d’âge lorsqu’on les compare au même palier de profondeur. Chez les merlu plus âgés, et plus on se rapproche des eaux du large, les densités des femelles dominent comme l’a déjà démontré Poulard (2001).

D’ailleurs on a pu établir que dans les secteurs géographiques où les profondeurs sont les plus importantes (la mer Celtique dans le cas de notre étude), la composition de la population de merlu en nombre de groupe d’âge est plus importante et les groupes d’âge avancés sont principalement composés de femelles. Naturellement, le sex ratio de la population de merlu s’en trouve affecté. Contrairement aux conclusions de Guichet (1996) et de Lucio (2000) qui estiment qu’en moyenne le sex ratio est de l’ordre de 50% que l’on soit en mer Celtique ou bien dans le golfe de Gascogne, nos estimations montrent que le sex ratio estimés en mer Celtique est significativement plus élevé (>50%) que celui estimé dans le golfe de Gascogne (< 45%) entre octobre et décembre quelle que soit l’année d’étude considérée.

#### **d. Ecologie alimentaire**

La dispersion du merlu dans les zones de nourricerie semble être régulée par ses besoins alimentaires. En fonction de sa croissance, le régime alimentaire du merlu évolue.

D'une alimentation principalement composée de crustacés, le merlu devient ichtyophage exclusif à 23 cm. En mer Celtique, son régime alimentaire est principalement constitué de chinchards et dans une moindre importance de merlus et d'argentines. Dans le nord du golfe de Gascogne, les poissons proies sont le chinchard, le merlu, l'anchois et de merlan bleu. Dans le sud du golfe de Gascogne, la part du merlan bleu est aussi importante que celle du chinchard et de l'anchois alors que celle du merlu est très faible. Le cannibalisme est un phénomène connu chez le merlu et il est observé déjà chez les juvéniles et il augmente avec l'âge. Le merlu- proie est constitué des juvéniles du groupe G-0. Au regard de son comportement alimentaire en général et des caractéristiques de ses proies (régime alimentaire, zone d'alimentation et reproduction), le merlu peut être qualifié de prédateur opportuniste embusqué et qui n'est pas très actif. Il ne remonte pas dans les couches superficielles de l'eau pour se nourrir mais attend ses proies au fond.

Chez *M. capensis*, Punt *et al.* (1992) ont estimé que les merlus adultes consomment environ 500 000 tonnes de leurs juvéniles par an. En mer Celtique, il a été montré que le cannibalisme était peu important (<1%) du fait probablement de la ségrégation entre la répartition des juvéniles et ces adultes (Du Buit, 1996). Un faible taux de cannibalisme a été rapporté par Guichet (1995) dans le golfe de Gascogne. Dans notre étude nous avons pu mettre en évidence que le cannibalisme est important uniquement dans le nord du golfe de Gascogne. Cette différence d'intensité du cannibalisme selon les secteurs géographiques pourrait résulter de la localisation des zones de nourricerie mais aussi de la présence des espèces proies.

La majorité des espèces proies des merlus adultes sont des espèces « pélagiques » qui nagent activement tel que le merlan bleu, l'anchois ou le chinchard. Ce sont les mêmes cas de figures qui ont été décrit pour le merlu dans d'autres secteurs géographiques et d'autres espèces du genre merlu (Punt *et al.*, 1992). Enfin on observe que la majeure partie des espèces, dont se nourrit le merlu, sont des espèces commerciales. Selon Du buit (1996) la mortalité provoquée par la prédation du merlu sur ces stocks représente le double de la mortalité provoquée par la pêche. La surexploitation des espèces proies du merlu (ex : anchois, sardines, chinchard) pourrait avoir des conséquences sur la survie et donc l'abondance du merlu.

Au vu des résultats que nous avons obtenu et des études antérieures, certaines voies de recherche mériteraient d'être approfondies et développées.

- Vu les captures importantes de juvéniles et la nécessité de les protéger, il est important d'avoir : i) une localisation plus précise des zones de nurserie ; ii) une connaissance plus approfondie du comportement des juvéniles dans leurs zones de nurserie en fonction des fluctuations des paramètres environnementaux.

En attendant, pour limiter 'le gaspillage en juvéniles' (rejets par les navires de pêche), il serait intéressant, tout en maintenant les quotas de pêche et les mailles actuels, de réduire la taille de première capture. Ainsi, les quotas seront plus rapidement utilisés et la biomasse féconde (reproducteurs) moins intensément ciblée.

- La connaissance de l'âge et de la croissance étant un paramètre indispensable dans toute étude de la dynamique des populations, nous avons pu montrer que lorsque les marques saisonnières des otolithes sont difficilement interprétables, l'étude de la microstructure de l'otolithe peut pallier et compléter les estimations d'âges. Si la périodicité journalière des accroissements des otolithes de merlu a été validée, il reste qu'il est nécessaire de la confirmer et de valider les différentes marques observées sur l'otolithe de merlu.

Les taux de croissance que nous avons estimés devraient être confirmés par des études de marquage – recapture, telles que celles entreprises par Ifremer et cela à différentes saisons de l'année et dans la mesure du possible, dans différentes zones géographiques de l'aire de répartition du merlu.

Les interactions biotiques doivent être davantage prises en considération dans la gestion des stocks. Dans le cas du merlu, un suivi à long terme des assemblages et des interactions (relations proie - prédateur) qui peuvent exister entre le merlu et les espèces des autres stocks doivent être analysées de façon plus détaillée. De même qu'il serait intéressant d'étudier l'évolution des abondances du merlu avec celles de ses principales proies. Enfin, quantifier la part du cannibalisme dans l'estimation de la mortalité naturelle est un élément qui permettra une meilleure compréhension de la dynamique de l'espèce.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aldebert, Y. & Carries, J.C., 1989. La croissance du merlu dans le Golfe du Lion. Méthodologie. Problèmes posés. Report of the age-reading workshop on Mediterranean Hake and Sardine. *Palma de Mallorca, Espana*, 10-15 April 1989 : 66-70.
- Alheit, J. & Pitcher, T.J., 1995. Hake. Fisheries, Ecology and Markets, Fish and Fisheries Series 15. Chapman & Hall, London, 478 p.
- Allen, P.M. & McGlade. J.M., 1986. Dynamics of discovery and exploitation : th case of the scottian shelf groundfish fisheries: *Can. Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40 : 1187-1200.
- Álvarez, A., Hernández, E., Tintoré, J., 2000. On the effect of small-scale oceanic variability on topography-generated currents. *Geophys. Res. Lett.* 27 (6) : 739-742.
- Álvarez, P., Motos, L., Uriarte, A. & Egaña, J., 2001. Spatial and temporal distribution of European hake, *Merluccius merluccius* L., eggs and larvae in relation to hydrographical conditions in the Bay of Biscay. *Fish. Res.* 50 : 11-128.
- Álvarez, P., Fives, J., Motos, L., Santos, M., 2004. Distribution and abundance of European hake *Merluccius merluccius* (L.), egges and larvae in the North East Atlantic waters in 1995 and 1998 in relation to hydrographic conditions. *Journal of Plankton Research* 2004 26(7):811-826.
- Andersen, V. & Sardou, J., 1992. The diel migrations and vertical distributions of zooplankton and micronekton in thé Northwestern Mediterranean Sea. 1. Euphausiids, mysids, decapods and fishes. *Journal of Plankton Research* Vol. 14 no.8 pp.l 129-1154.
- Andersen, V., Sardou, J and Gasser, G., 1997. Macroplankton and micronekton in the northeast tropical Atlantic: abundance, community composition and vertical distribution in relation to different trophic environments. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, Volume 44, Issue 2, February 1997, Pages 193-222.*
- Anon, 2000. Report of the Working Group on the Assessment of Southern Shelf Demersal Stocks. ICES CM 2000/ACFM: 4. 744 pp.
- Anon, 2002. La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture. FAO (Eds) ([www.FAO.org](http://www.FAO.org)).
- Anon, 2002b. "Analyse du marché du merlu et implications pour la gestion des pêches dans le golfe du Lion et le golfe de Gascogne" (1997-1999). Rap. OÏKOS Environnement-Ressources.
- Anon, 2003. Hake - Northern stock (Division IIIa, Sub-areas IV, VI and VII and Divisions VIIIa,b). ICES Fisheries Science. Services. 252-261.
- Anon, 2003b. Merlu (*Merluccius merluccius*) Stock nord ((Division IIIa, Sub-areas IV, VI and VII et Divisions VIIIa,b). Ifremer (Eds) ([www.ifremer.fr](http://www.ifremer.fr))
- Arbault, S. & Lacroix-Boutin, N., 1969. Epoques et aires de ponte de poissons teleostéens du le Golfe de Gascongne en 1965–1966 (oeufs et larves). *Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit.* 33 (2) : 181–202.

- Arneri, E. & Morales-Nin, B., 2000. Aspects of the early life history of European hake from the central Adriatic. *J. Fish Biol.* 56 : 1368-1380.
- Bagenal, T.B., 1954. The growth rate of the hake, (*Merluccius merluccius* L.), in the Clyde and other Scottish sea areas. *J. mar. biol. Assoc. U.K.* 33 : 69-95.
- Bailey, R.S., 1982. The population biology of the blue whiting in the North Atlantic. *Adv. Mar. Biol.* 19 : 257-355.
- Bailey, K.M., Francis, R.C. & Stevens, P.R., 1982. The life history and fishery of the Pacific Whiting, *merluccius Productifs*. Calif. Coop. *Oceanic and Fish Investigations Report.* 23 : 81-98.
- Barscht, J., Lavin, A. & Motos, L., 1996. A numerical model system of the region around the Iberian peninsula: model validation and application to hake larvae drift in the Bay of Biscay. *ICES C.M.* 1996/S7.
- Barthe, X. & Castaing, P., 1989. Etude théorique de l'action des courants de marée et des houles sur les sédiments du plateau continental du Golfe de Gascogne, *Oceanologica Acta* **12**, 325-334.
- Beamish, R.J. & Fournier, D.A., 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations", *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* 38 : 982-983.
- Belloc, G., 1929. Etude monographique du merlu. *Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit.* 2 : 231-288.
- Belloc, G., 1935. Etude monographique du merlu *Merluccius merluccius* L., 3ème partie. *Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit.* 8 : 145-202.
- Benson, A.J., McFarlane, G.A., Allen, S.E. & Dower, J.F. 2002. Changes in Pacific hake (*Merluccius productus*) migration patterns and juvenile growth related to the 1989 regime shift. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59 : 1969-1979.
- Berg, J., 1979. Discussion of investigation the food of fishes with reference to a preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavencens*. *Marine Biology.* 50 : 263-273.
- Beverton, R.J.H. 1963. Maturation, growth and mortality of clupeid and engraulid stocks in relation to fishing. *Rapp. P.-V. Reun.Cons. Int. Explor. Mer*, 154: 44-67.
- Bez, N., Rivoirard, J. & Poulard, J.C., 1995. Approche transitive et densités de poissons. *Cahiers de Géostatistique.* 5.
- Birtwistle, W. & Lewis, H.M., 1925. Hake Investigations. Rep. Lanc. Sea Fish.. Lab.,1925, pp. 36-56
- Bjelland, R.M., Skiftesvik, A.B., Developing the European hake (*Merluccius merluccius*) as a new species for aquacultural production. In: *Proceedings of the Abstracts of the 24th Annual Larval Fish Conference, Gulf Shores, AL, November 2000.*
- Borja, A., Uriarte, A., Valencia, V., Motos, L., Uriarte, A., 1996. Relationships between anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment and the environment in the Bay of Biscay. *Sci. Mar.* 60 (Suppl. 2) : 179-192.
- Bouhhal, M.,1973. Le merlu des côtes nord de la Tunisie: Étude économique et biologique (reproduction, sex ratio et repartition bathymétrique). *Bull. Inst. Oceanogr. Pêche Salammbô*, 2: 579-603.

- Cabioch, L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la manche occidentale. *Cat. Bio. Mar* (5) : 489-720.
- Cadenat, J., 1950. Note sur les merlus de la côte occidentale d'Afrique. *Congr. Pêches Pêcher. Un. Franc, d'Outre-Mer, Inst. Col., Marseille*. 128-130.
- Cadenat, J., 1952. Note au sujet des merlus de la région de Dakar. *J. Cens. int. Explor. Mer*, 18 : 231p.
- Campana, S.E. & Nielson, J.D., 1985. Microstructure of fish otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1014-1032.
- Campana, S.E. & Mookness, E., 1991. Accuracy and precision of age and hatch date estimates from otolith microstructure examination. *ICES J. mar. Sci.* 48 : 303-316.
- Campana, S.E. & Jones, C., 1992. Analysis of otolith microstructure data, p. 73-103. In D. K. Stevenson and S. E. Campana (ed.) Otolith microstructure examination and analysis. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 117.
- Casarino, B., Motos, L., 1996. Identification and distribution of hake *Merluccius merluccius* (L.) eggs and larvae in Bay of Biscay waters. Annex to the first SEFOS Annual Report. Aberdeen, 1994.
- Casey, J. & Pereiro, J., 1995. European Hake (*M. merluccius* L.) in the North.east Atlantic. In: (Alheit, J., Pitcher, T. J. (Eds.), Hake. *Fisheries, Ecology and Markets, Fish and Fisheries Series 15*. 125-147.
- Castaing, P., Weber, O. & Yoo, H., 1980. Etude par télédétection des zones côtières de la Charente et de l'Aquitaine. Contrat CNEXO-IGBA, n°78/1891. *Publ. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, 11 : 103 p.
- Castaing, P., Froidefond, J.M., Lazure, P., Weber, O., Prud'homme, R. & Jouanneau, J.M. 1999. Relationship between hydrology and seasonal distribution of suspended sediments on the continental shelf of the Bay of Biscay. *Deep-Sea Research II*. 46 : 1979-2001.
- Castillo, F.G., Martinez, J.L. & Garcia-Vazquez, E., 2003. Identification of Atlantic Hake Species by a Simple PCR-Based Methodology Employing Microsatellite Loci. *Journal of Food Protection*. 66 (11) : 2130-2134.
- Chang, W.Y.B., 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39 : 1208-1210.
- Charuau, A. & Morizur, Y., 1981. Description et activité des flottilles françaises opérant en mer d'Irlande et en mer Celtique. CIEM. CM 1981/K : 359.
- Chaussade, J., 1997. *La mer nourricière: enjeu du XXIe siècle*, Nantes, Institut de Géographie de l'Université de Nantes, 1994, 154 p.
- Clark, R.S., 1920. The pelagic young and early bottom stages of teleosteans. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 12 : 152-240.
- Cohen, D.M., Inada, T., Iwamoto, T. & Scialabba, N., 1990. FAO species catalogue. Vol. 10. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. *FAO Fish. Synop.* 10 (125). 442 p.
- Coombs, S.H. & Mitchell, C.E., 1982. The development rate of eggs and larvae of the hake, *Merluccius merluccius* (L.) and their distribution to the west of the British Isles. *L. Cons. Int. Explor. Mer.* 40 : 119-126.

- Corbari, L., Sorbe, J.C., 2000. Structure of the suprabenthic assemblages in the Capbreton area (SE of the bay of Biscay). *In: Océanographie du golfe de Gascogne. VII<sup>e</sup> Colloq. Int. Biarritz, 4-6 avril 2000.* Elbé, J. & Prouzet, P., *Ed. Ifremer, Actes Colloq.* 31 : 87-95.
- Coull, K.A., A.S. Jermyn, A.W. Newton, G.I. Henderson and W.B. Hall., 1989. Length-weight relationships for 88 species of fish encountered in the North Atlantic. *Scottish Fish. Res. Rep.* 43, 80 p.
- Coulliou, J.R., 1996. - La pêche bretonne : les ports de Bretagne - Sud face à leur avenir. -  
Rennes : Presses universitaires de Rennes, 1998. - 446 p.
- De Pontual, H., Bertignac, M., Battaglia, A., Bavouzet, G., Moguedet, P. & Groisson, A.L., 2003. A pilot tagging experiment on European hake (*Merluccius merluccius*): methodology and preliminary results. *ICES, J. Mar. Sci.* 60 : 1318-1327.
- Decamps, P. & Labastie, J., 1978. Note sur la lecture et l'interprétation des otolithes du merlu. *ICESCM1978/G:41.*
- Desaunay Y., Dorel, D., Lemoine, M. & Beillois, P., 1978. Observations sur le merlu (*Merluccius merluccius*) de la zone côtière du golfe de Gascogne (1976, 1977, 1978). *Cons. int. Explor. Mer, C.M. 1978/G. 28*, 6p.
- Dorel, D., 1986. Poissons de l'Atlantique Nord-Est : relations taille-poids. *Ifremer Report DRV.86.001/RH/NANTES.* 165 p.
- Du Buit, M.H., 1996 Diet of hake (*Merluccius merluccius*) in the Celtic Sea. *Fish. Res.* 28 : 381-394.
- Fariña, A.C. & Fernández, A., 1986. "Datos biológicos de la merluza del oeste de Irlanda", *Informes Técnicos Instituto Español Oceanografía.* 47 : 1-13.
- Fives, J.M., Acevedo, S., Lloves, M., Whitaker, A., Robinson, M. & King, P.A., 2001. The distribution and abundance of larval mackerel, *Scomber scombrus* (L.), horse mackerel, *Trachurus trachurus* L., hake, *Merluccius merluccius* L., and blue whiting, *Micromesistius poutassou* (Risso, 1826) in the Celtic Sea and west of Ireland during the years 1986, 1989 and 1992. *Fish. Res.* 50, 17-26.
- Garrison, L.P. & Link, J.S., 2000. Diets of five hake species in the northeast United States continental shelf ecosystem. *Marine Ecology Progress Series.* 204 : 243-255.
- Gauldie, R.W., 1993. Continuous and discontinuous growth in the otolith of *Macruronus novaezelandiae* (Merlucciidae: Teleostei). *J. Morphol.* 21 : 271-294.
- Glémarec, M., 1973. The benthic communities of the European North Atlantic continental shelf. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 11. 263-289
- Gohin, F., Lampert, L., Guillaud, J.F., Herbland, A., Nézan, E., 2002. Satellite and in situ observations of a late winter phytoplankton bloom in the northern Bay of Biscay.
- Gordoa, A., Masó, M. & Voges, L., 2000. Monthly variability in the catchability of Namibian hake and its relationship with environmental seasonality. *Fisheries Research.* 48 (2) : 185-195.
- Gordoa, A., Raventós, N. & Deali, F., 2001. Comparison between micro- and macro-structure reading in the age estimation of Cape hake. *J. Fish Biol.* 59 : 1153-1163.
- Granadeiro, J.P. & Silva, M.A., 2000. The use of otoliths and vertebrae in the identification and size-estimation of fish in predator-prey studies. *Cybium.* 24 (4) : 383-393.

- Grant, W.S.& Leslie, R.W., 2003. Inter-ocean dispersal is an important mechanism in the zoogeography of hakes (Pisces : *Merluccius* spp.). *Journal of Biogeography*. 28 : 699-721.
- Grover, J.L., Buckley, T.W. & Woodbury, D., 2002. Effects of the 1997-1998 El Nino on early-juvenile Pacific hake *Merluccius productus* : age, growth, abundance and diet in coastal nursery habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 240 : 235-247.
- Guichet, R., Quero, J. C., and Labastie, J. 1973. Estimation de la composition du stock du merlu au nord et à l'ouest de l'Irlande. *ICES CM 1973/G*: 5.
- Guichet, R., Dardignac, J. & Guégen, J., 1974. Distribution des jeunes merlus des groupes I, II, III, dans le golfe de Gascogne. *ICES CM 1973/G*: 7. 3 p.
- Guichet, R., 1988. Etude de la croissance du merlu européen (*Merluccius merluccius* L.) au cours de ses premières années. *ICES CM 1988/G*: 53.
- Guichet, R. & Labastie, J., 1992. Détermination de l'âge du merlu européen (*Merluccius merluccius*, L.). Problèmes d'interprétation des otolithes. In : by J.L. Bagliniere, J. Castanet, F. Conand and F.J. Meunier (Eds), Tissus durs et âge individuel des Vertébrés. *Colloques et Séminaires ORSTOM Editions, Paris, France*, 71-78.
- Guichet, R., 1995. The diet of European hake (*Merluccius merluccius* L.) in the northern part of the Bay of Biscay. *ICES, J. Mar. Sci.* 52 : 21-31.
- Guichet, R., 1996. Le merlu européen (*Merluccius merluccius*). Bilan des connaissances biologiques; évolution de l'exploitation; évaluations des stocks et mesures de gestion. *Rapport interne IFREMER DRV/RH-L'Houmeau 96* (4) : 55 p.
- Guillou, A. & Njock, J.C., 1978. Analyse des structures de la pêche dans les ports de la côte atlantique française de 1961 à 1975 et des incidences du chalutage sur les stocks des principales espèces concernées par cette activité dans les mers adjacentes. *Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit.* 42 (1-2) : 17-166.
- Gulland, J.A., 1969. Manual of methods for fish stock assessment. I. Fish population analysis. *FAO Man. Fish. Sci.* (4): 154.
- Hacunda, J.S., 1981. Trophic relationships among demersal fishes in a coastal area of the gulf of Main. *Fisheries Bulletin*, 79 : 775-788.
- Heath, M.R., 1992. Field investigations on the early life stages of marine fish. *Adv. Mar. Biol.* 28: 1-33.
- Hickling, C.F., 1927. The natural history of the hake. Parts I and II. *Fish. Invest. Ser. II*, 10(2): 112 p.
- Hickling, C.F., 1930. The natural history of the hake. Part III. Seasonal changes in the condition of the hake. *Fishery Investigations of Ministry of Agriculture and Fisheries. Series II*, XII (1).
- Hickling, C.F., 1933. The natural history of hake. 4. Age determination and growth rate. U.K. Ministre of Agriculture, Fisheries and Food. *Fisheries Investigations Series 2*. 13(2) : 120 p.
- Hickling, C.F.& Rutenberg, K.M., 1936. The ovary as an indicator of spawning period in fishes. *J. Mar. Biol.*, 2: 197-532.

- Hislop, J.R.G., Robb, A.P., Bell, M.A. & Armstrong, D.W., 1991. The Diet and food consumption of whiting (*Merlangius merlangus*) in the North Sea. *ICES Journal of Marine Science*. 48 : 139-156.
- Hollowed, A.B., Bailey, K.M., 1989. New perspectives on the relationships between recruitment of Pacific hake (*Merluccius productus*) in the ocean environment. In : Beamish, R.J.& McFarlane, G.A. (Eds.), Effects of Ocean Variability on Recruitment and an Evaluation of Parameters Used in Stock Assessment Models. *Can. Spec. Public. Fish. Aquat. Sci.* 108 : 207–220.
- Horn, P.L., 1998 The stock affinity of hake (*Merluccius australis*) from Puysegur Bank, and catch-at-age data and revised productivity parameters for hake stocks HAK 1, 4, and 7. New Zealand Fish. Assess. Res. Doc. 98/34. 18 p. (Unpubl. Rep., NIWA Library, Wellington).
- Horne, J.K., Smith, P.E., Schneider, D.C., (1999). Comparative examination of scale-explicit biological and physical processes: recruitment of Pacific hake (*Merluccius productus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci./J. Can. Sci. Halieut. Aquat.* 56(Suppl. 1): 170-179.
- Horstman, R.K., 1988. An investigation of the larval and postlarval fish community of the Celtic Sea, with special emphasis on the demographics of Larval Mackerel (*Scomber scombrus*). *Thesis Doctoral. Department of Zoology, University College Galway, Galway.*
- Horwood, J. W. 1993. Fecundity and biomass of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the northern Celtic Sea. - *ICES J. mar. Sci.* 50: 315-323.
- Iglesias, S., and Dery, L. 1981. Age and growth of hake (*Merluccius merluccius* L.) from ICES Divisions VIIIe and IXa. *ICES CM 1981/G*: 38.
- Imisiridou, A. & Triantaphyllidis, C., 1999. Developing and Applying Molecular Techniques to Differentiate Between the Atlantic and Mediterranean Hake (*Merluccius merluccius*) As a Case of Study. *European Commission. Technical Note N° 1.99.102.*
- Inada, T., 1981. Studies on the Merlucciid fish. *Bull Far Seas Fish Res. Laboratory, Shimizu, Japon.* 18 : 1-172.
- Jeffrey, J.A. & Taggart, C.T., 2000. Growth variation and water mass associations of larval silver hake (*Merluccius bilinearis*) on the Scotian Shelf. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57 : 1728–1738.
- Jégou, A.M. & Lazure, P., 1995. Quelques aspects de la circulation sur le plateau atlantique. *Actas del IV Col. Int. Ocean. Del Golfo de Vizcaya* 1994.
- Jones, B.W., 1974. World resources of hakes of the genus *Merluccius*. *Sea Fisheries Research*. 139-166.
- Jones, N.S., 1952. The bottom fauna and the food of flatfish of the Cumberland coast. *J. Anim. Ecol.* 21 : 182-205.
- Karakiri, M. and H. von Westernhagen, 1989 Daily growth patterns in otoliths of larval and juvenile plaice (*Pleuronectes platessa* L.): influence of temperature, salinity and light conditions. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 191:376-382.
- KARTAS, F., QUIGNARD, J.P., (1984). La fecondité des poissons téléostéens. Ed. Masson.Paris.
- Koutsikopoulos, C., Beillois, P., Leroy, C., Taillefer, F., 1998 : Temporal trends and spatial structures of the sea surface temperature in the Bay of Biscay. *Oceanol. Acta* 21(2), 335-344.

- Koutsikopoulos, C., Fortier, L. & Gagne, J.A., 1991. Cross-shelf dispersion of Dover sole (*Solea solea*) eggs and larvae in Biscay Bay and recruitment to inshore nurseries. *J. Plank. Res.* 13(5) : 923–945.
- Koutsikopoulos, C. & Lacroix, N., 1992. Distribution and abundance of sole (*Solea solea* (L.)) eggs and larvae in the Bay of Biscay between 1986 and 1989. *Neth. J. Sea Res.* 29(1–3) : 81–91.
- Koutsikopoulos, C. & Le Cann, B., 1996. Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay Anchovy. *Sci. Mar.* 60 : 9–19.
- Kvenseth, P.G., Skiftesvik, B. & Slinde, E., 1996. Hake-next to be farmed. In : *Proceedings of the 1996 CalCOFI Symposium, Monterey, CA.*
- Laevastu, T. & Hayes, M.L., Fisheries Oceanography and Ecology. 3rd Edition. *Fishing News Books. Oxford. 1985.*
- Lagardère F., de Pontual H., Troadec H. & Désaunay Y., 1998. Application de l'ICPMS à l'analyse microchimique des pièces calcifiées : comparaison des otolithes de juvéniles de sole *Solea solea* (L.) sur deux sites du golfe de Gascogne. - L'Houmeau : Programme "Sole", PNDR/GLOBEC France, rapport final, contrat universitaire ; 96.5.51.0024 : 31 p. - R196.
- Lago de lanzos, A., 1993. Datos de larvas de merluza (*Merluccius merluccius*) en Galicia y Cant?brico. Working Document. IEO.Vigo.
- Laine A.O., Momot W.T., Ryan P., 1991, Accuracy of using scales and cleithra for aging northern pike from an oligotrophic Ontario Lake. *N. Am. J. Fish. Manage.* 11, 220-225.
- Garrison, L. P., & Link, J.S. 2000. Diets of five hake species in the northeast United States continental shelf ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 204: 243-255.
- Lazure, P. and A.M. Jegou, 1998. 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. *Oc. Acta*, 21:165-177.
- Léauté, J.P., 1997. Les flottilles de pêche de l'Union Européenne dans le golfe de Gascogne vues du ciel. *Oceanologica Acta.* 21(2) : 371-381.
- Lee, R.M. 1920. A review of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales. *Fishery Invest. Lond. ser. II* 4 (2), 1-32.
- Lesueur, P., 1992. Les vasières de la plate-forme ouest-Gironde : modèle faciologique et archive sédimentaire des flux côtiers. Thèse Doct. Université Bordeaux 1, 197p.
- Letaconnoux, R., 1951, Considerations sur l'exploitation du stock de Merlu depuis 1937. *Rev. Trav. Off. Sci. Tech., «Peches Marit.»*, 16, p. 72—89.
- Lombarte, A. & Morales-Nin, B., 1995. Morphology and ultrastructure of saccular otoliths from five species of the genus *Coelorhynchus* (Gadiformes: Macrouridae) from the Southeast Atlantic. *Journal of Morphology.* 225 : 1-14.
- Lopez Veiga, E., Vazquez, A., Labarta, E., Alouso-Allende, J.M. Fuertes, J.R. and Larrañeta, M.G., 1974. Distribucion y abundancia de especies bentonicas de Galicia. I merluza, gallo y cigala (Octubre 1972, Marzo y Noviembre 1973 y Marzo 1974). *Int. Council Explor. Sea C.M.* 1974/G:2, 5 pp.

- Lucio, P., Murua, H. and Santurtún, M., 2000. Growth and reproduction of hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay during the period 1996-1997. Crecimiento y reproducción de la merluza (*Merluccius merluccius*) del Golfo de Vizcaya en el período 1996-1997. Sexto Coloquio Internacional sobre Oceanografía del Golfo de Vizcaya. Donostia-San Sebastián. Abril 1998. (in press in OZEANOGRAFIKA)
- Lundy, C.J.P., Morán, R., Millner, C., & Hewitt, G., 1999. Macrogeographic population differentiation in oceanic environments : a case study of European hake (*Merluccius merluccius*). a commercially important fish. *Mol. Ecol.* 8 : 1889-1898.
- Mackas, D.L., Kieser, R., Saunders, M., Yelland, D.R., Brown, R.M. & Moore, D.F., 1997. Aggregation of euphausiids and Pacific hake (*Merluccius productus*) along the outer continental shelf off Vancouver Island. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54 : 2080-2096.
- Martin, I., 1991. A preliminary analysis of some biological aspects of hake (*Merluccius merluccius* L. 1758) in the Bay of Biscay. *ICES C.M.* 1991/G:54.
- Mathews, C.P., 1985. Meristic studies of the Gulf of California species of *Merluccius*, with a description of a new species. *Journal of Natural History.* 19 : 697-718.
- Mathews, C.P., 1993. Productivity and energy flows at all trophic levels in the River Thames, England: Mark 2, p. 161-171. In V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. *ICLARM Conf. Proc.* 26 : 390 p.
- Maurin, C., 1968. Les merlus des côtes nord et nord-ouest d'Afrique (Atlantique et Méditerranée). *Ph.D. Thesis, Université de Nancy, France.*
- Meneses 99
- Modin, J., B. Fagerholm, B. Gunnarsson & L.Pihl, 1996. Changes in otolith microstructure at metamorphosis of plaice, *Pleuronectes platessa* L. *ICES J. of Mar.Sci.* 53: 745-748.
- Morales-Nin, B., E. Massutí & C. Stefanescu, 1996. Life history of *Alepocephalus rostratus* Risso, 1810 (Osteichthyes: Alepocephalidae) a main component of the Mediterranean deep-sea fish communities. *Journal Fish Biology* UK 48: 1097-1112.
- Morales-Nin, B., 1997. Review on the European hake age determination and validation problems European Fish Ageing Network, *EFAN Report*, 1-197.
- Morales-Nin, B. & Aldebert, Y., 1997. Growth of juvenile *Merluccius merluccius* L. in the Gulf of Lions (NW Mediterranean) based on otolith microstructure and length-frequency analysis. *Fish. Res.* 30 : 77-85.
- Morales-Nin, B., G. Torres, A. Lombarte & L. Recasens, 1998. Otolith growth and age estimation in the European hake. *Journal Fish Biology* 53: 1155-1168.
- Moser, H.G., Lo, N.C.H., Smith, P.F., 1997. Vertical distribution of Pacific hake eggs in relation to stage of development and temperature. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 38:120-126.
- Motos, L., Alvarez, P., Murua, H. & Lucio, P., 1997. Egg production hake biomass in ICES divisions VIIIa,b 1995 in comparison with 1983. *ICES C.M.* 1997/U:12.
- Motos, L., Alvarez, P. & Uriarte, A., 2000. Distribution pattern of hake (*Merluccius merluccius* (L.)) eggs and larvae in relation to environmental conditions in the Bay of Biscay in winter and early spring. *Ozeanografika.* 3 : 273-292.
- Murdoch, W.W., 1969. Switching in general predators : experiments of predator specificity and stability of prey populations. *Ecol. Monogr.* 39 : 335-354.

- Norbis, W., Lorenzo, M.I. & Torres, G., 1999. Growth of young-of-the-year hake (*Merluccius hubbsi* L.) in Uruguayan continental shelf based on otolith analysis. *Fish. Res.* 44 : 129-137.
- O'Brien, B., 1986. The distribution and community structure of larval and postlarval fish and chaetognaths off the West Coast of Ireland. *Thesis Doctoral. Department of Zoology, University College Galway, Galway.*
- Olivar, M.P., Quílez, G. & Emelianov, M., 2003. Spatial and temporal distribution and abundance of European hake, *Merluccius merluccius*, eggs and larvae in the Catalan coast (NW Mediterranean). *Fisheries Research.* 60 (2-3) : 321-331.
- Oliver P., Alvarez, F., Morales-Nin, B., 1989. Report on the Age - Reading Workshop on Mediterranean European hake and Sardine, Palma de Mallorca, Spain, 10-15 April 1989. FAO Rapp. Pêches. 447. 79-84.
- Oliver, P., 1991. Dinamica de la poblacion de Merluza (*Merluccius merluccius* L.) de Mallorca. Reclutamiento, crecimiento y mortalidad. *Ph.D. Thesis, Universitat de les Illes Baléares.*
- Orsi Relini, L., Cappanera, M. & Fiorentino, F., 1989. Spatial-temporal distribution and growth of *Merluccius merluccius* recruits in the Ligurian Sea. Observations on the 0 Group. *Cybium*, 13 : 263-270.
- Orsi Relini, L., Papaconstantinou, C., Jukic-Peladic, S., Souplet, A., De Sola, L.G., Piccinetti, C., Kayadas, S. & Rossi, M., 2002. Distribution of the Mediterranean hake populations (*Merluccius merluccius smiridus*, Rafinesque, 1810) (Osteichthyes: Gadiforaies) based on six years monitoring by trawl-surveys: some implications for management. *Sci. Mar.* 66(2) : 21-38.
- Panfili, J., Pontual, H. (De), Troadec, H., Wright, P.J. (EDS), 2002. Manual of fish sclerochronology. Brest, France: Ifremer-ird coedition, 464 p.
- Pannela, G., 1971. Fish otoliths, growth layers and periodical patterns. *Science.* 173 : 1124-1127.
- Pauly, D., 1984. Fish population dynamics in tropical waters : a manual for use with programmable calculators. ICLARM Stud. Rev. 8, 325 p.
- Pauly, D., 1985. Population dynamics of short lived species with emphasis on squids, *NAFO Science Council Studies.* 9 : 143-154.
- Payne, A. & Punt, A.E., 1995. Biology and fisheries of South African Cape hakes (*M. capensis* and *M. paradoxus*). In : J. Alheit & T.J. Pitcher (eds.), *Hake, Fisheries, Ecology and Markets.* 15-47.
- Pereiro, F.J., Fernández A., "Relación entre las edades y la profundidad, e índices y áreas de reclutamiento de la merluza, en Galicia y aguas adyacentes", Boletín Instituto Español Oceanografía, Volume: 1, Issue: 1 (1983), pp. 45-54.
- Perez, N. & Pereiro, F.J., 1985. First data on sexual maturation and sex-ratio of hake (*Merluccius merluccius* L.) from ICES divisions VIIIc and IXa. *ICES C.M.* 1981/G:37.
- Piñeiro, C. & Hunt, J.J., 1989. Comparative study on growth of European hake (*Merluccius merluccius* L.) from southern stock using whole and sectioned otoliths, and length frequency distributions. *ICES CM* 1989/G: 37. 16p.

- Piñeiro, C. & Sainza, M., 2003. Age estimation, growth and maturity of the European hake (*Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758)) from Iberian Atlantic waters. *ICES Journal of Marine Science* 60 (5) : 1086-1102.
- Pingree, R.D., & Le Cann, B., 1989. Celtic and Armorican shelf and slope residual currents. *Progress in Oceanography*, 23, 303-338.
- Pingree, R.D. & Le Cann, B., 1990. Structure, strength and seasonality of the slope currents in the Bay of Biscay region. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 70 : 857–885.
- Pingree, R.D., 1993. Flow of surface waters to the west of the British Isles and in the Bay of Biscay. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 40(1-2) : 369-388.
- Pinkas, L., Oliphant, M.S. & Iverson, L.K., 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California water. *Calif. Fish. And Game, Fish Bull.* 152 : 1-105.
- Pinot, J. P., 1974. Le précontinent breton entre Penmarc'h, Belle île et l'escarpement continental. Etude morphologique. Lannion. Imprim. 256p.
- Pla, C, Vila, A, & Garcia-Marin, J.L., 1991. Differentiation de stocks du merlu (*Merluccius merluccius*) par l'analyse génétique : comparaison de plusieurs populations méditerranéennes et atlantiques du littoral espagnol. *FAO Rapport Pêches*. 447 : 87-93.
- Postel, E., 1973. Théorie des pêches (*Dynamique des populations*). Université de Rennes, UER Sciences biologiques, cinq fascicules, 466 p, multigraphié.
- Poulard, J.C., 2001. Distribution of hake (*Merluccius merluccius* Linnaeus, 1758) in the Bay of Biscay and the Celtic sea from the analysis of French commercial data. *Fish. Res.* 50 : 173–187.
- Poulard, J.C. & Léauté, J.P., 2002. Interaction between marine populations and fishing activities: temporal patterns of landings of La Rochelle trawlers in the Bay of Biscay. *Aquatic Living Resources*. 15(4) : 197-210.
- Poulard, J.C., Blanchard, F., Boucher, J. & Souissi, S. 2003. Variability in the demersal fish assemblages of the Bay of Biscay during the 1990s. *ICES Marine Science Symposia*. 219 : 411-414.
- Punt, A.T., Leslie, R.W. & Duplessis, S.E., 1992. Estimation of the annual consumption food by cape hake, *Merluccius capensis* et *M. paradoxus*, off the South African west coast. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 12 : 611–634.
- Quéro, J.C. & Vayne, J.J., 1997. Les poissons de mer des pêches françaises. Delachaux & Niestlé, eds, 304p.
- Quéro J.C., Porché, P. & Vayne, J.J., 2003. Guide des poissons de l'Atlantique européen. Delachaux & Niestlé, eds. 465p.
- Reynaud, J.Y., Tessier B., Proust J.N., Dalrymple, B., Marsset T., Bourillet J.F., Lericolais G., De Batist M., 1999a. Eustatic and hydrodynamic controls on the architecture of a deep shelf sand bank (Celtic Sea). *Sedimentology*, 46, 703-721
- Reynaud, J.Y., Tessier B., Proust J.N., Dalrymple, B., Bourillet J.F., De Batist M., G. Lericolais, Berné S., Marsset T., 1999b. Architecture and sequence stratigraphy of a late Neogene incised valley at the shelf margin, Southern Celtic Sea. *J. Sedim Res.*, 69 (2),351-364.

- Roldân, M.I., Garcia-Marin, J.L., Utter, F.M. & Pla, C., 1998. Population genetic structure of European hake, *Merluccius merluccius*. *Heredity*. 81 : 327-334.
- Roldân, M.I., Garcia-Marin, J.L., Utter, F.M. & Pla, C. 1999. Genetic relationships among *Merluccius* species. *Heredity*. 83 : 79-86.
- Ruiz, A.E. & Fondacaro, R.R., 1997. Diet of hake (*Merluccius hubbsi* Marini) in a spawning and nursery area within Patagonian shelf waters. *Fisheries Research*. 30(1-2) :157-160.
- Sánchez, F., 1994. Patrones de distribución y abundancia de la merluza en aguas de la plataforma norte de la Península Ibérica. In : González-Garcés, A., y Pereiro, F.J. (Eds.), Jornadas Sobre el Estado Actual delos Conocimientos de las Poblaciones de Merluza que Habitan la Plataforma Continental Atlántica y Mediterránea de la Unión Europea con Especial Atención a la Península Ibérica. *Publicación Privada*. 255–279.
- Sánchez, F., Gil, J., Mahé, J.C., Moguedet, P., 2000. Links between demersal species distribution patten and hydrographic structures in the bay of Biscay and Celtic sea. In: Océanographie du golfe de Gascogne. VII<sup>e</sup> Colloq. Int, Biarritz, 4-6 avril 2000. Elbéé J. & Prouzet P. Ed. *Ifremer, Actes Colloq.* 31 : 173-180.
- Sánchez, F. & Gil, J., 2000. Hydrographie mesoscale structures and toward Current as a determinant of hake (*Mer/iicciits merliiccius*) cruitment in southern bay of Biscay. *ICES f. Mar. Sci.* 57 : 152-171.
- Sarano, F., 1983. La reproduction du merlu (*Merluccius merluccius* L.). cycle ovarien et fecondite de la population du Golfe de Gascogne. *Thèse de Docteur de 3e cycle. Université de Poitiers. Institut et Technique des Pêches Maritimes, La Rochelle.*
- Servain, J., 1976. Etude statistique de l'ensemble des données hydrologiques recueillies depuis le début du siècle en mer Celtique. *Thèse de Docteur de 3e cycle. Université de Bretagne occidentale. Brest.*
- Shannon, C.E., 1949. The mathematical theory of communication. In : Shannon, C.E. & Weaver, W. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana. 69-93.
- Shepherd, J.G., Cushing, D.H., 1990. Regulation in fish populations: myth or mirage?. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, B330: 151-164.
- Souissi, S., F. Ibanez, R., Ben Hamadou, J., Boucher, A. C., Cathelineau, F., Blanchard, and Poulard, J. C.,. 2001. A newmultivariate mapping method for studying species assemblagesand their habitats: Example using bottom trawl surveys in the Bay of Biscay (France). *Sarsia* 86: 527–542.
- Svetovidov, A.N., 1986. Merluccidae. In : Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.L., Hureau, J.C., Nielsen, J. & Tortonese, E. (eds). *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. II : 677-678.
- Taylor, C.C., 1962. Growth equation with metabolic parameters. *ICES Journal Conseil*. 23 : 366-370.
- Valdés, L., Lago de Lanzós, A., Solá, A., Franco, C., Sanchez, P. & Alvarez, P., 1996. Hake, Mackerel and horse mackerel distribution of eggs and larvae in relation to geostrophic circulation in the Bay of Biscay. *ICES C.M.* 1996/16.

- Valencia, V., Motos, L. & Urrutia, J., 1989. Estudio de la variación temporal de la hidrografía y el plancton en la zona nerítica frente a San Sebastián. Informes Técnicos del Dpto. *Agricultura y Pesca del Gobierno Vasco*. 80 p.
- Velasco, F. & Olaso, I., 1998. European hake *Merluccius merluccius* (L., 1758) feeding in the Cantabrian Sea: seasonal, bathymetric and length variations. *Fisheries Research*. 38(1) : 33-44.
- Von Bertalanffy, L., 1938. A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.* 10 : 115-135.
- Wilson, J.R., 1996. Using evolutionary economies to explain predator-prey anomalies in the fisheries or explaining micky mouse 's ears, *IIFET, Marrakech*.
- Woodbury, D., Hollowed, A.B. & Pearce, J.A., 1995. Interannual variation in growth rates and back-calculated spawn dates of juvenile Pacific hake (*Merluccius productus*). *Marine Science*. 19 : 481-496.
- Zaragossi, S., 2001. Les systèmes turbidiques profonds de la marge celtique-armorianaine (Golfe de Gascogne) : Physiographie et évolution au cours des derniers 30 000 ans. Thèse Doct. Université Bordeaux 1.295p
- Zupanovic, S. & Jardas, I., 1986. A contribution to the study of biology and population dynamics of the Adriatic hake, *Merluccius merluccius* (L). *Acta Adriat.*, 27 (1-2) : 97-146.

**Article sous presse: Fisheries Research (2004)**

**Distribution and growth of 0-group European hake in the Bay of Biscay  
and Celtic Sea: a spatial and inter-annual analyses.**

M. Kacher ., R. Amara

Université du littoral-côte d'opale- UMR 8013 ELICO CNRS, avenue Foch 62930 Wimereux, France.

Corresponding author. Tel : +33.321. 99.64.34; Fax: +33 321 99 64 34  
E-mail address: ramara@mren2.univ-littoral.fr

## **Abstract**

The spatial and bathymetric distribution of *Merluccius merluccius* was studied in 2001 and 2002 in the Bay of Biscay and Celtic Sea. Growth rates of young-of-the-year (<24 cm) and their spatial and inter-annual variations were estimated from an analysis of otolith daily growth increments. The north of the Bay of Biscay (the Grande Vasière) and the north-western Celtic Sea areas are the main nursery grounds of hake. 0-group hake showed a marked bathymetric distribution, with the majority of the individuals caught at depths from ca. 70 to 200 m with a peak of highest density at a depth of 100 m. There was no evidence of difference in growth between 0-group hake from the Bay of Biscay and the Celtic Sea. However, there was inter annual growth difference. According to the growth curves, juvenile hake reach total length (LT) of 23.8 cm in c.1 year, with daily growth rates ranging from 0.71 and 0.74 mm.day<sup>-1</sup> respectively in 2001 and 2002. These results suggest that juvenile hake growth rates are faster than previously thought for this species.

Keywords: *Merluccius merluccius*; 0-group; distribution; otolith; growth

## **1. Introduction**

The European hake, *Merluccius merluccius* (L.), is abundant and widely distributed in the north-east Atlantic Ocean and Mediterranean Sea. It is found at depths ranging from about 30 to more than 500 m over mud-sand and rocky substrates (Cassey and Pereiro, 1995). European hake is one of the main demersal species caught in the north-east Atlantic, with annual landing in 2002 of about 42 600 t, but catches have decreased steadily from 1989 (ICES, 2002). Since this species seems to be overfished, several measures have recently been taken for its protection (ICES, 2002). Although numerous studies dealing with various aspects of the biology of hake and its fishery in the north-east Atlantic have been published (Casey and Pereiro, 1995; Guichet, 1995; Alvarez et al., 2001), little is known about European hake growth and no validation of age estimations used to build the catch-at-age matrix has yet been carried out. This is because age determination of hake is difficult and no common interpretation criteria can be applied to otoliths or scales (Oliver et al., 1989). For example, the parameters of growth retained for stock assessment of European hake were determined by length-frequency analyses. One basic problem in assessing hake growth rates is determining the length attained during the first year of life (Oliver et al., 1989; Morales-Nin et al., 1998). However, the reliability of biological parameters estimates, critical for any study on the dynamics of fish populations, depends on the precision of fish ageing. When estimation of age and growth rates from otolith macro-structures (annulus) is difficult, daily growth increments can be a useful tool for examination of growth and length at age of young fish. Daily otolith growth increments (Pannela, 1971) have been indirectly validated in larvae and juvenile European hake and have been applied recently in the western Mediterranean and central Adriatic Seas to estimate juvenile growth rates and to determine the length corresponding to the first year of life (Morales-Nin and Aldebert, 1997; Arneri and Morales-Nin, 2000).

Despite hake's ecological and economical importance in the north-east Atlantic, data on its early life history are scarce. Most of the recent studies of juvenile hake distribution and growth were carried out in the Mediterranean Sea (Morales-Nin and Aldebert, 1997; Arneri and Morales-Nin, 2000). The aim of this study was to analyse and

compare the spatio-temporal distribution and growth of 0-group hake in the Bay of Biscay and Celtic Sea in relation to environmental conditions.

## **2. Material and methods**

Sampling was carried out in the Bay of Biscay and the Celtic Sea in autumn 2000 and 2001 (in October and November) with the R/V “Thalassa” throughout the EVHOE survey. During each cruise, a grid of 150 stations, distributed according to a random sampling design located over shelf and upper slope between 30 and 200 m in depth, was occupied. Fish were sampled with a GOV 36/47 bottom trawl (the net length is 36 m with a 20 mm mesh codend liner) during daytime from 06:30 to 18:30 h. Hauling duration lasted 30 min. with a towing speed of 4 knots. At each station, temperature and salinity were recorded with a CTD probe. All hake caught were counted, sexed, weighed and measured on board. A sub-sample of juvenile hake (TL < 25 cm) was frozen (at – 20°C) for later analysis. Back at the laboratory, juvenile hake were defrosted and then measured (total and standard lengths) to the nearest mm and weighed (total and eviscerate weights) to the nearest mg.

A random sub-sample of 0-group hake within each length group was taken for age and growth analysis. Sagittal otoliths (N = 150) of juvenile hake were mounted on slides with the convex side (sulcus face) up using cyanoacrylate glue. They were ground and polished (alumina powder 0.1µm) until the nuclear area was almost exposed. They were examined using a compound light microscope connected to a video camera and to an image-analysis system. As a result of the difficulty in reading the nucleus area of fish >8 cm due to poorly defined increments, age was estimated by counting the daily increments from the innermost earliest accessory growth centre, which is supposed to occur during transition to the demersal life (Arneri and Morales-Nin, 2000), to the otolith edge. In fish <8 cm, it was possible to count the increments from the nucleus to the accessory growth centre and then estimate the duration of the larval pelagic period. The increments were counted twice by the same person and the mean of the two readings was considered as the specimen’s age in days with a third reading being made if the first two differed by >10%. If the discrepancy persisted, the otolith was discarded. To investigate spatial variation in 0-group growth, individuals caught in 2002 in the Bay of Biscay and Celtic Sea were compared.

Anova test was used to compare the mean length of 0-group hake between areas and between years. Growth curves were compared by area and by year using an analysis of covariance (ANCOVA). Statistical significance was taken as  $p < 0.05$ .

## **3. Results**

### **3.1. Spatial and bathymetric distribution**

In 2001, bottom water temperatures ranged from 10.4 to 17.8°C and the mean was 11.67°C. In the Bay of Biscay, water temperature was relatively homogeneous throughout the shelf and was slightly higher (12.34°C) than in the Celtic Sea (11.93°C). In 2002, temperature ranged from 10.6 to 16.18°C and the mean was 12.01°C. Contrary to autumn 2001, the mean temperature in the Bay of Biscay and Celtic Sea were similar in 2002 (11.93 and 12.06 °C, respectively).

Totals of 14 946 and 22 934 hake were caught respectively during 2001 and 2002. 0-group represented 89.4% and 80.1% of those caught. The density of 0-group hake was higher in 2002 ( $183 \pm 282$  ind. 30 min.) than in 2001 ( $105.6 \pm 160$  ind. 30 min.). 0-group hake were mainly found in the Bay of Biscay and on the Celtic shelf, from the coast to the edge of the shelf (200 m deep) (Fig. 1). In the Celtic Sea east of  $6^\circ$  W area, 0-group abundances were very low but were mainly found between  $49^\circ$  and  $51^\circ$ N. The abundances of 0-group hake in 2001 and 2002 showed that the Bay of Biscay was the main nursery area in the studied area. In autumn, the highest concentration of 0-group was located over the 'Grande Vasière' area (Bay of Biscay). The depth distribution of 0-group hake is shown in Fig. 2. Most of the 0-group hake were found at depths from ca. 70 to 200 m with a peak of highest density at around a depth of 100 m.

### 3.2. Growth

The length of 0-group hake ranged from 6 to 22 cm in 2001 and from 7 to 22 cm in 2002 (Fig. 3). Since length-frequencies were generally skewed and not normally distributed, the median length was estimated rather than the mean length. In 2001, the median size of 0-group hake was significantly higher in the Bay of Biscay (14 cm) than in the Celtic Sea (12 cm) ( $p < 0.05$ ). The opposite was observed in 2002, with significantly lower size in the Bay of Biscay (12 cm) compared to the Celtic Sea (13 cm).

The number of otoliths read successfully was 107, whereas 43 otoliths were discarded during the reading process because they were either broken, over-polished or the increments were not clearly visible. Otolith increment counts of 0-group hake ranged from 74 to 321 increments (estimated from the innermost growth centre). In hake  $< 8$  cm, the mean duration of pelagic period was found to be  $39 \pm 7$  days ( $n = 13$ ). Growth of hake during their first year of life is best described by a linear relationship between age and size (Fig. 4). In 2002, we compared growth rates of 0-group hake caught in the Celtic Sea with those caught in the Bay of Biscay. There was no significant difference (ANCOVA  $p > 0.05$ ) in growth of 0-group hake caught in the Celtic Sea with those caught in the Bay of Biscay (0.713 and 0.706 mm day<sup>-1</sup> respectively). Therefore, as growth did not vary spatially, we estimated growth of 0-group hake from individuals caught over the whole study area. In 2001, growth rate was 0.717 mm day<sup>-1</sup> and was significantly lower than in 2002 (0.741 mm day<sup>-1</sup>) (ANCOVA,  $p < 0.05$ ). According to growth curves and after adding the pelagic larval period (on average 39 days), one year old is attained at a size of about 23.8 cm.

## 4. Discussion

### 4.1. Spatial distribution and nursery ground locations

Spatial distribution of 0-group hake is more onshore than the areas of concentration of larval stages in the Bay of Biscay (Álvarez et al., 2001) and Celtic Sea (Fives et al., 2001), suggesting an onshore migration during the first year of life. The results of this study show that the north of the Bay of Biscay (The Grande Vasière) and the north-western Celtic Sea areas are the main nursery grounds for hake. 0-group hake show a marked bathymetric distribution, with the majority of the individuals located at depths from ca. 70 to 200 m with a peak of highest density at a depth of 100 m. The same has been observed for Mediterranean hake (Maynou et al., 2003). The fact that 0-group hake were predominantly caught on restricted depth ranges with muddy bottoms, suggest that factors such as sediment type, but also food availability (quality and quantity) might be important factors for their distribution, as suggested by Maynou et al. (2003) for Mediterranean hake.

#### **4.2. Growth and size at the end of the first year of life**

The present study attempts to describe for the first time the growth patterns of young hake during their first year of life in the north-east Atlantic. Accessory growth centres on the otolith are frequent in species that undergo marked changes from the larval to the juvenile stage, such as flatfish and have been related to a transition in physiology, habitat or behaviour. The duration of the larval period estimated in this study (39 days) is similar to the duration estimated in the Adriatic Seas (Arneri and Morales-Nin, 2000). There was no evidence of different growth patterns between 0-group hake from the Bay of Biscay and the Celtic Sea. These results are in agreement with the management strategy of northern hake stocks, which combine individuals from the Bay of Biscay and Celtic Sea. However, inter annual growth differences were observed, with significantly lower growth in 2001.

The daily growth rates of the Bay of Biscay and Celtic Sea hake during the first year of life are in the range of those estimated for other merluccid species (e.g. 0.73 to 1.11 mm day<sup>-1</sup> for Pacific hake, *Merluccius productus* (Woodbury et al., 1995). However, they are higher than the estimated growth for Mediterranean hake. In the Gulf of Lions (NW Mediterranean) a growth rate of 0.5 mm day<sup>-1</sup> was estimated (Morales-Nin and Aldebert, 1997) and 0.35 to 0.6 mm day<sup>-1</sup> for the central Adriatic (Arneri and Morales-Nin, 2000). Previous size estimates at the first year of life for the northern stock based on the study of the annual rings observed on otoliths and length frequency analyses ranged from 15.2 to 17.4 cm (Guichet and Labastie, 1992). In the present study, a mean length of c. 23.8 cm at the end of the first year of life was obtained, indicating that the growth rate of juvenile hake is faster than previously thought in the studied areas (Guichet and Labastie, 1992). In the Mediterranean, one year-old hake reach 15 or 16 cm TL (Morales-Nin and Aldebert, 1997). However, our estimated size at the end of the first year of life is close (about 22 cm) to that estimated for Uruguayan hake, *M. hubbsi* (Norbis et al., 1999) and for Cape hake, *M. capensis* (Gordoa et al., 2001). These latter authors attribute these differences in growth to the differences in the primary production and productivity between the Mediterranean and Namibian waters. The same explanation can be used to explain the growth differences between hake from the north-east Atlantic and Mediterranean waters. Our results agree with the recent work of De Pontual et al. (2003) based on hake-tagging experiments that conclude hake is a fast growing species. The use of annual rings in hake age determination has recently been questioned. Despite the large literature on this subject published together with several International ad-hoc working groups devoted to otolith age reading (see review in Guichet and Labastie, 1992; Morales-Nin et al., 1998), there is still no standard criteria of otolith interpretation. The main problems with European hake otolith are (i) the classification of the rings as annual or false rings, (ii) the interpretation of the otolith edge and (iii) the location of the first annual ring (annulus), which constitutes the most important source of uncertainty in otolith age reading. The size at the first year estimated in the present study is close to the size when hake make their second-year ring (1-group) in the previous studies (Guichet and Labastie, 1992). In 0-group analysed (age <365 days), we generally observed two hyaline rings and in one individual of 22.5 cm we observed a third ring corresponding to 329 days from the accessory growth centre. Hake growth during the first year of life is characterized by the occurrence of different check rings, probably related to the physiological and environmental events that make it difficult to locate the first annual ring (Morales-Nin et al., 1998). Erroneous interpretation of these rings could be the source of the differences in first year estimated size.

## Acknowledgements

We thank our IFREMER colleagues in Lorient (R. Bellail and J.C Mahé) for their contribution in the sampling and the crew of R/V 'Thalassa II' during field research for assistance.

## References

- Álvarez, P., Motos, L., Uriarte, A., Egaña, J., 2001. Spatial and temporal distribution of European hake, *Merluccius merluccius* L., eggs and larvae in relation to hydrographical conditions in the Bay of Biscay. *Fish. Res.* 50, 11-128.
- Arneri, E., Morales-Nin, B., 2000. Aspects of the early life history of European hake from the central Adriatic. *J. Fish Biol.* 56, 1368-1380.
- Casey, J., Pereiro, J., 1995. European Hake (*M. merluccius* L.) in the North.east Atlantic. In: (Alheit, J., Pitcher, T. J. (Eds.), *Hake. Fisheries, Ecology and Markets*, Fish and Fisheries Series 15. Chapman & Hall, London. 125-147.
- De Pontual, H., Bertignac, M., Battaglia, A., Bavouzet, G., Moguedet, P., Groisson, A.L., 2003. A pilot tagging experiment on European hake (*Merluccius merluccius*): methodology and preliminary results. *ICES, J. Mar Sci*, 60, 1318-1327.
- Fives, J.M., Acevedo, S., Lloves, M., Whitaker, A., Robinson, M., King, P.A., 2001. The distribution and abundance of larval mackerel, *Scomber scombrus* (L.), horse mackerel, *Trachurus trachurus* L., hake, *Merluccius merluccius* L., and blue whiting, *Micromesistius poutassou* (Risso,1826) in the Celtic Sea and west of Ireland during the years 1986, 1989 and 1992. *Fish. Res.* 50, 17-26.
- Gordoa, A., Raventós, N., Deali, F., 2001. Comparison between micro- and macro-structure reading in the age estimation of Cape hake. *J. Fish Biol.* 59, 1153-1163.
- Guichet, R., 1995. The diet of European hake (*Merluccius merluccius* L.) in the northern part of the Bay of Biscay. *ICES, J. Mar. Sci*, 52. 21-31.
- Guichet, R., Labastie, J., 1992. Détermination de l'âge du merlu européen (*Merluccius, merluccius*, L.). Problèmes d'interprétation des otolithes. In : by J.L. Bagliniere, J. Castanet, F. Conand and F.J. Meunier (Eds), *Tissus durs et âge individuel des Vertébrés. Colloques et Seminaires ORSTOM Editions*, Paris, France, pp. 71-78.
- ICES., 2002. Hake - Northern stock (Division IIIa, Sub-areas IV, VI and VII and Divisions VIIIa,b)-. *ICES Cooperative Research Report*. 255. 555-564.
- Maynou, F., Leonart, J., Cartes, J.E., 2003. Seasonal and spatial variability of hake (*Merluccius merluccius* L.) recruitment in the NW Mediterranean. *Fish. Res.* 60, 65-78.
- Morales-Nin, B., Aldebert, Y., 1997. Growth of juvenile *Merluccius merluccius* L. in the Gulf of Lions (NW Mediterranean) based on otolith microstructure and length-frequency analysis. *Fish. Res.* 30. 77-85.
- Morales-Nin, B., Torres, G. J., Lombarte, A., Recasens, L., 1998. Otolith growth and age estimation in the European hake. *J. Fish Biol.* 53, 1155-1168.
- Norbis, W., Lorenzo, M.I., Torres, G., 1999. Growth of young-of-the-year hake (*Merluccius hubbsi* L.) in Uruguayan continental shelf based on otolith analysis. *Fish. Res.* 44, 129-137.
- Oliver P., Álvarez, F., Morales-Nin, B., 1989. Report on the Age-Reading Workshop on Mediterranean European hake and Sardine, Palma de Mallorca, Spain, 10-15 April 1989. *FAO Rapp. Pêches*. 447. 79-84.

Pannela, G., 1971. Fish otoliths, growth layers and periodical patterns. *Science*. 173, 1124-1127.

Woodbury, D., Hollowed, A.B., Pearce, J.A., 1995. Interannual variation in growth rates and back-calculated spawn dates of juvenile Pacific hake (*Merluccius productus*). In: Secor, D.H., J.M. Dean and S.E. Campana (Eds), *Recent developments in fish otolith research*. Belle W. Baruch Library in Marine Science N°. 19. Univ. South Carolina Press, Columbia, South Carolina, pp. 481-496.

#### Figures legend

Fig. 1. 0-group hake spatial density distribution in (a) 2001 and (b) 2002.

Fig. 2. Bathymetric distribution of 0-group hake in (a) 2001 and (b) 2002

Fig. 3. Length-frequency distribution of 0-group hake in 2001 in the Bay of Biscay (a) and Celtic Sea (b) and in 2002 in the Bay of Biscay (c) and Celtic Sea (d). n: Number of individuals; m: median length.

Fig. 4. Growth curves of 0-group hake caught in autumn in the Celtic Sea and the Bay of Biscay in (a) 2001 and (b) 2002. Age (days) was estimated from the innermost earliest accessory growth centre (see text). Growth equations are for 2001 and 2002 :

$$LT = 0.717 \cdot \text{age} + 21.968 \quad (n=33; r^2 = 0.87; p<0.05)$$

$$LT = 0.741 \cdot \text{age} + 3.049 \quad (n=96; r^2 = 0.81; p<0.05)$$

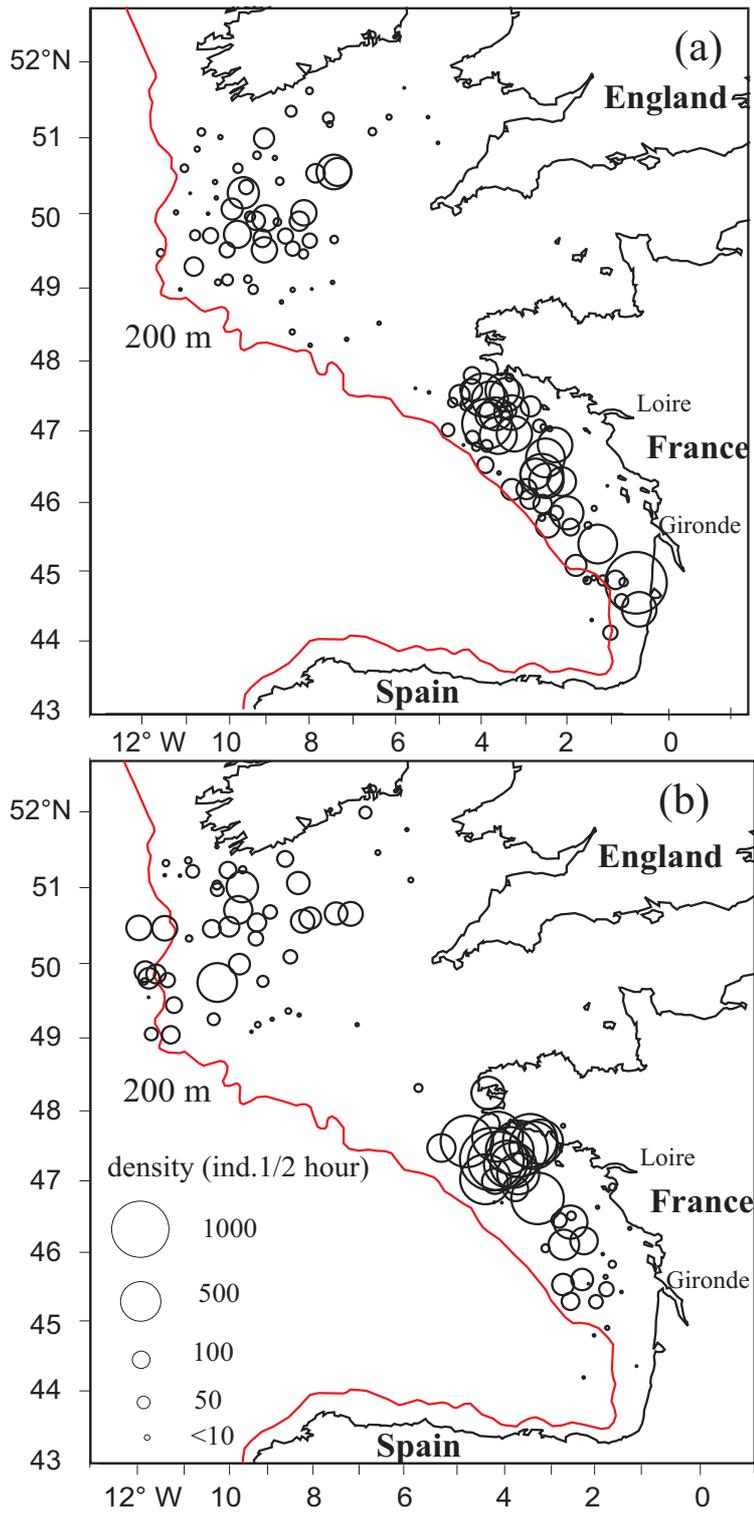


Figure 1

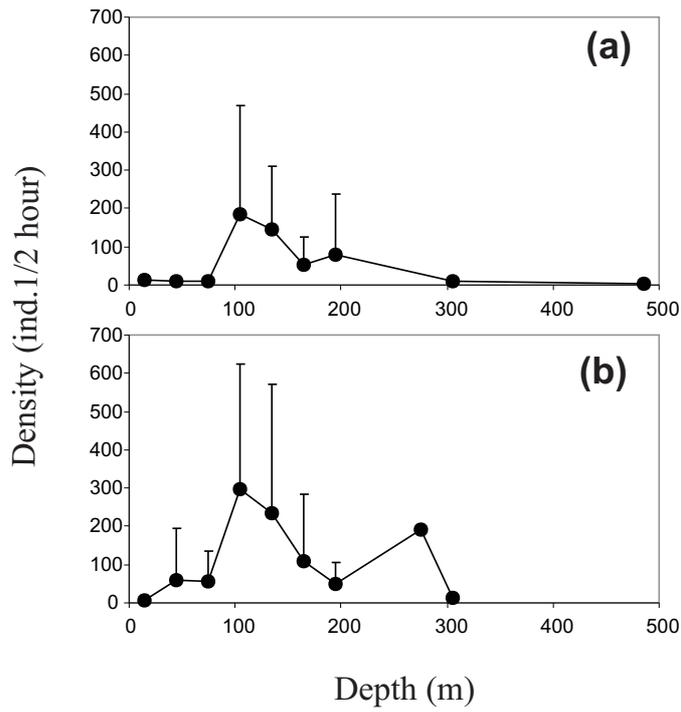


Figure 2.

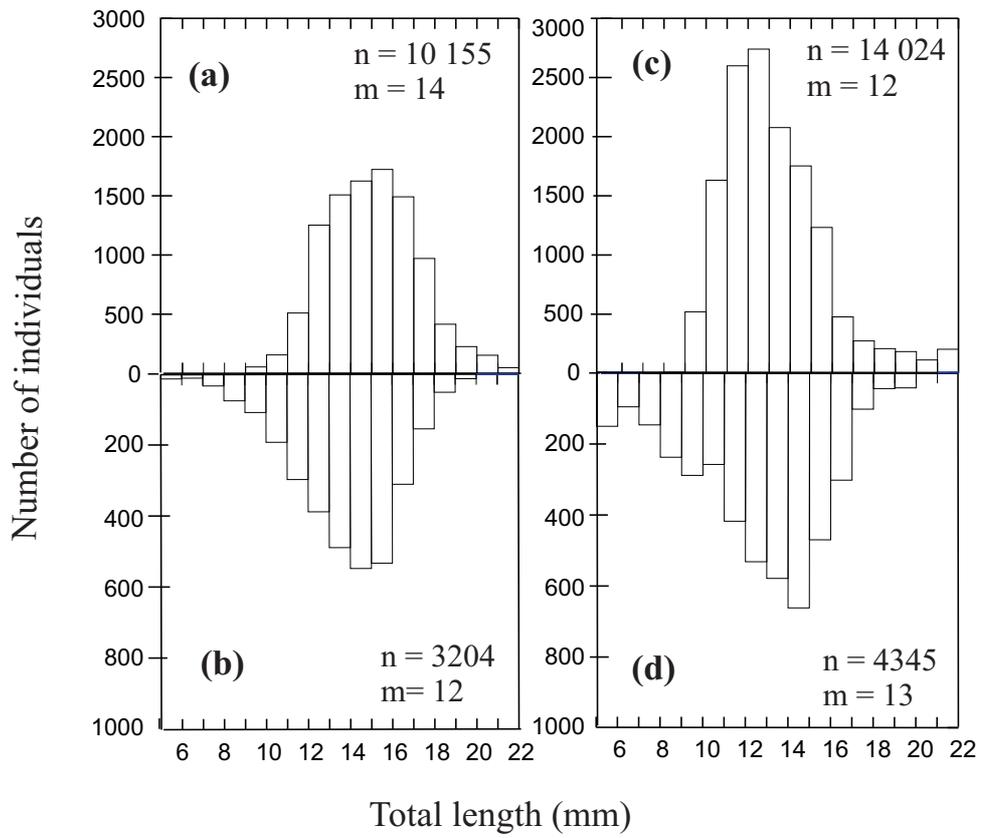


Figure 3

