

Ressources Halieutiques Manche Mer Du Nord

Auteurs

Martin CS², Lelièvre S¹, Vaz S¹

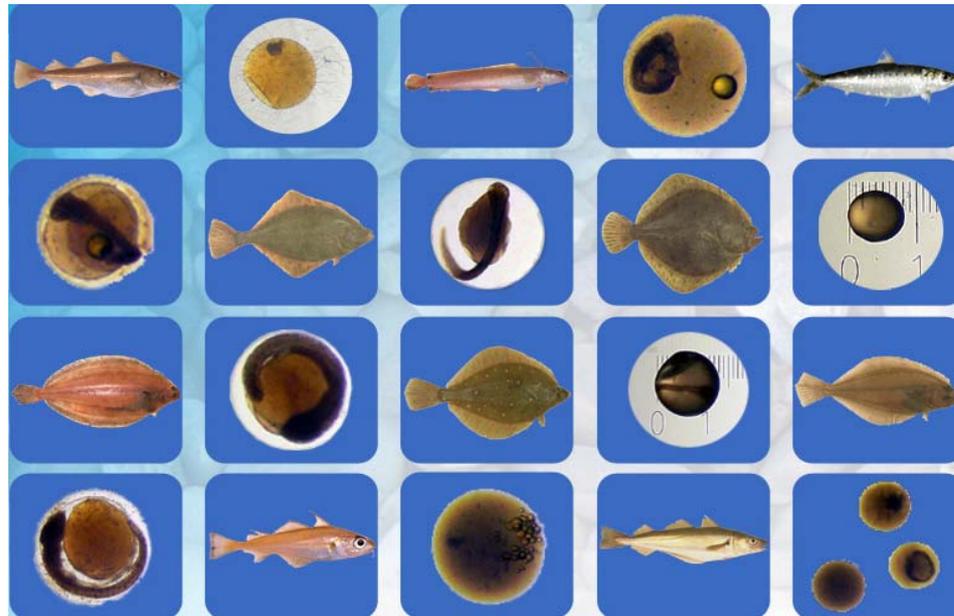
¹ Laboratoire Ressources Halieutiques, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER)

² Fisheries GIS Unit, Department of Geographical & Life Sciences, Canterbury Christ Church University (CCCU), North Holmes Road, Canterbury CT1 1QU, United Kingdom.

Collaborateurs

Elvire Antajan, Morgane Brisson, Steeve Comeau, Philippe Koubbi, Antonin Schmitz, Véronique Verrez-Bagnis

ISADO Identification des frayères du Déroit du Pas-De-Calais et des zones marines adjacentes



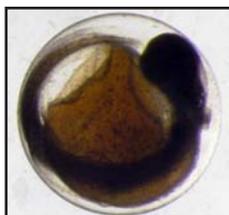
ISADO

Identification des frayères du Détroit du Pas-de-Calais et des zones marines adjacentes

Identification of the Spawning Areas in the Dover Strait and adjacent marine areas

**Programme Interreg IIIa
2006-07**

**Interreg IIIa Programme
2006-07**



P. platessa

Ce document doit être cité de la
façon suivante :

This document should be quoted
as follows:

Martin CS, Lelièvre S, Vaz S (2007). *Identification des frayères du Détroit du Pas-de-Calais et des zones marines adjacentes, Rapport final du projet ISADO, Programme Interreg IIIa*. Canterbury (RU) : Canterbury Christ Church University, 114 pp.

Martin CS, Lelièvre S, Vaz S (2007). *Identification of the Spawning Areas in the Dover Strait and adjacent marine areas, Final report of the ISADO project, Interreg IIIa Programme*. Canterbury (UK): Canterbury Christ Church University, 114 pp.

Version 2 (Janvier 2008)

Version 2 (January 2008)



La Thalassa, © Marcel de Vries , IJmuiden, 2003

Auteurs

Sandrine Vaz¹

*Chef de file administratif et responsable
en charge du projet côté français*

Corinne S. Martin²

*Responsable en charge du projet côté
britannique*

Stéphanie Lelièvre¹

Authors

Sandrine Vaz¹

*Administrative project leader and
project manager on the French side*

Corinne S. Martin²

Project manager on the British side

Stéphanie Lelièvre¹

Collaborateurs

Elvire Antajan, Morgane Brisson, Steeve
Comeau, Philippe Koubbi, Antonin Schmitz,
Véronique Verrez-Bagnis

Collaborators

Elvire Antajan, Morgane Brisson, Steeve
Comeau, Philippe Koubbi, Antonin Schmitz,
Véronique Verrez-Bagnis

Site Internet du projet

<http://charm.canterbury.ac.uk/isado>

Web site of the project

<http://charm.canterbury.ac.uk/isado>

Page de couverture

Création par Aristos Manolarakis

Photographies de poissons adultes :

© IFREMER

Cover page

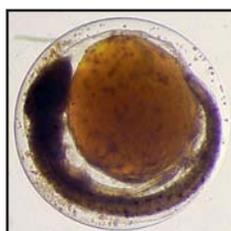
Design by Aristos Manolarakis

Photographs of adult fish:

© IFREMER

© Projet ISADO pour toutes les illustrations,
photographies et cartes, sauf si mention
contraire.

© ISADO project for all illustrations,
photographs and maps, except where stated
otherwise.



G. morhua

¹ Laboratoire Ressources Halieutiques, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), 150 Quai Gambetta, BP 699, 62321 Boulogne-sur-mer, France.

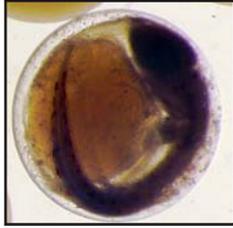
Tel. (+33) 03 21 99 56 10; fax. (+33) 03 21 99 56 01

E-mail: sandrine.vaz@ifremer.fr; Web: <http://www.ifremer.fr>

² Fisheries GIS Unit, Department of Geographical & Life Sciences, Canterbury Christ Church University (CCCU), North Holmes Road, Canterbury CT1 1QU, United Kingdom.

Tel. (+44) 01227 782324; E-mail: corinne.martin@canterbury.ac.uk

Web: <http://www.canterbury.ac.uk>



M. merlangus

Sommaire

Résumé.....	1
Remerciements.....	2
1. Introduction.....	3
2. Méthodes.....	9
2.1. Zone d'étude.....	11
2.2. Campagne internationale au chalut de fond.....	12
2.3. Données physiques.....	13
2.4. Données environnementales.....	14
2.5. Echantillonneur en continu d'œufs de poisson.....	16
2.6. Validation du protocole d'échantillonnage.....	17
2.7. Identification taxonomique des œufs & dénombrement.....	18
2.8. Analyses statistiques.....	20
2.9. Géostatistiques & krigeage.....	20
2.10. Modélisation de l'habitat des frayères.....	23
2.11. Cartographie.....	26
3. Résultats.....	29
3.1. Validation du protocole d'échantillonnage.....	31
3.2. Identification taxonomique des œufs & dénombrement.....	32
3.3. Modélisation de l'habitat des frayères.....	32
3.4. Cartes des données physiques & environnementales.....	36
3.5. Cartes des frayères & de leurs habitats.....	40
<i>C. mustela</i> Motelle à cinq barbillons.....	40
<i>C. septentrionalis</i> Motelle Nordique.....	40
<i>E. cimbrius</i> Motelle à 4 barbillons.....	40
<i>G. morhua</i> Morue.....	44
<i>H. platessoides</i> Balai de l'Atlantique.....	46
<i>L. limanda</i> Limande commune.....	50
<i>M. merlangus</i> Merlan.....	53
<i>P. flesus</i> Flet.....	56
<i>P. platessa</i> Plie.....	59
3.6. Autres espèces halieutiques (abondances d'œufs plus faibles).....	61
<i>B. luteum</i> Petite sole jaune.....	61
<i>G. cynoglossus</i> Plie cynoglosse.....	64
<i>L. whiffiagonis</i> Cardine franche.....	65
<i>M. aeglefinus</i> Eglefin.....	67
<i>P. maxima</i> Turbot.....	69
<i>S. pilchardus</i> Sardine.....	71
<i>T. luscus</i> Tacaud commun.....	73
<i>T. minutus</i> Petit tacaud.....	75

4. Discussion.....	77
4.1. Validation du protocole d'échantillonnage.....	79
4.2. Identification taxonomique des œufs & dénombrement.....	79
4.3. Les frayères & leurs habitats.....	80
5. Conclusion.....	83
6. Appendices.....	85
6.1. Clé d'identification des œufs de poisson.....	87
6.2. Périodes de ponte (tableau récapitulatif).....	97
6.3. Identification taxonomique des œufs de poisson par la biologie moléculaire.....	98
6.4. Identification taxonomique des œufs de poisson par le système ZooScan	102
6.5. Liste des acronymes & abréviations.....	107
6.6. Glossaire.....	109
7. Références citées dans le texte & autres travaux d'intérêt.....	111

Table of contents

Summary.....	1
Acknowledgements.....	2
1. Introduction.....	3
2. Methods.....	9
2.1. Study area.....	11
2.2. International Bottom Trawl Survey.....	12
2.3. Physical datasets.....	13
2.4. Environmental datasets.....	14
2.5. Continuous Underway Fish Egg Sampler.....	16
2.6. Validation of the egg sampling methodology.....	17
2.7. Fish egg taxonomic identification & counting.....	18
2.8. Statistical analyses.....	20
2.9. Geostatistics & kriging.....	20
2.10. Spawning habitat modelling.....	23
2.11. Cartography.....	26
3. Results.....	29
3.1. Validation of the egg sampling methodology.....	31
3.2. Fish egg taxonomic identification & counting.....	32
3.3. Spawning habitat modelling.....	32
3.4. Maps of physical & environmental datasets.....	36
3.5. Maps of spawning areas & their habitats.....	40
<i>C. mustela</i> Five-bearded rockling.....	40
<i>C. septentrionalis</i> Northern rockling.....	40
<i>E. cimbrius</i> Four-bearded rockling.....	40
<i>G. morhua</i> Cod.....	44
<i>H. platessoides</i> American plaice.....	46
<i>L. limanda</i> Dab.....	50
<i>M. merlangus</i> Whiting.....	53
<i>P. flesus</i> Flounder.....	56
<i>P. platessa</i> Plaice.....	59
3.6. Other fish species (showing lower egg abundances).....	61
<i>B. luteum</i> Solenette.....	61
<i>G. cynoglossus</i> Witch.....	64
<i>L. whiffiagonis</i> Megrin.....	65
<i>M. aeglefinus</i> Haddock.....	67
<i>P. maxima</i> Turbot.....	69
<i>S. pilchardus</i> European pilchard.....	71
<i>T. luscus</i> Pouting.....	73
<i>T. minutus</i> Poor-cod.....	75

4. Discussion.....	77
4.1. Validation of the egg sampling methodology.....	79
4.2. Fish egg taxonomic identification & counting.....	79
4.3. Spawning areas & their habitats.....	80
5. Conclusion.....	83
6. Appendices.....	85
6.1. Fish egg identification key.....	92
6.2. Spawning periods (summary table).....	97
6.3. Fish egg taxonomic identification using molecular biology techniques.....	98
6.4. Fish egg taxonomic identification using the ZooScan imaging system.....	102
6.5. List of acronyms & abbreviations.....	107
6.6. Glossary.....	109
7. References cited in the text & other publications of interest.....	111

Résumé

La ponte est un élément essentiel du cycle de vie des poissons marins. Les œufs de poisson présentant une mortalité assez élevée, la ponte est donc un stade particulièrement vulnérable dans le développement du poisson. Un nombre croissant d'espèces de poisson sont surexploitées ; de ce fait, les pêcheries commerciales sont de plus en plus sensibles aux fluctuations du recrutement des jeunes individus au stock reproducteur. Des données sur les œufs ont été collectées dans la moitié sud de la mer du Nord et dans le Déroit du Pas-de-Calais à l'aide d'un échantillonneur en continu d'œufs de poisson (ou *Continuous Underway Fish Egg Sampler*, CUFES). Un cofinancement du Programme Interreg IIIa a permis au projet ISADO (*Identification des frayères du Déroit du Pas-de-Calais et des zones maritimes adjacentes*) d'analyser plus de 800 échantillons d'œufs à travers le développement d'une clé d'identification taxonomique.

Les frayères de sept espèces de poisson ont été cartographiées par les géostatistiques, et les habitats associés ont été modélisés par les modèles linéaires généralisés. Les abondances de huit autres espèces ont aussi été cartographiées. Des études préliminaires ont été entreprises, en particulier sur l'utilisation de techniques moléculaires (marqueurs génétiques) et sur l'analyse automatisée d'images (ZooScan), dans le but d'améliorer la précision et/ou la vitesse d'identification taxonomique et le dénombrement des œufs. Les résultats présentés dans ce rapport final devraient contribuer à mieux connaître et comprendre les frayères et leurs habitats associés, de façon à ce qu'ils puissent être préservés à long terme.

Summary

Spawning is an essential element of the life cycle of marine fish. Fish eggs present a high natural mortality, which makes them a particularly vulnerable stage of fish development. With more and more fish species becoming over-exploited, commercial fisheries are increasingly sensitive to fluctuations in the recruitment of young individuals to the spawning stock. Egg data were collected in the southern part of the North Sea and Dover Strait using a Continuous Underway Fish Egg Sampler (CUFES). With co-funding from the Interreg IIIa Programme, the ISADO (*Identification of the Spawning Areas in the Dover Strait and adjacent marine areas*) project processed 800+ egg samples, with the development of a taxonomic identification key.

The spawning areas of seven fish species were mapped using geostatistics, and the associated spawning habitats were modelled using generalised linear models. The egg abundances of a further eight fish species were also mapped. Preliminary work was also undertaken on the use of molecular techniques (genetic markers) and automated image analysis (ZooScan) so as to improve the accuracy and/or the speed of taxonomic egg identification and counting. It is hoped that the results presented in this richly illustrated final report will contribute to a better knowledge and understanding of spawning areas and their associated habitats, so that action can be taken to preserve them in the long-term.

Remerciements

Les auteurs remercient les initiatives, institutions et personnes suivantes :

Les Fonds Européens de Développement Régional (FEDER) ; les cellules Interreg IIIa de la Région Haute-Normandie et du Government for the South-East (GOSE) ; le comité de pilotage du projet (Clive Fox, Scottish Association Marine Science, Oban, RU ; Grégory Beaugrand, Université des Sciences et Technologies de Lille, Wimereux, France ; Benjamin Planque, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, Nantes, France) ; l'Association pour le Développement de la Recherche et de l'Innovation dans le Nord Pas-de-Calais (ADRINORD) ; Yves Vérin, chef de projet de la campagne Française IBTS ; André Carpentier ; Geoff Meaden ; Ludovic Dupuis ; l'équipage du navire océanographique *La Thalassa* ; Annie Meyssonier ; Christophe Loots ; et les scientifiques et étudiants qui, de près ou de loin, nous ont permis de réaliser cet ouvrage.

Acknowledgements

The authors would like to thank the following initiatives, people and organisations:

The European Regional Development Fund (ERDF); the Interreg IIIa teams of the Région Haute-Normandie and the Government Office for the South-East (GOSE); the project's steering committee (Clive Fox, Scottish Association Marine Science, Oban, UK; Grégory Beaugrand, Université des Sciences et Technologies de Lille, Wimereux, France; Benjamin Planque, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, Nantes, France); l'Association pour le Développement de la Recherche et de l'Innovation dans le Nord Pas-de-Calais (ADRINORD); Yves Vérin, project manager of the French IBTS; André Carpentier; Geoff Meaden; Ludovic Dupuis; the crew of the research vessel *La Thalassa*; Annie Meyssonier ; Christophe Loots ; and the scientists and students who have helped us produce this document.

1. Introduction

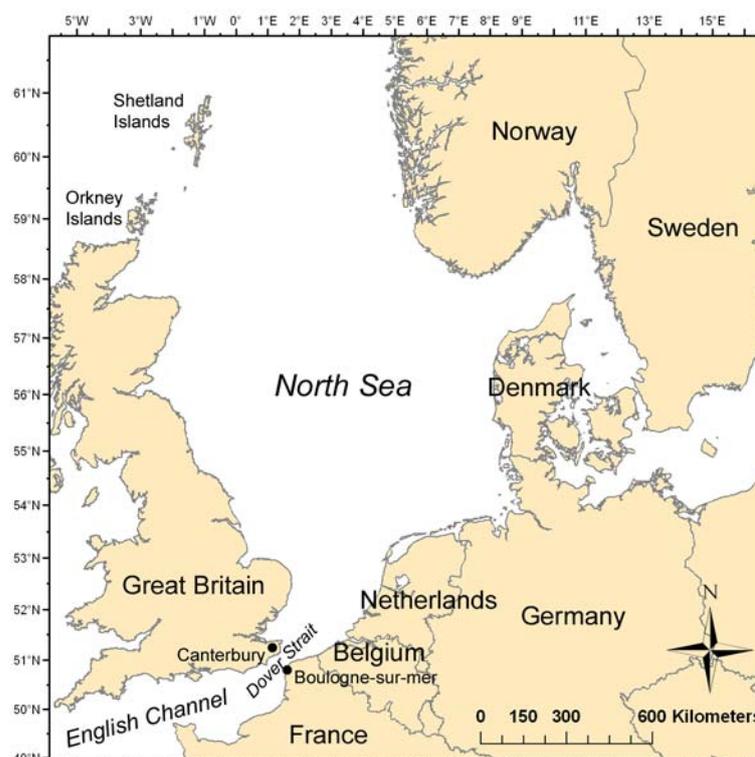
Le Déroit du Pas de Calais et la mer du Nord (Figure 1) soutiennent une activité de pêche commerciale très importante, tant en quantité de poisson qu'en nombre d'espèces exploitées. Ces zones ne sont pas seulement importantes pour la pêche du fait de l'abondance de nombreuses espèces commerciales, mais également en raison de la présence de frayères (c.-à-d. de zones de ponte), de nurseries et de routes migratoires liées à des caractéristiques environnementales spécifiques. Plusieurs stocks **halieutiques** de ces secteurs sont surexploités, ce qui rend la pêche commerciale plus en plus sensible aux fluctuations du recrutement de jeunes individus dans ces stocks. Le frai (c.-à-d. la ponte) est un élément essentiel du cycle de vie des poissons, et les œufs sont une étape particulièrement vulnérable de l'histoire de vie de ces espèces. Un certain nombre d'espèces se reproduisent dans le Déroit du Pas-de-Calais et la Mer du Nord pendant l'hiver, en particulier la limande, le flet, la plie, la morue et le merlan, qui ont une importance commerciale et écologique significative.

The Dover Strait and the North Sea (Figure 1) constitute some of the richest commercial fisheries in the world, in numbers of both fish and of fish species. These areas are a significant resource for fisheries because many commercial fish species are abundant there, but also because of the presence of spawning and nursery areas and migratory routes linked to specific environmental characteristics. Many of the fish stocks of these areas are over-exploited, which makes commercial fisheries more sensitive to the fluctuations of the recruitment of young individuals to the stock. Spawning (i.e. egg-laying) is an essential element of the life cycle of fish, and eggs are a particularly vulnerable life history stage. A number of species spawns in the Dover Strait and North Sea during the winter, in particular dab, flounder, plaice, cod and whiting, all of which have a significant commercial and ecological importance.

The knowledge of fish spawning areas and their associated habitats is key to protecting them against the impact of human activities, such as

Figure 1. Situations géographiques du Déroit du Pas-de-Calais et de la mer du Nord. Boulogne-sur-mer (France) et Canterbury (RU), où les partenaires sont basés, sont aussi indiqués.

Figure 1. Locations of the Dover Strait and North Sea. Boulogne-sur-mer (France) and Canterbury (UK), where the project partners are based, are also shown.



La connaissance des frayères de poissons et de leurs habitats associés est primordiale pour les protéger contre l'impact des activités humaines, telles que la surexploitation des géniteurs, le transport maritime et les ports internationaux, les installations en mer (par ex. les parcs éoliens), la pollution, l'extraction de granulats marins, etc. Les habitats essentiels des poissons peuvent être définis comme *les masses d'eaux et substrats nécessaires à la croissance, la maturation, la reproduction et la ponte*, une définition qui inclut les propriétés physiques, chimiques et biologiques des zones marines et des sédiments et assemblages biologiques associés qui supportent les populations de poissons durant la totalité de leur cycle de vie. Pour que les ressources halieutiques soient exploitées de façon durable, il est nécessaire de comprendre la nature et la qualité des habitats qu'elles exigent durant leur cycle de vie, y compris les habitats de ponte. De plus, une meilleure compréhension de la façon dont l'environnement influence ces habitats sensibles aidera à prévoir les perturbations potentielles résultant du changement climatique ou de l'**eutrophisation**. En effet, tout changement de l'environnement peut avoir des conséquences graves sur la qualité de l'habitat des poissons, et par conséquent sur la survie des espèces et sur le fonctionnement de l'écosystème dans son ensemble.

ISADO était un projet de recherche franco-anglais d'une année, en partie financé par l'Union Européenne (UE) dans le cadre du programme d'Interreg IIIa (micro-projets). Le projet a vu la collaboration de l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER) à Boulogne-sur-mer (France) avec l'Université de Christ Church à Canterbury (ou *Canterbury Christ Church University*, CCCU, RU), deux organismes qui ont développé des liens forts pendant les deux projets précédents d'Interreg IIa (BCD¹) et d'IIIa (CHARM²). Le

over fishing of reproductively active mature fish, maritime shipping and international ports, offshore infrastructures (e.g. wind farms), pollution, marine aggregate extraction, etc. Essential fish habitats can be defined as *those waters and substrate necessary to fish for spawning, breeding, feeding, or growth to maturity*, a definition that includes the physical, chemical and biological properties of marine areas and the associated sediment and biological assemblages that sustain fish populations throughout their full life cycle. For fish stocks to be exploited in a sustainable manner, it is necessary to understand the nature and quality of the habitats they require throughout their life cycle, including spawning habitats. Moreover, a better understanding of how the environment shapes these sensitive habitats will help in predicting the potential disturbances resulting from climate change or **eutrophication**. Indeed, any alteration of the environment may have serious consequences on fish habitat quality, and hence on the survival of species and the functioning of the ecosystem as a whole.

ISADO was a one-year Franco-British research project, part-funded by the European Union (EU) under the Interreg IIIa Programme (*micro-projects* scheme). The project saw the collaboration of the Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER) in Boulogne-sur-mer (France) with Canterbury Christ Church University (CCCU) in Canterbury (UK), two organisations that developed strong links during two previous Interreg IIa (BCD¹) and IIIa (CHARM²) projects. The aim of the ISADO project was to increase the knowledge and understanding of fish spawning areas, and their associated habitats, in the Dover Strait and southern half of the North Sea. To achieve this aim, a number of actions were undertaken, starting with the collection of fish eggs during a research cruise in the Dover Strait and southern half of the North Sea, followed

¹ Biodiversité et Cartographie des ressources marines de part et d'autre du Déroit du Pas-de-Calais (*Biodiversity and cartography of marine resources on both sides of the Dover Strait*).

² Channel Habitat Atlas for Marine Resource Management (*Atlas des habitats des ressources marines de la Manche orientale*).

but du projet ISADO était d'améliorer la connaissance et la compréhension des zones de frayères, et de leurs habitats associés, dans le Détroit du Pas-de-Calais et la moitié sud de la Mer du Nord. Pour atteindre ce but, un certain nombre d'actions ont été entreprises, commençant par la récolte d'œufs de poisson pendant une campagne de recherche dans cette zone, suivie de l'identification taxonomique des espèces, de la cartographie des distributions spatiales de ces frayères, et finalement de la modélisation des habitats de ponte.

Aussi bien pour fournir une vue d'ensemble de l'environnement du Détroit du Pas-de-Calais et de la moitié sud de la mer du Nord, ce document permet au lecteur de se familiariser avec 17 espèces de poissons dont les œufs ont été trouvés dans le secteur étudié pendant l'hiver 2006. Nous espérons que les résultats de ce projet seront utiles à de nombreux utilisateurs, des services gouvernementaux et de l'UE aux organisations de conservation et de protection environnementale, aux scientifiques et experts du milieu marin, mais également aux pêcheurs et à un public plus large, incluant des étudiants de l'enseignement supérieur. C'est donc de façon voulue que l'écriture du texte principal de ce document a été gardée, autant que possible, compréhensible pour les non-experts. Des sections exigeant une connaissance plus pointue (comme par exemple la clef d'identification des œufs de poisson) ont été placées en section 6. (annexes), tandis que des termes plus complexes (en **gras**) sont définis dans un glossaire (section 6.6.). Les méthodes ont été présentées de façon aussi simples que possible, et les experts peuvent se référer à la bibliographie (section 7.) pour obtenir des méthodologies plus détaillées. Cette approche inclusive vise, au final, à faire prendre conscience, à tous les niveaux, de la nécessité de préserver les secteurs de frayères et leurs habitats associés.

Les auteurs de ce rapport espèrent que ce document fournira aux décideurs et législateurs

by their taxonomic identification into species, the mapping of spawning area spatial distributions, and finally the modelling of spawning habitats.

As well as providing an overview of the environment of the Dover Strait and southern half of the North Sea, this document allows the reader to become familiar with 17 fish species whose eggs were found in the area studied during the winter of 2006. It is hoped that the results of this project will be useful to a variety of stakeholders, from government and EU bodies to conservation and environmental agencies, marine scientists and consultants, but also fishermen and the wider public, including further and higher education students. The writing of the main text of this document has therefore been kept, as far as possible, comprehensible to the non-expert. Sections requiring a certain amount of expert-knowledge (e.g. the fish egg identification key) have been placed in section 6. (appendices), whilst complex terms (in **bold** font) are defined in a glossary (section 6.6.). Methods have been kept as simple as possible, and the experts may refer to the references in section 7. for more detailed methodologies. This inclusive approach aims at ultimately increasing awareness, at all levels, of the need to preserve fish spawning areas and their associated habitats.

The authors of this report hope that this document will provide decision and policy makers with the necessary information to help in the management of spawning areas, and their associated habitats, in the Dover Strait and southern half of the North Sea. Although the ISADO project involved only two of the many EU countries that share the marine resources of the Dover Strait and North Sea, it is essential that such good practice is carried on so that all these countries have a common vision for the preservation of fish spawning habitat quality, hence contributing to the long-term sustainability of fisheries in this area.

l'information nécessaire pour aider à la gestion des frayères et leurs habitats, dans le Déroit du Pas-de-Calais et la moitié sud de la mer du Nord. Bien que le projet ISADO n'ait impliqué que deux des nombreux pays de l'UE qui partagent les ressources marines de cette zone, il est essentiel que tous ces pays aient une vision commune pour la conservation de la qualité des frayères de poissons, et par conséquent, contribuent à la viabilité à long terme de la pêche dans ce secteur.

2. Méthodes

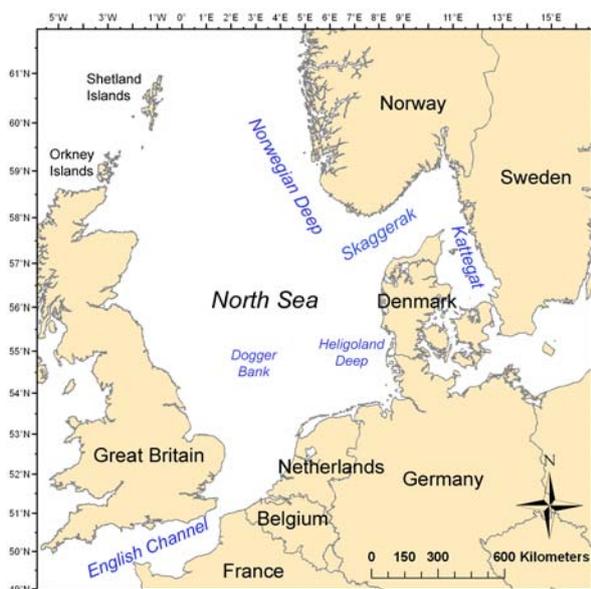
2. Methods

2.1. Zone d'étude

La mer du Nord (Figure 2) est délimitée au sud-ouest par le Déroit du Pas-de-Calais (Figure 3), à l'ouest par le plateau continental anglais, au nord-ouest par les îles Shetland et Orkney, et à l'est par la marge européenne qui forme (au nord) une cuvette, la *Norwegian Deep*, dont la profondeur maximale atteint les 700 m. Le Déroit du Pas-de-Calais relie la mer du Nord à la Manche, et ce couloir étroit est l'une des zones où le trafic maritime est le plus intense du monde. La mer du Nord est un bassin relativement petit et peu profond (la profondeur est d'environ 100 m en moyenne, avec une superficie d'environ un demi-million de km² pour un volume de 54,000 km³). Elle est reliée à l'est aux eaux saumâtres de la mer Baltique par le Skagerrak et le Kattegat, et au sud (par la Manche et le Déroit du Pas-de-Calais) aux eaux très salées de l'Atlantique. La mer du Nord est influencée par l'océan Atlantique, principalement par le nord mais également au sud par l'entrée des eaux de la Manche (English Channel). La zone d'étude du projet ISADO comprend le Déroit du Pas-de-Calais et la

2.1. Study area

The North Sea (Figure 2) extends south-westward to the Dover Strait (Figure 3), westward to the English continental plateau, north-westward to the Isles of Shetland and Orkney, and eastward to the European coast, which forms (in the north) a deep basin, the *Norwegian Deep* (maximum depth 700 m). The Dover Strait connects the North Sea to the English Channel, and this narrow corridor is one of the world's busiest straits for maritime shipping. The North Sea is a relatively small and shallow basin (depth is less than 100 m on average), with a surface area of about half a million km² and a volume of 54,000 km³. It is linked to the east to the brackish waters of the Baltic Sea through the Skagerrak and the Kattegat, southward through the English Channel and Dover Strait and northward to the highly saline waters of the north Atlantic Ocean. The North Sea is influenced by the Atlantic Ocean mainly from the north, but also from the south through incoming English Channel waters. The study area of the ISADO project was the Dover Strait and the southern half of



Figures 2 (gauche) & 3 (droite). Positions géographiques mentionnées dans le reste de ce document. La Figure 3 montre l'étendue de la zone d'étude d'ISADO, qui s'étend du Déroit du Pas-de-Calais vers le nord (jusqu'à 56.4° de latitude nord).

Figures 2 (left) & 3 (right). Geographical locations referred to in the rest of this document. Figure 3 shows ISADO's study area, which extends northward from the Dover Strait to 56.4° north.

moitié sud de la mer du Nord (Figure 3). Les sections 2.3. et 2.4. décrivent en détail les aspects physiques et environnementaux de la zone d'étude.

2.2. Campagne internationale au chalut de fond

Dans le cadre du programme *International Bottom Trawl Survey* (IBTS ou campagne internationale au chalut de fond), IFREMER organise chaque année depuis 1976 des campagnes en mer dans le Détroit du Pas-de-Calais et la moitié sud de la mer du Nord à bord du Navire Océanographique (NO) *La Thalassa* (Figure 4). Ces campagnes sont organisées sous l'égide du CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer), en collaboration avec six autres NO européens (Allemagne, Danemark, Norvège, Hollande, RU et Suède). Les campagnes IBTS permettent principalement d'estimer l'abondance et la distribution spatiale des stocks et de calculer un indice de recrutement pour les espèces halieutiques exploitées en mer du Nord. Les résultats constituent une base essentielle dans l'évaluation des ressources halieutiques par des groupes de travail internationaux et contribuent à la politique commune des pêches de l'Europe,

the North Sea (Figure 3). A detailed description of physical and environmental aspects of the study area can be found in sections 2.3. et 2.4.

2.2. International Bottom Trawl Survey

Within the framework of the International Bottom Trawl Survey (IBTS) program, IFREMER organises annual sea surveys (since 1976) in the Dover Strait and southern half of the North Sea onboard the Research Vessel (RV) *La Thalassa* (Figure 4). These surveys are undertaken under the aegis of ICES (International Council for the Exploration of the Sea) and are done in collaboration with six other European research vessels (from Germany, Denmark, Norway, Netherlands, UK and Sweden). IBTS surveys essentially aim at estimating fish abundance and distribution, and at computing recruitment indices (i.e. abundance of juveniles) for the fish species exploited in the North Sea. The findings constitute a fundamental basis to stock evaluation by international working groups, and contribute, in terms of scientific advice, to the EU's Common Fisheries Policy, notably the fish quotas. With a standard trawl (GOV), each participating country systematically samples a section of the North Sea, year

Figure 4. NO *La Thalassa* (photographie © IFREMER).

Figure 4. RV *La Thalassa* (photograph © IFREMER).



notamment les quotas de pêches. Chaque année et à l'aide d'un chalut standard (GOV), chaque pays participant échantillonne de manière systématique une zone de la mer du Nord. Après chaque trait de chalut, la pêche est pesée, les espèces identifiées, comptées et mesurées. La nuit, un échantillonnage des larves est également réalisé à l'aide de filets spécialisés

after year. After each trawl, the catch is weighed, species are identified, counted and measured. In addition, larvae are sampled at night using specialised nets ('MIK' nets), so as to obtain a larval abundance index for herring and sprat.

(filets 'MIK'), afin de calculer un indice d'abondance larvaire pour le hareng et le sprat.

2.3. Données physiques

Profondeur. La carte de profondeur présentée dans ce rapport est composée de deux cartes séparées : une couvrant la moitié sud de la mer du Nord (c.-à-d. la zone d'étude d'ISADO), et l'autre couvrant la Manche. Depuis 1982, la profondeur a été mesurée pendant la campagne IBTS française avec une sonde acoustique. Cette hauteur de la colonne d'eau a donc été mesurée sans prendre en compte les coefficients de marée. Les données de 1982 à 2006 (83,912 points) ont été utilisées pour produire (par **krigeage**, voir plus bas) la carte de profondeur pour la moitié sud de la mer du Nord. La partie Manche de la carte présentée dans ce rapport est basée sur d'autres données et représente la bathymétrie additionnée du niveau moyen d'eau. Les données bathymétriques (correspondant à une marée basse de coefficient 120) ont été dérivées des cartes de navigation du SHOM (Service Hydrographique et Océanographique de la Marine), tandis que le niveau moyen d'eau (ou mi-marée) a été produit par le modèle hydrodynamique MARS 3D¹ d'IFREMER. Les données de ces deux cartes sont considérées comme compatibles dans le cadre de cette étude.

La profondeur, plutôt que la bathymétrie, a ensuite été utilisée comme variable explicative dans la modélisation de l'habitat de ponte. D'un point de vue écologique, de telles données de profondeur sont plus pertinentes pour les organismes marins considérés, que des données de bathymétrie seules qui représentent la profondeur lors de la marée astronomique la plus basse.

Sédimentologie de fond. Les données de types de sédiments de fond sont présentées dans ce

¹ Le Roy R, Simon B (2003). *Réalisation et validation d'un modèle de marée en Manche et dans le Golfe de Gascogne. Rapport d'étude 002/03*. Brest, France: SHOM, 88 pp.

2.3. Physical datasets

Depth. The depth map presented in this report is a composite of two separate maps: one for the southern half of the North Sea (i.e. ISADO's study area) and one for the English Channel. During French EBTS surveys (since 1982), water depth (m) has been measured using an acoustic probe. Water height below the vessel has hence been measured without taking into account tidal coefficients. Data from 1982 to 2006 (83,912 sample points) were used to produce (by **kriging**, see below) the depth map for the southern half of the North Sea. The English Channel part of the map presented in this report originates from a different source and shows bathymetry plus mean sea level. The bathymetric data (corresponding to low tide, or a tide coefficient of 120) were derived from SHOM (*Service Hydrographique et Océanographique de la Marine* or Hydrographic and oceanographic service of the marine) navigation charts, whilst the mean sea level (or mid-tide) estimation was the result of IFREMER's MARS 3D hydrodynamic model¹. It is believed that the data from these two separate maps are compatible within the framework of this study.

Depth, and not bathymetry, were subsequently used as explanatory variable in spawning habitat modelling. From an ecological point of view, depth data such as these are more relevant, to the marine organisms considered, than bathymetric data alone as the latter represents depth at the lowest astronomical tide.

Seabed sedimentology. Seabed sediment type data are presented in this report only for information. Indeed, these data were not subsequently used as explanatory variable in spawning habitat modelling, mainly because seabed

¹ Le Roy R, Simon B (2003). *Réalisation et validation d'un modèle de marée en Manche et dans le Golfe de Gascogne. Rapport d'étude 002/03*. Brest, France: SHOM, 88 pp.

rapport pour des raisons illustratives. En effet, ces données n'ont pas ensuite été utilisées comme variable explicative dans la modélisation de l'habitat de ponte, principalement car les types de sédiments de fond de la zone d'étude sont largement dominés par les sables (fins ou grossiers) et la vase. Une carte de meilleure résolution serait plus intéressante pour la modélisation de l'habitat de ponte.

La carte de types de sédiments de fond combine des données de plusieurs sources : Larsonneur *et al.* (1979)¹ (pour la Manche), et le Bureau Fédéral Maritime et Hydrographique (Allemagne), le Bureau d'étude géologique du Danemark et du Groenland et autres instituts et autorités² (pour la moitié sud de la mer du Nord, c.-à-d. la zone d'étude d'ISADO). C'est une carte à résolution limitée qui avait pour but de concilier des classifications différentes de type de sédiment, ce qui explique le nombre peu élevé de classes de sédiments (vase, sable fin, sable grossier, gravier et cailloux).

Tension de cisaillement. Les dernières données physiques considérées sont celle concernant la tension de cisaillement ($N.m^{-2}$) sur le fond. La tension de cisaillement est une mesure du frottement de l'eau sur le fond, résultant de courants dus à la marée. La tension a été mesurée à partir d'un modèle hydrodynamique 2D, développé à l'origine par les laboratoires océanographiques de Proudman (ou *Proudman Oceanographic Laboratories*, POL).

sediments in the study area are largely dominated by sands (fine and coarse) and mud. A higher resolution map of seabed sediment type might have been suitable for use as a predictor in habitat modelling.

The map of seabed sediment types resulted from the combination of data originating from several sources: Larsonneur *et al.* (1979)¹ (for the English Channel), and the Federal Maritime and Hydrographic Office (Germany), the Geological Survey of Denmark and Greenland (GEUS) and other institutes and authorities² (for the southern half of the North Sea, i.e. ISADO's study area). It is a low resolution map that attempted to combine different seabed sediment classifications, hence the relatively low number of sediment categories (mud, fine sand, coarse sand, gravel and pebbles).

Bed shear stress. The final physical data considered are bed shear stress. Bed shear stress ($N.m^{-2}$), is a measure of the friction of water on the seabed as a result of tidal currents. It was estimated using a 2D hydrodynamic model originally developed at the Proudman Oceanographic Laboratories (POL).

¹ Larsonneur C, Vaslet D, Auffret J-P (1979). *Les Sédiments Superficiels de la Manche, Carte Géologique de la Marge Continentale Française*. Orléans, France : Bureau des Recherches Géologiques et Minières, Ministère de l'Industrie, Service Géologique National

² Prière de se référer au site Internet du projet MarGIS pour plus d'information : http://www.awi-bremerhaven.de/GEO/Marine_GIS/Margis%20homepage/cap8.html.

¹ Larsonneur C, Vaslet D, Auffret J-P (1979). *Les Sédiments Superficiels de la Manche, Carte Géologique de la Marge Continentale Française*. Orléans, France: Bureau des Recherches Géologiques et Minières, Ministère de l'Industrie, Service Géologique National

² Please refer to the MarGIS project Web site for further information: http://www.awi-bremerhaven.de/GEO/Marine_GIS/Margis%20homepage/cap8.html.

2.4. Données environnementales

Lors de la campagne IBTS française, la température (°C) et la salinité (ppm) sous la surface (3-5 m) ont été mesurées avec un thermo salinomètre. Les organismes marins contenant le pigment photosynthétique chlorophylle (par ex. le **phytoplankton**) sont les producteurs primaires des océans et se situent à la base des réseaux trophiques. De ce fait, la concentration en chlorophylle *a* est un indicateur important dans l'étude des écosystèmes marins. La concentration (î g/L) en chlorophylle *a* sous la surface (3-5 m) a été évaluée à l'aide d'un fluorimètre capable de mesurer la fluorescence émise par ce pigment. Les température, salinité et concentration en chlorophylle *a* ont été cartographiées par krigeage (voir plus bas).

2.4. Environmental datasets

During the 2006 French IBTS, sub-surface (3-5 m) water temperature (°C) and salinity (ppm) were measured using thermosalinometer. Marine organisms containing the photosynthetic pigment chlorophyll (e.g. **phytoplankton**) are the primary producers of the oceans and are at the base of food webs. Hence, chlorophyll *a* concentration is an important indicator in the study of marine ecosystems. Sub-surface (3-5 m) chlorophyll *a* concentration (î g/L) was measured using a fluorometer that is able to measure the fluorescence emitted by this pigment. Water temperature, salinity and chlorophyll *a* concentration were mapped by kriging (see below).

2.5. Echantillonneur en continu d'œufs de poisson

Parallèlement à ses travaux habituels, la campagne IBTS française de 2006 a utilisé un système CUFES de pompage des œufs de poisson afin de collecter des données sur la distribution spatiale des frayères hivernales et sur les habitats de ponte de plusieurs espèces importantes. Le CUFES (Figure 5) se compose d'un système de pompage immergé, d'un concentrateur et d'un échantillonneur. L'eau est pompée de façon continue à 5 m de profondeur, vers le concentrateur. Les particules (dont les œufs) sont concentrées par un filet agitateur, et le concentré qui en sort est transféré vers le collecteur d'échantillon ou les particules sont

2.5. Continuous Underway Fish Egg Sampler

In parallel to its regular actions, the 2006 French IBTS used a continuous fish egg pumping device called CUFES allowing the collection of information on the spatial distribution of winter spawning areas and on the spawning habitats of several important species. CUFES (Figure 5) consists of a submersible pump, concentrator, and sample collector. Water is continuously pumped at 5 m depth to the concentrator. Particles (including fish eggs) are concentrated by an oscillating net and the concentrate passes to the sample collector where particles are retained by a mesh (500 μ m mesh size). Using this sampler, a standardised sam-

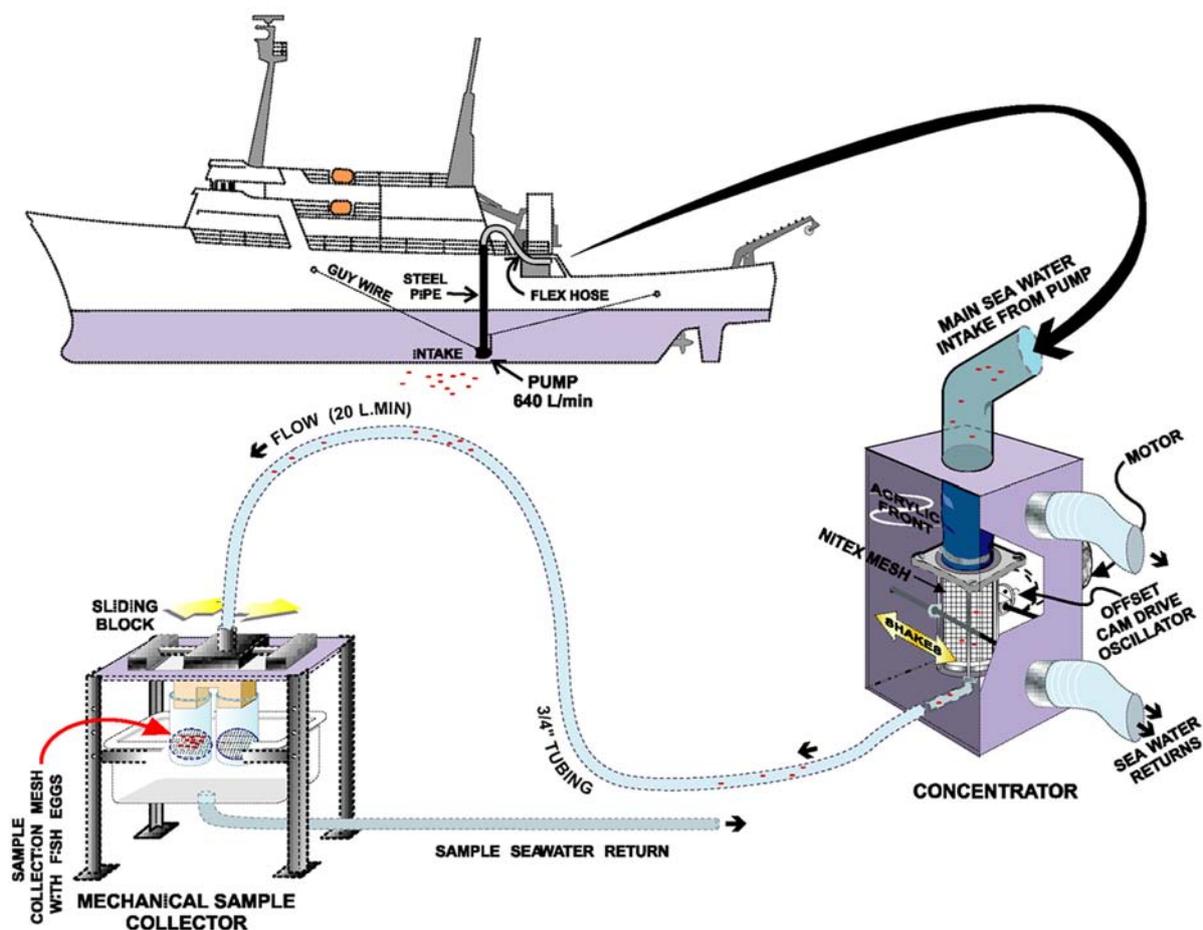


Figure 5. Installation d'un échantillonneur en continu d'œufs de poisson (CUFES) sur un NO. (schéma © Checkley *et al.*)

Figure 5. Continuous Underway Fish Egg Sampler (CUFES) as fitted to a RV. (diagram © Checkley *et al.*)

retenues par un filet maillé (mailles de 500 à m). Un échantillonnage régulier, utilisant le CUFES, du Déroit du Pas-de-Calais et de la moitié sud de la mer du Nord a donc été réalisé en janvier/février 2006 (Figure 6). Le CUFES a fonctionné en continu pendant la campagne, fournissant ainsi des estimations en temps réel d'abondance volumétrique d'œufs **pélagiques** (nombre d'œufs par m³), toutes les 30 minutes (total 880 échantillons). Les œufs prélevés ont été conservés, après un premier tri (pour enlever par ex. les copépodes et larves de poisson qui avaient été échantillonnés en même temps), dans une solution formolée à 4%.

pling of the Dover Strait and southern half of the North Sea was carried out in January/February 2006 (Figure 6). The CUFES operated continuously during the survey, providing real-time estimates of the volumetric abundance of **pelagic** fish eggs (number of eggs per m³) at pump depth, every 30 minutes (total 880 samples). After a first sorting (to remove e.g. copepods and fish larvae that had been sampled too), eggs were preserved in formalin (4%).

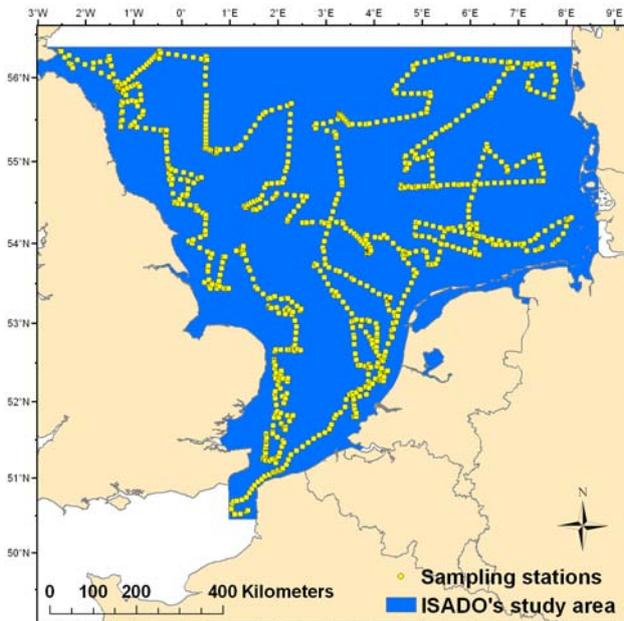


Figure 6. Positions géographiques des 880 échantillons CUFES pris par NO *La Thalassa* du 25 Janvier au 22 février 2006. La zone d'étude ISADO est en bleu.

Figure 6. Spatial locations of the 880 CUFES samples taken by RV *La Thalassa* from 25 January to 22 February 2006. ISADO's study area is shown in blue.

2.6. Validation du protocole d'échantillonnage

L'efficacité du CUFES pour échantillonner de façon représentative les œufs pélagiques a été éprouvée en effectuant également des prélèvements verticaux sur toute la colonne d'eau, en station de chalutage, à l'aide d'un filet vertical à œufs. Ce filet à plancton (plus traditionnel) avait des mailles de 500 à m (Figure 7). L'échantillonnage par le filet vertical a permis d'obtenir des estimations d'abondance vraie (c.-à-d. sur toute la colonne d'eau) aux stations d'échantillonnage de la campagne IBTS (67 échantillons). Ces échantillons ont été comparés à des échantillons pris par le

2.6. Validation of the egg sampling methodology

The efficiency of the CUFES in adequately sampling pelagic eggs was tested by comparing its performance with that of a more traditional egg sampling method that used a vertically hauled net equipped with a 500 à m mesh plankton net (Figure 7). Egg sampling with the vertically hauled net provided estimates of real abundance (over the water column) at IBTS trawl sampling stations (67 samples). For comparison (at equivalent filtered volumes), CUFES samples were also taken at these 67 locations, but solely at 5 m below the surface. Potential differences in egg abundance and

Figure 7. Le filet vertical à œufs, utilisé pour la validation du protocole d'échantillonnage par le CUFES (photographie © IFREMER)

Figure 7. The vertically hauled net used to validate egg sampling by the CUFES (photograph © IFREMER)



CUFES, dans des conditions similaires (c.-à-d. aux 67 stations, à volume filtré équivalent), mais seulement à 5 m sous la surface. De possibles différences en abondance d'œufs et en richesse spécifique ont été testées, ainsi que l'effet de la vitesse du bateau sur l'abondance des œufs. Le but était d'établir si l'échantillonnage sous la surface (par le CUFES) était bien représentatif d'un échantillonnage sur toute la colonne d'eau (par le filet vertical).

2.7. Identification taxonomique des œufs & dénombrement

Le cycle de vie de la plupart des poissons marins se compose de quatre phases principales : œuf (avec ou sans embryon visible), larve, juvénile et adulte. Bien que certaines espèces pondent des œufs **benthiques**, beaucoup plus d'espèces marines pondent des œufs pélagiques (ou planctoniques). Ces derniers sont parfois pondus au fond mais ont tendance à monter assez rapidement vers la surface. Le projet ISADO a tout particulièrement étudiés les œufs pélagiques.

Les œufs pélagiques collectés sont sphériques, transparents et relativement petits (en général moins de 2 mm de diamètre). On les trouve dans la partie haute de la colonne d'eau, très souvent même à la surface ; leur absence à la surface indique qu'ils sont absents à des

species richness were investigated, including the possible effect of vessel speed on egg abundance. The aim was to establish whether subsurface sampling (using the CUFES) was representative of sampling over the water column (using the vertically hauled net).

2.7. Fish egg taxonomic identification & counting

The life cycle of most marine fish is made of four main phases: egg (with or without visible embryo), larva, juvenile and adult. Whilst some fish species lay **benthic** eggs (with specific substrate requirements, e.g presence of sand, gravel and algae), most species produce pelagic (i.e. planktonic) eggs. Although the latter may be laid at the bottom, they will rise rapidly towards the surface. The ISADO project investigated pelagic eggs.

Pelagic eggs are spherical, transparent and relatively small (generally less than 2 mm in diameter). They are found in the upper part of the water column, quite often at the surface; their absence at the surface indicates absence at greater depths. As a result of their low lipidic density, they are neutrally buoyant. Their

profondeurs plus importantes. De part leur faible contenu en lipides, ces œufs présentent une flottabilité neutre. Leur développement peut prendre entre quelques jours et quelques semaines.

Une clé d'identification taxonomique (section 6.1.), prenant en compte toutes les caractéristiques des principales espèces halieutiques rencontrées dans la zone d'étude, a été créée et utilisée pour identifier les œufs par espèce et par stade de développement. Les critères visuels principaux utilisés pour l'identification taxonomique ont été les suivants (Russel, 1976 ; Munk & Nielsen, 2005) :

- l'embryon n'est pas visible dans les œufs de stade 1, tandis qu'il l'est dans les œufs de stade 2 et plus ('2+') ;
- présence-absence de **globule(s)** huileux (ceux-ci contiennent les lipides nécessaires au développement de l'œuf) ;
- taille de l'œuf, et du globule si présent ;
- apparence du **vitellus** : segmenté ou non (homogène) ;
- pigmentation de l'embryon (pour les œufs de stade 2+).

L'identification s'est faite au microscope composé. Si une espèce n'était pas présente dans le trait de chalut (ciblant les individus adultes) correspondant au carré analysé, la présence d'œufs de cette espèce était considérée comme peu probable. Les cas litigieux d'identification entre chacune des espèces ont donc été solutionnés sur la base de ces observations.

Après identification, les œufs ont été comptés et ces nombres standardisés en nombre d'œufs par 20 m³. Ce sont ces abondances (ou densités) standardisées qui ont ensuite été utilisées dans les analyses statistiques.

development may take from several days to several weeks.

A taxonomic identification key (section 6.1.), including all the characteristics of the main fish species encountered in the study areas, was created and used to identify eggs by species and developmental stage. The main visual criteria used for egg taxonomic identification were as follows (Russel, 1976; Munk & Nielsen, 2005):

- Stage 1 eggs do not have a visible embryo, whilst stage 2 and plus eggs ('2+') have theirs visible;
- Presence/absence of oil **globule(s)** (these contain lipids necessary for egg development);
- Egg size and possibly globule size (if present);
- State of the **vitellus** (or yolk): segmented or homogeneous;
- Embryo pigmentation (for stage 2+ eggs).

Identification was carried out using the compound microscope. The absence of sexually mature adults of a given species in neighbouring trawl hauls (targetting adult individuals) would help rule out that species during egg taxonomic identification in that CUFES sample.

After identification, eggs were counted and egg numbers were standardised as the number of eggs found in 20 m³. Only such standardised egg abundances (or densities) were used in the subsequent statistical analyses.

2.8. Analyses statistiques

La normalité de la distribution statistique des données physiques (la profondeur), environnementales (par ex. la température) et biologiques (par ex. les abondances d'œufs) a été testée en utilisant des histogrammes, le coefficient d'asymétrie et le test de **kurtosis**. Les données ont été transformées quand l'asymétrie dépassait |1| et/ou quand le **kurtosis** excédait 1 et quand une fonction de normalisation améliorant la distribution de la donnée pouvait être trouvée. Les profondeur, température, salinité et concentration en chlorophylle *a* n'ont pas eu besoin d'une telle transformation. Les données d'abondance d'œufs (nombres d'œufs par 20 m³) nécessitaient toujours d'être transformées en utilisant la transformation $\text{Log}_{10}(x+1)$ (où *x* est la valeur d'abondance).

Deux analyses statistiques principales ont été faites dans le cadre du projet ISADO : l'interpolation géostatistique (section 2.9.) pour cartographier les frayères, et la modélisation de l'habitat de ponte par les modèles linéaires généralisés (section 2.10.). Ces méthodes sont brièvement décrites ci-dessous, et le lecteur intéressé peut se référer aux publications listées dans la section 7. (sous-sections *Géostatistiques* et *Modélisation de l'habitat*).

2.9. Géostatistiques & krigeage

Les géostatistiques regroupent une série de méthodes pour l'analyse des données géoréférencées et permettent l'estimation des valeurs d'une variable étudiée en des localisations non échantillonnées, à partir de points de données plus ou moins clairsemés.

Le variogramme (Figure 8), l'outil central des géostatistiques, est une fonction qui mesure la relation entre des paires d'observations séparées par une certaine distance. Il résume la façon dont la variance d'une variable change quand la distance et la direction séparant deux points quelconques varient. En général, pour des données possédant une structure spatiale, la variance est moindre pour une faible distance de séparation et s'accroît avec une plus grande

2.8. Statistical analyses

The statistical distribution of physical (e.g. depth), environmental (e.g. temperature) and biological (e.g. egg abundance) data were tested for normality using histograms, skewness and **kurtosis**. The data were transformed when skewness values exceeded |1| and/or kurtosis exceeded 1 and when a normalising function that could improve the data distribution was found. Depth, temperature, salinity and chlorophyll *a* concentration did not require transformation. Egg abundance data (i.e. egg numbers per 20 m³) always required logtransformation using a $\text{Log}_{10}(x+1)$ transformation (where *x* is the abundance value).

Two main statistical analyses were carried out in the ISADO project: geostatistical interpolation (section 2.9.) and habitat modelling using generalised linear models (section 2.10.). Overviews of these analyses are given below, and the reader who is interested in the detail should refer to the publications listed in section 7. (sub-sections *Geostatistics* and *Habitat modelling*).

2.9. Geostatistics & kriging

Geostatistics embody a suite of methods for analysing spatial data and allow the estimation (or interpolation) of the values of a variable of interest at nonsampled locations, from more or less sparse sample data points.

The variogram, the central tool of geostatistics, is a function that measures the relation between pairs of observations which are certain distances apart. It summarises the way in which the variance of a variable changes as the distance and direction separating any two points vary. Typically, for spatially structured data, the variance is small at short lags and increases with larger separating distance (monotonic increase). The variogram may increase to a maximum at which it remains stable thereafter. This

distance (accroissement monotone). Le variogramme peut atteindre une variance maximale et s'y stabiliser par la suite. Cette limite supérieure, le palier de variance, évalue la variance maximum du jeu de données. La distance de séparation à laquelle le palier est atteint (la portée) marque la limite de la dépendance spatiale c'est à dire qu'elle décrit l'étendue de la structure spatiale observée. Le variogramme a souvent une interception positive sur l'axe des ordonnées appelée la pépite. Ceci découle d'erreurs de mesure mais aussi principalement de variations se produisant à une échelle plus petite que l'intervalle d'échantillonnage. Certains variogrammes sont totalement plats, appelés "pures pépites" : ils dénotent l'absence apparente de dépendance spatiale dans les données.

upper bound, the sill variance, estimates the maximum variance of the data. The lag distance at which the sill is reached (the range) marks the limit of spatial dependence, i.e. it describes the extent of the observed pattern. The variogram often has a positive intercept on the ordinate axis, known as the nugget variance. This arises from measurement error, but mostly from variation occurring over distances smaller than the sampling interval. Some variograms appear completely flat, i.e. "pure nugget", meaning that there is no spatial dependence evident in the data.

Many variograms have simple forms that can be described by a limited set of authorised models (Figure 8). These models must be capable of describing the main features of the

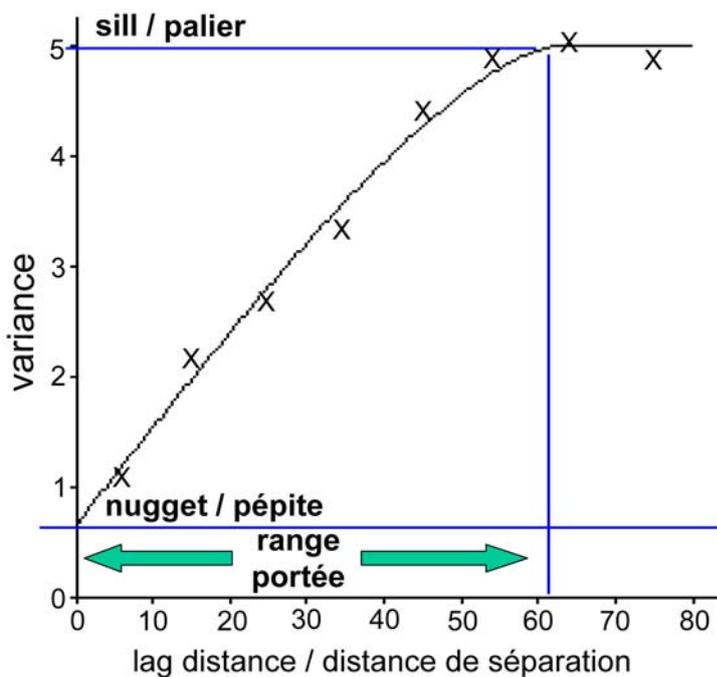


Figure 8. Le semi-variogramme (X) est l'outil central des géostatistiques. Le palier, la distance de séparation et la pépite sont indiqués, ainsi que le modèle (courbe).

Figure 8. The semi-variogram (X) is the central tool of geostatistics. The sill, lag distance and nugget are shown, as well as the model (curve).

Beaucoup de variogrammes ont des formes simples qui peuvent être décrites par un nombre limité de modèles autorisés (Figure 8). Ces modèles doivent être capables de décrire les principales caractéristiques du variogramme, c.-à-d. la pépite, la forme de l'accroissement monotone et le palier. La méthode communément utilisée pour ajuster les modèles est une procédure statistique d'approximation.

variogram, i.e. the nugget, the shape of the monotonic increase and the sill. The most common way of fitting models is by the statistical procedure of least squares approximation, and the chosen model should be the one with the best statistical and visual fit.

The method of prediction embodied in geostatistics and for which the variogram pa-

Le modèle choisi doit être celui ayant le meilleur ajustement statistique et visuel.

La méthode de prédiction incarnée par les géostatistiques et pour laquelle les paramètres du variogramme sont essentiels est appelée *krigeage*. Le krigeage produit des valeurs estimées optimales et objectives en prenant en compte la façon dont une variable varie dans l'espace pour prédire sa valeur en des localisations non échantillonnées et qui peuvent être utilisées pour la cartographie. C'est une méthode de moyenne pondérée basée sur le modèle du variogramme de la variation spatiale. Le krigeage ordinaire est la méthode la plus commune et peut être utilisée pour produire un large champ de valeurs estimées, ponctuellement ou par blocs, ainsi que l'erreur d'estimation correspondante pour la cartographie. Les poids sont dérivés à partir du modèle du variogramme de façon à minimiser l'erreur d'estimation. Généralement, les poids des observations proches de la valeur à estimer sont importants et décroissent avec l'accroissement de la distance. Les quatre ou cinq observations les plus proches de la position de la valeur à estimer peuvent contribuer jusqu'à 80% du poids total, et les dix plus proches à presque tout le reste.

Le logiciel GenStat (VSN International) a été utilisé pour l'ajustement de modèle et le krigeage sur les abondances d'œufs d'espèces pour lesquelles les données étaient en quantités suffisantes (à noter que les stades de développement 1 et 2+ ont été traités séparément). Les données physiques (profondeur) et environnementales (température, salinité, chlorophylle *a*) ont aussi été krigées. Les tendances spatiales linéaires ou quadratiques ont été éliminées ; pour ces modèles-ci, le krigeage (universel) a été effectué sur les résiduels. Les données estimées par krigeage étaient produites sous forme de grilles (une valeur estimée pour chaque couple de latitude et longitude), de résolution fine. Chaque grille de points était ensuite importée dans le logiciel ArcMap (ESRI) et re-interpolée à l'aide de l'extension analyste spatial (ou *Spa-*

rameters are essential, is known as *kriging*. Kriging produces optimal unbiased estimates that can be used for mapping, by taking into account the way that a variable varies in space to predict the values at unsampled locations. It is a method of weighted averaging based on the variogram model of the spatial variation. Ordinary kriging, the most commonly used method, can be used to produce a large field of estimates at points or blocks and it estimates the variances for mapping. The weights are obtained from the variogram model so as to minimise the estimation variance. Generally, the weights of points near the point to be kriged are large and these decrease as the distance increases. The nearest four or five points might contribute up to 80% of the total weight, whilst the nearest 10 points might contribute up to almost 100% of the total weight.

Model fit and kriging were carried out on egg abundances using GenStat software (VSN International) for those fish species presenting sufficient egg data (note that separate maps were produced for stage 1 and 2+ eggs). Physical (depth) and environmental (temperature, salinity, chlorophyll *a*) data were also kriged. When necessary, linear and quadratic trends in the data were removed and (universal) kriging performed on the residuals. Kriged estimates were provided as fine regular grids (one estimated value per couple of latitude and longitude). Each grid of points was then imported into ArcMap (ESRI) software and further interpolated using the Spatial Analyst extension in order to create a continuous **raster** of 0.02 decimal degree resolution displaying the spatial patterns of each variable, as described by the variograms.

tial Analyst), de façon à créer un **raster** continu de 0.02 degrés décimaux de résolution et qui représentait les variations spatiales de chaque variable, en accord avec le variogramme.

2.10. Modélisation de l'habitat des frayères

La cartographie des habitats des frayères permet d'étudier comment les caractéristiques physiques et environnementales du milieu influencent ce segment initial du cycle de vie du poisson, c.-à-d. quand il est très vulnérable. Lorsque des observations quantitatives sont disponibles (par ex. l'abondance d'œufs de poisson), certains modèles statistiques peuvent être ajustés aux données et utilisés pour estimer la réponse de l'abondance de la population à des facteurs environnementaux multiples. Lorsque l'on est parvenu à estimer la réponse d'une espèce donnée à une série de facteurs environnementaux, des cartes de distribution de l'espèce, définissant ainsi son habitat, peuvent être construites dans un Système d'Information Géographique (SIG). Des cartes numériques des facteurs physiques et environnementaux concernés sont recodées en utilisant la réponse estimée de cette espèce à ces mêmes facteurs.

Les modèles linéaires généralisés permettent de relier une combinaison de prédicteurs environnementaux et physiques avec la réponse moyenne d'une variable (par ex. l'abondance des œufs d'espèces halieutiques), via une fonction de lien. Cette fonction linéaire permet de maintenir les prédictions obtenues par le modèle dans une gamme de valeurs cohérentes avec les données modélisées. Un GLM se compose d'une variable à expliquer (y , ou variable réponse) et d'un jeu de variables prédictrices (ou explicatives) dont les valeurs influencent la distribution de y . La méthode d'estimation utilisée pour ajuster le modèle est celle du maximum de vraisemblance. Dans le cas présent, cette méthode a été utilisée pour décrire, séparément, les habitats de ponte de plusieurs espèces halieutiques et les variables prédictrices testées étaient la profondeur (section 2.3.), les température, salinité et concentration en chlorophylle a (section 2.4.), ainsi que

2.10. Spawning habitat modelling

Mapping spawning habitats provides the opportunity to study how physical and environmental features influence the early fish life history stage, when fish are very vulnerable. Statistical models can be fitted to quantitative field data (such as fish egg abundances) and used to estimate response rates to multiple environmental factors. Having arrived at estimates of species responses to a series of environmental factors, species distribution maps, delineating their potential habitat, can be constructed within a Geographic Information System (GIS). Digital maps of the physical and environmental factors considered are recoded with the response rates of this species to these factors.

General linear models allow relating a combination of physical and environmental predictors to the mean of a response variable (e.g. fish egg abundance), *via* a link function. This linear function maintains the predictions of the model within a range of values that are consistent with the data modelled. A GLM consists of a response variable (y) to be explained, and a set of predictive (or explanatory) variables whose values influence the distribution of y . The estimation method for fitting the model is that of the maximum likelihood. Here, this method was used to define, separately, the spawning habitats of a range of fish species and the predictors tested were depth (section 2.3.), temperature, salinity and chlorophyll a concentration (section 2.4.), and also bed shear stress (section 2.3.), bed shear stress being the only non-*in situ* explanatory variable considered. The response variable was stage 1 egg abundance, for each species considered.

The modelling procedure (performed in R software) was in two steps, each producing a separate model, and the two models were then combined into one in a GIS. This approach is common when dealing with zero-inflated data such

la tension de cisaillement sur le fond (section 2.3.), cette dernière étant la seule variable prédictrice qui n'était pas mesurée *in situ*. La variable réponse était l'abondance d'œufs de stade 1, pour chaque espèce considérée.

La modélisation (avec le logiciel R) s'est faite en deux étapes, chacune produisant un modèle, et les deux modèles ont ensuite été combinés en un seul dans un SIG. Cette approche est habituelle lorsque les données utilisées présentent un nombre significatif de valeurs nulles, ce qui était le cas des données d'abondance d'œufs : en effet, dans cette étude, chaque espèce considérée présentait un nombre significatif d'échantillons de CUFES qui ne contenait pas d'œufs. Pour chacun des deux modèles, la sélection progressive des variables prédictrices significatives s'est faite par la comparaison sur le **critère d'information d'Akaike** (ou *Akaike's Information Criterion*, AIC ; Akaike, 1974), en partant d'un modèle complet qui contenait toutes les variables prédictrices, ainsi que les polynômes de premier ordre. Le premier modèle (ou modèle de *présence-absence*), a été ajusté aux abondances d'œufs recodées en 0 pour les abondances nulles et 1 pour les abondances non-nulles (c.-à-d. les abondances positives). Le modèle de *présence-absence* a permis d'estimer la probabilité de présence d'œufs d'une espèce halieutique donnée, et un GLM binomial a été utilisé en tant que fonction logit. Le second modèle (ou modèle d'*abondances non-nulles* ou d'abondance positive) a été ajusté aux abondances strictement positives et a permis d'estimer la distribution des abondances quand les œufs étaient présents dans les échantillons. Pour ce second modèle, un GLM gaussien (c.-à-d. de distribution normale) a été choisi et ajusté aux données Log transformées. Bien que les variables prédictrices aient été corrélées (corrélations de Spearman) les unes avec les autres, des termes d'interaction n'ont pas été inclus en tant que variables prédictrices dans la modélisation.

Les coefficients des équations des deux modèles ont ensuite été utilisés pour produire,

as the fish egg data collected in this study (i.e. for a given species, a significant number of CUFES samples did not contain any eggs). For each of the two models, the stepwise selection of significant predictors, starting from a full model containing all predictors and first polynomial terms, was based on comparison using **Akaike's Information Criterion** (AIC) (Akaike, 1974). The first model (or *presence-absence* model) was fitting egg abundances that were recoded 0 for null abundances and 1 for any non-null abundance (i.e. positive abundances). The *presence-absence* model allowed estimation of the probability of presence of fish eggs of a given species, and a binomial GLM using the logit function was chosen. The second model (or *presence-only* model) was fitting strictly non-null (i.e. positive) abundances, and allowed estimating the distribution of egg abundances when eggs of a given species were found in the samples. For the *presence-only* model, a Gaussian (i.e. normal distribution) GLM was chosen and fitted on the Log transformed data. Although the predictors were found to be correlated (Spearman correlation) with one another, interaction terms were not included as predictors in the modelling procedure.

The coefficients of the two models' equations were then used to recode digital raster maps of the significant explanatory variables, in ArcMap (ESRI) using the Raster Calculator, to produce a map showing the predicted probability of presence (for the *presence-absence* model) and another showing the predicted egg abundance (for the *presence-only* model), for each species considered. With regards to the *presence-only* model, the hypothesis was that egg captures were directly related to habitat quality, hence higher egg abundances meant higher habitat quality.

The maps of the explanatory variables (i.e. depth, water temperature and salinity, chlorophyll *a* concentration) first had to be constrained to the ranges encountered in the survey, since the model had been developed on these physical and environmental ranges. The

à partir des cartes numériques des facteurs environnementaux concernés et avec le logiciel ArcMap (ESRI) et sa calculatrice raster, une carte prédisant la probabilité de présence (modèle de *présence-absence*) et une autre prédisant l'abondance des œufs (modèle d'*abondances non-nulles*), pour chaque espèce considérée. Pour le modèle d'*abondances non-nulles*, l'hypothèse était que l'amplitude des captures d'œufs était directement liée à la qualité de l'habitat, et donc que des captures plus élevées correspondaient à une qualité d'habitat supérieure.

Les cartes des variables prédictives (c.-à-d. la profondeur, les température et salinité de l'eau, la concentration en chlorophylle *a*) ne devaient pas dépasser les gammes de valeurs rencontrées pendant la campagne, étant donné que le modèle avait été développé sur ces gammes particulières de valeurs physiques et environnementales. La carte de tension de cisaillement devait aussi être compatible avec la gamme de valeurs correspondant aux localisations échantillonnées. En pratique, seulement la profondeur et la tension de cisaillement avaient dû être recalées, ce qui a produit quelques *zones blanches* sur les cartes d'habitat finales, si le modèle contenait ces facteurs-là. Finalement, les deux cartes résultantes ont été multipliées (le modèle de *présence-absence* pondérant le modèle d'*abondances non-nulles*), afin d'obtenir une carte d'habitat de frayère pour l'espèce considérée. De ce fait, le modèle final prédisant les abondances d'œufs prenait en compte la probabilité de présence d'œufs à des endroits considérés, ainsi que l'abondance des œufs qui avait été mesurée pendant la campagne. Ayant utilisé des cartes raster de facteurs physiques et environnementaux qui couvraient toute la zone d'étude, il a été possible d'appliquer le modèle à toute la zone d'étude, en particulier aux endroits non-échantillonnés et à l'intérieur de cette zone.

Chaque modèle final a subi une procédure de validation. Pour chaque localisation échantillonnée, une abondance d'œufs (d'une

map of bed shear stress would also need to be constrained to the range of values corresponding to the sampling locations. In practice, only depth and bed shear stress needed to be constrained, and this resulted in a few small *white patches* in the final habitat maps, i.e. if the model contained these parameters. Finally, the two resulting maps were multiplied (the *presence-absence* model applying weight on the *presence-only* model) so as to obtain the spawning habitat model for the species investigated. Hence, the final model predicted egg abundance, taking into account the probability of presence of fish eggs at a given location as well as the egg abundances measured in the survey. By using the continuous raster maps of physical and environmental predictors, it was possible to apply the final spawning habitat model to the entire study area, including non-sampled zones within this area.

Model validation was performed for each final model. For each survey point, an egg abundance (for a given species) was estimated using the model and the values of the significant predictors (e.g. depth, temperature, salinity, chlorophyll *a* concentration, bed shear stress). An estimation error was calculated as follows:

$$| y_i - Y_i | / \max (y_{\max_z}, Y_{\max_z})$$

where y_i is the egg abundance measured during the survey at any given location i , and Y_i is the egg abundance estimated by the model at the same location. The difference is divided by the maximum value of y_{\max_z} (the highest observed egg density) or Y_{\max_z} (the highest estimated egg density) in the study zone z , whichever is highest. The estimation error was then kriged to produce a continuous map, which is read as a percentage of the maximum possible prediction error. This map gives a measure of the model fit over the studied zone (i.e. a value of 0.5 corresponds to half of the maximum possible prediction error).

espèce donnée) a été estimée par le modèle et les valeurs des variables explicatives qui étaient significatives (par ex. la profondeur, les température et salinité, la concentration en chlorophylle *a*, la tension de cisaillement). L'erreur d'estimation a été calculée de la façon suivante :

$$|y_i - Y_i| / \max(y_{\max_z}, Y_{\max_z})$$

où y_i est l'abondance d'œufs mesurée pendant la campagne à chacune des localisations i , et Y_i est l'abondance d'œufs estimée par le modèle au même endroit. La différence est divisée par la valeur maximale de y_{\max_z} (l'abondance d'œufs maximale observée) ou par Y_{\max_z} (l'abondance d'œufs maximale estimée) dans la zone d'étude z , selon celle qui est la plus forte. L'erreur d'estimation a ensuite été krigée pour produire une carte continue, qui se lit comme un pourcentage du maximum de l'erreur de prédiction possible. Cette carte donne une idée de l'ajustement du modèle sur la zone étudiée (une valeur de 0.5 correspond à la moitié de l'erreur de prédiction maximale possible).

2.11. Cartographie

Le logiciel de SIG utilisé dans cette étude était ArcMap (ArcGIS Desktop, version 9, *Environmental Systems Research Institute, Inc.*, ESRI), avec ses outils : l'analyste spatial et la calculatrice raster. La projection de toutes les cartes était Mercator (avec le datum *World Geodetic System WGS 1984*, système géodétique mondial) car cette projection était appropriée pour la localisation et l'étendue de la zone d'étude.

Afin de lisser les grilles de points en rasters continus à résolution fine (environ 0.02 degrés décimaux), une interpolation par krigeage ordinaire (avec variogramme sphérique) a été faite à l'aide de l'extension analyste spatial d'ArcMap. Ces grilles pouvaient être des produits de krigeage (du logiciel GenStat) constitués de lignes de latitude/longitude et de valeur d'un paramètre à cette position. Ces paramètres étaient les abondances d'œufs d'une

2.11. Cartography

The GIS software used in this study was ArcMap (ArcGIS Desktop product, version 9, Environmental Systems Research Institute, Inc., ESRI), with its extensions Raster Calculator and Spatial Analyst. The projection used was Mercator (with the datum World Geodetic System WGS 1984) as it was appropriate for the location considered and the extent of the study area.

ArcMap's Spatial Analyst extension was used to 'smooth' (i.e. interpolation by ordinary kriging, using a spherical variogram) grids of points into continuous raster maps of fine resolution (approximately 0.02 decimal degrees). These grids could be the kriging outputs (from GenStat software) made of lines of latitude/longitude and the value of a parameter at that location. The parameters were egg abundance for given species, temperature, salinity, depth and chlorophyll *a* concentration. Bed shear stress

espèce donnée, la température, la salinité, la profondeur et la concentration en chlorophylle *a*. La tension de cisaillement avait été obtenue sous forme d'une grille de points (latitude, longitude et valeur de tension de cisaillement), qui a aussi été lissée de cette façon, pour produire un raster continu. Tout krigeage qui constituait une *extrapolation* (par ex. en dehors de la zone d'étude en ce qui concerne les abondances d'œufs) au lieu d'une *interpolation* (ici, à l'intérieur de la zone d'étude) a été enlevée des cartes finales à l'aide de la calculatrice raster d'ArcMap. Les rasters continus de données physiques (profondeur, tension de cisaillement) et environnementales (température, salinité, concentration en chlorophylle *a*) ont ensuite été utilisés pour produire les cartes d'habitat des frayères à l'aide des équations des modèles d'habitat.

La carte de types de sédiments avait, elle, été obtenue sous forme de fichier de forme (ou *shapefile*, ou vecteur), qui a été directement cartographié avec ArcMap. Pour les espèces dont les œufs étaient présents dans très peu d'échantillons (par ex. plie cynoglosse, petite sole jaune, etc), des cartes plus simples (descriptives) ont été produites au lieu de cartes krigées.

data were obtained as a grid of points (latitude, longitude and value of bed shear stress), which was also smoothed in this way, into a continuous raster. Any kriging that was *extrapolation* (e.g. outside of the study area when egg densities were concerned) instead of *interpolation* (within a sampled area) was removed from the final maps using ArcMap's Raster Calculator extension. The continuous rasters of physical (depth, bed shear stress) and environmental (temperature, salinity and chlorophyll *a* concentration) data were then used in the production of habitat maps, using the habitat models' equations. This was done by recoding each pixel using the equations' coefficients.

The seabed sediment map obtained as a shapefile (vector) was directly mapped using ArcMap. For species whose eggs were found in very few samples (e.g. witch, solenette, etc), simpler (descriptive) maps were produced, instead of kriged maps.

3. Résultats

3. Results

3.1. Validation du protocole d'échantillonnage

Le débit d'eau à l'intérieur du CUFES était positivement corrélé avec la vitesse du navire. En fait, il était possible de prédire le débit d'eau dans le CUFES à partir de la vitesse du navire (régression linéaire, $R^2 = 0.8$, $p < 0.001$): quand le navire était plus rapide, le débit d'eau dans le CUFES augmentait, ainsi que le volume d'eau filtré par cet instrument et aussi le nombre d'œufs échantillonnés. Cet effet de la vitesse du navire a en partie été éliminé en standardisant les abondances d'œufs en nombres par 20 m^3 d'eau de mer filtrée par le CUFES. Après cette standardisation, la corrélation entre l'abondance ainsi standardisée et la vitesse du navire n'était pas significative (corrélation de Pearson, $r = 0.05$, $p > 0.05$). Cette corrélation était néanmoins significative lorsque certaines espèces étaient considérées séparément (œufs de *G. morhua*, motelles, *M. aeglefinus*, *M. merlangus*, *P. flesus*), mais la corrélation restait faible ($r < 0.2$).

En moyenne, le volume filtré par le CUFES correspondait à 40% du volume filtré par le filet vertical à œufs. Cette différence était due au fait que les volumes filtrés par le filet vertical étaient très variables, notamment à cause des courants, mais aussi car les débits du CUFES étaient comparativement faibles ($0.6 \text{ m}^3 \cdot \text{min}^{-1}$ en moyenne). Lorsque la performance du filet vertical (qui échantillonnait toute la colonne d'eau) était comparée avec celle du CUFES (qui échantillonnait seulement à 5 m de profondeur), les richesses spécifiques étaient comparables tandis que les abondances différaient : le CUFES collectait, de façon significative (t-test, $p < 0.05$), plus d'œufs (toutes espèces confondues) par 20 m^3 filtrés que le filet vertical. Les nombres totaux d'œufs collectés par chaque instrument étaient positivement corrélés (régression linéaire, $R^2 = 0.3$, $p < 0.05$). Quand les espèces étaient considérées séparément, et à l'exception de *L. limanda* pour qui il existait une corrélation positive (corrélation de Pearson, $r = 0.42$, $p < 0.05$), les abondances, obtenues par le filet ver-

3.1. Validation of the egg sampling methodology

The flow of water within the CUFES was found to be positively correlated with vessel speed. In fact, it was possible to predict the flow of water within the CUFES using vessel speed (linear regression, $R^2 = 0.8$, $p < 0.001$): the faster the vessel, the greater the water flow within the CUFES, and hence also the greater the volume of water filtered by the device, and the egg numbers sampled. This effect of vessel speed was partly removed by standardising egg numbers to egg numbers per 20 m^3 volume of sea water filtered by the CUFES. After such standardisation, the correlation between the number of eggs per 20 m^3 and speed vessel was non significant (Pearson correlation, $r = 0.05$, $p > 0.05$). Although this correlation was found significant ($p > 0.05$) when some eggs of fish species were considered separately (eggs from *G. morhua*, rocklings, *M. aeglefinus*, *M. merlangus*, *P. flesus*), the correlation remained weak ($r < 0.2$).

On average, the volume filtered by the CUFES was 40% of that filtered by the vertically hauled net. This difference was due to the great variability of the volumes filtered by the vertically hauled net, as a result of currents, and to the generally low CUFES flows (on average $0.6 \text{ m}^3 \cdot \text{min}^{-1}$). When comparing the performance of the vertically hauled net (that samples the entire water column) with that of the CUFES (that samples at 5 m below the surface), it was found that species richness were comparable, whilst abundances differed: the CUFES collected significantly (t-test, $p < 0.05$) more eggs (all species considered together) per 20 m^3 filtered volume than the vertically hauled net, and the total egg numbers collected by both devices were positively related (linear regression, $R^2 = 0.3$, $p < 0.05$). When looking at individual species, and with the exception of *L. limanda* for which a positive correlation was detected (Pearson correlation, $r = 0.42$, $p < 0.05$), there was no significant correlation between the two sampling devices with regard to egg abundance. This might have resulted from the low,

tical et le CUFES, n'étaient pas corrélées. Cela était peut-être dû aux faibles, et probablement non-représentatives, abondances dans les échantillons du filet vertical.

3.2. Identification taxonomique des oeufs & dénombrement

Le Tableau 1 liste les 17 espèces halieutiques dont les œufs ont été identifiés pendant la campagne française IBTS de 2006. Ces espèces appartenaient à cinq familles, Gadidae étant la plus représentée (huit espèces). L'interpolation géostatistique pour cartographier les frayères et la modélisation de l'habitat de ponte ont été faites sur les espèces dont les œufs avaient été échantillonnés en nombres suffisants (voir espèces marquées avec * dans le Tableau 1).

Comme il était difficile, pendant l'analyse des échantillons, de faire la différence (en se basant sur des critères visuels) entre les œufs d'espèces de motelles différentes (trois espèces étaient présentes), ces œufs ont été cartographiés, et les habitats de ponte modélisés, ensemble. A noter qu'il est possible de faire la différence (par critère visuel) entre ces trois espèces, mais à des stades de développement plus avancés, par ex. quand la pigmentation de l'embryon est principalement dorsale (*E. cimbrius*) ou ventrale (*C. mustela*).

3.3. Modélisation de l'habitat des frayères

En ce qui concerne les espèces dont les frayères ont pu être modélisées (Tableau 2), la proportion d'échantillons présentant des abondances (c.-à-d. des fréquence d'occurrence) non-nulles allait de 23% (*H. platessoides*) à 67% (*G. morhua*). Cela justifiait d'adopter l'approche de modélisation en deux étapes. Pour tous les modèles finaux, à l'exception d'un (celui de *H. platessoides*), la corrélation entre les abondances d'œufs prédites et observées était significatives (corrélation de Pearson, $p < 0.001$), avec deux modèles particulièrement performants : celui de *L. limanda* (LL dans le Tableau 2) et celui des motelles (R) ($r = 0.51$ pour chacun). Une autre preuve de la performance du modèle de *L. Limanda* concernait le

possibly unrepresentative, egg numbers in the samples collected by the vertically hauled net.

3.2. Fish egg taxonomic identification & counting

Table 1 lists the 17 fish species whose eggs were identified during the 2006 French IBTS. The species belonged to a total of five families, Gadidae being the most represented with eight species. Geostatistical interpolation (to map spawning areas) and spawning habitat modelling were carried out for those species whose eggs had been found in sufficient numbers (species marked with a * in Table 1).

As it was difficult, during sample processing, to accurately discriminate (using visual criteria) between the different rockling eggs (three species were present), these eggs were mapped, and their habitat modelled, together. It should be noted that it is possible to discriminate between the three species (based on visual criteria), but only at more advanced developmental stages, e.g. when the embryo's pigmentation is mainly dorsal (*E. cimbrius*) or ventral (*C. mustela*).

3.3. Spawning habitat modelling

For the fish species that were modelled (Table 2), the proportion of samples showing non-null egg abundances (i.e. occurrence frequencies) varied between 23% (*H. platessoides*) and 67% (*G. morhua*), thereby justifying the two-step approach of the habitat modelling procedure. For all the final models except one (that of *H. platessoides*), the correlation between observed and predicted egg abundances were significant (Pearson correlation, $p < 0.001$), with two models performing particularly well: that of *L. limanda* (LL in Table 2) and of the rocklings (R) (both $r = 0.51$). Further confirmation of the performance of the model for *L. limanda* was the percentage of variance explained by the model (25.7% for the *presence-absence* model and 36.1% for the *presence-only* model). In

Nom latin Latin name	Famille Family	Nom commun (Fr) Common name (Fr)	Nom commun (An) Common name (En)
<i>Buglossidium luteum</i>	Soleidae	Petite sole jaune	Solenette
<i>Ciliata mustela</i>	Gadidae	Motelle à cinq barbillons	Five-bearded rockling
<i>Ciliata septentrionalis</i> *	Gadidae	Motelle nordique	Northern rockling
<i>Enchelyopus (Rhinonemus)</i> <i>cimbrius</i> *	Gadidae	Motelle à quatre barbillons	Four-bearded rockling
<i>Gadus morhua</i> *	Gadidae	Morue	Cod
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	Pleuronectidae	Plie cynoglosse	Witch
<i>Hippoglossoides</i> <i>platessoides</i> *	Pleuronectidae	Balai de l'Atlantique (ou faux flétan)	American plaice
<i>Lepidorhombus whiffiagonis</i>	Scophthalmidae	Cardine franche	Megrim
<i>Limanda limanda</i> *	Pleuronectidae	Limande commune	Dab
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	Gadidae	Eglefin	Haddock
<i>Merlangius merlangus</i> *	Gadidae	Merlan	Whiting
<i>Platichthys flesus</i> *	Pleuronectidae	Flet	Flounder
<i>Pleuronectes platessa</i> *	Pleuronectidae	Plie	Plaice
<i>Psetta maxima</i>	Scophthalmidae	Turbot	Turbot
<i>Sardina pilchardus</i>	Clupeidae	Sardine d'Europe	European pilchard (Sardine)
<i>Trisopterus luscus</i>	Gadidae	Tacaud commun	Pouting (Bib)
<i>Trisopterus minutus</i>	Gadidae	Petit tacaud (Capelan)	Poor-cod

Tableau 1. Espèces halieutiques dont les œufs ont été identifiés pendant la campagne française IBTS de 2006. * : œufs en nombre suffisant pour l'interpolation géostatistique et pour la modélisation de l'habitat (à noter que les œufs des trois espèces de motelle, *C. mustela*, *C. septentrionalis* et *E. cimbrius*, ont été cartographiés, et leur habitat de ponte modélisé, ensemble).

Table 1. Fish species whose eggs were identified during the 2006 French IBTS. *: eggs found in sufficient numbers for geostatistical interpolation and habitat modelling (note that the eggs of the three species of rockling, *C. mustela*, *C. septentrionalis* and *E. cimbrius*, were mapped, and their spawning habitat modelled, together).

modèle (25.7% pour le modèle *présence-absence* et 36.1% pour le modèle *abondances non-nulles*). Le modèle de *H. platessoides* était comparativement bien moins performant en ce qui concernait la prédiction des abondances d'œufs (corrélation de Pearson, $r = -0.06$, $p > 0.05$).

contrast, the model for *H. platessoides* (HP) did not perform well in predicting egg densities (Pearson correlation, $r = -0.06$, $p > 0.05$).

Espèce - Species	GM	HP	LL	MM	PF	PP	R
Statistiques sur les abondances d'œufs observées :							
Observed egg abundance summary statistics:							
Fréquence de l'occurrence (%)							
Occurrence frequency (%)	67	23	66	28	37	52	25
Abondance moyenne**							
Mean abundance**	0.47	1.14	1.13	0.22	0.42	0.41	0.13
Abondance min.** (quand présent)							
Minimum abundance** (when present)	0.27	0.29	0.29	0.29	0.29	0.26	0.28
Abondance max.** (quand présent)							
Maximum abundance** (when present)	1.91	1.76	3.42	2.01	2.5	1.57	1.7
Abondance moyenne (quand présent)							
Mean abundance** (when present)	0.7	0.61	1.71	0.77	1.13	0.79	0.51

Ajustement du modèle d'habitat
Habitat model adjustment

% de variance expliquée par le :							
% of variance explained by the:							
modèle présence-absence							
presence-absence model	4.7	19	25.7	7.6	9.5	19.7	22
modèle abondances non-nulles							
presence-only model	7.7	23.4	36.1	12.5	16.6	27.2	9.4

Test de corrélation entre les abondances observées et celles prédites par le modèle :
Correlation test between observed abundances and those predicted by the model:

Pearson correlation (r)	0.24	-0.06	0.51	0.3	0.26	0.46	0.51
p-value	S	NS	S	S	S	S	S

Tableau 2. Statistiques descriptives pour les abondances observées (nombre d'œufs dans 20 m³ d'eau filtrée) et performance des modèles d'habitat. **: Transformation Log (voir section 2.8. pour plus de détails); S : significatif à p < 0.001, NS : non significatif à p > 0.05. GM : *G. morhua*, HP : *H. platessoides*, LL : *L. limanda*, MM : *M. merlangus*, PF : *P. flesus*, PP : *P. platessa*, R : motelles (c.-à-d. *C. mustela*, *C. septentrionalis* et *E. cimbrius*).

Table 2. Summary statistics of observed egg abundances (nombre of eggs in 20 m³ filtered water) and habitat model performance. **: Log transformed (see section 2.8. for further details); S: significant at p < 0.001, NS: not-significant at p > 0.05. GM: *G. morhua*, HP: *H. platessoides*, LL: *L. limanda*, MM: *M. merlangus*, PF: *P. flesus*, PP: *P. platessa*, R: rocklings (i.e. *C. mustela*, *C. septentrionalis* and *E. cimbrius*).

3.4. Cartes des données physiques & environnementales

Profondeur. La zone étudiée (Figure 9) est relativement peu profonde : la profondeur moyenne y varie entre 30 m dans le sud-est et 200 m environ dans le nord-ouest. Le Dogger Bank est un grand (300 par 100 km) banc de sable peu profond (15-36 m) qui s'élève entre 20 et 30 m au dessus des fonds environnants et qui se situe à environ 100 km de la côte anglaise.

Types de sédiment de fond. Les substrats de fond dominants dans la zone étudiée (Figure 10) sont les boues et des sables fins. Un certain nombre de bancs de sable traversent la mer du Nord. Les sables grossiers, les graviers et les cailloux se trouvent surtout dans les parties Est et nord-ouest, bien que du sable grossier se trouve aussi au centre de la zone étudiée. Des fonds plus durs (graviers et cailloux) sont aussi présents dans le Déroit du Pas-de-Calais.

Aspects hydrodynamiques. Les mouvements de masses d'eau venant de l'Atlantique sont déterminés par plusieurs facteurs, par ex. les

3.4. Maps of physical & environmental datasets

Depth. The study area (Figure 9) is relatively shallow with mean depth ranging from about 30 m in the south-east to about 200 m in the north-west. The Dogger Bank is a large (300 by 100 km) shallow (15-36 m) sand bank that rises 20 to 30 m above the surrounding sea floor and that is located about 100 km off the eastern English coast.

Seabed sediments. Bottom substrates in the study area (Figure 10) are predominantly fine sand, and also mud. A number of sand banks cross the North Sea. Coarse sand, gravels and pebbles are mainly found in the eastern and north-western parts, whilst a patch of coarse sand can be found in the centre of the study area. Hard bottoms (gravels and pebbles) are also found in the Dover Strait.

Hydrodynamic aspects. The water movements from the Atlantic are affected by several factors, such as depth variations, the earth's rotation and the limits imposed by coastlines, leading to complex current patterns. Overall, wa-

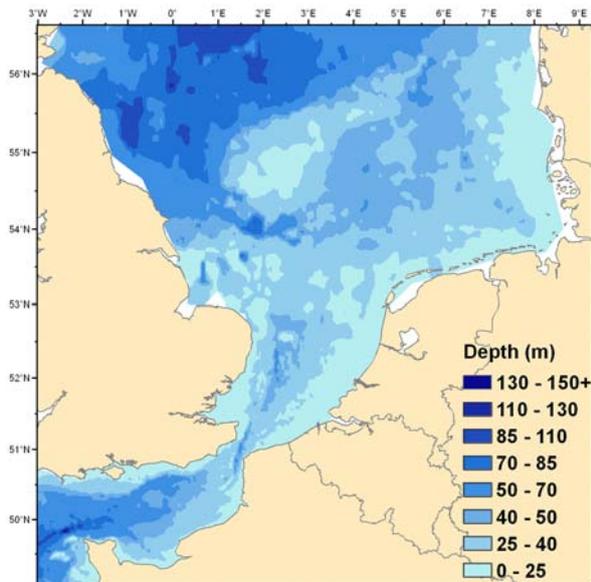


Figure 9. Profondeur (hauteur de la colonne d'eau) (sources variées, voir section 2.3. pour plus de détails).

Figure 9. Depth (height of the water column) (variety of sources, see section 2.3. for details).

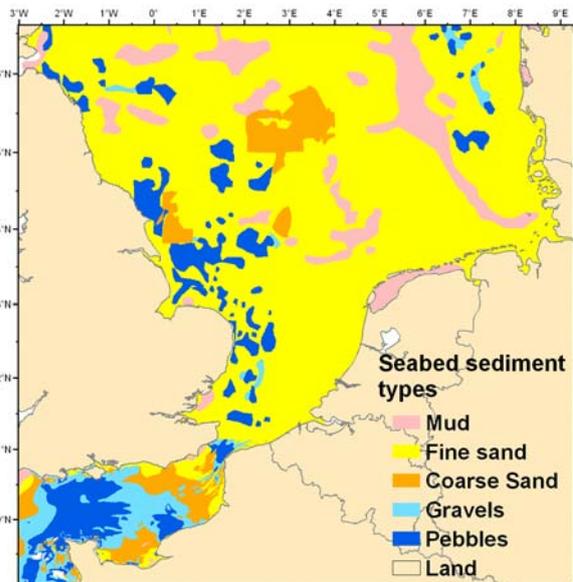


Figure 10. Types de sédiments de fond (sources variées, voir section 2.3. pour plus de détails).

Figure 10. Seabed sediment types (variety of sources, see section 2.3. for details).

variations de profondeur, la rotation terrestre et les limites imposées par les côtes, rendant la distribution des courants marins assez complexe. De façon générale, les eaux venant du nord se dirigent vers le sud, tournant progressivement vers l'est et puis vers le nord, tandis que les eaux venant de la Manche se dirigent vers le nord (ainsi que le long des côtes orientales des Pays-bas, de l'Allemagne et du Danemark). Bien que le marnage soit important (jusqu'à 7 m) dans le Déroit du Pas-de-Calais, à cause du rétrécissement des côtes à cet endroit, le marnage est bien réduit (environ 1 m) à la hauteur d'Amsterdam, la marée venant du nord annulant l'influence des eaux venant du sud. La tension de cisaillement (Figure 11) est la plus importante dans le sud de la zone étudiée, entre les côtes françaises, belges et anglaises.

Température de l'eau. En mer du Nord, la distribution des températures varie selon la saison, les températures étant plus chaudes dans la partie nord en hiver, à cause d'un apport important d'eau dû au Gulf Stream. Les eaux hivernales sont plutôt bien mélangées (de sur-

ter entering from the north flows southward, gradually moving to the east and then to the north, whilst water entering from the English Channel flows northward (and along the west coasts of the Netherlands, Germany and Denmark). Although the tidal range in the Dover Strait is relatively large (up to 7 m), as a result of Atlantic water being forced into a funnel, the tidal range is much reduced (about 1 m) at the latitude of Amsterdam because the tidal wave coming from the north cancels out the influence of the southern water. Bed shear stress (Figure 11) is strongest in the southern part of the study area, between the French, Belgian and English coasts.

Water temperature. Water temperature patterns in the North Sea vary with the time of year, with temperature being warmer in the northern part in the winter as a result of large amounts of Atlantic waters brought by the Gulf Stream. Waters in the winter tend to be well mixed (from surface to bottom) because water cooled at the surface sinks and mixes with the underlying water. In the summer, this pattern is reversed with the northern part being colder,

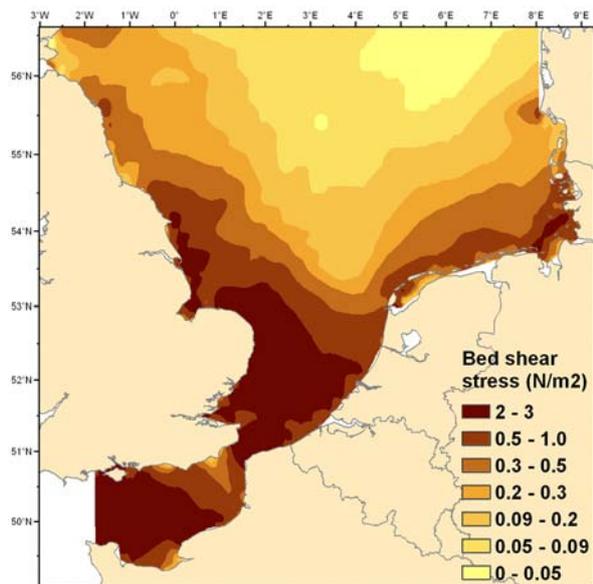


Figure 11. Tension de cisaillement sur le fond (modèle des laboratoires océanographiques de Proudman).

Figure 11. Bed shear stress (model from Proudman Oceanographic Laboratories).

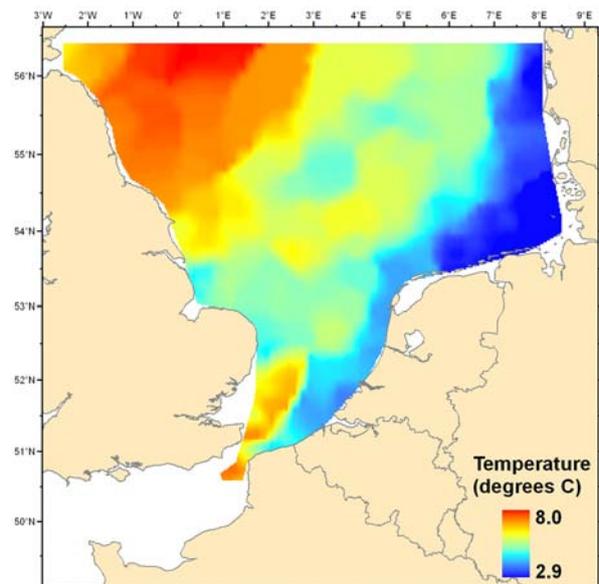


Figure 12. Température mesurée pendant la campagne française IBTS de 2006.

Figure 12. Temperature measured during the 2006 French IBTS.

face en fond) car les eaux refroidies à la surface descendent en profondeur et se mélangent avec les eaux sous-jacentes. En été, la situation est inversée, les eaux dans la partie nord étant plus froides, et la colonne d'eau moins uniforme. Cependant, en raison de la profondeur peu importante et aux fréquents vents forts et tempêtes, il y a généralement peu de stratification dans la partie sud de la mer du Nord. Dans la partie centrale de la mer du Nord, les températures de surface varient annuellement de 3°C (minimum de janvier) à 18°C (maximum d'août). Durant la campagne IBTS française de 2006, les températures les plus élevées ont été observées près des côtes écossaises, tandis que les températures les plus froides étaient relevées sur les côtes allemandes et danoises. Pendant la campagne, la température a varié de 2.9 à 8.0 °C (Figure 12).

Salinité de l'eau. La salinité moyenne de 35.1 ppm dans la zone d'étude (Figure 13) s'est abaissée vers le sud jusqu'à 34.5 ppm à proximité des bancs de Flandre (le long des côtes françaises et belges), mais plus rapidement vers l'est (Pays-Bas et Belgique)

and waters less mixed. However, due to the relatively small depth range and frequent strong winds and storm events, there is generally little stratification in the southern North Sea. In the central part of the North Sea, surface temperatures fluctuate annually between 3°C (January minimum) and 18°C (August maximum). During the 2006 French IBTS, highest temperatures were observed close to the Scottish coast, whilst colder temperatures occurred along the German and Danish coasts. During the survey, temperatures ranged from 2.9 to 8.0°C (Figure 12).

Water salinity. Mean salinity in the study area was 35.1 ppm (Figure 13), decreasing to 34.5 ppm in the south, close to the Flemish Banks (along the French and Belgium coasts), and down to less than 34.0 ppm eastward (Netherlands and Belgium) (below right). Fresh water flowing into the North Sea from river estuaries (Meuse, Rhine, Escaut, Elbe) are responsible for such low salinities. In contrast, in 2006, no decrease in salinity could be observed offshore of the Thames Estuary.

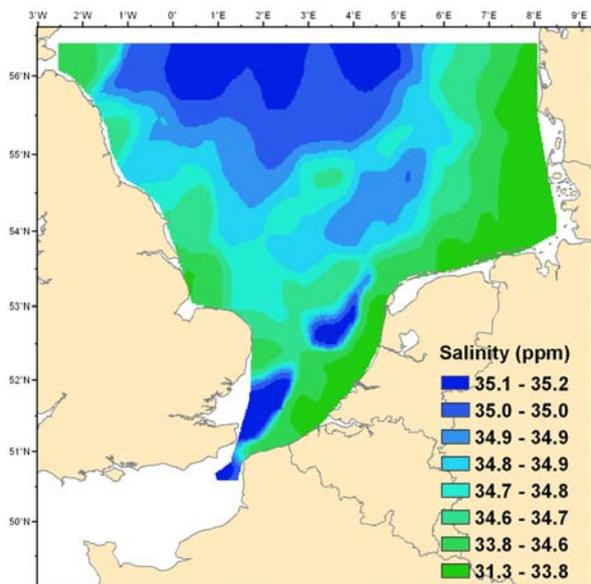


Figure 13. Salinité mesurée pendant la campagne française IBTS de 2006.

Figure 13. Salinity measured during the 2006 French IBTS.

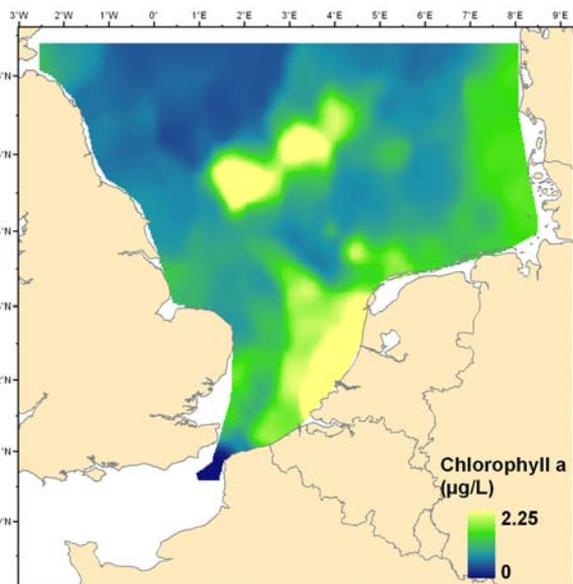


Figure 14. Concentration en chlorophyll *a* mesurée pendant la campagne française IBTS de 2006.

Figure 14. Chlorophyll *a* concentration measured during the 2006 French IBTS.

où elle était inférieure à 34.0 ppm. Les embouchures des fleuves tels que la Meuse, le Rhin, l'Elbe ou l'Escaut expliquent cette baisse de salinité. En revanche, on n'a pas observé, en 2006, de diminution de salinité au large de l'estuaire de la Tamise.

Concentration en chlorophylle a. La concentration en chlorophylle *a* (Figure 14) était importante près des côtes, principalement celles de la Belgique et des Pays-Bas. On a aussi observé une forte concentration de chlorophylle *a* au niveau du Dogger Bank.

3.5. Cartes des frayères & de leurs habitats
Voir pages 40-61.

3.6. Autres espèces halieutiques (abondances d'œufs plus faibles)
Voir pages 62-76.

Chlorophyll a concentration. Chlorophyll *a* concentration (Figure 14) was high close to the coasts, mainly those of Belgium and Netherlands. It was also relatively high at the Dogger Bank.

3.5. Maps of spawning areas & their habitats
See pages 40-61.

3.6. Other fish species (showing lower egg abundances).
See pages 62-76.

Ciliata mustela

Linnaeus, 1758

Motelle à cinq barbillons

Five-bearded rockling



© IFREMER

Ciliata septentrionalis

Collett, 1875

Motelle nordique

Northern rockling



© IMARES/RIVO

Enchelyopus (Rhinonemus) cimbrius

Linnaeus, 1758

Motelle à quatre barbillons

Four-bearded rockling



© IFREMER

C. mustela est une espèce **démersale** se rencontrant dans l'Atlantique nord oriental, depuis l'Islande et le Finnmark (Norvège), jusqu'aux côtes portugaises au sud. Elle vit dans la zone littorale **intertidale**, et les individus plus gros peuvent se trouver plus profond sur des fonds vaseux, sableux et graveleux (à des profondeurs comprises entre 1 et 20 m). La ponte se fait au large en eaux profondes, de janvier à juillet, et notamment de février à mai en Irlande. Les œufs sont pélagiques, sphériques, et de diamètre allant de 0.66 à 0.98 mm (0.82 mm de moyenne). Ils possèdent un globule huileux de couleur verdâtre ou jaunâtre, d'un diamètre d'environ 0.15 mm (entre 0.12 et 0.16 mm). Le globule huileux est fréquemment dispersé en plusieurs petites gouttelettes qui fusionnent au cours du développement. Le vitellus est homogène (non segmenté) et non pigmenté. Peu avant l'éclosion, les **chromatophores** forment de gros points noirs organisés en groupes. L'incubation dure de 5.5 à 6 jours.

C. septentrionalis est une espèce démersale se rencontrant autour des îles britanniques, et en allant vers le nord, le long des côtes européennes jusqu'au nord de la Norvège, mais aussi près des îles Féroé et de l'Islande. Préférant les fonds sableux ou vaseux,

C. mustela is a **demersal** species found in the north-eastern Atlantic, from Iceland and Finnmark (Norway) down to the Portuguese coast in the south. It lives in the littoral zone, between tide-marks (the **intertidal** zone) although larger individuals can be found deeper on muddy, sandy and shell gravel grounds, at depths ranging between 1 and 20 m. Spawning is offshore in deep waters, from January to July, and notably February to May in Ireland. Eggs are pelagic, spherical and with diameters between 0.66 and 0.98 mm (0.82 mm on average). They present an oil globule, of greenish or yellowish colour, approximately 0.15 mm in diameter (range: 0.12 to 0.16 mm). The oil globule is often dispersed in several small droplets that fuse during development. The vitellus is homogeneous (non segmented) and is not pigmented. Shortly before hatching, **chromatophores** appear as large black spots found in groups. Incubation lasts between 5.5 and 6 days.

C. septentrionalis is a demersal species that lives around the British Isles, and northward, along the European coasts up to Norway, but also around the Faeroe Islands and Iceland. Preferring sandy or muddy bottoms, this species is found at depths between 10 and 90 m, although spawning can occur at greater depths.

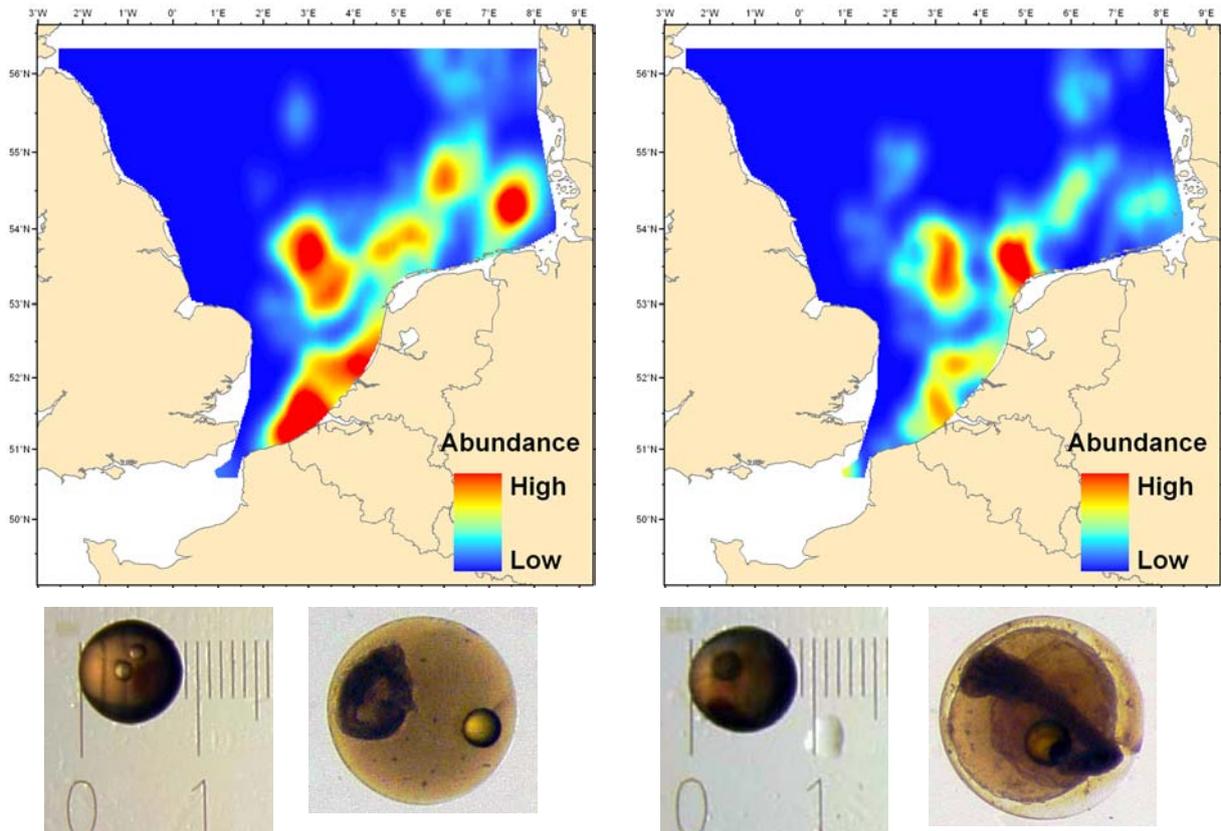


Figure 15. Abondances et photographies des œufs de stade 1 (gauche) et 2+ (droite). Légende minimum-maximum de la carte : 0-0.42 (transformation Log).

Figure 15. Abundances and photographs of stage 1 (left) and stage 2+ (right) eggs. Map legend min-max: 0-0.42 (Log transformation).

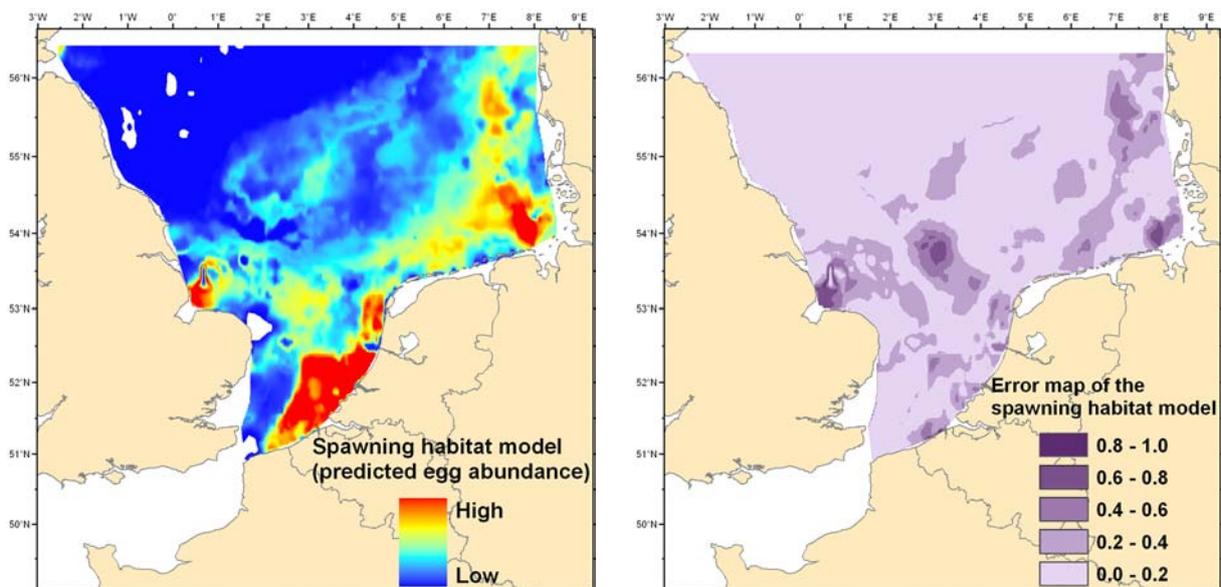


Figure 16. Gauche : Habitat de ponte (abondances d'œufs prédites). Légende : celle de *Figure 15*. Droite : Carte d'erreur du modèle d'habitat (voir section 2.10., p. 26).

Figure 16. Left: Spawning habitat model (predicted egg abundances). Legend: same as that of *Figure 15*. Right: Error map of the spawning habitat model (see section 2.10., p. 25).

ce poisson occupe des profondeurs comprises entre 10 et 90 m, bien qu'il puisse pondre dans des eaux plus profondes. La ponte a lieu de janvier à juillet, mais surtout de mars à avril autour des îles britanniques. Les œufs sont pélagiques et de diamètre compris entre 0.70 et 0.88 mm. Le globule est pigmenté et a un diamètre compris entre 0.16 à 0.18 mm ; il peut se trouver sous forme de gouttelettes plus petites en début de développement de l'œuf. Des **mélanophores** en forme d'étoile sont disposés en deux rangées sur l'embryo.

E. cimbrius (ou *R. cimbrius*) est une espèce démersale nordique rencontrée en eaux profondes (jusqu'à 650 m, rarement observée à 50 m), sur des fonds vaseux ou sableux. Dans l'Atlantique du nord, on la trouve du golfe de Gascogne à l'Islande, dans les mers de Barents et Baltique orientales, et dans l'Atlantique de l'ouest. Ce poisson pond de février à septembre, avec un pic en mai/juin. Les œufs sont pélagiques, sphériques, et de diamètre compris entre 0.66 et 0.98 mm. En moyenne, les œufs mesurent 0.9 mm en mars, 0.87 mm en avril, 0.83 mm en mai et entre 0.77 et 0.74 mm en juin. Les œufs présentent un globule huileux d'un diamètre de 0.14 à 0.19 mm, pigmenté, rosé ou verdâtre. Immédiatement après la ponte, le globule est divisé en de nombreux petits globules répartis dans le vitellus et qui fusionnent progressivement. Le vitellus est homogène (non segmenté), et parfois pigmenté. De petits mélanophores apparaissent en deux rangées.

La Figure 15 illustre la distribution spatiale de l'abondance des œufs de motelle échantillonnés par le CUFES pendant la campagne française IBTS de 2006. On a observé six concentrations importantes d'œufs dans la partie Est de la zone étudiée, près des côtes belges, allemandes et néerlandaises. Entre chacune de ces zones, les œufs étaient présents en quantité moindre. On constate que les œufs de motelle étaient situés dans des zones peu profondes avec une concentration en chlorophylle *a* importante, et où les température et salinité moyennes étaient peu élevée. La motelle préfère les fonds sableux

Spawning occurs mainly from January to July, but mainly March to April around the British Isles. Eggs are pelagic and of diameter ranging between 0.70 and 0.88 mm. There is a pigmented oil globule of 0.16 to 0.18 mm in diameter, which may be split in several smaller globules at the earliest stages of development. Stellate **melanophores** are arranged in two rows on the embryo.

E. cimbrius (or *R. cimbrius*) is a northern demersal species found in deep waters (down to 650 m, rarely at 50 m) on soft mud or sand. In the northern Atlantic, it is found from the Bay of Biscay to Iceland, and in the western Barents and Baltic Seas, and also the western Atlantic Ocean. Spawning occurs from February until September, with a peak in May/June. Eggs are pelagic, spherical and of a diameter ranging between 0.66 and 0.98 mm. On average, eggs are 0.9 mm in March, 0.87 in April, 0.83 mm in May and between 0.77 and 0.74 mm in June. Eggs have an oil globule, 0.14 to 0.19 mm in diameter, pigmented, pinkish or greenish in colour. Shortly after spawning, the globule is divided into a number of smaller ones that spread in the vitellus, and that progressively fuse. The vitellus is homogeneous (non segmented), and sometimes pigmented. Small melanophores are arranged in two rows on the embryo.

Figure 15 shows the spatial distribution of rockling egg abundance as sampled by the CUFES during the 2006 French IBTS. There were six main areas showing egg concentrations, in the eastern part of the study area, close to the Belgium, German and Dutch coasts. Between these areas, eggs were found in smaller quantities. Rockling eggs were found in shallow areas where chlorophyll *a* concentration was high, and where temperature and salinity were low. Rocklings were mostly found on sandy and gravelly bottoms. Stage 1 and 2+ eggs had similar spatial distributions, indicating that stage 2+ egg drift was minimal.

The spawning habitat model (Figure 16) for January-February contains all the parameters

graveleux. Les œufs de stade 1 et 2+ montrent des distributions spatiales très similaires : il y a donc eu peu de dérive des œufs de stade 2+.

Le modèle d'habitat de ponte (Figure 16) pour janvier-février s'appuie sur tous les paramètres explicatifs considérés, c.-à-d. la profondeur, la tension de cisaillement, la température, la salinité et la chlorophylle *a*. Les cartes d'abondance d'œufs de stade 1 (Figure 15) et d'habitat de ponte (Figure 16) sont similaires, avec en particulier une zone très forte près des côtes françaises, belges, néerlandaises et allemandes, au sud-est de la zone étudiée. La carte d'habitat révèle aussi une zone potentielle au nord de la côte anglaise de Norfolk, ce qui n'est pas confirmé par la carte de distribution de campagne.

considered, i.e. depth, seabed stress, temperature, salinity and chlorophyll *a*. The maps of stage 1 egg abundance (Figure 15) and of spawning habitat (Figure 16) are similar, particularly with regard to the area close to the French, Belgium, Dutch and German coasts, in the south-eastern part of the study area. The habitat map reveals a potential zone north of the north Norfolk coast, not detected during the survey.

Gadus morhua
Linnaeus, 1758
Morue
Cod



© IFREMER

G. morhua est un poisson benthodémersal qui peut néanmoins se trouver en pleine eau, vivant entre 0 et 600 m (surtout de 150 à 200 m). C'est une espèce boréale se répartissant dans les eaux marines à saumâtres ayant des températures comprises entre 0 et 20°C. *G. morhua* est présente du Golfe de Gascogne au Groenland et du Spitzberg, en mer Baltique, mais aussi dans l'Atlantique oriental et dans le Pacifique du Nord. Bien que *G. morhua* soit présente dans toute la mer du nord, il existe trois stocks distincts (Dogger Bank, nord du Dogger Bank et nord de l'Ecosse) dont les frayères sont séparées.

En mer du Nord, *G. morhua* pond de janvier à mai/juin, la ponte débutant au sud-est du Dogger Bank. Ses zones de frayères sont assez répandues : des agrégats de ponte se trouvent dans toute la mer du Nord, en particulier dans sa partie sud, à l'est du Dogger Bank, et près de la côte allemande. Les œufs sont pélagiques, sphériques et de diamètre compris entre 1.16 et 1.89 mm. En mer du Nord, la taille des œufs varie entre 1.16 et 1.60 mm. Les œufs ne présentent pas de globule huileux et le vitellus est non segmenté. Des pigments noirs sont répartis en paquets sur tout l'embryon, et les yeux sont pigmentés avant l'éclosion. L'incubation dure 12 jours à 5.5°C and 10.5 jours à 8.3°C. Les paramètres optimaux de développement sont des températures comprises entre 2.8 et 6.3°C, une profondeur de 1 à 100 m, une salinité de 12.2 à 35 ppm, et une concentration en oxygène de 1.4 à 5.4 mg/L.

G. morhua is a benthodemersal fish, which can also be found in the water column, between 0 and 600 m depth, with dense aggregations between 150 and 200 m. It is a boreal species ranging from marine to brackish waters of temperatures ranging between 0 and 20°C. *G. morhua* occurs from the Bay of Biscay to Greenland and Spitzbergen, and in the Baltic Sea, but also in the western Atlantic and both sides of the north Pacific. Although *G. morhua* occurs throughout the North Sea, there are three distinct stocks (Dogger bank area, north of the Dogger Bank and north of Scotland) that spawn in separate locations.

In the North Sea, *G. morhua* spawns from January until May/June, with spawning beginning south-east of the Dogger Bank. Its spawning areas are rather dispersed: spawning aggregations are found throughout the North Sea, particularly in its southern part, east of Dogger Bank and close to the German coast. *G. morhua* eggs are pelagic, spherical and with a diameter ranging from 1.16 to 1.89 mm. In the North Sea, egg size ranges from 1.16 to 1.60 mm. Eggs do not carry any oil globule and the vitellus is not segmented. Black pigments are found in small patches all over the embryo, and its eyes are pigmented before hatching. Incubation lasts 12 days at 5.5°C and 10.5 days at 8.3°C. Optimal developmental parameters are temperatures between 2.8 and 6.3°C, depths from 1 to 100 m, salinities ranging from 12.2 to 35 ppm, and oxygen concentrations between 1.4 and 5.4 mg/L.

Gadus morhua

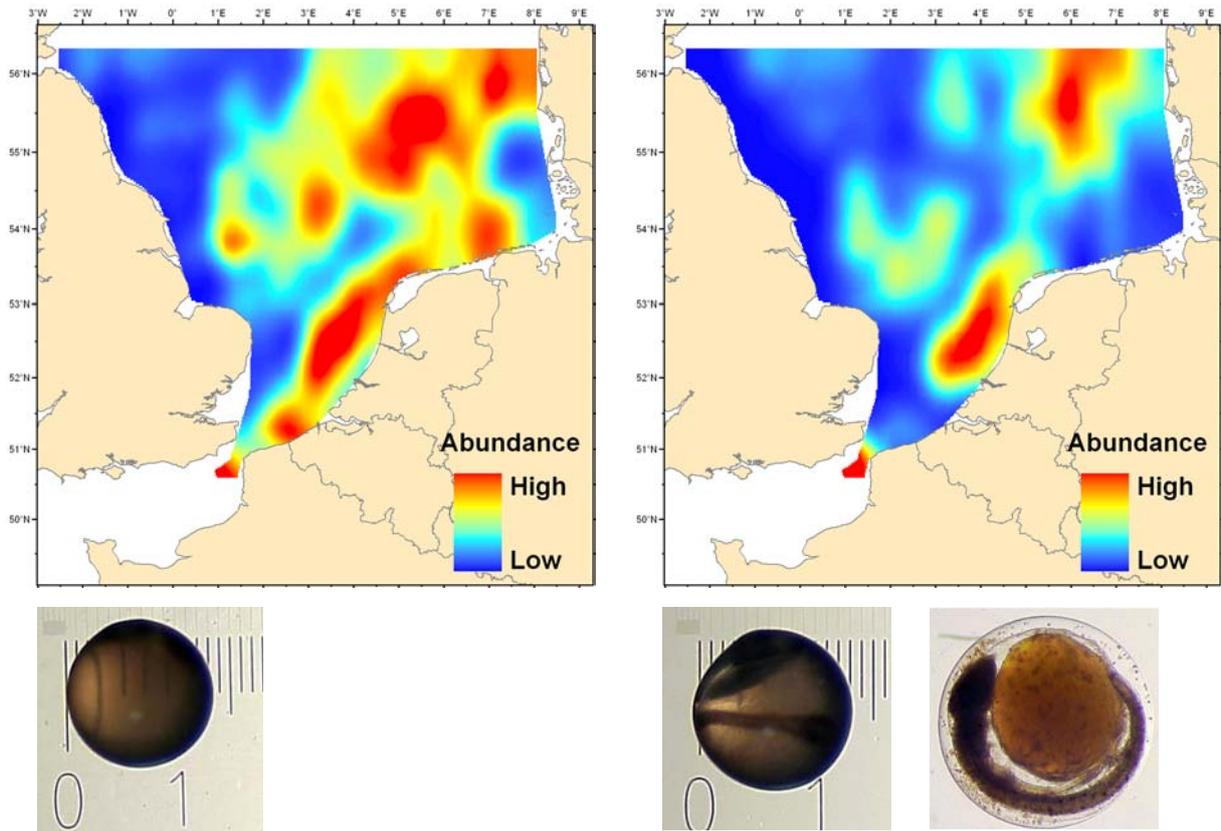


Figure 17. Abundances et photographies des œufs de stade 1 (gauche) et 2+ (droite). Légende minimum-maximum de la carte : 0-0.71 (transformation Log).

Figure 17. Abundances and photographs of stage 1 (left) and stage 2+ (right) eggs. Map legend min-max: 0-0.71 (Log transformation).

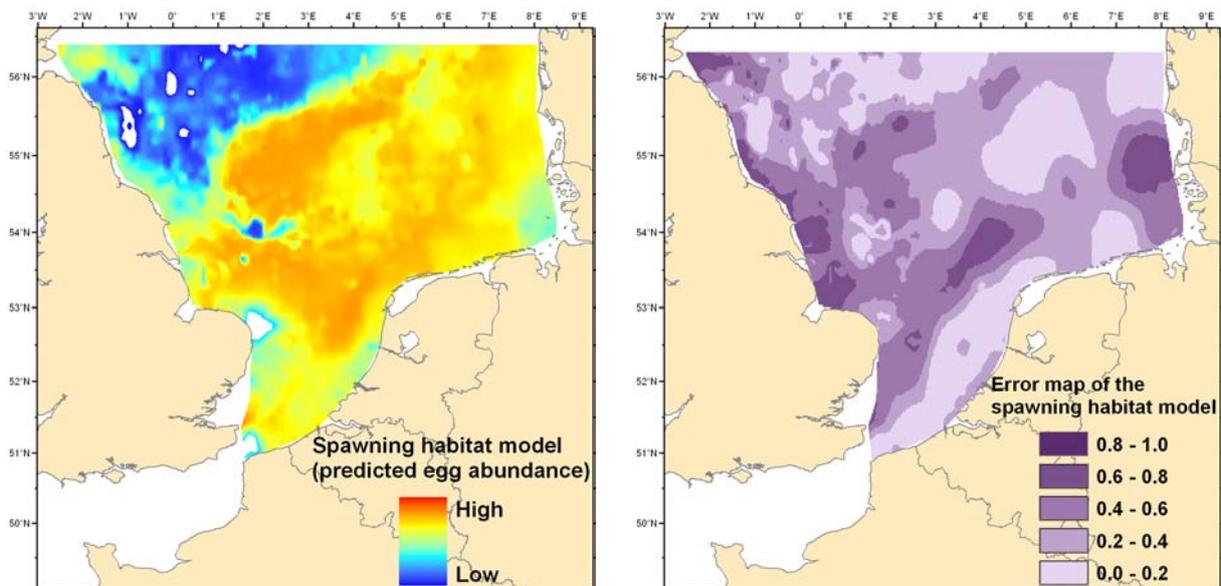


Figure 18. Gauche : Habitat de ponte (abondances d'œufs prédites). Légende : celle de *Figure 17*. Droite : Carte d'erreur du modèle d'habitat (voir section 2.10., p. 26).

Figure 18. Left: Spawning habitat model (predicted egg abundances). Legend: same as that of *Figure 15*. Right: Error map of the spawning habitat model (see section 2.10., p. 25).

La Figure 17 illustre la distribution spatiale de l'abondance des œufs de *G. morhua* échantillonnés par le CUFES pendant la campagne française IBTS de 2006. On constate que les œufs étaient bien répartis sur la zone étudiée, avec quelques sites où ils étaient plus concentrés. Les œufs de stade 1 étaient très diffus, tandis que ceux de stade 2+ étaient concentrés en trois regroupements qui suivaient la concentration en chlorophylle *a*. Les œufs de *G. morhua* étaient présents au nord-est (près des côtes danoises) et au centre de la mer du Nord, dans des fonds sableux ou graveleux de 50 à 70 m de profondeur. La morue semble tolérer de grandes variations de température et salinité.

Le modèle d'habitat de ponte (Figure 18) pour janvier-février s'appuie sur la profondeur, la tension de cisaillement et la salinité. La température et la chlorophylle *a* n'étaient pas des paramètres explicatifs significatifs. Les cartes d'abondance d'œufs de stade 1 (Figure 17) et d'habitat de ponte (Figure 18) sont similaires, bien que l'habitat potentiel soit plus répandu spatialement, notamment près des côtes anglaises. Ce stock est très amoindri au niveau des poissons en âge de reproduction : cela peut expliquer le fait que l'habitat potentiel soit bien plus étendu que les aires de ponte observées (Figure 17).

Figure 17 shows the spatial distribution of *G. morhua* egg abundance as sampled by the CUFES during the 2006 French IBTS. Eggs were found throughout the study area, with a few areas of higher concentrations. Stage 1 eggs were very dispersed, whilst stage 2+ eggs were found in three groupings that followed chlorophyll *a* concentration. *G. morhua* eggs were found in the north-east (close to the Danish coast) and the centre of the North Sea, on sandy and gravelly bottoms ranging from 50 to 70 m in depth. *G. morhua* appeared to tolerate large variations in temperature and salinity.

The spawning habitat model (Figure 18) for January-February contains the parameters of depth, seabed stress and salinity. Temperature and chlorophyll *a* concentration were not significant predictive parameters. The maps of stage 1 egg abundance (Figure 17) and of spawning habitat (Figure 18) are similar, although the modelled habitat is more spatially spread, notably close to the English coast. This depleted stock currently presents a spawning biomass well below safe limits: this may explain why the observed geographical range (Figure 17) is more restricted than the potential habitat modelled.

Hippoglossoides platessoides

Fabricius, 1780

Balai de l'Atlantique (ou faux flétan)

American plaice (or long rough dab)



© IFREMER

H. platessoides est une espèce benthique, de climat tempéré, se trouvant à une profondeur de 10 à 400 m, bien que plus abondante entre 90 et 250 m. Ce poisson vit sur fonds meubles et à des températures comprises entre 0.5 et 2.5°C. On le trouve à l'est du Groenland, dans la Manche jusqu'à Mourmansk (Russie), et aussi dans l'Atlantique ouest.

H. platessoides is a benthic fish found in temperate climate, at depths of 10 to 400 m, with higher densities between 90 and 250 m. This fish prefers soft bottoms and temperatures ranging from 0.5 to 2.5°C. It is found off eastern Greenland, from the English Channel to the coast of Murmansk (Russia), and also in the western Atlantic.

La période de ponte débute dans le sud de la mer du Nord et la Manche où elle a lieu de janvier à juin, étant d'avril à mai dans l'ouest de l'Irlande et en mai-juin en Islande. Les œufs sont pélagiques, sphériques et de diamètre compris entre 1.38 et 3.50 mm (2.01 mm de moyenne). Ils ne possèdent pas de globule huileux, et le vitellus est homogène et non pigmenté. Les yeux sont non pigmentés, mais le deviendront à l'état larvaire. Les œufs possèdent un espace périvitellin assez large. Des pigments jaunes et noirs sont visibles sur tout l'embryon. La membrane est très fragile, délicate, transparente et lisse. L'incubation dure 14 jours à 0°C, et de 11 à 14 jours à 4°C.

Spawning begins in the south of the North Sea and the English Channel where it lasts between January and June, being in April-May west of Ireland and in May-June in Iceland. Eggs are pelagic, spherical and of a diameter ranging from 1.38 to 3.50 mm (2.01 mm on average). Eggs do not carry any oil globule, and the vitellus is homogeneous and non-pigmented. Eyes are not pigmented but will become so at the larval stage. Eggs have a relatively large perivitelline space. Yellow and black pigments can be seen on the embryo. The membrane is very fragile, delicate, transparent and smooth. Incubation lasts 14 days at 0°C and between 11 and 14 days at 4°C.

La Figure 19 illustre la distribution spatiale de l'abondance des œufs de *H. platessoides* échantillonnés par le CUFES pendant la campagne française IBTS de 2006. Les œufs étaient abondants au nord, avec un fort regroupement dans le nord-est de la zone étudiée (au-dessus de 55°N), sur des profondeurs et températures moyennes, mais avec une salinité assez élevée. Les œufs étaient présents dans des zones avec des fonds constitués de boues sableuses, et étaient totalement absents du sud de la mer du Nord, à l'exception d'un regroupement marqué (œufs

Figure 19 shows the spatial distribution of *H. platessoides* egg abundance as sampled by the CUFES during the 2006 French IBTS. Eggs were abundant in the north, with a strong concentration in the north-eastern part of the study area (above 55°N), at intermediate depths and temperatures, but at rather high salinities. Eggs appeared to be found in waters with sandy mud bottoms, but were totally absent from the south of the North Sea, with the exception of a relatively high concentration of stages 1 and 2+ eggs north-east of Norfolk, off the English coast.

Hippoglossoides platessoides

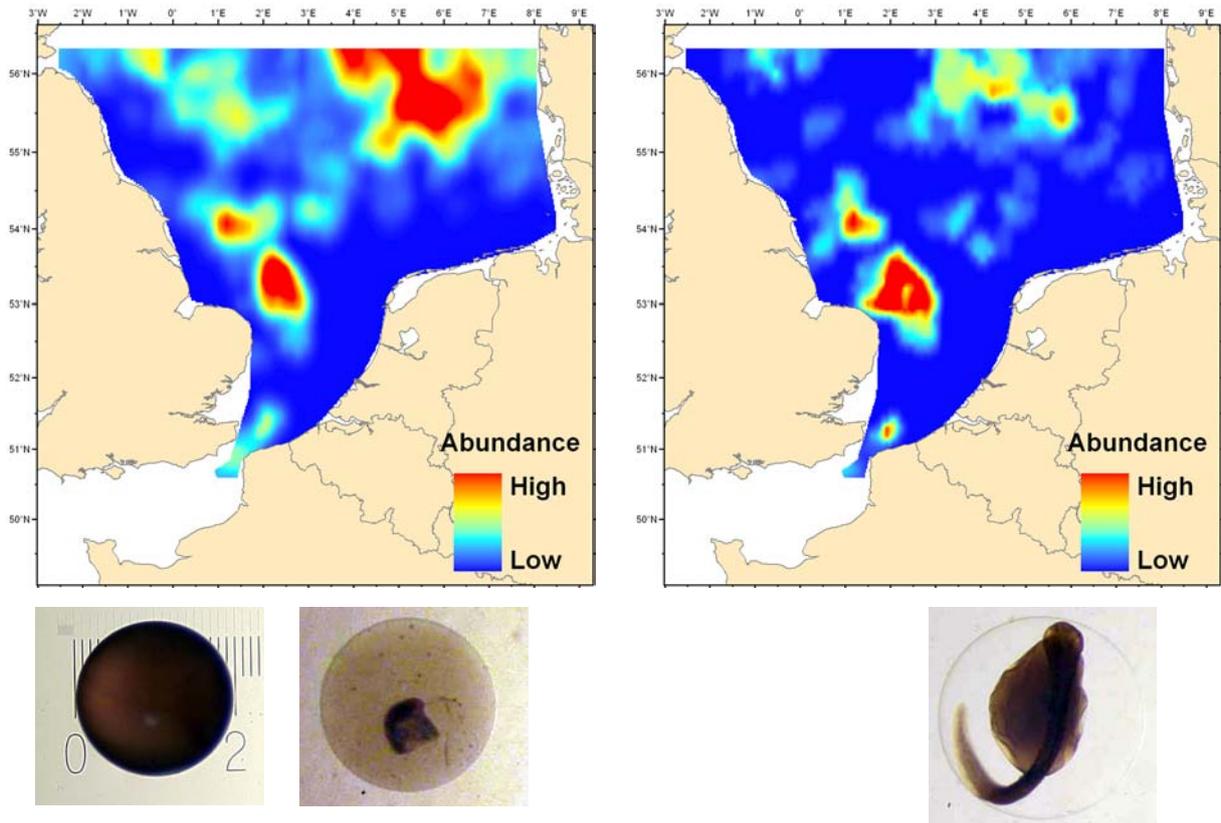


Figure 19. Abondances et photographies des œufs de stade 1 (gauche) et 2+ (droite). Légende minimum-maximum de la carte : 0-0.51 (transformation Log).
 Figure 19. Abundances and photographs of stage 1 (left) and stage 2+ (right) eggs. Map legend min-max: 0-0.51 (Log transformation).

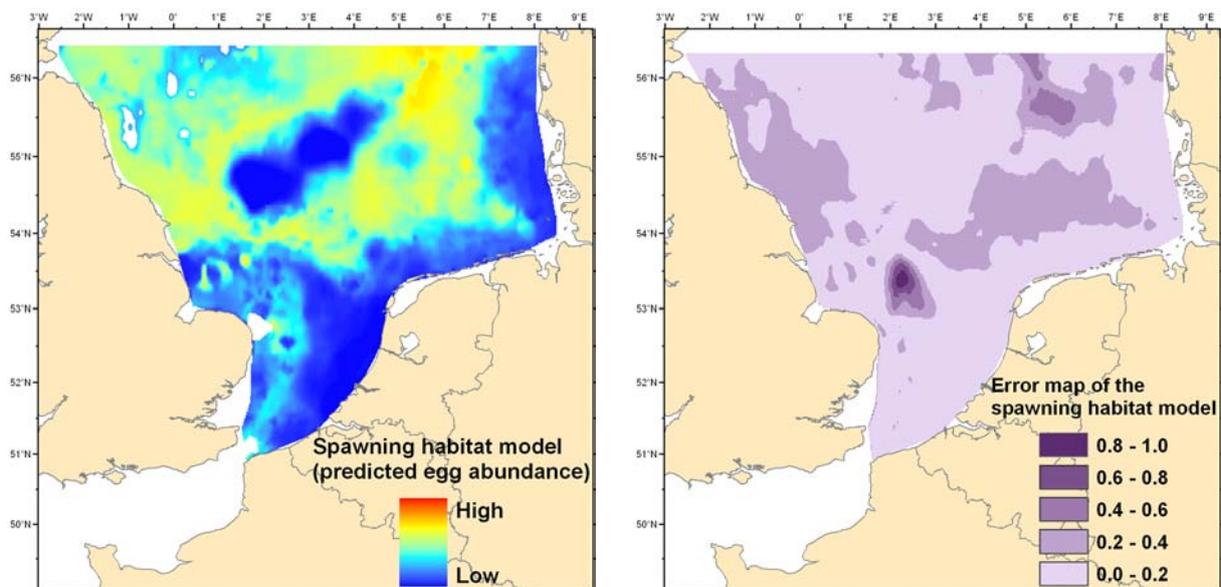


Figure 20. Gauche : Habitat de ponte (abondances d'œufs prédites). Légende : celle de *Figure 19*. Droite : Carte d'erreur du modèle d'habitat (voir section 2.10., p. 26).
 Figure 20. Left: Spawning habitat model (predicted egg abundances). Legend: same as that of *Figure 19*. Right: Error map of the spawning habitat model (see section 2.10., p. 25).

de stades 1 et 2+) au nord-est du Norfolk, près de la côte anglaise.

Le modèle d'habitat de ponte (Figure 20) pour janvier-février s'appuie sur la profondeur, la tension de cisaillement, la température et la chlorophylle *a*. La salinité n'était pas un paramètre explicatif significatif. Les cartes d'abondance d'œufs de stade 1 (Figure 19) et d'habitat de ponte (Figure 20) sont similaires en partie, bien que l'habitat potentiel soit bien plus spatialement répandu que la distribution spatiale de campagne, particulièrement dans la moitié nord de la zone d'étude. Le modèle d'habitat révèle des zones potentielles près de la côte anglaise au nord-ouest de la zone étudiée, ce qui n'est pas confirmé par la carte de distribution de campagne, tandis que le modèle ne détecte pas d'habitat potentiel au nord-est de Norfolk alors que l'abondance de campagne y était relativement élevée.

The spawning habitat model (Figure 20) for January-February contains the parameters of depth, seabed stress, temperature and chlorophyll *a*. Salinity was not a significant predictive parameter. The maps of stage 1 egg abundance (Figure 19) and of spawning habitat (Figure 20) are in part similar, though the habitat model is a lot more widely spread, particularly in the northern half of the study area. The spawning habitat model reveals potential spawning areas close to the English coast in the north-western part of the study zone, where stage 1 eggs were not sampled much during the survey. In contrast, the model fails to predict high abundances in an area to the north-east of Norfolk, where eggs were found in relatively high numbers during the survey.

Limanda limanda
Linnaeus, 1758
Limande commune
Dab



© IFREMER

L. limanda est un poisson benthique vivant sur les fonds sableux du plateau continental, de 20 à 150 m de profondeur. C'est une espèce boréale se répartissant dans les eaux marines ayant des températures comprises entre 0 et 18°C. Ce poisson de l'Atlantique Est est assez abondant, en particulier en mer du Nord.

Cette espèce pond, de mars à juillet, environ 50,000 à 150,000 œufs qui montent en surface et flottent. La période de ponte peut débuter mi-janvier dans le sud de la mer du Nord, et se poursuivre au printemps et en été au nord de la mer du Nord et en Islande. Les frayères se situent dans des eaux de 20 à 40 m. Au printemps, des larves âgées ont été localisées le long des côtes de la Manche orientale, avec des habitats potentiels importants au niveau des côtes belges. Les œufs sont sphériques, pélagiques, et de diamètre allant de 0.66 à 0.92 mm. Ils ne présentent pas de globule huileux, et le vitellus est non segmenté (homogène) et non pigmenté. De petits mélanophores sont dispersés sur l'embryon et dans les stades âgés de l'œuf, mais il y a aussi de petits chromatophores jaunes sur l'embryon. La pigmentation est étoilée, jaunâtre, peu dense et très discrète. Quand l'œuf est frais, des pigments rouges sont présents. Les yeux sont non pigmentés. Les œufs éclosent 4 à 12 jours après la ponte selon la température de l'eau, qui détermine leur développement. L'incubation dure 3 jours à 10°C, 7 jours à 9°C ou environ 12 jours à 0-7°C.

La Figure 21 illustre la distribution spatiale de l'abondance des œufs de *L. limanda* échantillonnés par le CUFES pendant la

L. limanda is a benthic fish living on sandy bottoms of the continental shelf, between 20 and 150 m in depth. It is a boreal species distributed in marine waters with temperatures between 0 and 18°C. Found in the eastern Atlantic, it is very common, particularly in the North Sea.

This species spawns from March to July, laying approximately 50,000 to 150,000 buoyant eggs that rise to the surface. Spawning areas are located at depths between 20 and 40 m. In the spring, larvae have been found along the coasts of the Eastern Channel, with potential habitats near the Belgium coast. Eggs are spherical, pelagic, and of a diameter ranging between 0.66 and 0.92 mm. They do not have any oil globule, and the vitellus is non-segmented (homogeneous) and non-pigmented. Small melanophores are spread on the embryo and later developmental stages, and small yellow chromatophores can also be seen on the embryo. Pigmentation is star-shaped, yellow and rather discreet. In freshly-laid eggs, red pigments are present. Eyes are not pigmented. Eggs hatch 4 to 12 days after spawning depending on water temperature, which determines their speed of development. Incubation lasts 3 days at 10°C, 7 days at 9°C, or approximately 12 days at 0-7°C.

Figure 21 shows the spatial distribution of *L. limanda* egg abundance as sampled by the CUFES during the 2006 French IBTS. Stage 1 and 2 eggs were widely distributed at depths of less than 50 m (for instance on the Dogger Bank in the centre of the study area), and in areas of average temperature and salinity. Dab

Limanda limanda

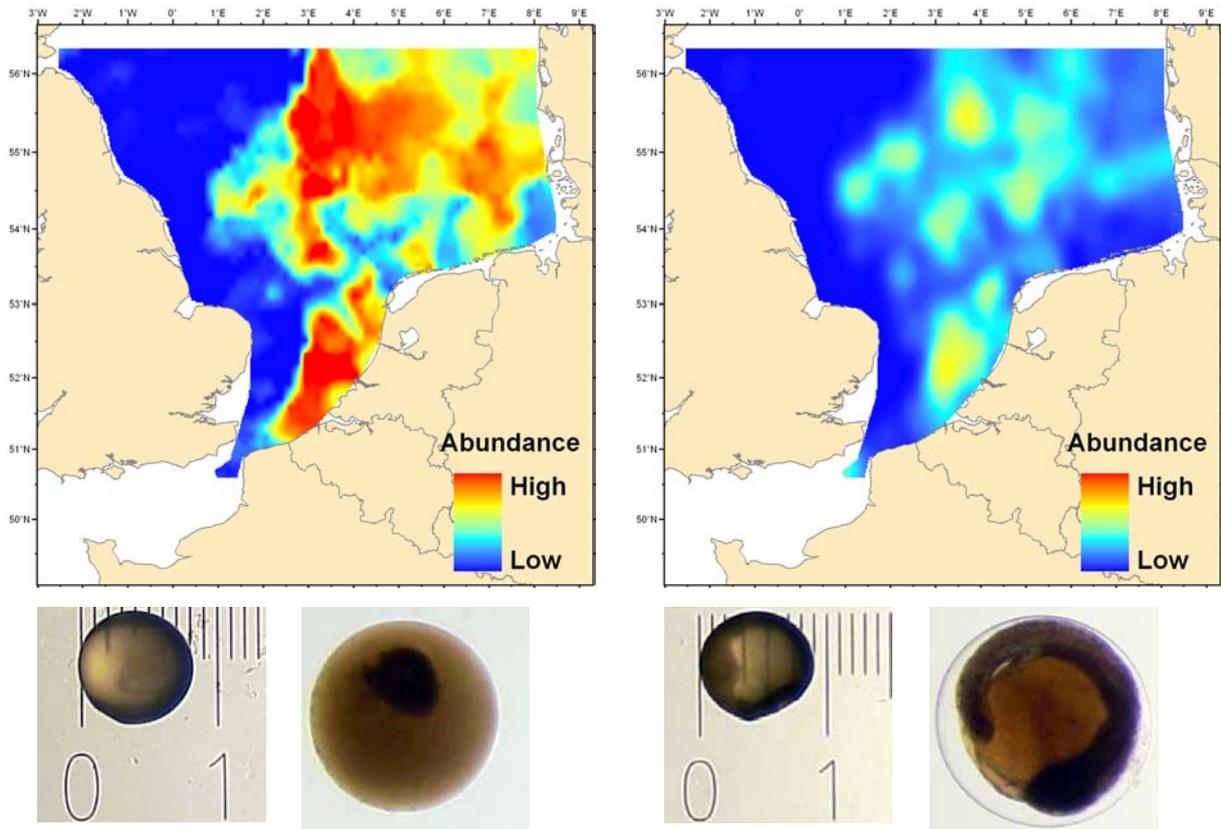


Figure 21. Abondances et photographies des œufs de stade 1 (gauche) et 2+ (droite). Légende minimum-maximum de la carte : 0-2.26 (transformation Log).

Figure 21. Abundances and photographs of stage 1 (left) and stage 2+ (right) eggs. Map legend min-max: 0-2.26 (Log transformation).

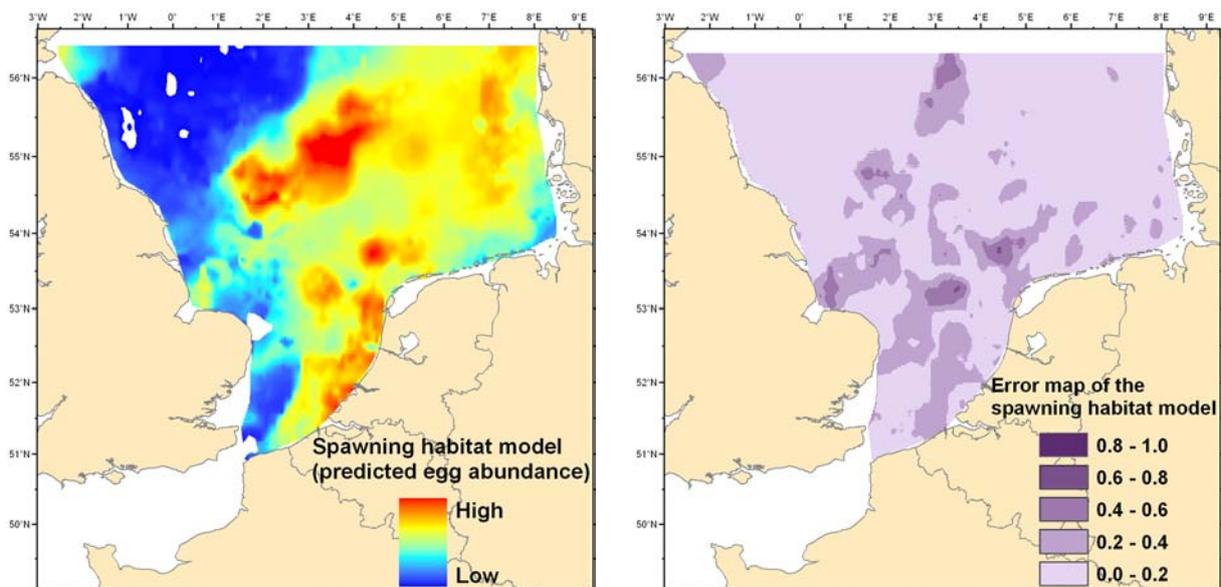


Figure 22. Gauche : Habitat de ponte (abondances d'œufs prédites). Légende : celle de *Figure 21*. Droite : Carte d'erreur du modèle d'habitat (voir section 2.10., p. 26).

Figure 22. Left: Spawning habitat model (predicted egg abundances). Legend: same as that of *Figure 21*. Right: Error map of the spawning habitat model (see section 2.10., p. 25).

campagne française IBTS de 2006. Les œufs de stades 1 et 2 étaient bien répartis sur des profondeurs inférieures à 50 m (comme par ex. le Dogger Bank, situé au milieu de la zone d'étude), et dans les zones à températures et salinités moyennes. Les œufs de *L. limanda* ne semblaient pas tolérer de salinités trop fortes. Leur répartition suivait bien la concentration en chlorophylle *a*, et les oeufs se trouvaient sur des fonds sableux-graveleux.

Le modèle d'habitat de ponte (Figure 22) pour janvier-février s'appuie sur tous les paramètres explicatifs considérés, c'est à dire la profondeur, la tension de cisaillement, la température, la salinité et la chlorophylle *a*. Les cartes d'abondance d'œufs de stade 1 (Figure 21) et d'habitat de ponte (Figure 22) sont très similaires, l'habitat de ponte étant distribué sur la majeure partie de la mer du Nord, à l'exclusion du nord-ouest de la zone prospectée et les côtes sud-ouest de l'Angleterre.

eggs did not appear to tolerate high salinities. Their spatial distribution followed that of chlorophyll *a*, and eggs were found in areas with sandy and gravelly bottoms.

The spawning habitat model (Figure 22) for January-February contains all the parameters considered, i.e. depth, seabed stress, temperature, salinity and chlorophyll *a*. The maps of stage 1 egg abundance (Figure 21) and of spawning habitat (Figure 22) are very similar, with potential habitat being found in most of the North Sea, excluding the north-west part of the study area and along the south-western coast of England.

Merlangius merlangus

Linnaeus, 1758

Merlan

Whiting



© IFREMER

M. merlangus est un poisson benthodémersal vivant sur les fonds graveleux ou vaseux entre 10 et 200 m de profondeur, mais surtout entre 30 et 100 m. C'est une espèce se répartissant essentiellement dans les eaux marines à saumâtres tempérées. Elle se trouve sur les côtes européennes, de l'Islande à la partie sud-ouest de la mer de Barents, jusqu'à la côte nord du Portugal, ainsi que dans les mers Baltique et Méditerranée.

M. merlangus pond de janvier à juillet, principalement en mars-juillet en mer du Nord, tandis qu'en Manche, la période de ponte débute en janvier-février au sud et se poursuit jusqu'en juillet au nord. *M. merlangus* pond des œufs pélagiques qui se situent préférentiellement entre 40 et 50 m de profondeur, leur profondeur optimum de développement. Les femelles peuvent pondre de 200,000 à un million d'œufs. Ces œufs sont sphériques, d'un diamètre allant de 0.97 à 1.32 mm bien que rarement inférieur à 1.10 mm (1.14 mm en moyenne). Ils ne présentent pas de globule huileux, et le vitellus est non segmenté, mais présentant des pigments jaunes. La pigmentation de l'embryon est noire, régulière, jaunâtre jusqu'à la partie caudale, et répartie en deux lignes distinctes. Les yeux sont pigmentés avant l'éclosion.

La Figure 23 illustre la distribution spatiale de l'abondance des œufs de *M. merlangus* échantillonnés par le CUFES pendant la campagne française IBTS de 2006. Les œufs de stade 1 et 2+ suivaient les concentrations en chlorophylle *a*, et se trouvaient sur des zones à salinité moyenne et température faible. Les

M. merlangus is a benthodemersal fish that lives on gravel or mud bottoms between 10 and 200 m in depth, with high concentrations between 30 and 100 m. The species is mostly found in marine and brackish temperate waters. It lives on European coasts from Iceland and the south-western Barents Sea, to the northern coast of Portugal, whilst it is also found in the Baltic and Mediterranean Seas.

M. merlangus spawns from January to July, though mainly March-July in the North Sea, whilst in the Channel, spawning starts in January/February and extends until July. *M. merlangus* eggs are pelagic and are mostly found at depths of 40 to 50 m, a depth range that is optimum for their development. A single female may produce from 200,000 to one million eggs. These eggs are spherical, with a diameter between 0.97 and 1.32 mm, though rarely smaller than 1.10 mm (1.14 mm on average). They do not have any oil globule, and the vitellus is non-segmented but showing yellow pigments. The embryo's pigmentation is of a black colour, regular, yellowish up to the caudal region, and arranged in two distinct lines. Eyes are pigmented before hatching.

Figure 23 shows the spatial distribution of *M. merlangus* egg abundance as sampled by the CUFES during the 2006 French IBTS. The spatial distribution of stage 1 and 2+ eggs followed that of chlorophyll *a*, with eggs found in zones of average salinity and low temperature. Stage 1 eggs, which were found at shallow depths and in areas of high chlorophyll *a* concentration (coastal zone, Dogger Bank), had

Merlangius merlangus

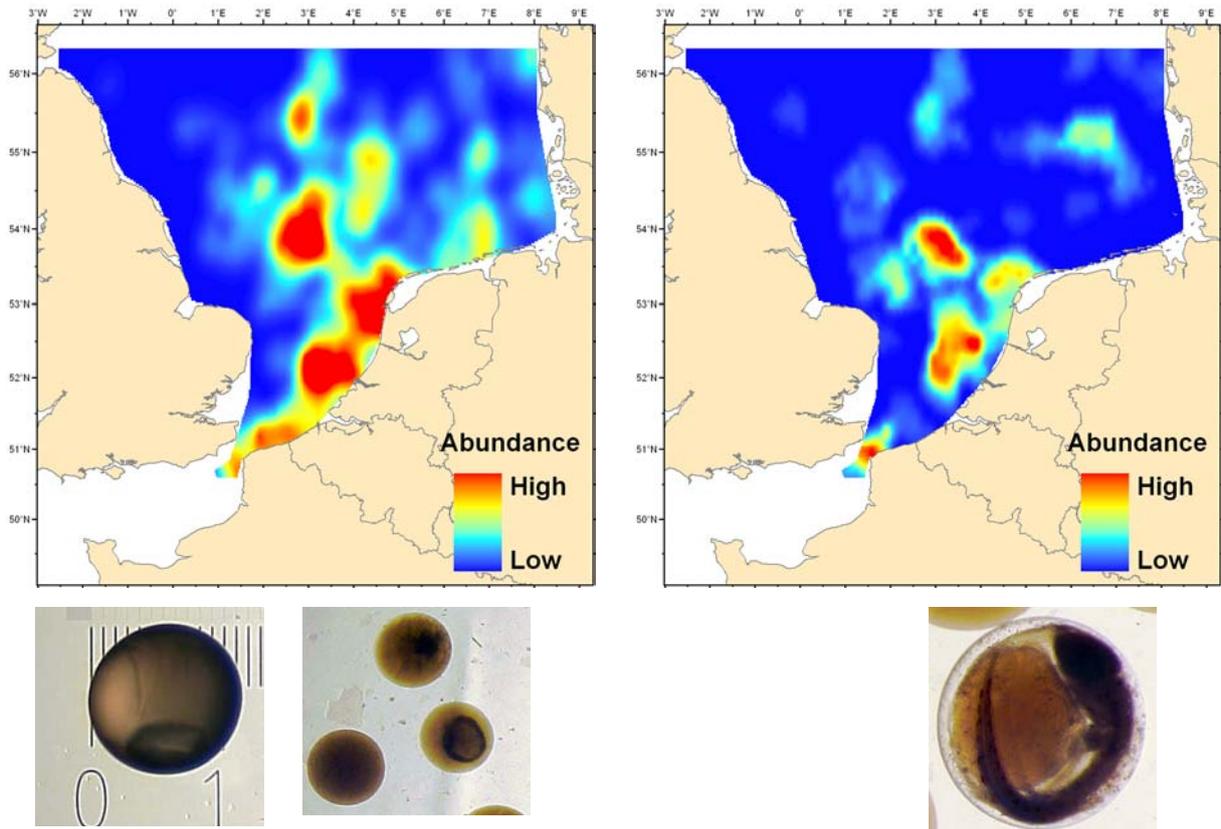


Figure 23. Abondances et photographies des œufs de stade 1 (gauche) et 2+ (droite). Légende minimum-maximum de la carte : 0-0.58 (transformation Log).

Figure 23. Abundances and photographs of stage 1 (left) and stage 2+ (right) eggs. Map legend min-max: 0-0.58 (Log transformation).

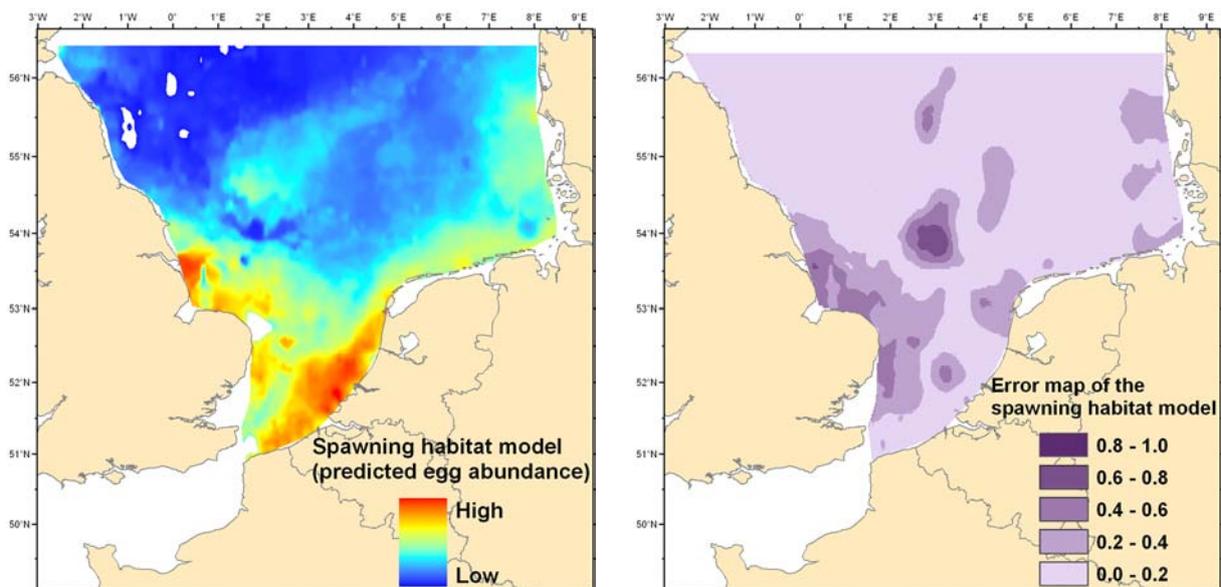


Figure 24. Gauche : Habitat de ponte (abondances d'œufs prédites). Légende : celle de *Figure 23*. Droite : Carte d'erreur du modèle d'habitat (voir section 2.10., p. 26).

Figure 24. Left: Spawning habitat model (predicted egg abundances). Legend: same as that of *Figure 23*. Right: Error map of the spawning habitat model (see section 2.10., p. 25).

œufs de stade 1, qui se situaient à de faibles profondeurs et forte concentration en chlorophylle *a* (zones côtières, Dogger Bank), présentaient une distribution spatiale plus diffuse que celle des œufs de stade 2+.

Le modèle d'habitat de ponte (Figure 24) pour janvier-février s'appuie sur tous les paramètres explicatifs considérés, c'est à dire la profondeur, la tension de cisaillement, la température, la salinité et la Chlorophylle *a*. Les cartes d'abondance d'œufs de stade 1 (Figure 23) et d'habitat de ponte (Figure 24) sont similaires en partie, notamment une zone d'habitat potentiel près des côtes françaises, belges et néerlandaises. La carte d'habitat révèle une zone potentielle qui s'étend le long de la côte anglaise sud jusqu'à la région autour de la ville de Hull, au nord, ce qui n'est pas confirmé par la carte de distribution de campagne. Le modèle ne détecte pas d'habitat potentiel au centre de la zone étudiée, alors que les abondances de campagne y étaient relativement élevées.

a spatial distribution that was more dispersed than that of stage 2+ eggs.

The spawning habitat model (Figure 24) for January-February contains all the parameters considered, i.e. depth, seabed stress, temperature, salinity and chlorophyll *a*. The maps of stage 1 egg abundance (Figure 23) and of spawning habitat (Figure 24) are in part similar, particularly the zone of potential habitat along the French, Belgium and Dutch coasts. The habitat map reveals a potential zone that extends along the southern English coast, up to the Hull region in the north. This was not detected during the survey. The model does not show potential habitats in the centre of the study area, even though survey abundances were relatively high here.

Platichthys flesus

Linnaeus, 1758

Flet

Flounder



© IFREMER

P. flesus est un poisson benthique vivant sur les fonds sableux, sablo-vaseux et vaseux, entre la côte et 60 m de profondeur, bien qu'on le trouve aussi jusqu'à 100 m de profondeur. C'est un poisson ubiquiste se répartissant essentiellement dans les eaux marines littorales et les estuaires, mais pouvant vivre dans les eaux saumâtres voire douces lorsqu'il remonte le cours des rivières. Cette espèce s'accommode des climats polaires à tempérés, et tolère des variations de salinité assez larges, se trouvant essentiellement dans les estuaires et les eaux côtières, le long des côtes anglaises et françaises, bien que relativement peu abondant. Il est bien plus commun en mer Baltique, pouvant aussi se trouver en Méditerranée.

P. flesus passe l'été en rivière et estuaire, et retourne en mer l'hiver pour la ponte, qui s'étend de janvier en août. La ponte débute mi-janvier dans le sud de la mer du Nord, se poursuivant jusqu'en avril dans le sud de sa zone de répartition et jusqu'en août dans le nord. Les œufs sont pélagiques, sphériques et de diamètre compris entre 0.80 et 1.13 mm (0.80 mm de moyenne). Ils ne présentent pas de globule huileux et le vitellus est non segmenté. De petits mélanophores ponctiformes très noirs sont présents, formant une belle crête dorsale. La queue se voit chez les œufs bien développés. L'incubation dure 7 jours à 6-10°C ou 5 jours à 10-11.5°C.

La Figure 25 illustre la distribution spatiale de l'abondance des œufs de *P. flesus* échantillonnés par le CUFES pendant la campagne française IBTS de 2006. Les œufs de stade 1 se trouvaient en plusieurs regroupements au sud-

P. flesus is a benthic fish that lives on sand, muddy-sand and muddy bottoms, between the coast and 60 m in depth, although it can be found down to 100 m. This ubiquitous species is mostly found in coastal marine waters and estuaries, but is capable of acclimatising to brackish and even fresh waters when swimming upstream in rivers. The species ranges from polar to temperate climates, and tolerates relatively large variations in salinity, being essentially found in estuaries and coastal waters, along the English and French coasts, although found in relatively small numbers. It is a lot more common in the Baltic Sea, but is also present in the Mediterranean.

P. flesus spends the Summer in rivers and estuaries, returning in Winter to the sea to breed. Spawning extends from January to August, starting mid-January in the south of the North Sea, lasting until April in the southern part of its geographical range and until August in the north. Eggs are pelagic, spherical and of a diameter between 0.80 and 1.13 mm (0.80 mm on average). They do not have any oil globule and the vitellus is not segmented. Very small and black melanophores are present, forming a dorsal crest. In well-developed eggs, a tail can be seen. Incubation lasts 7 days at 6-10°C or 5 days at 10-11.5°C.

Figure 25 shows the spatial distribution of *P. flesus* egg abundance as sampled by the CUFES during the 2006 French IBTS. Stage 1 eggs were found in several groupings in the south-eastern part of the study area (particularly near the Dutch coast, where chlorophyll *a* concentration was high and temperature and salinity

Platichthys flesus

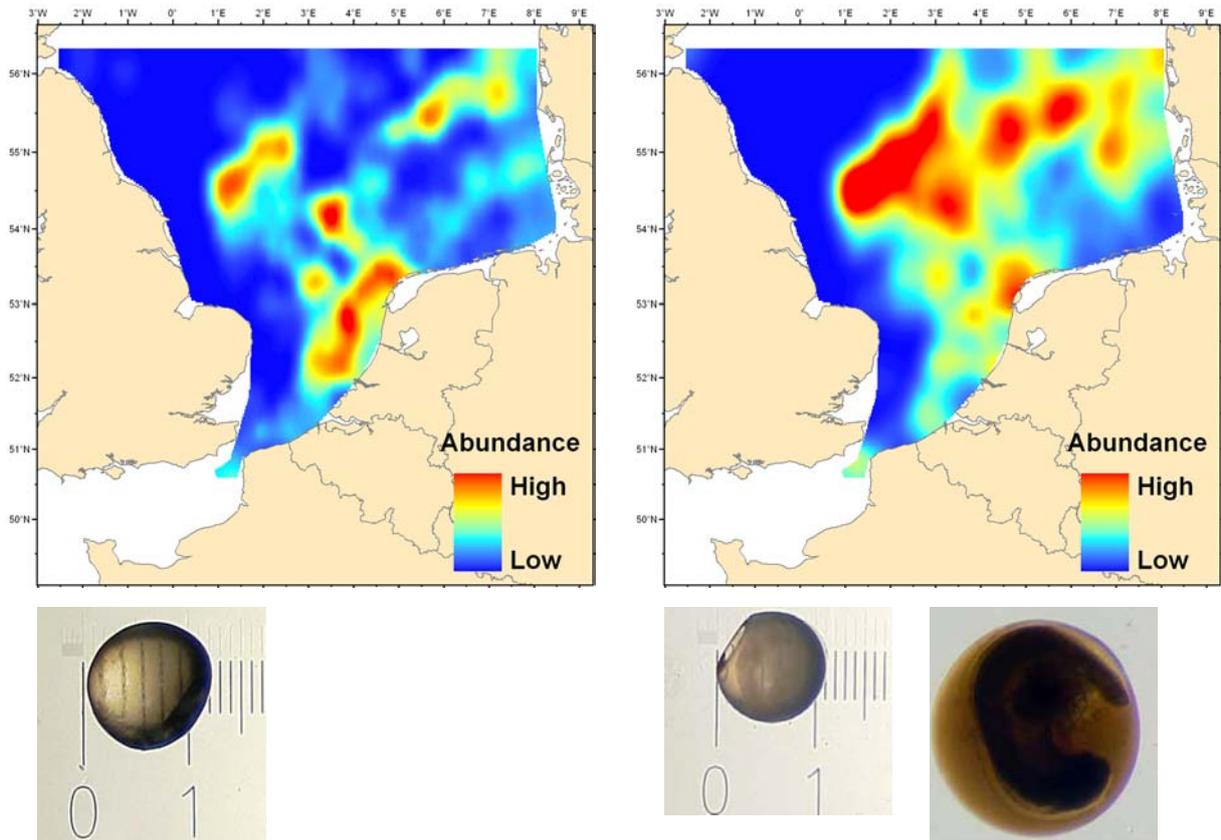


Figure 25. Abundances et photographies des œufs de stade 1 (gauche) et 2+ (droite). Légende minimum-maximum de la carte : 0-1.29 (transformation Log).

Figure 25. Abundances and photographs of stage 1 (left) and stage 2+ (right) eggs. Map legend min-max: 0-1.29 (Log transformation).

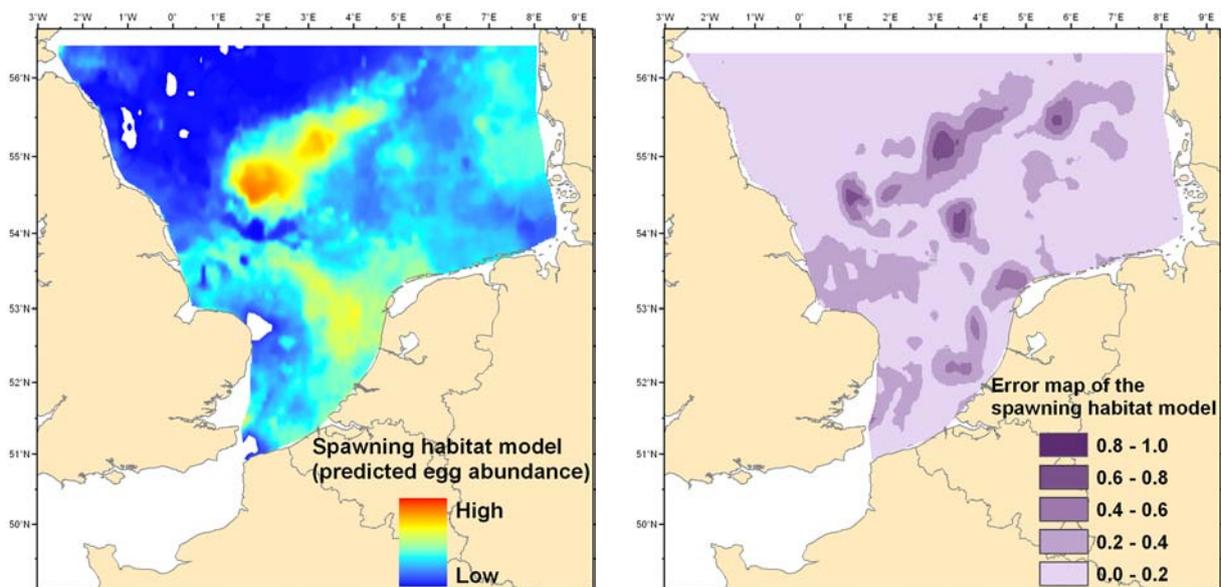


Figure 26. Gauche : Habitat de ponte (abundances d'œufs prédites). Légende : celle de *Figure 25*. Droite : Carte d'erreur du modèle d'habitat (voir section 2.10., p. 26).

Figure 26. Left: Spawning habitat model (predicted egg abundances). Legend: same as that of *Figure 25*. Right: Error map of the spawning habitat model (see section 2.10., p. 25).

est de la zone étudiée (en particulier près de la côte néerlandaise, où l'on trouvait une forte concentration en chlorophylle *a* et des température et salinité faibles), mais aussi au niveau du Dogger Bank et au nord-est de la zone étudiée. Les œufs de stade 2+ avaient une distribution spatiale similaire, mais étaient beaucoup plus diffus. La répartition de ces œufs (stade 2+) suivait bien celle de la concentration en chlorophylle *a* ainsi que les valeurs moyennes de température et de salinité. Les œufs (stade 1 et 2+) étaient en très faibles quantités ou absents de la partie ouest, près des côtes anglaises.

Le modèle d'habitat de ponte (Figure 26) pour janvier-février s'appuie sur tous les paramètres explicatifs considérés, c'est à dire la profondeur, la tension de cisaillement, la température, la salinité et la chlorophylle *a*. Les cartes d'abondance d'œufs de stade 1 (Figure 25) et d'habitat de ponte (Figure 26) sont similaires, bien que le modèle ne détecte pas d'habitat potentiel au nord-est de la zone d'étude, alors que les abondances de campagne y étaient relativement fortes.

were low), but also at the level of the Dogger Bank and in the north-eastern part of the study area. Stage 2+ eggs had a similar spatial distribution, but were more widely dispersed. Their distribution followed that of chlorophyll *a* concentration, as well as that of average temperature and salinity. Eggs (stages 1 and 2+) were scarce, or absent, in the western part, close to the English coast.

The spawning habitat model (Figure 26) for January-February contains all the parameters considered, i.e. depth, seabed stress, temperature, salinity and chlorophyll *a*. The maps of stage 1 egg abundance (Figure 25) and of spawning habitat (Figure 26) are very similar, although the model does not predict high abundances in the north-eastern of the study area, whilst survey abundances were relatively high in that area.

Pleuronectes platessa

Linnaeus, 1758

Plie

Plaice



© IFREMER

P. platessa est une espèce benthodémersale vivant sur fonds variés, des eaux côtières peu profondes jusqu'à 200 m de profondeur (les individus plus âgés vivant en eaux plus profondes que ceux plus jeunes). Elle se répartit dans les eaux salées à saumâtres tempérées, du Portugal au nord de la Norvège, ainsi que dans les eaux islandaises. Cette espèce est abondante en mer du Nord, où quatre populations coexistent, sauf en hiver, quand elles migrent vers leurs frayères respectives.

Cette espèce pond des œufs pélagiques (50,000-500,000 œufs par femelle) de janvier à mai, principalement dans les zones les plus profondes, dans le sud de la mer du Nord, le long de la côte britannique et aussi à l'est du Dogger Bank. Elle présente, dans la partie centrale de la mer du Nord, une très grande fidélité pour ses zones de frayères, d'année en année. En mer du Nord, la ponte commence en janvier, se finissant en mai, tandis qu'elle a lieu entre mars et avril dans le sud-ouest de l'Islande. Les œufs, fertilisés dans l'eau, sont sphériques, pélagiques, et de diamètre entre 1.66 et 2.17 mm (1.91 mm en moyenne). Ils ne présentent pas de globule huileux, et le vitellus est non segmenté (homogène) mais pigmenté par des chromatophores jaunes. L'espace périvitellin est relativement réduit. Des pigments jaunes et noirs sont visibles sur les stades plus développés. La pigmentation est régulière sur tout l'embryon, en rangées longitudinales de mélanophores, qui ne se prolongent pas tout à fait à la queue. Les yeux sont pigmentés sur la larve. Les œufs de *P. platessa* se développent principalement à une température comprise entre 3.5 et 8.5°C,

P. platessa is a benthodemersal species that is found on mixed bottoms, from shallow (a few metres) coastal waters to 200 m in depth (the older the fish, the deeper the occurrence). The species is found from marine to brackish waters, in a temperate climate, from Portugal to northern Norway and also in Icelandic waters. It is abundant in the North Sea, where four populations co-exist in the central and southern parts, except in the Winter when they migrate to their respective spawning grounds.

Spawning of pelagic eggs (between 50,000 and 500,000 eggs per female) occurs from January to May, mainly in deepest areas in the south of the North Sea, along the British coast and also east of the Dogger Bank. In the centre of the North Sea, this fish is faithful to its spawning areas, year after year. In the North Sea, spawning begins in January, finishing in May, whilst it takes place between March and April southwest of Iceland. Eggs are spherical, pelagic and of a diameter ranging from 1.66 and 2.17 mm (1.91 mm on average). They do not have any oil globule, and the vitellus is non-segmented (homogeneous), but pigmented by yellow chromatophores. The perivitelline space is relatively reduced. Yellow and black pigments are visible on later developmental stages. The embryo's pigmentation is regular, arranged in longitudinal rows of melanophores, which are not found on the tail. At the larval stage, eyes are pigmented. *P. platessa* eggs mainly develop at temperatures between 3.5 and 8.5°C, incubation lasting 10 days at 10°C and between 18 and 21 days at 5-6°C.

Pleuronectes platessa

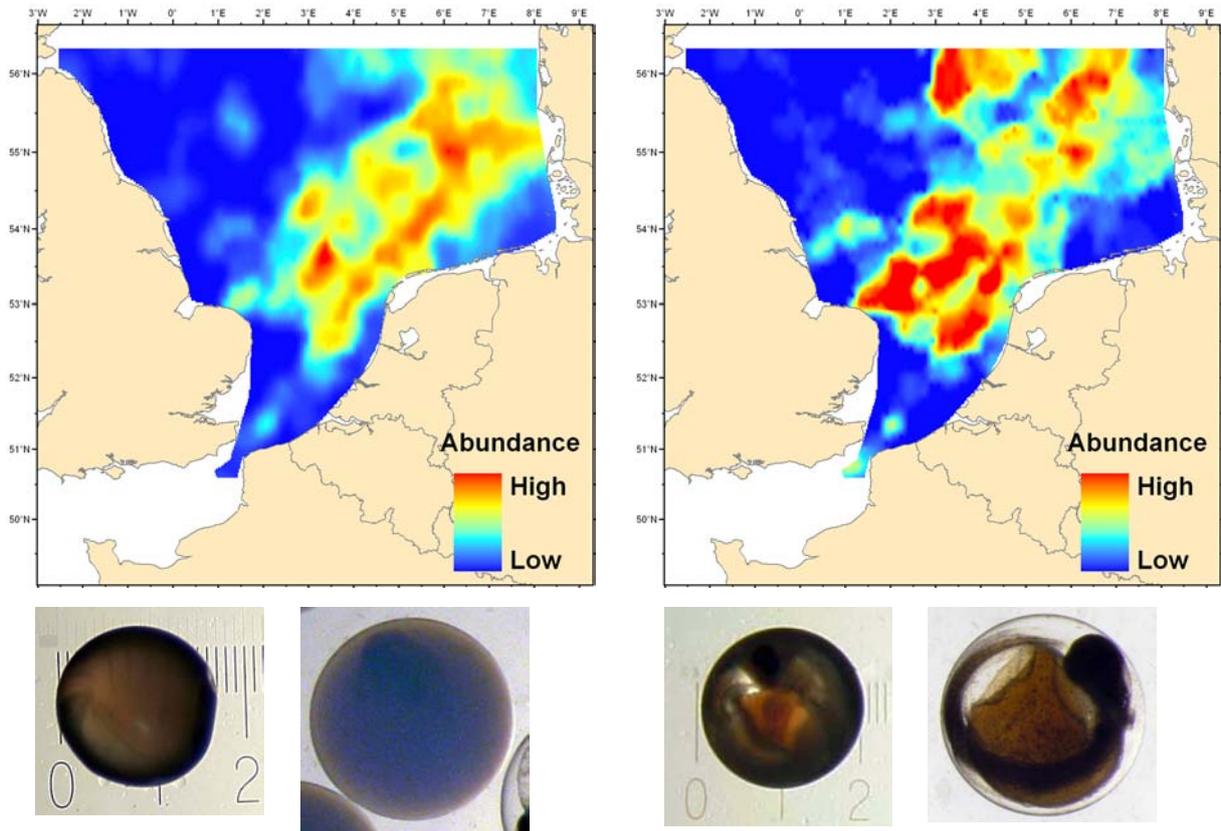


Figure 27. Abundances et photographies des œufs de stade 1 (gauche) et 2+ (droite). Légende minimum-maximum de la carte : 0-1.12 (transformation Log).

Figure 27. Abundances and photographs of stage 1 (left) and stage 2+ (right) eggs. Map legend min-max: 0-1.12 (Log transformation).

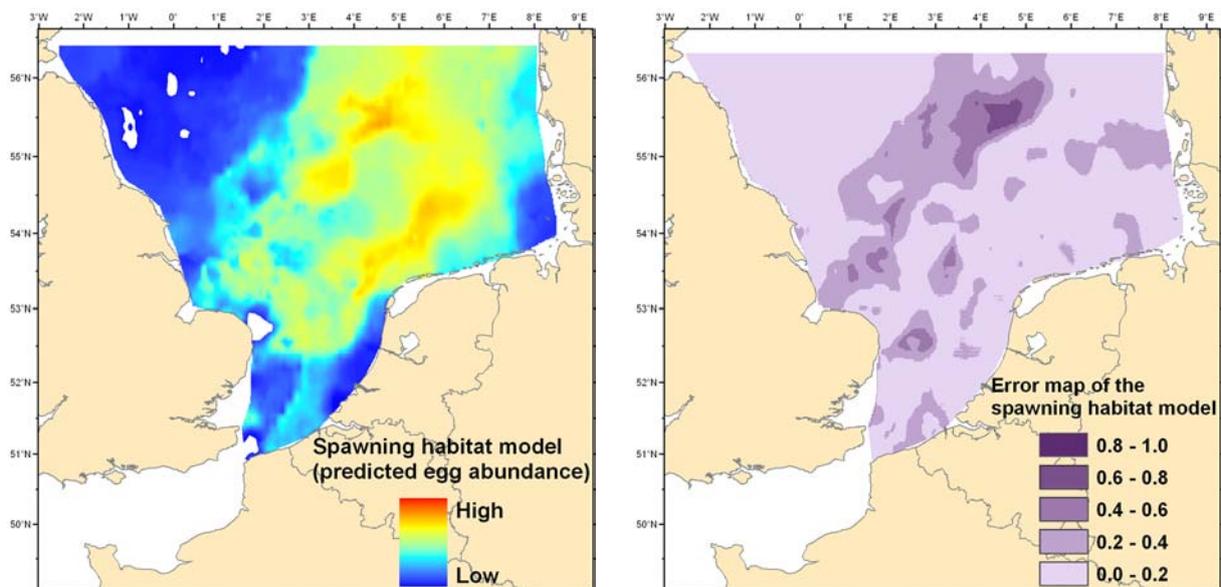


Figure 28. Gauche : Habitat de ponte (abundances d'œufs prédites). Légende : celle de *Figure 27*. Droite : Carte d'erreur du modèle d'habitat (voir section 2.10., p. 26).

Figure 28. Left: Spawning habitat model (predicted egg abundances). Legend: same as that of *Figure 27*. Right: Error map of the spawning habitat model (see section 2.10., p. 25).

l'incubation durant 10 jours à 10°C et entre 18 et 21 jours à 5-6°C.

La Figure 27 illustre la distribution spatiale de l'abondance des œufs de *P. platessa* échantillonnés par le CUFES pendant la campagne française IBTS de 2006. Les œufs étaient présents à des profondeurs moyennes (50 à 70 m) dans quasiment toute la zone étudiée, mais étaient bien plus abondants à l'est. Les œufs de stade 2+ présentaient une distribution spatiale un peu plus étendue que celle des œufs de stade 1, notamment au nord. Les œufs (stades 1 et 2+) se trouvaient dans des zones où les fonds étaient sableux, graveleux et boueux, avec des salinités moyennes. Les œufs n'étaient pas situés particulièrement aux endroits où la concentration en chlorophylle *a* était la plus élevée.

Le modèle d'habitat de ponte (Figure 28) pour janvier-février s'appuie sur tous les paramètres explicatifs considérés, c'est à dire la profondeur, la tension de cisaillement, la température, la salinité et la chlorophylle *a*. Les cartes d'abondance d'œufs de stade 1 (Figure 27) et d'habitat de ponte (Figure 28) sont similaires, bien que l'habitat potentiel soit un peu plus répandu spatialement.

Figure 27 shows the spatial distribution of *P. platessa* egg abundance as sampled by the CUFES during the 2006 French IBTS. Eggs were found at average depths (50 to 70 m) in most of the study area, but abundance was much higher in the eastern part. Stage 2+ eggs were rather more dispersed than stage 1 eggs, especially in the north. Eggs (stages 1 and 2+) were found in areas with sandy, gravelly and muddy bottoms and average salinity. Egg distribution was not particularly linked with high chlorophyll *a* concentrations.

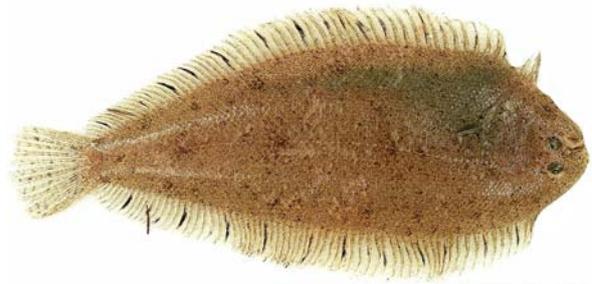
The spawning habitat model (Figure 28) for January-February contains all the parameters considered, i.e. depth, seabed stress, temperature, salinity and chlorophyll *a*. The maps of stage 1 egg abundance (Figure 27) and of spawning habitat (Figure 28) are similar, with potential habitat being slightly more dispersed than the distribution observed in the survey.

Buglossidium luteum

Risso, 1810

Petite sole jaune

Solenette



© IFREMER

B. luteum est une espèce démersale, proche de la sole (*Solea solea*), des eaux côtières peu profondes (surtout 10-40 m) à fond sableux, et qui est très commune en mer du Nord, surtout dans sa partie sud (sur les côtes anglaises). On la trouve aussi en mer Méditerranée, dans le Kattegat et la mer Baltique, ainsi qu'en Islande et Ecosse.

B. luteum, a relative of the sole (*Solea solea*), is a demersal species found in shallow (mainly 10-40 m), coastal waters with sandy bottoms. It is quite common in the North Sea, especially the southern part (on the English coast). It is also found in the Mediterranean, the Kattegat and the Baltic Sea, and in Iceland and Scotland.

Cette espèce pond, d'avril à septembre, des œufs pélagiques, sphériques et de diamètre compris entre 0.69 et 0.94 mm. Ces œufs possèdent de nombreux globules huileux (de 12-15 à 30 globules) : groupés à un pôle de l'œuf au début du développement (œuf non fécondé), ces globules se répartissent ensuite uniformément à la surface du vitellus. Le vitellus est segmenté et pigmenté, et de petits chromatophores jaunes sont dispersés sur celui-ci et sur l'embryon. Les yeux sont non

Spawning is from April to September. Eggs are pelagic, spherical and of a diameter between 0.69 and 0.94 mm. Eggs contain a high number of oil globules (from 12-15 to 30 globules): grouped at one end of the egg at the start of development (unfertilised egg). These globules then spread regularly at the surface of the vitellus. The vitellus is segmented and pigmented, and small yellow chromatophores are spread on it and on the embryo. Eggs are not pigmented, and incubation, in Summer, lasts

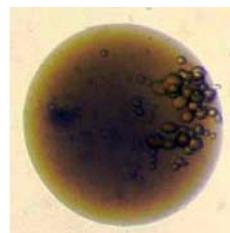
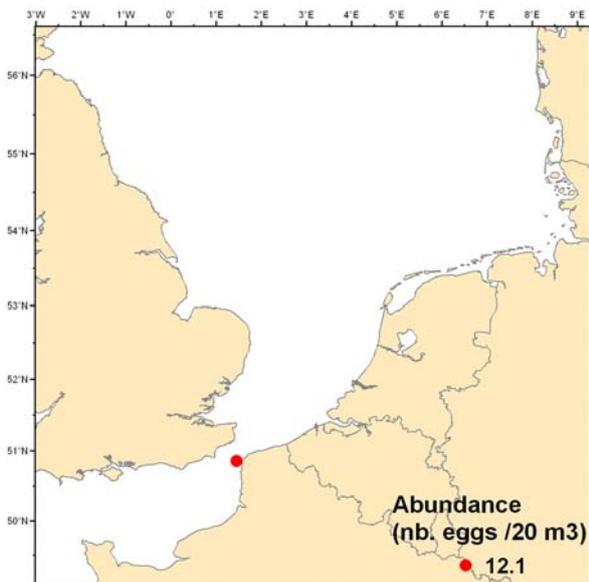


Figure 29. Localisation spatiale (transformation Log des abondances) et photographie d'œufs de stade 1.

Figure 29. Spatial location (abundances are Log transformed) and photograph of stage 1 eggs.

pigmentés, et l'incubation, en été, dure de 5 à 6 jours. between 5 and 6 days.

Les œufs de cette espèce ont très peu été observés lors de la campagne française IBTS de 2006, étant présents dans seulement deux échantillons (sur 883). Des œufs de stade 1 ont été trouvés à un endroit : près des côtes françaises du Déroit du Pas-de-Calais (à côté de la pointe Gris-nez) (Figure 29).

Eggs of this species were seldom found during the 2006 French IBTS, being present in only two samples (out of 883). Stage 1 eggs were found at one location near the French coast of the Dover Strait (off Cape Gris-nez) (Figure 29).

Glyptocephalus cynoglossus

Linnaeus, 1758

Plie cynoglosse

Witch



© IFREMER

G. cynoglossus est une espèce démersale de climat tempéré, qui préfère les fonds vaseux et plutôt profonds jusqu'à 1,600 m de profondeur (mais plus fréquente entre 50 et 500 m). En eaux européennes Atlantiques, on la trouve du nord de l'Espagne au nord de la Norvège, mais aussi dans l'Atlantique oriental.

G. cynoglossus is a demersal species found in temperate climates, preferably on rather deep (down to 1,600 m in depth) soft bottoms, but though more frequent between 50 and 500 m. In European Atlantic waters, it is found from northern Spain to northern Norway, but also in the western Atlantic.

Cette espèce pond, de mars à octobre, des œufs pélagiques, sphériques, et de diamètre compris entre 1.07 et 1.25 mm. Ces œufs ne présentent pas de globule huileux. Seuls quelques pigments jaunes sont dispersés sur l'embryon.

Spawning occurs from March to October, with eggs being pelagic, spherical and of a diameter between 1.07 and 1.25 mm. These eggs do not carry any oil globule. A few yellow pigments are found dispersed on the embryo.

Les œufs de cette espèce ont très peu été observés lors de la campagne française IBTS de 2006. Des œufs de stade 2+ étaient présents à deux endroits, au sud-est du Dogger Bank (Figure 30).

Eggs of this species were seldom found during the 2006 French IBTS. Stage 2+ eggs were only found at two locations south-east of the Dogger Bank (Figure 30).

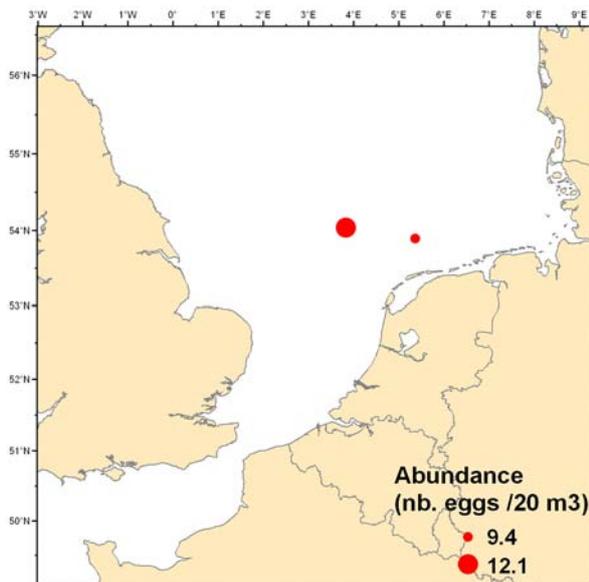


Figure 30. Localisations spatiales (transformation Log des abondances) d'œufs de stade 2+.

Figure 30. Spatial locations (abundances are Log transformed) of stage 2+ eggs.

Lepidorhombus whiffiagonis
Walbaum, 1792
Cardine franche
Megrin



© IFREMER

L. whiffiagonis est une espèce benthodémersale, proche du turbot, qui se trouve à des profondeurs allant jusqu'à 400 m, généralement sur des fonds meubles. En eaux européennes atlantiques, on la trouve de l'Islande aux côtes africaines.

L. whiffiagonis, a relative of turbot, is a benthodemersal species found at depths down to about 400 m, and generally on soft bottoms. In European Atlantic waters, it is found from Iceland to the coast of Africa.

Cette espèce pond, de mars à juin, des œufs pélagiques, sphériques, et de diamètre allant de 1.02 à 1.22 mm (1.10 mm en moyenne). Ces œufs possèdent un globule huileux de diamètre compris entre 0.25 et 0.30 mm (0.27 mm en moyenne), représentant un quart du diamètre

Spawning occurs from March to June, with eggs being pelagic, spherical and of a diameter between 1.02 and 1.22 mm (1.10 mm on average). These eggs have an oil globule of a diameter ranging between 0.25 and 0.30 mm (0.27 mm on average), that represents a quarter of the egg's diameter. Black pigments are

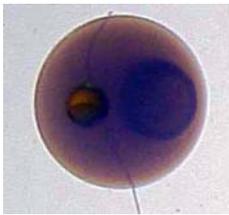


Figure 31. Localisations spatiales (transformation Log des abondances) et photographies d'œufs de stade 1 (gauche) et de stade 2+ (droite).

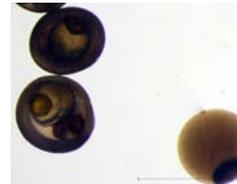
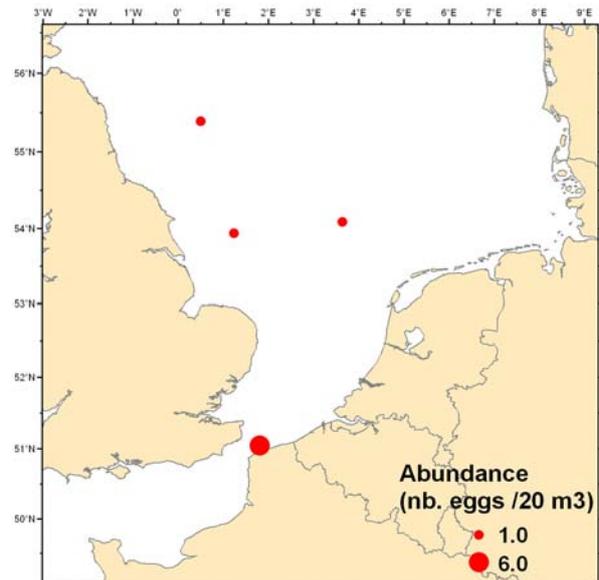
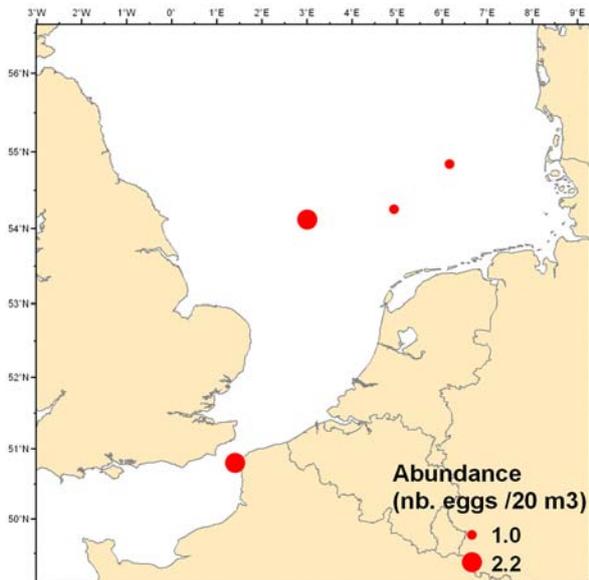


Figure 31. Spatial locations (abundances are Log transformed) and photographs of stage 1 (left) and stage 2+ (right) eggs.



de l'œuf. Des pigments noirs sont présents sur l'embryon et sur le globule. Le vitellus est non segmenté et non pigmenté, et l'espace périvitellin est réduit.

Les œufs de cette espèce ont été relativement peu observés (présents dans 6 échantillons sur 883) lors de la campagne française IBTS de 2006. Des œufs de stade 1 ont été trouvés à un endroit près de la côte française du Déroit du Pas-de-Calais (à côté de la pointe Gris-nez), et à trois endroits plus au nord : un juste au sud du Dogger Bank et deux en allant vers l'est (Figure 31). Des œufs de stade 2+ étaient aussi présents à un endroit dans le Déroit du Pas-de-Calais (cette fois au nord de la ville de Calais), et à trois endroits dans les parties centrale et Est de la zone d'étude (Figure 31).

present on the embryo and the globule. The vitellus is not segmented and not pigmented, and the perivitelline space is relatively small.

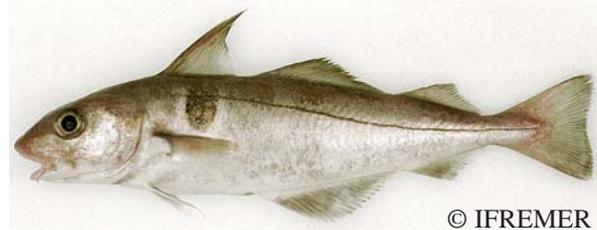
Eggs of this species were relatively rarely encountered during the 2006 French IBTS, being present in only six samples (out of 883). Stage 1 eggs were found at one location in the Dover Strait (close to the French coast, off Cape Gris-nez) and at three locations north of that: one just south of the Dogger Bank, and two further east (Figure 31). Stage 2+ eggs were also found at one location in the Dover Strait (this time off the town of Calais), and at three locations in the central and western parts of the study area (Figure 31).

Melanogrammus aeglefinus

Linnaeus, 1758

Eglefin

Haddock



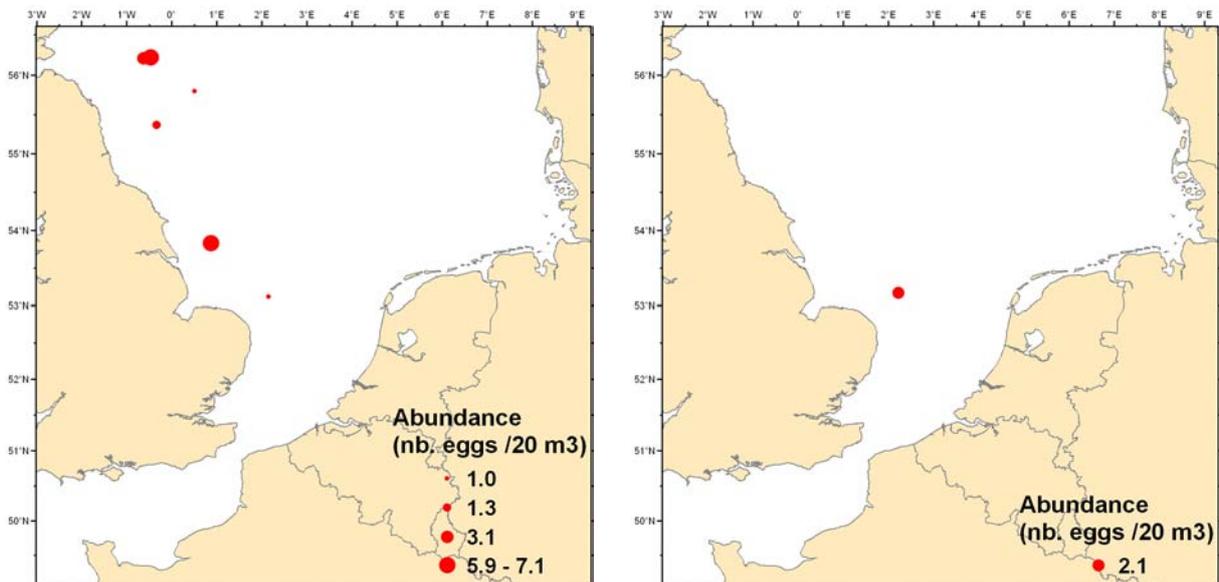
M. aeglefinus est une espèce benthodémersale vivant généralement à des profondeurs allant de 30 à 40 m, et parfois dans la colonne d'eau. Il vit en banc et migre pour se nourrir et se reproduire. On le trouve sur des fonds durs mais aussi sableux et dans des eaux de températures comprises entre 4 et 10°C. Cette espèce se trouve, dans l'Atlantique du nord-est, du Portugal au Spitzberg (océan Arctique), ainsi qu'en mer de Barents et autour de l'Islande. En mer du Nord, on la trouve surtout au nord du Dogger Bank.

M. aeglefinus is a benthodemersal species generally found at depths between 30 and 40 m, occasionally in midwater. Living in shoals, it undertakes feeding and spawning migrations. It lives on hard bottoms, but also sandy ones, and in waters of temperatures between 4 and 10°C. This species is found, in the northeast Atlantic, from Portugal to Spitzbergen (Arctic Ocean), as well as in the Barents Sea and around Iceland. In the North Sea, it usually occurs north of the Dogger Bank.

Ce poisson pond, à 100-150 m, de février à juillet dans le nord de la mer du Nord, avec un pic de ponte observé fin mars ou début avril.

Spawning occurs at 100-150 m between February and July in the northern North Sea, with a peak at the end of March/beginning of April. Eggs are pelagic, spherical and of a diameter

Figure 32. Localisations spatiales (transformation Log des abondances) d'œufs de stade 1 (gauche) et de stade 2+ (droite).
Figure 32. Spatial locations (abundances are Log transformed) of stage 1 (left) and stage 2+ (right) eggs.



Les œufs sont pélagiques, sphériques et de diamètre compris entre 1.20 et 1.70 mm. Ils ne présentent pas de globule huileux, et le vitellus est homogène (non segmenté). Le développement de l'œuf est anormal à basse température et faible salinité. Les yeux sont pigmentés. Des chromatophores noirs longent la forme du corps sur la partie dorsale, s'étendant sur le sac vitellin, et apparaissant lorsque l'embryon entoure le vitellus. L'incubation dure 13 jours à 5°C ou 15 jours à 2.8°C.

Les la forme du corps de cette espèce ont été relativement peu observés (présents dans huit échantillons sur 883) lors de la campagne française IBTS de 2006. Les œufs de stade 1 étaient présents dans une demi-douzaine d'endroits dans les parties ouest et nord-ouest de la zone d'étude (Figure 32). Les œufs de stade 2+ n'étaient présents que dans un endroit, situé à l'ouest des bancs de Owers (au nord-est de la côte nord du Norfolk) (Figure 32). Les adultes *M. aeglefinus* se trouvant, en général, au nord du Dogger Bank, les œufs observés au sud du Dogger Bank ont peut-être été mal identifiés comme étant de *G. morhua* ou de *M. merlangus*.

between 1.20 and 1.70 mm. Eggs do not have any oil globule, and the vitellus is homogeneous (non-segmented). Egg development is abnormal at low temperature and salinity. Eyes are pigmented. Black chromatophores are found, dorsally along the shape of the body and the vitellus, and appear when the embryo surrounds the vitellus. Incubation lasts 13 days at 5°C or 15 days at 2.8°C.

Eggs of this species were relatively rarely found (present in eight samples out of 883) during the 2006 French IBTS. Stage 1 eggs were present in half a dozen locations in the western and north-western parts of the study area (Figure 32). Stage 2+ eggs were found in one location only: west of the Owers Bank (off the north-eastern Norfolk coast) (Figure 32). Since adult *M. aeglefinus* are usually found north of the Dogger Bank, eggs observed south of the Dogger Bank may have drifted southward or may have been mistaken for *G. morhua* or *M. merlangus* eggs.

Psetta maxima
Linnaeus, 1758
Turbot
Turbot



© IFREMER

P. maxima est une espèce démersale qui vit dans des eaux saumâtres, relativement peu profondes (généralement de 20 à 70 m), et de préférence sur le fond (sableux ou rocheux). *P. maxima* se trouve du nord de la Norvège jusqu'à la mer Noire au sud.

P. maxima is a demersal species that lives in relatively shallow (20 to 70 m depths) brackish waters, and preferably on the bottom (sandy or rocky). *P. maxima* is found from northern Norway down to the Black Sea in the south.

Ce poisson pond, d'avril à septembre, des œufs pélagiques, sphériques et de diamètre compris entre 0.91 et 1.20 mm (1.10 mm de moyenne). Les femelles pondent plus de 10 millions d'œufs par an. Le globule huileux est d'un diamètre allant de 0.15 à 0.22 mm (0.18 mm en moyenne). Lorsque l'embryon est petit, des chromatophores sont présents sur la tête de l'embryon, sur son corps et sur le globule. L'œuf a un aspect rougeâtre dans les stades plus avancés du développement.

Spawning occurs from April to September, with female laying over 10 million eggs a year. Eggs are pelagic, spherical and of a diameter between 0.91 and 1.20 mm (1.10 mm on average), and the oil globule is between 0.15 and 0.22 mm in size (0.18 mm on average). When the embryo is small, chromatophores are found on its head, body and globule. The eggs takes a reddish colour at a more advanced developmental stages.

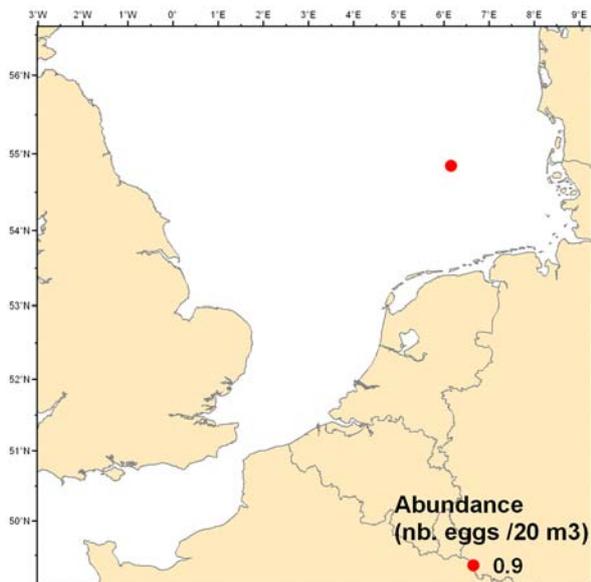


Figure 33. Localisation spatiale (transformation Log des abondances) d'œufs de stade 1.

Figure 33. Spatial location (abundances are Log transformed) of stage 1 eggs.

*Psetta maxima**Psetta maxima*

Les œufs de cette espèce ont été très peu observés (présents dans un échantillon sur 883) lors de la campagne française IBTS de 2006 : ces œufs (stade 1) avaient été échantillonnés dans la partie Est (près du Heligoland Deep) de la zone d'étude (Figure 33).

Eggs of this species were rarely encountered (solely in one sample out of 883) during the 2006 French IBTS. Thus stage 1 eggs were found in one location: in the eastern part (near the Heligoland Deep) of the study area (Figure 33).

Sardina pilchardus
Walbaum, 1792
Sardine d'Europe
European pilchard (Sardine)



S. pilchardus est une espèce pélagique et côtière, de climat sub-tropical, qui vit en eau douce, saumâtre ou marine, à des profondeurs allant de 10 à 100 m. Habituellement à des profondeurs de 25 à 55 m le jour, elle monte de 15 à 35 m la nuit. Rare autour de l'Islande et en mer du Nord, on la trouve plutôt dans des eaux plus au sud, notamment dans le golfe de Gascogne (ainsi que les côtes Atlantiques jusqu'à Dakar, Sénégal) et en Méditerranée.

Elle pond à environ 20-25 m de profondeur, à partir d'avril en Manche, et de juin à septembre en mer du Nord (et mer Noire). Les œufs sont pondus (de 50,000 à 60,000 œufs par ponte) en pleine mer ou près des côtes. Ils sont pélagiques, sphériques et de diamètre compris entre 1.30 et 1.90 mm. Ils possèdent un petit globule de diamètre allant de 0.14 à 0.18 mm. Le vitellus est segmenté, non pigmenté, et l'espace périvitellin est large. De petits

S. pilchardus is a coastal pelagic species, of subtropical climate, that is found in fresh, brackish or marine waters, at depths ranging from 10 to 100 m. Usually found at depths between 25 and 55 m during the day, it rises to 15 to 35 m at night. Rare around Iceland and in the North Sea, this species is particularly common in more southern areas, such as the Bay of Biscay (and Atlantic coasts southward to Dakar, Senegal) and the Mediterranean Sea. Adults are known as pilchard while half-grown are called sardine.

Spawning occurs at depths between 20-25 m, from April in the English Channel, and from June to September in the North Sea (and Black Sea). Spawning is in batches, each producing between 50,000 and 60,000 eggs, in the open sea or near the coast. Eggs are pelagic, spherical and of a diameter between 1.30 and 1.90 mm. They have a small globule of a diameter

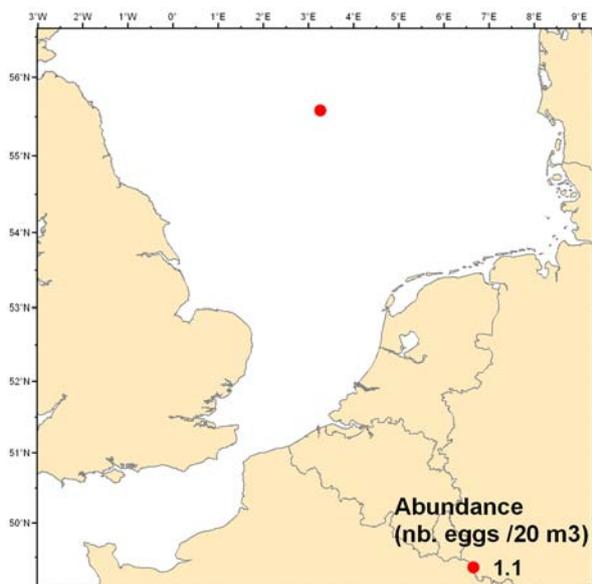


Figure 34. Localisation spatiale (transformation Log des abondances) et photographie d'œufs de stade 2+.

Figure 34. Spatial location (abundances are Log transformed) and photograph of stage 2+ eggs.

mélanophores sont présents sur la partie dorsale de l'embryon. Les yeux sont non pigmentés au stade œuf, mais le deviennent après éclosion.

Les œufs de cette espèce ont été très peu observés (dans un échantillon sur 883) lors de la campagne française IBTS de 2006 : cet échantillon (œufs de stade 2+) avait été récolté au nord du Dogger Bank (Figure 34).

between 0.14 and 0.18 mm. The vitellus is segmented, but not pigmented, and the perivitelline space is relatively large. Small melanophores are present on the dorsal part of the embryo. Eggs are not pigmented at the egg stage, but become so after hatching.

Eggs of this species were rarely encountered (only in one sample out of 883) during the 2006 French IBTS: this sample (stage 2+ eggs) was taken north of the Dogger Bank (Figure 34).

Trisopterus luscus
Linnaeus, 1758
Tacaud commun
Pouting (Bib)



T. luscus est une espèce benthopélagique, typiquement côtière et de fond sableux, qui ne s'aventure pas au-delà de 100 à 150 m de profondeur, et qui vit en climat tempéré. Les adultes vivent au large tandis que les jeunes restent dans la zone littorale. Elle est rare dans la partie nord de la mer du Nord et en mer Méditerranée, mais est particulièrement abondante en Manche et sur les côtes atlantiques françaises.

Ce poisson se reproduit dans des eaux de température moyenne (8-11°C), et plus le secteur est nordique, plus la ponte est tardive. La principale période de ponte en Manche et au sud-ouest de la mer du Nord débute mi-janvier et se poursuit jusqu'en mars/avril, et parfois même jusqu'en septembre. Les œufs sont très littoraux et sont pondus à des profondeurs de 50-70 m. La ponte est intensive entre l'estuaire de la Gironde et le nord de

T. luscus is a benthopelagic species, mostly found in coastal temperate waters and on sandy bottoms. This species is rarely present at depths greater than 100-150 m. Adults are found offshore, at depths of 30-100 m, whilst young stay close to shore. It is relatively rare in the northern part of the North Sea and in the Mediterranean Sea, but particularly abundant in the English Channel and on the French Atlantic coast.

Spawning occurs in relatively warm water (8-11°C), and the further north the area being considered, the later the spawning season occurs. The main spawning season in the English Channel and the southwestern part of the North Sea begins in mid-January and ends in March-April, sometimes even September. Eggs are very coastal and are laid at depths of 50-70 m. Spawning is intense between the Gironde Estuary and north of the Loire River, as well as along the Vendée coast. Eggs are pelagic,

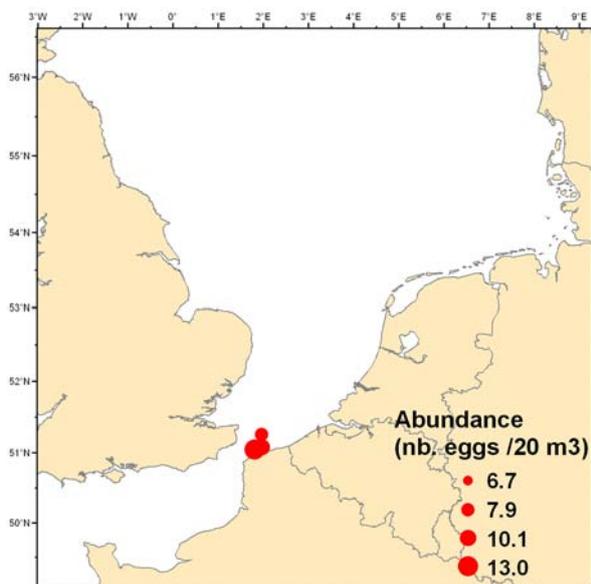


Figure 35. Localisations spatiales (transformation Log des abondances) d'œufs de stade 1.

Figure 35. Spatial locations (abundances are Log transformed) of stage 1 eggs.

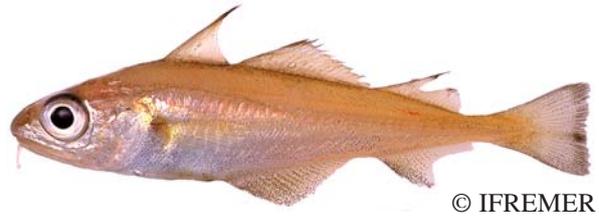
la Loire, ainsi que le long des côtes vendéennes. Les œufs sont pélagiques, sphériques et de diamètre allant de 0.90 à 1.03 mm. Ils ne présentent pas de globule huileux, et le vitellus est homogène (non segmenté). La larve présente une pigmentation caractéristique : présence d'une ligne de cellules pigmentaires sur la partie inférieure du tube digestif, ainsi que de deux lignes dorso-ventrales sur le tronc. Des chromatophores noirs sont localisés sur la face dorsale du corps, tandis que la queue reste sans pigment. Les yeux sont pigmentés sur les larves. L'incubation dure de 10 à 12 jours.

Bien que la campagne ait eu lieu pendant sa période de ponte, les œufs de cette espèce ont été très peu observés lors de la campagne française IBTS de 2006. Des œufs de stade 1 étaient néanmoins présents à plusieurs endroits dans le Détroit du Pas-de-Calais, près de la côte française (au niveau de la ville de Calais) (Figure 35).

spherical and of a diameter between 0.90 and 1.03 mm. They do not have any oil globule and the vitellus is homogeneous (non-segmented). The larva has a particular pigmentation, involving pigmented cells on the inferior part of the digestive tube, as well as two dorso-ventral lines on the trunk. Black chromatophores can be seen on the dorsal side of the body, whilst the tail remains unpigmented. Eyes are pigmented on the larva. Incubation lasts 10 to 12 days.

Although sampled during its spawning season, eggs of this species were seldom encountered during the 2006 French IBTS. Stage 1 eggs were however present at several locations in the Dover Strait, close to the French coast (off the town of Calais) (Figure 35).

Trisopterus minutus
Lacépède, 1800
Petit tacaud (Capelan)
Poor-cod



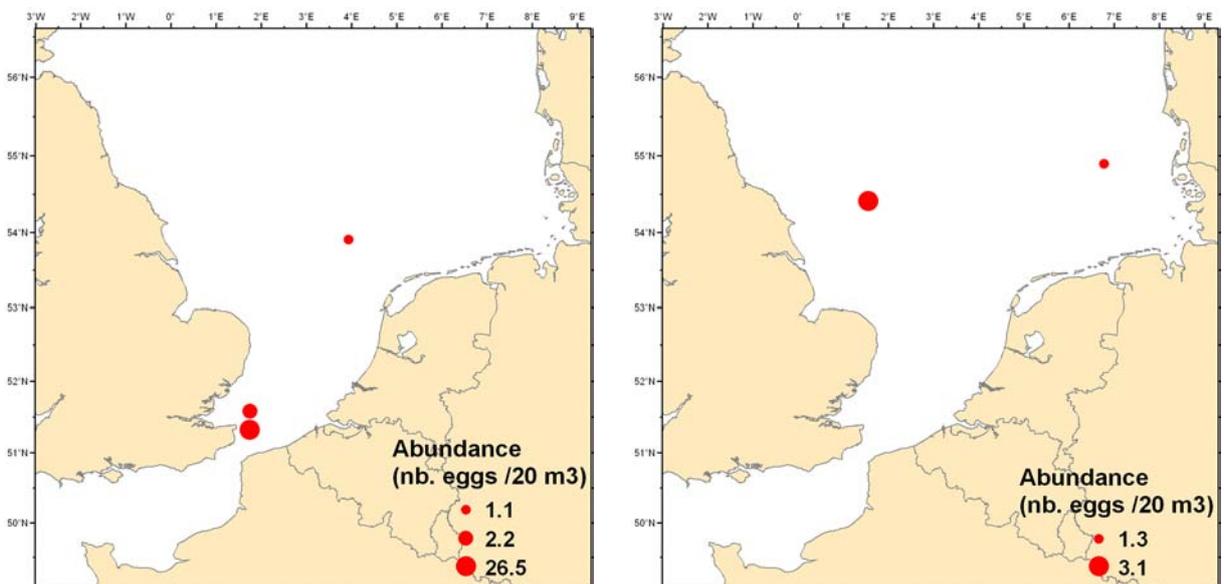
T. minutus est une espèce démersale, plus océanique que *T. luscus*, et qui habite les eaux marines tempérées, de 1 à 500 m de profondeur. Seulement les plus jeunes se trouvent en eau peu profonde. Ce poisson est fréquent en Manche et dans le golfe de Gascogne, mais est présent du fjord de Trondheim à Gibraltar et en mer Méditerranée.

T. minutus is a demersal species, more oceanic than *T. luscus*, and which lives in marine temperate waters, at depths between 1 and 500 m. Only the youngest individuals are found in shallow waters. This fish is very common in the English Channel and in the Bay of Biscay, but is present from Trondheim Fjord (Norway) to Gibraltar and the Mediterranean Sea.

La période de ponte se déroule de mars à juillet, bien que principalement de mars à avril. Les aires de pontes s'échelonnent de l'estuaire de la Gironde à la pointe de la Bretagne, surtout de 50 à 100 m de profondeur. Les œufs sont pélagiques, sphériques et de diamètre compris entre 0.90 et 1.23 mm (1.04 mm en moyenne).

Spawning occurs between March and July, but mainly in March and April. Spawning areas are found between the Gironde Estuary and the western tip of Brittany, at depths between 50 and 100 m. Eggs are pelagic, spherical and of a diameter between 0.90 and 1.23 mm (1.04 mm on average). Eggs do not have any oil glo-

Figure 36. Localisations spatiales (transformation Log des abondances) d'œufs de stade 1 (gauche) et de stade 2+ (droite).
Figure 36. Spatial locations (abundances are Log transformed) of stage 1 (left) and stage 2+ (right) eggs.



Les œufs ne présentent pas de globule huileux, et le vitellus est homogène (non segmenté). Des pigments jaunes sont présents sur tout le corps de l'embryon très développé, ainsi que sur le vitellus. Les yeux sont pigmentés, et il y a des renflements de chaque côté dans la partie antérieure du corps, sous la tête.

Les œufs de cette espèce ont très peu été observés lors de la campagne française IBTS de 2006. Des œufs de stade 1 étaient présents à deux endroits au nord du Déroit du Pas-de-Calais (à l'est de la côte nord du Kent), et à un endroit au centre de la zone d'étude (Figure 36). Des œufs de stade 2+ étaient, eux, présents à deux endroits un peu plus au nord : à l'ouest du Dogger Bank et près du Heligoland Deep (Figure 36).

bule and the vitellus is homogeneous (non-segmented). Yellow pigments are present over the surface of the late stage embryo's body, as well as on the vitellus. Eyes are pigmented, and there are bulges on each side of the anterior part of the body, below the head.

Eggs of this species were relatively rarely encountered during the 2006 French IBTS. Stage 1 eggs were present at two locations in the northern part of the Dover Strait (east of the north Kent coast), and at one location in the centre of the study area (east of the Dogger Bank) (Figure 36). Stage 2+ eggs were, in contrast, present at two locations further north: west of the Dogger Bank and near the Heligoland Deep (Figure 36).

4. Discussion & 5. Conclusion

4. Discussion

4.1. Validation du protocole d'échantillonnage

La validation du CUFES pour l'échantillonnage des œufs de poisson en mer du Nord était satisfaisante, dans le cadre de cette étude. Les résultats ont proposé que les prélèvements réalisés avec le CUFES étaient comparables à ceux réalisés verticalement, en termes de richesse d'espèces et d'abondance relative d'œufs, révélant même que le CUFES était plus efficace pour la collecte d'œufs que le filet vertical à œufs. Ceci indique que les œufs ciblés étaient situés dans la zone échantillonnée par le CUFES. De plus, comme il n'y a pas de stratification de la colonne d'eau à cette époque de l'année, les œufs qui seraient pondus en profondeur n'y seraient pas retenus. De ce fait, l'efficacité du CUFES n'est pas affectée, et cet instrument peut continuer à être employé en hiver dans ce secteur durant la campagne IBTS. Finalement, nos résultats sont compatibles avec les études précédentes sur l'efficacité du CUFES dans d'autres secteurs d'étude (par exemple Checkley *et al.*, 1997 ; Zwolinski *et al.*, 2004 ; Pépin *et al.*, 2005).

4.2. Identification taxonomique & dénombrement

Dans cette étude, le dénombrement et l'identification taxonomique des œufs ont été effectués manuellement, sur la base de critères visuels. De telles approches étant très laborieuses, le nombre d'échantillons d'œufs qui peut normalement être traité (compte et identification taxonomique) d'une telle manière est habituellement limité. Le résultat est que, en dépit de la disponibilité potentielle d'échantillons à des résolutions (temporelles et spatiales) relativement élevées, en utilisant des dispositifs tels que le CUFES, leur traitement qui permettrait d'obtenir des données spatiales et temporelles de haute résolution est relativement rare. En outre, l'identification taxonomique utilisant des critères visuels n'est pas toujours précise. De façon générale, ceci affecte négativement la

4. Discussion

4.1. Validation of the egg sampling methodology

This study has provided a satisfactory validation of the use of the CUFES for sampling fish eggs in the North Sea . The results suggested that sampling with the CUFES was comparable to sampling with a vertically hauled net, both in terms of species richness and relative egg abundance, even though the CUFES was more efficient at egg collection than the vertical net. This indicated that the targeted eggs were located in the zone sampled by the CUFES. Moreover, as the water column is not stratified at this time of the year, eggs that would have been laid deep would not be retained there. As a result, the sampling efficiency of the CUFES is not affected and this device can continue to be used for subsequent winter IBTS in this area. Our results are consistent with previous studies on the efficiency of the CUFES in our and others study areas (e.g. Checkley *et al.*, 1997; Zwolinski *et al.*, 2004; Pépin *et al.*, 2005).

4.2. Fish egg taxonomic identification & counting

In this study, the counting and taxonomic identification of eggs was performed manually, based on visual criteria. Such approach being time-consuming, the number of egg samples that can realistically be processed (counting and taxonomic identification) in such a way is usually limited. The result is that, despite samples being potentially collected at relatively high (temporal and spatial) resolutions using devices such as the CUFES, their processing into high resolution spatial and temporal data is relatively uncommon. Furthermore, taxonomic identification using visual criteria is not always accurate. Overall, this negatively impacts the quality of studies on spawning areas and the modelling of their habitats.

qualité des études sur les frayères et la modélisation de leurs habitats.

En terme d'exactitude d'identification taxonomique, les techniques moléculaires peuvent compléter l'approche visuelle en distinguant les espèces pour lesquelles la discrimination visuelle donne de mauvais résultats (par ex. les motelles). Des travaux ont commencé dans cette direction et plus de détails peuvent être trouvés en section 6.3. Ce travail a déjà permis d'établir, par ex., que les échantillons provenant de l'IBTS 2006 contenaient les œufs de trois espèces de motelles (au moins), au lieu de deux comme supposé au départ. D'autre part, l'utilisation d'outils automatisés tels que le système d'imagerie ZooScan peut permettre d'accélérer le processus d'identification taxonomique et de dénombrement. L'utilisation d'un tel équipement permet en effet d'augmenter la résolution spatiale et temporelle des données collectées. Des travaux ont également commencé dans cette direction et plus de détails peuvent être trouvés en section 6.4. Ces deux approches (techniques moléculaires et utilisation du ZooScan) continueront à être développées et seront appliquées aux échantillons d'œufs prélevés pendant les campagnes IBTS passées et futures en mer du Nord.

4.3. Les frayères & leurs habitats

Il est important de noter que les cartes des frayères présentées dans ce rapport ont été construites en utilisant des données rassemblées pendant une fenêtre temporelle plutôt limitée (environ quatre semaines en janvier et février 2006). Elles reflètent par conséquent les abondances d'œufs à ce moment précis de l'année. Les zones de ponte varient d'une année sur l'autre, et un prélèvement semblable une autre année ne résulterait pas nécessairement en une distribution spatiale identique. Un autre aspect important est que les faibles abondances d'œufs pour une espèce donnée peuvent avoir plusieurs causes, telles un décalage temporel entre le moment de prélèvement et le pic de ponte de cette espèce

In terms of the accuracy of taxonomic identification, molecular techniques can complement the visual approach by helping to discriminate between species for which visual discrimination performs poorly (e.g. rocklings). Work has started in this direction and further details can be found in section 6.3. This work has already helped establishing, for instance, that samples from the 2006 IBTS contained eggs from (at least) three species of rocklings, instead of two as initially thought. On the other hand, the use of automated tools such as the ZooScan imaging system can help speed up the counting and taxonomic identification process. The use of such equipment allows for increasing the spatial and temporal resolution of the collected data. Work has also started in this direction and further details can be found in section 6.4. These two approaches (molecular techniques and ZooScan use) will continue to be developed and will be applied to eggs sampled during past and future IBTS in the North Sea.

4.3. Spawning areas & their habitats

It is important to note that the maps of spawning areas presented in this report were built using data collected during a rather limited temporal window (about four weeks in January/February 2006). They were hence a reflection of egg abundances at that time of year. Spawning areas do vary from year to year, and a similar sampling a year earlier or later may not necessarily result in identical spatial patterns. Another important point is that low egg abundances for a given fish species may result from several factors, including a temporal mismatch between the sampling time and spawning by this species (e.g. *B. luteum*, *P. maxima* and *S. ilchardus*, and see section 6.2. for a summary table of spawning periods of pelagic eggs in

(par ex. *B. luteum*, *P. maxima* et *S. pilchardus*, et voir section 6.2. pour un tableau récapitulatif des périodes de pontes des œufs pélagiques en mer du Nord). Une espèce peut commencer à pondre vers la fin de la fenêtre de prélèvement, entraînant une faible probabilité de collecter ces œufs. Alternativement, si les espèces pondent bien avant le début de la campagne, les œufs de stade 1 peuvent être rares car ils ont soit évolué vers les stades suivants (2+) ou ont disparu du fait de la prédation (par leurs géniteurs ou d'autres espèces) ou de la mortalité naturelle résultant de mauvaises conditions de développement et/ou de survie. Il est donc impératif de répéter cette étude dans les années à venir et pour d'autres périodes de l'année.

La ponte se produit habituellement dans des secteurs relativement restreints qui coïncident souvent avec des zones de fronts hydrographiques qui sont des zones de transition entre différentes masses d'eau. Les fronts sont générés par les **upwellings**, les courants de marée, le réchauffement à la surface ou des arrivées d'eau douce. Les adultes peuvent, cependant, se déplacer vers une autre zone de frai, compliquant de ce fait l'analyse de la distribution spatiale des œufs. Les œufs étudiés étant pélagiques, les œufs de stade 2+ (pondus quelques jours ou des semaines avant l'échantillonnage) ont pu également avoir dérivé avec les courants, avec pour résultat des distributions spatiales différentes de celles des œufs de stade 1. Cependant, ceci n'a été observé pour aucune des espèces considérées dans cette étude.

Les besoins d'une espèce changent durant son développement, et le passage d'une étape ontogénique à la suivante est généralement accompagné d'un changement plus ou moins marqué de localisation géographique, habituellement en raison de différentes conditions d'habitat. Tous ces habitats forment la niche ontogénique de l'espèce, et bien que tous soient nécessaires pour l'accomplissement du cycle de vie, un ou plusieurs habitats peuvent être critiques car ils déterminent le recrutement

the North Sea). The species may start spawning towards the end of the sampling window, meaning that the probability of catching these eggs is small. Alternatively, if the species spawned well before the start of the survey, stage 1 eggs might be scarce as these eggs have either become stage 2+ eggs or have been lost to e.g. predation (by the same species, or other) or natural death resulting from unsuitable growth and/or survival conditions. These points highlight the importance of repeating this study in future years and other temporal windows within the year.

Spawning usually occurs in relatively restricted areas that often coincide with hydrographical frontal zones which are transition zones between dissimilar water masses. The fronts are generated by **upwellings**, tidal stirring, surface warming or fresh water run-off. Adults may, however, move to another spawning location, thereby complicating the analysis of egg spatial patterns. The investigated eggs being pelagic, stage 2+ eggs (laid days or weeks before being sampled) may have drifted with currents, resulting in spatial patterns and egg abundances that are different from that of stage 1 eggs. This, however, was not obvious for any species considered in this study.

The needs of a species change as it develops, and the transfer from one ontogenic stage to the next is generally accompanied by a more or less obvious change in geographical location, usually as a result of different habitat requirements. All these habitats form the ontogenic niche of the species, and although all are needed for the completion of the life cycle, one or more habitats might be critical in determining the recruitment of new individuals to the adult population: this is particularly the case of spawning habitats. The spawning habitat maps presented in this document show modelled stage 1 egg abundances, based on a selection of physical and environmental parameters, a selection that varied with the species considered. This reflected that different species have different habitat requirements.

de nouveaux individus dans la population adulte : c'est en particulier le cas des frayères. Les cartes d'habitat de ponte présentées dans ce document ont été construites à partir d'œufs de stade 1 et d'un ensemble de paramètres physiques et environnementaux, dont le choix a varié selon l'espèce considérée. Ce choix reflétait le fait que les différentes espèces nécessitent différentes conditions d'habitat.

Les modèles étaient généralement cohérents avec les cartes de distribution d'œufs, et des cartes d'erreur ont été produites afin d'aider à préciser où le modèle était plus ou moins précis dans la prédiction des abondances d'œufs de stade 1. L'ajustement des modèles variait selon les espèces considérées, avec des modèles bien ajustés pour *L. limanda* et les motelles, tandis que le modèle de *H. platessoides* ne semblait pas réussir à reproduire les abondances d'œufs observées pour cette espèce. La performance médiocre de ce modèle peut dans ce cas être expliquée par la faible occurrence des œufs de cette espèce dans le secteur d'étude (c.-à-d. qu'il y avait une proportion élevée d'échantillons ne contenant pas d'œufs de cette espèce) ainsi que de faibles abondances d'œufs dans les échantillons qui contenaient des œufs de cette espèce. En revanche, les espèces dont les œufs sont fréquemment observés et/ou avec de plus forte abondances ont tendance à produire de meilleurs modèles. En outre, il doit être noté que tous ces modèles pourraient être améliorés par l'ajout de nouvelles variables explicatives (par ex. le type de sédiment de fond, qui serait extrait d'une carte à haute résolution) et en employant des données d'œufs couvrant plusieurs années.

The models generally agreed well with egg abundance maps, and error maps helped point out where the models were more or less accurate in predicting stage 1 egg abundances. Model quality varied with the species considered, with models for *L. limanda* and rocklings performing rather well, whilst one model in particular (that of *H. platessoides*) did not perform well in predicting egg abundances. Poor model performance may in this case be explained by low occurrence frequency in the study area (i.e. high proportion of samples showing non-null densities) together with low egg densities in the samples showing null abundances. In contrast, species which occurred frequently and with higher egg abundances tended to generate better models. Furthermore, it must be noted that all these models might be improved by adding more explanatory variables (e.g. seabed sediment type extracted from a high resolution map) and by using egg data covering several years.

5. Conclusion

Le projet ISADO a reposé sur la collaboration de scientifiques du milieu marin des deux côtés du Détroit du Pas-de-Calais, grâce au financement du programme Interreg IIIa. Cette première collaboration sur ce sujet a été très fructueuse étant donné le nombre relativement restreint de chercheurs impliqués. D'autres financements seront recherchés pour continuer cette collaboration internationale, probablement avec la participation d'autres pays européens du pourtour de la mer du Nord. Les développements futurs se baseront sur les réalisations du projet ISADO, principalement en améliorant les techniques d'identification d'œufs (utilisation du ZooScan et d'outils moléculaires) et les approches de modélisation.

Nous espérons que les résultats de cette étude contribueront à améliorer la compréhension de cette étape cruciale du cycle de vie des poissons vivant dans la moitié sud de la mer du Nord et dans le Détroit du Pas-de-Calais. Certaines des techniques de cartographie et de modélisation utilisées dans ce travail sont assez génériques pour s'appliquer à d'autres zones de frayères. Il est espéré que ce travail sera réutilisé ailleurs, de façon à accroître la connaissance et la compréhension des frayères et de leurs habitats associés. Ceci contribuerait clairement à préserver les habitats de ponte au long terme, ce qui est crucial à un moment où de plus en plus de stocks halieutiques sont mondialement surexploités. Ce rapport bilingue vise à rendre cette connaissance accessible à tous les intéressés, depuis le scientifique, les organisations de conservation, les planificateurs, les décideurs et autres utilisateurs, mais également à un public plus large, afin d'éveiller la conscience de ce composant clef et vulnérable de l'écosystème marin.

5. Conclusion

The ISADO project has seen the collaboration of marine scientists on both sides of the Dover Strait, thanks to funding from the Interreg IIIa programme. This initial collaboration has been very fruitful given the relatively restricted number of researchers involved. Further funding will be sought to continue this international collaboration, possibly through the involvement of other European countries from around the North Sea. Future work will build on what was achieved during ISADO, mainly through improving egg identification techniques (use of ZooScan and molecular tools) and also the modelling approaches.

It is hoped that the results of this study will contribute to the improvement of the understanding of this key stage of the life cycle of fish that live in the southern half of the North Sea and Dover Strait. As some of the mapping and modelling techniques used in this work are generic enough to be applicable to many areas where fish spawn, it is hoped that this work will be replicated elsewhere, so as to increase the knowledge and understanding of spawning areas and their associated habitats. This would clearly contribute to preserving spawning habitats in the long-term, which is crucial at a time when more and more fish stocks have become overexploited at the global level. This bilingual report aims to make this knowledge accessible to a variety of interested parties, from scientists, conservation bodies, planners, decision-makers and other users, but also to the wider public, so as to raise awareness of this key and vulnerable component of the marine ecosystem.

6. Annexes

6. Appendices

6.1. Annexe 1. Clé d'identification des œufs de poisson

Cette clé concerne la détermination taxonomique des œufs pélagiques de la partie sud de la mer du Nord et de la Manche.

Clé 1 : Œuf non embryonné (vide) - Stade 1 (Seul le diamètre de l'œuf est un critère de détermination)

Œuf démersal : attaché à un substrat.....**Orphie commune** (*Belone belone*)
Œuf pélagique.....**A**

A - Forme sphérique : **NON**.....**Anchois** (*Engraulis encrasicolus*)
OUI

Présence d'un globule : **OUI**.....**1**
NON.....**2**

1. Présence d'un ou plusieurs globules :

➤ Un globule huileux :

Vitellus segmenté

Large espace péri-vitellin :

Sardine d'europe (*Sardina pilchardus*) diamètre : 1.3-1.9 mm, globule : 0.14-0.18 mm

Espace péri-vitellin réduit :

Chinchard commun (*Trachurus trachurus*), diamètre : 0.76-1.04 mm, globule : 0.19-0.28 mm

Vitellus non segmenté

Petit globule :

Motelle à 4 barbillons (*Enchelyopus cimbrius*), diamètre : 0.66-0.98 mm, globule :
0.14-0.19 mm

Motelle à 5 barbillons (*Ciliata mustela*), diamètre : 0.66-0.98 mm, globule : 0.12-0.16 mm

Motelle nordique (*Ciliata septentrionalis*), diamètre : 0.70-0.88 mm, globule :

(On ne peut différencier les motelles à ce stade) 0.16-0.18 mm

Gros globule :

Cardine franche (*Lepidorhombus whiffiagonis*), diamètre : 1.02-1.22 mm, globule :
0.25-0.30 mm

Turbot (*Psetta maxima*), diamètre : 0.91-1.20 mm, globule : 0.15-0.22 mm

Maquereau commun (*Scomber scombrus*), diamètre : 1.00-1.38 mm, globule :
0.28-0.35 mm

Merlu (*Merluccius merluccius*), diamètre : 0.94-1.03 mm, globule : 0.25-0.28 mm

➤ **Plusieurs globules huileux :**

Vitellus segmenté

Petite sole jaune (*Buglossidium luteum*), diamètre : 0.69-0.94 mm, 12-30 globules

Vitellus segmenté en périphérie

Globules très petits et agrégés :

Sole commune (*Solea solea*), diamètre : 0.95-1.60 mm

Globules répartis sur le vitellus :

Sole perdrix (*Microchirus variegatus*), diamètre : 1.02-1.42 mm, 34-70 globules

Vitellus non segmenté

Petite vive (*Trachinus vipera*), diamètre ; 0.95-1.37 mm, 4-30 globules

2. Absence de globule :

Membrane sculptée :*Callionymus lyra* / *Callionymus maculatus*
Dragonet lyre Callionyme tacheté

Vitellus segmenté : **OUI**.....**Sprat** (*Spratus spratus*), diamètre : 0.80-1.15 mm
NON.....**B**

B - Taille du diamètre de l'œuf :

Petit diamètre :

Flet (*Platichthys flesus*), diamètre : 0.80-1.13 mm

Limande (*Limanda limanda*), diamètre : 0.66-0.92 mm

Tacaud norvégien (*Trisopterus esmarkii*), diamètre : 1.00-1.19 mm

Tacaud commun (*Trisopterus luscus*), diamètre : 0.90-1.03 mm

Petit tacaud (*Trisopterus minutus*), diamètre : 0.90-1.23 mm

(Les tacauds sont très difficilement identifiables)

Diamètre moyen :

Merlan (*Merlangius merlangus*), diamètre : 0.97-1.32 mm

Plie cynoglosse (*Glyptocephalus cynoglossus*), diamètre : 1.07-1.25 mm

Morue (*Gadus morhua*), diamètre : 1.16-1.89 mm

Eglefin (*Melanogrammus aeglefinus*), diamètre : 1.20-1.70 mm

Limande sole (*Microstomus kitt*), diamètre : 1.13-1.45 mm

Gros diamètre :

Espace péri-vitellin réduit :

Plie (*Pleuronectes platessa*), diamètre : 1.66-2.17 mm

Large espace péri-vitellin :

Balai (*Hippoglossoides platessa*), diamètre : 1.38-3.50 mm

Clé 2 : Œuf embryonné (embryon visible) - Stade 2+

Œuf démersal : attaché à un substrat.....**Orphie commune** (*Belone belone*)
Oeuf pélagique**A**

A - Forme sphérique : **NON**.....**Anchois** (*Engraulis encrasicolus*)
OUI

Présence d'un globule : **OUI**.....**1**
NON.....**2**

1. Présence d'un ou plusieurs globules :

➤ **Un globule huileux :**

Vitellus segmenté

Large espace péri-vitellin et vitellus non pigmenté :

Sardine d'Europe (*Sardina pilchardus*) diamètre : 1.3-1.90 mm, globule : 0.14-0.18 mm

Espace péri-vitellin réduit et vitellus pigmenté :

Chinchard commun (*Trachurus trachurus*), diamètre : 0.76 à 1.04, globule : 0.19-0.28 mm

Vitellus non segmenté

Pigmenté :

Merlu (*Merluccius merluccius*), diamètre : 0.94-1.03, globule : 0.25-0.28 mm

Maquereau commun (*Scomber scombrus*), diamètre : 1.00-1.38 mm, globule : 0.28-0.35 mm

Parfois pigmenté :

Motelle à 4 barbillons (*Enchelyopus cimbrius*), diamètre : 0.66-0.98, globule : 0.14-0.19 mm

Non pigmenté :

Petit globule :

Motelle à 5 barbillons (*Ciliata mustela*), diamètre : 0.66-0.98 mm, globule : 0.12-0.16 mm

Gros globule :

Cardine franche (*Lepidorhombus whiffiagonis*), diamètre : 1.02-1.22 mm,
globule : 0.25 -0.30 mm

Turbot (*Psetta maxima*), diamètre : 0.91-1.20 mm, globule : 0.15-0.22 mm

➤ **Plusieurs globules huileux :**

Vitellus segmenté

Petite sole jaune (*Buglossidium luteum*), diamètre : 0.69-0.94 mm, globules : 12-30

Vitellus segmenté en périphérie

Globules très petits et agrégés :

Sole commune (*Solea solea*), diamètre : 0.95-1.60 mm

Globules répartis sur le vitellus :

Sole perdrix (*Microchirus variegatus*), diamètre : 1.02-1.42 mm, globules: 34-70

Vitellus non segmenté

Petite vive (*Trachinus vipera*), diamètre : 0.95-1.37 mm, 4-30 globules

2. Absence de globule

Vitellus segmenté : OUI.....**Sprat** (*Spratus spratus*), diamètre : 0.80-1.15 mm
NON.....**B**

Membrane sculptée :*Callionymus lyra* / *Callionymus maculatus*
Dragonet lyre **Callionyme tacheté**

B - Taille du diamètre de l'œuf :

Vitellus non pigmenté

Petit diamètre :

Pigmentation punctiforme, noire :

Flet (*Platichthys flesus*), diamètre : 0.80-1.13 mm

Pigmentation étoilée, jaunâtre :

Limande (*Limanda limanda*), diamètre : 0.66-0.92 mm

Pigment noirs sur l'embryon :

Tacaud norvégien (*Trisopterus esmarkii*), diamètre : 1.00-1.19 mm

Chromatophores noirs localisés sur la face dorsale du corps, la queue reste sans pigment :

Tacaud commun (*Trisopterus luscus*), diamètre : 0.90-1.03 mm

Diamètre moyen :

Pigmentation régulière :

Merlan (*Merlangius merlangus*), diamètre : 0.97-1.32 mm

Pigmentation en paquet :

Morue (*Gadus morhua*), diamètre : 1.16-1.89 mm

Chromatophore uniquement en région dorsale :

Eglefin (*Melanogrammus aeglefinus*), diamètre : 1.20-1.70 mm

Quelques pigments jaunes éparpillés :

Plie cynoglosse (*Glyptocephalus cynoglossus*), diamètre : 1.07-1.25 mm

Gros diamètre :

Espace péri-vitellin réduit :

Plie (*Pleuronectes platessa*), diamètre : 1.66-2.17 mm

Large espace péri-vitellin :

Balai (*Hippoglossoides platessa*), diamètre : 1.38-3.50 mm

Vitellus pigmenté

Pigments jaunes :

Petit tacaud (*Trisopterus minutus*), diamètre : 0.90-1.23 mm

Limande sole (*Microstomus kitt*), diamètre : 1.13-1.45 mm

Informations pratiques :

- L'œuf devient plus facilement reconnaissable après la constitution de l'embryon et l'apparition de pigment.
- Le pigment jaune n'est pas conservé dans le formol.
- Les œufs ne grossissent pas (ou très peu) entre stade 1 et stade 2.
- Les œufs sont plus petits dans le sud de la mer du Nord que dans le nord (où la température est plus chaude).
- Les œufs pondus en début de saison sont toujours plus gros que ceux pondus en fin de saison.
- Les œufs ont tendance à rétrécir lors de la mise dans le formol.
- La pigmentation de l'embryon de poisson est comparable à la pigmentation des larves. La pigmentation résulte des mélanophores et chromatophores.
- Pour les gadidés, la pigmentation est très soutenue et a tendance à s'étendre sur le vitellus.
- Le globule huileux est une goutte d'huile bien visible dans l'œuf, à ne pas confondre avec le résultat d'un coup de pince.

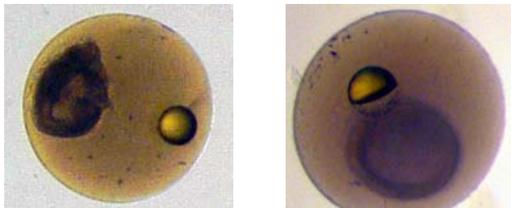


Figure 37. Globule huileux (gauche) et résultat d'un coup de pince (droite).

6.1. Appendix 1. Fish egg identification key

This key is for the taxonomic identification of pelagic eggs in the southern half of the North Sea and the English Channel.

Key 1 : Egg without embryo (empty) - Stage 1

(Only the egg diameter is a criteria)

Demersal egg : attached to the substratum.....**Garpike** (*Belone belone*)

Pelagic egg.....**A**

A - Spherical shape: **NO**.....**Anchovy** (*Engraulis encrasicolus*)
YES

Presence of a globule: **YES**.....**1**
NO.....**2**

1. Presence of one or more globule(s):

➤ **One oil globule:**

Segmented vitellus

Large peri-vitelline space:

European pilchard (*Sardina pilchardus*) diameter: 1.3-1.9 mm, globule: 0.14-0.18 mm

Small peri-vitelline space:

Atlantic horse mackerel (*Trachurus trachurus*), diameter: 0.76-1.04 mm, globule:
0.19-0.28 mm

Homogeneous vitellus (non segmented)

Small globule:

4-bearded rockling (*Enchelyopus cimbrius*), diameter: 0.66-0.98 mm, globule: 0.14-0.19 mm

5-bearded rockling (*Ciliata mustela*), diameter: 0.66-0.98 mm, globule: 0.12-0.16 mm

Northern rockling (*Ciliata septentrionalis*), diameter: 0.70-0.88 mm, globule:
0.16-0.18 mm

(It is not possible, at this stage, to differentiate between the different rocklings)

Large globule:

Megrim (*Lepidorhombus whiffiagonis*), diameter: 1.02-1.22 mm, globule: 0.25-0.30 mm

Turbot (*Psetta maxima*), diameter: 0.91-1.2 mm, globule: 0.15-0.22 mm

Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*), diameter: 1.0-1.38 mm, globule: 0.28-0.35 mm

European hake (*Merluccius merluccius*), diameter: 0.94-1.03 mm, globule : 0.25-0.28 mm

➤ **Several oil globules:**

Segmented vitellus

Solenette (*Buglossidium luteum*), diameter: 0.69-0.94 mm, 12-30 globules

Vitellus segmented in periphery

Very small and aggregated globules:

Common sole (*Solea solea*), diameter: 0.95-1.60 mm

Globules spread on the vitellus:

Thickback sole (*Microchirus variegatus*), diameter: 1.02-1.42 mm, 34-70 globules

Homogeneous vitellus (non segmented)

Lesser Weever (*Trachinus vipera*), diameter: 0.95-1.37 mm, 4-30 globules

2. Globule absent:

Sculpted membrane: *Callionymus lyra* / *Callionymus maculatus*
Dragonet **Spotted dragonet**

Segmented vitellus: **YES**..... **Sprat** (*Spratus spratus*), diameter: 0.80-1.15 mm
NO..... **B**

B - Egg's diameter:

Small diameter:

Flounder (*Platichthys flesus*), diameter: 0.80-1.13 mm

Dab (*Limanda limanda*), diameter: 0.66-0.92 mm

Norway pout (*Trisopterus esmarkii*), diameter: 1.00-1.19 mm

Pouting (*Trisopterus luscus*), diameter: 0.90-1.03 mm

Poor cod (*Trisopterus minutus*), diameter: 0.90-1.23 mm

(*Trisopterus spp.* are difficult to differentiate)

Average diameter:

Whiting (*Merlangius merlangus*), diameter: 0.97-1.32 mm

Witch (*Glyptocephalus cynoglossus*), diameter: 1.07-1.25 mm

Cod (*Gadus morhua*), diameter: 1.16-1.89 mm

Haddock (*Melanogrammus aeglefinus*), diameter: 1.20-1.70 mm

Lemon sole (*Microstomus kitt*), diameter: 1.13-1.45 mm

Large diameter:

Small peri-vitelline space:

Plaice (*Pleuronectes platessa*), diameter: 1.66-2.17 mm

Large peri-vitelline space:

American plaice (*Hippoglossoides platessa*), diameter: 1.38-3.50 mm

Vitellus segmented in periphery

Very small and aggregated globules:

Commune sole (*Solea solea*), diameter: 0.95-1.60 mm

Globules spread on the vitellus:

Thickback sole (*Microchirus variegatus*), diameter: 1.02-1.42 mm, globules: 34-70

Homogeneous vitellus (non segmented)

Lesser Weever (*Trachinus vipera*), diameter: 0.95-1.37 mm, 4-30 globules

2. Globule absent:

Segmented vitellus: YES.....**Sprat** (*Spratus spratus*), diameter: 0.8-1.15 mm

NO.....**B**

Sculpted membrane:*Callionymus lyra* / *Callionymus maculatus*

Dragonet **Spotted dragonet**

B - Egg's diameter:

Non-pigmented vitellus

Small diameter:

Black pigmentation, dotted:

Flounder (*Platichthys flesus*), diameter: 0.80-1.13 mm

Star-shaped and yellowish pigmentation:

Dab (*Limanda limanda*), diameter: 0.66-0.92 mm

Black pigment on the embryo:

Norway pout (*Trisopterus esmarkii*), diameter: 1.00-1.19 mm

Black chromatophores located on the dorsal side of the body, the tail remaining without pigments:

Pouting (*Trisopterus luscus*), diameter: 0.90-1.03 mm

Average diameter:

Regular pigmentation:

Whiting (*Merlangius merlangus*), diameter: 0.97-1.32 mm

Patchy pigmentation:

Cod (*Gadus morhua*), diameter: 1.16-1.89 mm

Chromatophore only found on the dorsal side:

Haddock (*Melanogrammus aeglefinus*), diameter: 1.20-1.70 mm

A few small and spread yellow pigments:

Witch (*Glyptocephalus cynoglossus*), diameter: 1.07-1.25 mm

Large diameter:

Small peri-vitelline space:

Plie (*Pleuronectes platessa*), diameter: 1.66-2.17 mm

Large peri-vitelline space:

American plaice (*Hippoglossoides platessa*), diameter: 1.38-3.50 mm

Pigmented vitellus

Yellow pigments:

Poor-cod (*Trisopterus minutus*), diameter: 0.90-1.23 mm

Lemon sole (*Microstomus kitt*), diameter: 1.13-1.45 mm

Useful tips:

- Eggs are more easily identifiable after the embryo and pigmentation have appeared.
- The yellow pigment is not preserved in formaline.
- Eggs do not grow (or grow very little) between stages 1 and 2+.
- Eggs are smaller in the southern North Sea than in the north (where temperature is warmer).
- Eggs laid at the start of the spawning season are always larger than those laid towards the end of the season.
- Eggs tend to sink when in formaline.
- The pigmentation seen in the embryo is similar to the one seen in the larva. Pigmentation results from melanophores and chromatophores.
- For Gadidae, pigmentation is intense and tends to spread on the vitellus.
- The oil globule is a well identified drop of oil, which should not be confused with the result of impact by a pair of tweezers.

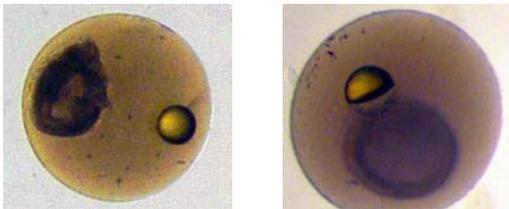


Figure 37. Oil globule (left) and result of impact by a pair of tweezers (right).

**6.2. Appendice 2. Périodes de ponte
(tableau récapitulatif)**

**6.2. Appendix 2. Spawning periods
(summary table)**

Mois - Months	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12
Espèce - Species												
<i>B. luteum</i>				+	+	+	+	+	+			
<i>C. mustela</i>	+	+	+	+	+	+	+					
<i>C. septentrionalis</i>	+	+	+	+	+	+	+					
<i>E. cimbrius</i>		+	+	+	+	+	+	+	+			
<i>G. morhua</i>	+	+	+	+	+	+						
<i>G. cynoglossus</i>			+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>H. platessoides</i>	+	+	+	+	+	+						
<i>L. whiffiagonis</i>			+	+	+	+						
<i>L. limanda</i>			+	+	+	+	+					
<i>M. aeglefinus</i>		+	+	+	+	+	+					
<i>M. merlangus</i>			+	+	+	+	+					
<i>P. flesus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+				
<i>P. platessa</i>	+	+	+	+	+							
<i>P. maxima</i>				+	+	+	+	+	+			
<i>S. pilchardus</i>						+	+	+	+			
<i>T. luscus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
<i>T. minutus</i>			+	+	+	+	+					

Tableau 3. Périodes de ponte (+) en mer du Nord (d'après Munk & Nielsen, 2005), pour les espèces halieutiques considérées dans cette étude. 01 - 12 : janvier - décembre.

Table 3. Spawning periods (+) in the North Sea (Munk & Nielsen, 2005), for the fish species considered in this study. 01 - 12: January - December.

6.3. Annexe 3. Identification taxonomique des œufs de poisson par la biologie moléculaire

L'identification taxonomique des œufs d'espèces halieutiques à l'aide de critères visuels (Russel, 1976 ; Munk & Nielsen, 2005) n'est pas toujours efficace. C'est, en particulier, le cas pour un nombre d'espèces de l'ordre des Gadiformes, pour lesquelles des techniques d'identification taxonomique par la biologie moléculaire peuvent améliorer la qualité des études sur les frayères. De telles techniques moléculaires incluent l'amplification en chaîne par la polymérase en temps réel (ou *Real Time Polymerase Chain Reaction*, RT-PCR ; Taylor *et al.*, 2002 ; Fox *et al.*, 2005), la PCR multiplex (Hyde *et al.*, 2002), l'identification par la PCR-SSCP (ou *PCR Single-Strand Conformation Polymorphism*, c.-à-d. la PCR de polymorphisme de conformation simple-brin ; García-Vasquez *et al.*, 2006) et l'identification par la PCR-RFLP (ou *Restriction Fragment Length Polymorphism*, c.-à-d. le polymorphisme de longueur des fragments de restriction d'ADN amplifié ; Cola-Mata *et al.*, 2003 ; Aranishi *et al.*, 2005a). Les techniques moléculaires utilisent des marqueurs génétiques qui sont des séquences uniques du génome et qui permettent d'identifier une espèce. Ces séquences (d'ADN ou d'ARN) peuvent appartenir à des régions codantes (c.-à-d. un gène) ou non-codantes (c.-à-d. un espaceur intergénique) du génome. Deux études menées en parallèle, et résumées ci-dessous, ont été réalisées dans le but d'améliorer, par l'utilisation de tels outils moléculaires, l'identification taxonomique des œufs d'espèces halieutiques collectés pendant les campagnes françaises IBTS en mer du Nord. Neuf espèces de Gadiformes ont été considérées: *G. morhua*, *M. merlangus*, *M. aeglefinus*, *T. luscus*, *T. minutus*, *Trisopterus esmarkii* (œufs non présents dans les échantillons de la campagne française IBTS de 2006), *C. mustela*, *E. cimbrius* et *C. septentrionalis*.

6.3. Appendix 3. Fish egg taxonomic identification using molecular biology techniques

Fish egg taxonomic identification based on visual criteria (Russel, 1976; Munk & Nielsen, 2005) cannot always be carried out effectively. This is particularly the case for a number of fish species of the Order Gadiformes, for which molecular-based techniques can help improving the accuracy of egg taxonomic identification, and hence the quality of studies on spawning areas. Such molecular techniques include Real Time Polymerase Chain Reaction (RT-PCR) (Taylor *et al.*, 2002; Fox *et al.*, 2005), multiplex PCR (Hyde *et al.*, 2005), identification by PCR-SSCP (PCT Single-Strand Conformation Polymorphism; García-Vasquez *et al.*, 2006) and identification by PCR-RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism; Cola-Mata *et al.*, 2003; Aranishi *et al.*, 2005a). Molecular techniques use genetic markers, which are unique sequences in a genome and which can be used to identify a species. These sequences (of DNA or RNA) can belong to a coding region (i.e. a gene) or to a non coding region (i.e. an intergenic spacer) of the genome. Two separate studies, summarised below, were carried out to improve, using such molecular tools, the taxonomic identification of fish eggs collected during the French IBTS in the North Sea. Nine species of Gadiformes were considered: *G. morhua*, *M. merlangus*, *M. aeglefinus*, *T. luscus*, *T. minutus*, *Trisopterus esmarkii* (no egg sampled during the 2006 French IBTS), *C. mustela*, *E. cimbrius* and *C. septentrionalis*.

Identification par le gène du cytochrome b

Cette étude (Comeau, 2007) avait pour but d'identifier des marqueurs génétiques qui pourraient être utilisés pour identifier les œufs de poisson (Akimoto *et al.*, 2002 ; Hyde *et al.* ; 2005; Perez *et al.*, 2005). Un marqueur génétique a été développé à partir de tissus musculaires pris sur des adultes Gadiformes qui avaient été échantillonnés pendant la campagne française IBTS de 2007. Des gènes ont été choisis en se référant à la littérature disponible sur la famille Gadidae (Cola-Mata *et al.*, 2003 ; Aranishi *et al.*, 2005b ; Bakke & Johansen, 2005) : trois gènes mitochondriaux ont initialement été sélectionnés, qui codaient pour l'ARN ribosomal 16 S (ou ARNr 16 S), la cytochrome c oxydase (sub-unit I) et le cytochrome b. L'étude des séquences obtenues a permis de sélectionner un fragment du gène du cytochrome b, long de 464 paires de bases. Les enzymes de restriction Nla III et HpyCH4 IV ont ensuite été utilisées pour obtenir des profils de restriction spécifiques pour chacune des neuf espèces. L'étape suivante a été de rechercher ce marqueur génétique dans les œufs collectés pendant les campagnes françaises IBTS de 2006 et 2007. Les œufs préservés dans le formol ont nécessité des ajustements pour l'extraction de l'ADN et pour la PCR-RFLP sur le gène du cytochrome b. La procédure a produit de bons résultats : en effet, les amorces PCR étaient assez robustes, même s'il reste à réduire les effets du formol sur la PCR. Cela sera facilité par la mise en place de nouveaux moyens de conservation des œufs pendant les campagnes (utilisation de formol à 1% au lieu de 4%). Cette analyse par PCR-RFLP, plus simple que le séquençage, pourra être appliquée de façon routinière pour l'identification des œufs pendant les futures IBTS en mer du Nord.

Identification par un espace intergénique

Cette étude (Brisson, 2007) avait pour but d'identifier un espace intergénique (ou Intergenic Spacer, ou IS) de l'ADN mitochondrial, situé entre les régions codant pour les ARN de transfert (ou ARNt) de la thréonine et de la proline (Bakke & Johansen, 2005). Les IS de huit espèces de poisson ont été identifiés

Identification using the cytochrome b gene

This study (Comeau, 2007) aimed at identifying genetic markers that could be used to subsequently identify fish eggs (Akimoto *et al.*, 2002; Hyde *et al.*; 2005; Perez *et al.*, 2005). The genetic marker was developed from muscular tissues taken from Gadiformes adults sampled during the 2007 French IBTS. The genes initially investigated were chosen by referring to the published literature on the Family Gadidae (Cola-Mata *et al.*, 2003; Aranishi *et al.*, 2005b; Bakke & Johansen, 2005): three mitochondrial genes were initially selected, that coded for ribosomal RNA 16 S (or rRNA 16 S), cytochrome c oxydase (sub-unit I), and cytochrome b. Based on the sequences obtained, a fragment (464 base pairs in length) of the cytochrome b gene was selected and restriction enzymes Nla III and HpyCH4 IV were used to generate specific restriction profiles for each of the nine species. The next step was to search for the genetic marker in eggs collected during the 2006 and 2007 IBTS. As eggs were preserved in formalin, DNA extraction and the subsequent RFLP-PCR amplification on the fragment of cytochrome b gene had to be adjusted, but were relatively successful. Indeed, the PCR primers were found to be quite robust, even though more work is needed to improve DNA extraction so that the negative effects of formaline on the PCR are reduced. In this regard, eggs will be preserved in 1% formaline, instead of 4%, in future IBTS. It is expected that analysis by PCR-RFLP, which is simpler to carry out than sequencing, will be used routinely to accurately identify fish eggs in future French IBTS in the North Sea.

Identification using an intergenic spacer

This study (Brisson, 2007) aimed at identifying an intergenic spacer (or IS) of mitochondrial DNA, located between the coding regions for the transfer RNAs (tRNAs) of threonine and proline (Bakke & Johansen, 2005). Muscular tissues taken from Gadiformes adults were used to identify (using PCR and

(par PCR et séquençage) à partir de tissus musculaires pris sur les adultes Gadiformes. Les résultats ont montré que la longueur des IS variait entre 25 et 101 nucléotides. La nature (longueur et composition) de l'IS était un marqueur efficace pour l'identification des espèces de *G. morhua*, *M. merlangus*, *M. aeglefinus* et des trois espèces de motelle (*C. mustela*, *E. cimbrius* et *C. septentrionalis*). Bien que l'un des IS (celui de *T. luscus*) n'ait pas pu être déterminé, l'utilisation de la longueur et de la composition en nucléotides est très prometteuse en ce qui concerne l'identification taxonomique des œufs.

sequencing) the IS of eight of the nine species investigated. Results showed that the length of the IS varied between 25 and 101 nucleotides. The nature (length and sequence) of the IS made it an effective marker for discriminating between *G. morhua*, *M. merlangus*, *M. aeglefinus* and the three species of rocklings (*C. mustela*, *E. cimbrius* and *C. septentrionalis*). Although one of the IS (that of *T. luscus*) could not be determined, the use of IS nucleotide composition and length in egg taxonomic identification is very promising.

Références (cette section seulement) - References (this section only)

- Aranishi F, Okimoto T, Ohkubo M, Zumi S (2005a). Molecular identification of commercial spiky pollack roe products by PCR-RFLP analysis. *Journal of Food Science* **70** (4): 235-238
- Aranishi F, Okimoto T, Zumi S (2005b). Identification of gadoid species (Pisces, *Gadidae*) by PCR-RFLP analysis. *Journal of Applied Genetics* **46** (1): 69-73
- Akimoto S (2002). Identification of alfoncino and related fish species belonging to the genus *Beryx* with mitochondrial 16 S rRNA gene and its application on their pelagic eggs. *Fisheries Science* **68**: 1242-1249
- Bakke I, Johansen SD (2005). Molecular phylogenetics of *Gadidae* and related gadiformes based on mitochondrial DNA sequences. *Marine Biotechnology* **7**: 61-69
- Brisson M (2007). *Identification d'œufs de poisson de la Mer du Nord par biologie moléculaire. Rapport de Licence Professionnelle*. Nantes, France: Université de Nantes, 45 pp. (Supervision: Jérôme M)
- Calo-Mata P, Sotelo CG, Perez-Martin RI, Rehbein H, Hold G, Russell V, Pryde S, Quinteiro J, Rey-Méndez JM, Rosa C, Santos A (2003). Identification of gadoid fish species using DNA-based techniques. *European Food Research and Technology* **217**: 259-264
- Comeau S (2007). *Identification génétique d'œufs de gadiformes du sud de la Mer du Nord. Thèse de Mastère 2*. Marseille, France: Université de la Méditerranée (Centre d'océanologie de Marseille), 40 pp. (Supervision: Boudouresque F, Verrez-Bagnis B)
- Fox CJ, Taylor MI, Pereyra R, Villasana M, Rico C (2005). TaqMan DNA technology confirms likely overestimation of cod (*Gadus morhua*) egg abundance in the Irish Sea: implications for the assessment of the cod stock and mapping of spawning areas using egg-based methods. *Molecular Ecology* **14**: 879-884
- García-Vásquez E, Alvarez P, Lopes P, Karaiskou N, Pérez J, Teia A, Martínez J, Gomes L, Triantaphyllidis C (2006). PCR-SSCP of the 16 S rRNA genes, a simple methodology for species identifications of fish eggs and larvae. *Scientia Marina* **70S2**: 13-21
- Hyde JR, Lynn E, Umphreys Jr R, Musyl M, West AP, Vetter R (2005). Shipboard identification of fish eggs and larvae by multiplex PCR, and description of fertilized eggs of blue marlin, shortbill spearfish, and wahoo. *Marine Ecology Progress Series* **286**: 269-277

- Munk P, Nielsen J (2005). *Eggs and Larvae of North Sea Fishes*. Frederiksberg, Denmark: Biofolia, 215 pp.
- Perez J, Ivarez P, Martinez J, Garcia-Vazquez E (2005). Genetic identification of hake and megrim eggs in formaldehyde-fixed plankton samples. *ICES Journal of Marine Science* **62**: 908-914
- Russell FS (1976). *The egg and planktonic stages of British marine fishes*. London, England, Academic Press Ltd, 524 pp.
- Taylor M, Fox C, Rico I, Rico C (2002). Species-specific TaqMan probes for simultaneous identification of (*Gadus morhua* L.), haddock(*Melanogrammus aeglefinus* L.) and whiting (*Merlangius merlangus* L.). *Molecular Ecology Notes* **2**: 599-601

6.4. Annexe 4. Identification taxonomique des oeufs de poisson par le système ZooScan

Le système d'imagerie ZooScan a permis d'automatiser le dénombrement et l'identification taxonomique d'œufs pélagiques collectés par le CUFES. Le ZooScan (Figure 38) est un système d'imagerie en laboratoire, relativement récent, permettant d'acquérir des images à haute résolution (2,400 dpi – 16 bits) et assez rapidement, d'échantillons zooplanctoniques. Ces images numériques sont ensuite analysées en utilisant les algorithmes les plus récents pour l'analyse d'image et le classement des objets, permettant ainsi une identification taxonomique automatisée (Grosjean *et al.*, 2003 ; Warembourg *et al.*, 2007). Cette approche a été utilisée sur des échantillons d'œufs qui avaient été collectés par le CUFES lors de la campagne française IBTS de 2006 (Schmitz, 2007), de façon à étudier l'applicabilité de cette approche pour les futures campagnes IBTS en mer du Nord, ce qui permettrait d'accélérer l'identification taxonomique et le dénombrement des œufs échantillonnés.

6.4. Appendix 4. Fish egg taxonomic identification using the ZooScan imaging system

The ZooScan imaging system was used to automatically count and taxonomically identify pelagic fish eggs collected with the CUFES device. The ZooScan (Figure 38) is relatively recent laboratory imaging system capable of taking relatively good resolution images (2,400 dpi – 16 bits) of zooplanktonic samples, at high sampling rates. These numerical images are then analysed using the most recent algorithms for image analysis and object classification, hence allowing an automated taxonomic identification (Grosjean *et al.*, 2003; Warembourg *et al.*, 2007). This approach was applied on fish egg samples collected by the CUFES during the 2006 French IBTS (Schmitz, 2007), in order to investigate the applicability of this approach to future French IBTS in the North Sea, and hence potentially speeding-up the taxonomic identification and counting of egg samples.

Supervised learning is an automated learning technique aiming at automatically producing classification rules from a learning database containing known examples (or 'learning set',



Figure 38. L'appareil ZooScan (www.zooscan.com).

Figure 38. The ZooScan device (www.zooscan.com).

L'apprentissage supervisé est une technique d'apprentissage automatisée, où l'on cherche à produire automatiquement des règles à partir d'une base de données d'apprentissage contenant des exemples de cas déjà traités (ce 'fichier d'apprentissage' a déjà été identifié par un expert). Un tel fichier d'apprentissage, composé d'une collection d'œufs standards, était disponible : il avait été constitué pendant la campagne française IBTS de 2006. Le fichier d'apprentissage se composait de neuf groupes, chacun contenant approximativement mille constituants : sept groupes avec des œufs de poisson (*L. limanda*, *P. flesus*, *M. merlangus*, *G. morhua*, *H. platessoides*, *P. platessa*, et un groupe constitué des trois espèces de 'motelle' : *C. mustela*, *E. cimbrius* et *C. septentrionalis*), un groupe pour les détritiques et un dernier pour des œufs abîmés (peu importe l'espèce). Le ZooScan a été utilisé sur le fichier d'apprentissage afin d'automatiquement extraire 31 caractéristiques (taille, forme, niveaux de gris, etc) pour chacun des neuf groupes. Ce fichier d'apprentissage a ensuite été utilisé dans le développement de modèles de prédiction (ou fonctions de classification) construits à partir de sept méthodes d'apprentissage supervisé qui recouvrent les principales familles d'apprentissage supervisé connues : les arbres de décision, les réseaux neuronaux, les vecteurs machine, les régressions et la méthode des plus proches voisins. En parallèle et de façon à évaluer la performance des différents modèles, un fichier d'apprentissage indépendant, contenant environ cent éléments par groupe, a été constitué. Ce fichier test a été utilisé pour déterminer la précision de prédiction en comparant celle-ci à sa vraie valeur (c.-à-d. la vraie nature de l'élément, qu'il soit œuf d'une espèce donnée, ou détritiques, ou œuf abîmé). Dans le tableau résultant, aussi appelé matrice de confusion, les lignes listent les vraies valeurs et les colonnes listent les prédictions du modèle. Le taux d'erreur global (ou taux de mauvaise classification) de la matrice correspond au nombre d'assortiments incorrects, divisé par la taille du jeu de données considéré.

e.g. a subset of eggs already taxonomically identified by an expert). Such a learning set, a collection of standard eggs, was available: it had been built using egg samples taken during the 2006 French IBTS. The learning set contained a total of nine groups, each containing approximately one thousand items: seven groups with eggs from a given species or set of species (*L. limanda*, *P. flesus*, *M. merlangus*, *G. morhua*, *H. platessoides*, *P. platessa* and three species of 'rocklings': *C. mustela*, *E. cimbrius* and *C. septentrionalis*), one group for detritus (waste) and one group for damaged eggs (any species). By using the ZooScan on the learning set, 31 identifying traits were automatically extracted (size, shape, grey colour levels, etc) for each of the nine groups. This learning file was then used in the development of prediction models (or 'classification functions', or 'classifiers') which were built using seven known supervised learning methods (e.g. decision trees, neural networks, k-nearest neighbours, regressions, vector machines, etc). In parallel, and so as to assess the performance of the different models, an independent test set containing about one hundred items per group was built. The test set was used to determine accuracy rates of each of the models' predictions by matching each prediction to its 'true value' (i.e. the actual nature of the item be it an egg of a given species, waste or damaged egg). In the resulting table, also called a confusion matrix, the rows list the true values and the columns list the model predictions. The overall error rate (or misclassification rate) of the matrix corresponds to the number of incorrect matches, divided by the size of the investigated dataset.

It was found that the best classification model, based on the confusion matrix results, was obtained with the Random Forest supervised learning method (Table 4), for which the overall error rate was of 14.95%. In Table 4, red figures along the major diagonal show correct predictions, whilst black figures show prediction errors (i.e. 'confusion' between the various groups). For each group, two performance

			Confusion matrix											
Classification	Recall	Precision	Actual Classification \ Predicted Classification	Actual Classification								Sum		
				detritus	damaged eggs	Flounder	Dab	Rocklings	Whiting	Cod	American plaice		Plaice	
detritus	100.0%	94.0%	detritus	78	0	0	0	0	0	0	0	0	0	78
damaged eggs	80.7%	96.3%	damaged	3	155	3	10	6	3	5	4	3	3	192
<i>Platichthys flesus</i>	69.0%	67.7%	Flounder	0	0	69	28	3	0	0	0	0	0	100
<i>Limanda limanda</i>	62.0%	57.9%	Dab	0	2	27	62	8	1	0	0	0	0	100
Rocklings	94.0%	83.9%	Rocklings	0	1	2	2	94	1	0	0	0	0	100
<i>Merlangius merlangus</i>	88.0%	93.6%	Whiting	0	2	1	5	1	88	3	0	0	0	100
<i>Gadus morhua</i>	99.0%	92.5%	Cod	0	0	0	0	0	1	99	0	0	0	100
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	95.0%	84.1%	American plaice	2	0	0	0	0	0	0	95	3	0	100
<i>Peuronectes platessa</i>	85.0%	93.4%	Plaice	0	1	0	0	0	0	0	14	85	0	100
			Sum	83	161	102	107	112	94	107	113	91	0	970

Tableau 4. Matrice de confusion obtenue, pour le fichier test, en utilisant la méthode d'apprentissage supervisé des forêts aléatoires.

Table 4. Confusion matrix obtained for the test set using the Random Forest supervised learning method.

Le meilleur modèle de classification, en se basant sur les résultats de la matrice de confusion, a été obtenu avec la méthode d'apprentissage supervisé des forêts aléatoires (Tableau 4) pour laquelle le taux d'erreur global était de 14.95%. Dans le Tableau 4, les nombres en rouge indiquent les prédictions qui sont correctes, tandis que les nombres en noir représentent les erreurs de prédiction (c.-à-d. des 'confusions' entre les groupes divers). Pour chaque groupe, deux indicateurs de performance pouvaient être calculés. La valeur 'recall' (ou taux de vrais positifs) est la proportion d'éléments dans un groupe qui ont été correctement identifiés par le modèle. Par exemple, la valeur recall pour le groupe 'œufs abîmés' était de 155 éléments correctement identifiés pour un total de 192 éléments dans l'échantillon, c.-à-d. $(155/192) * 100 = 80.7\%$. La valeur de précision correspond à la proportion d'éléments correctement identifiés dans le groupe prédit. Par exemple, la valeur de précision pour le groupe 'œufs abîmés' était 155 pour 161 éléments présents dans le groupe de prédiction, c.-à-d. $(155/161) * 100 = 96.3\%$.

Les résultats suggèrent que les œufs de *G. morhua* étaient très bien identifiés (recall de 99%), de même pour les œufs de motelle et de

indicators were calculated. The recall value (or True Positive Rate, TRP) is the proportion of items within a group that were correctly identified by the model. For instance, the recall value for the group 'damaged eggs' was 155 well-identified items for 192 items present in the sample, i.e. $(155/192) * 100 = 80.7\%$. The precision value, in contrast, corresponds to the proportion of well-identified items in the predicted group. For instance, the precision value for the group 'damaged eggs' was 155 for 161 items present in the prediction group, i.e. $(155/161) * 100 = 96.3\%$.

Results showed that *G. morhua* eggs were very well identified (recall was 99%), and so were eggs of rocklings and *H. platessoides* (recall > 90%). *P. platessa* eggs were also relatively well identified, although some were confused with those of *H. platessoides*. For all these species, the precision of prediction was greater than 80%. Results for *P. flesus* and *L. limanda* (recall < 70%) suggested that the measured parameters were not sufficient to efficiently discriminate between these two species. The rate of correct identification was found to increase with the number of eggs per species in the learning file. The overall error rate decreased and stabilised when egg numbers reached 500 in the learning file. Finally, eggs of different

H. platessoides (recall > 90%). Les œufs de *P. platessa* étaient aussi relativement bien identifiés, bien que certains aient été confondus avec des œufs de *H. platessoides*. Pour toutes ces espèces, la précision de prédiction dépassait 80%. Les résultats pour les œufs de *P. flesus* et *L. limanda* (recall > 70%) suggéraient que les caractéristiques mesurées n'étaient pas suffisantes pour différencier efficacement ces deux espèces. Le taux de vrais positifs augmentait avec le nombre d'œufs par espèce dans le fichier d'apprentissage. Le taux d'erreur global diminuait jusqu'à se stabiliser quand le nombre d'œufs dépassait 500 dans ce fichier. Finalement, les œufs d'espèces différentes mais qui présentaient des caractéristiques morphométriques similaires (par ex. *P. flesus* et *L. limanda*, ou *H. platessoides* et *P. platessa*) doivent se trouver en proportions équivalentes dans le fichier d'apprentissage, de façon à éviter les biais de son apprentissage vers une des deux espèces.

Cette étude a montré que cinq des sept espèces ont été identifiées par le ZooScan de façon acceptable, et de même pour d'autres constituants, tels que les détritiques et d'autres éléments du zooplancton. L'identification taxonomique pourrait encore être améliorée en incluant, par ex., des caractéristiques morphométriques additionnelles pour *P. flesus* et *L. limanda*, ou *H. platessoides* et *P. platessa*, pour lesquels le ZooScan n'est pas assez performant. De plus, la prise en compte de la présence (ou absence) d'adultes dans les chalutages environnants pourrait encore améliorer l'identification de œufs dans un échantillon donné.

species that carry similar morphometric features (e.g. *P. flesus* and *L. limanda*, or *H. platessoides* and *P. platessa*) must be in the equivalent proportions in the learning file, so as to avoid learning biases towards one of the two species.

This study showed that five out of seven species were adequately identified using the ZooScan, and so were other items such as detritus and other zooplankton items. Taxonomic identification could be further improved by including, e.g. more morphometric features for species such as *P. flesus* and *L. limanda*, or *H. platessoides* and *P. platessa*, for which the ZooScan does not perform adequately. Information on the presence of spawning adults in neighbouring trawls could provide further support for taxonomic identification of the eggs in a given sample.

Références (cette section seulement) - References (this section only)

- Breiman L (2001). Random Forest. *Machine Learning* **45** (1): 5-32
- Checkley DM Jr, Ortner PB, Settle LR, Cummings SR (1997). A continuous, underway fish egg sampler. *Fisheries Oceanography* **6**: 58-73
- Grosjean P, Picheral M, Warembourg C, Gorsky G (2004). Enumeration, measurement and identification of net zooplankton samples using the ZooScan digital imaging system. *ICES Journal of Marine Science* **61**: 518-525

- Schmitz A (2007). *Identification des oeufs de poisson du sud de la Mer du Nord par analyse d'images. Thèse de Mastère 2*. Nice, France : Université de Nice Sophia Antipolis, 46 pp. (Supervision: Gorsky G, Antajan E, Vaz S)
- Warembourg C, Grosjean P, Picheral M, Ibanez F, Gorsky G (2007). Le ZooScan : un système d'imagerie numérique rapide pour la mesure et la classification automatique du zooplankton. *Journal de Recherche Océanographique* **30**: 1-12

6.5. Annexe 5. Liste des acronymes & abréviations**6.5. Appendix 5. List of acronyms & abbreviations**

Les textes en italique sont des traductions de l'anglais.

Texts in italics are translations from French.

	Français - French	Anglais - English
ADN	Acide DésoxyriboNucléique	
ADRINORD	Association pour le Développement de la Recherche et de l'Innovation dans le Nord Pas-de-Calais	<i>Association for the development of research and innovation in the Nord Pas-de-Calais</i>
AIC	<i>Critère d'information d'Akaike</i>	Akaike's Information Criterion
AMP	Aire Marine Protégée	
ARN	Acide RiboNucléique	
CCCU	<i>Université de Christ Church à Canterbury</i>	Canterbury Christ Church University
CIEM	Conseil International pour l'Exploration de la Mer	
CUFES	<i>Echantillonneur en continu d'oeufs de poisson</i>	Continuous Underway Fish Egg Sampler
DNA		DeoxyriboNucleic Acid
ERDF		European Regional Development Fund
ESRI	<i>Institut de recherche des systèmes environnementaux</i>	Environmental Systems Research Institute Inc.
EU		European Union
FEDER	Fonds Européens de Développement Régional	
GenStat	<i>Statistiques générales</i>	General Statistics
GIS		Geographic Information Systems
GLM	<i>Modèles linéaires généralisés</i>	Generalised Linear models
GOSE	<i>Office du gouvernement du sud-est</i>	(Office of the) GOVERNMENT for the South-East
GOV	(Chalut à) Grande Ouverture Verticale	<i>High opening bottom trawl</i>
IBTS	<i>Campagne internationale au chalut de fond</i>	International Bottom Trawl Survey
ICES		International Council for the Exploration of the Seas
IFREMER	Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la MER	<i>French research institute for the exploitation of the sea</i>
Interreg	Inter régional	Inter regional
IS	<i>Espaceur intergénique</i>	Intergenic Spacer
ISADO	<i>Identification des frayères du Déroit du Pas-de-Calais et des zones maritimes adjacentes</i>	Identification of the Spawning Areas in the DOVER Strait and adjacent marine areas
MPA		Marine Protected Area
NO	Navire Océanographique	

Annexe 5 - Appendix 5

PCR	<i>Amplification en chaine par la polymérase</i>	Polymerase Chain Reaction
POL	<i>Laboratoires océanographiques Proudman</i>	Proudman Oceanographic Laboratories
ppm	part par million	part per million
RFLP	<i>Polymorphisme de longueur des fragments de restriction</i>	Restriction Fragment Length Polymorphism
RNA		Ribonucleic Acid
RT-PCR	<i>Amplification en chaine par la polymérase en temps réel</i>	Real Time Polymerase Chain Reaction
RU	Royaume Uni	
RV		Research Vessel
SHOM	Service Hydrographique et Océanographique de la Marine	<i>Hydrographic and oceanographic service of the marine</i>
SIG	Système d'Information Géographique	
SSCP	<i>Polymorphisme de conformation simple-brin</i>	Single-Strand Conformation Polymorphism
UE	Union Européenne	
UK		United Kingdom
WGS	<i>Système géodétique mondial</i>	World Geodetic System

6.6. Annexe 6. Glossaire

Critère d'information d'Akaike : Index utilisé dans plusieurs disciplines pour la sélection le meilleur modèle

Benthique : Qui se trouve sur ou dans le fond de la mer

Chromatophore : Cellule contenant des pigments et réfléchissant la lumière

Démersal : Qui se trouve sur ou près du fond de la mer

Eutrophisation : Augmentation de la situation nutritive de l'eau, causant une croissance accélérée d'algues

Globule : Petite goutte d'huile située dans le vitellus de l'œuf

Halieutique : Qui a rapport avec la pêche

Intertidal : Zone de marnage, c.-à-d. partie du littoral située entre les niveaux connus des plus hautes et des plus basses mers

Krigeage : Méthode de modélisation statistique permettant d'interpoler des données de point en une surface continue

Kurtosis : Indice d'aplatissement de la courbe de distribution d'une variable, par rapport à la distribution normale

Mélanophore : Cellule contenant des pigments noirs

Pélagique : Qui se trouve dans la colonne d'eau

Plancton : Petits, souvent microscopiques, plantes (phytoplancton) et animaux (zooplancton) dans un système aquatique

Raster : Structure de données composée d'une grille de cellules ou pixels qui ont chacun une seule valeur

Upwelling : Remontée des eaux froides profondes, riches en nutriments, vers la surface de l'océan

Vitellus : Réserve de nourriture de l'œuf

6.6. Appendix 6. Glossary

Akaike's Information Criterion: Index used in a number of areas as an aid to choosing between competing models

Benthic: Found in or on the sea bottom

Chromatophore: Pigment-containing and light-reflecting cells

Demersal: Found at or near the sea bottom

Eutrophication: Enrichment of water by nutrients, causing accelerated growth of algae

Globule: Small ball made of oil and located in the vitellus (yolk) of the egg

Intertidal: Area between the high- and low-tide lines

Kriging: Form of statistical modelling that interpolates data from a known set of sample points to a continuous surface

Kurtosis : Measures whether a variable's probability distribution is peaked or flat relative to a normal distribution

Melanophore: Black pigmented cell

Pelagic: Found in the water column

Plankton: Small, usually microscopic, plants (phytoplankton) and animals (zooplankton) in aquatic systems

Raster: Data structure composed of a grid of cells or pixels, with each cell/pixel containing a single value

Upwelling: Rising of cold water from the deeper areas of the ocean to the surface

Vitellus: or yolk, food reserve of the egg

***7. Références citées dans le texte & autres
travaux d'intérêt***

***7. References cited in the text & other
publications of interest***

Espèces halieutiques (vulgarisation, identification taxonomique) - Marine fish (general public, taxonomic identification)

- Alaska Fisheries Science Center (2007). Ichthyoplankton Information System. Available at: <http://access.afsc.noaa.gov/ichthyo/premersearch.cfm> (accessed 16 November 2007)
- Christensen JM (1977). *Fishes of the British and Northern European Seas*. Harmondsworth, England: Penguin Books Ltd
- Froese R, Pauly D (Editors) (2007). FishBase. World Wide Web electronic publication. Available at: <http://www.fishbase.org> version (09/2007) (accessed 16 November 2007)
- Grassé PP (1958). *Traité de zoologie: anatomie, systématique, biologie. Tome XIII (2) Agnathes et poissons. Anatomie, éthologie, systématique*. Paris, France: Masson and Cie Editeurs, 887 pp.
- Munk P, Nielsen J (2005). *Eggs and Larvae of North Sea Fishes*. Frederiksberg, Denmark: Biofolia, 215 pp.
- Pawson MG (1995). *Biogeographical identification of English Channel fish and shellfish stocks*. Lowestoft, England: Directorate of Fisheries Research, Report No. 99, 72 pp.
- Quéro JC, Vayne JJ (1997). *Les poissons de mer des pêches françaises. IFREMER, Les encyclopédies du naturaliste*. Paris, France: Editions Delachaux & Niestlé
- Russell FS (1976). *The egg and planktonic stages of British marine fishes*. London, England, Academic Press Ltd, 524 pp.
- Whitehead PJP, Bauchot M-L, Hureau J-C, Nielsen J, Tortonese E (1984). *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. Paris, France: United Nations Educational, Scientific and Cultural Organisation (UNESCO), 1473 pp.

Atlas sur les espèces halieutiques - Marine fish Atlas

- Carpentier A, Vaz S, Martin CS, Coppin F, Dauvin J-C, Desroy N, Dewarumez J-M, Eastwood PD, Ernande B, Harrop S, Kemp Z, Koubbi P, Leader-Williams N, Lefèbvre A, Lemoine M, Meaden GJ, Ryan N, Walkey M (2005). *Eastern Channel Habitat Atlas for Marine Resource Management (CHARM), INTERREG IIIa*. Boulogne-sur-mer, France: IFREMER, 228 pp.
- Heessen H, Daan N, ter Hofstede R, Eastwood P, Ellis J, Kirk C, Fletcher N, Sparholt H, Larsen L (2005). ICES-FishMap, an online atlas of North Sea fish. Available at: <http://www.ices.dk/marineworld/ices-fishmap.asp> (accessed 16 November 2007)
- Knijn RJ, Boon T, Heessen HJL, Hislop JRG (1993). *Atlas of North Sea fishes*. ICES Cooperative Research Report 194, 268 pp.

Continuous Underway Fish Egg Sampler (CUFES)

- Checkley DM, Ortner PB, Settle LR, Cummings SR (1997). A continuous, underway fish egg sampler. *Fisheries Oceanography* **6** (2): 58-73
- Scripps Institution of Oceanography (Marine Life Research Group) (2004). Continuous Underway Fish Egg Sampler. Available at: <http://www-mlrg.ucsd.edu/CUFES/text/introd.htm> (accessed 16 November 2007)
- Pépin P, Snelgrove PVR, Carter KP (2005). Accuracy and precision of the continuous fish egg sampler (CUFES) and bongo net: a comparison of three species of temperate fish. *Fisheries Oceanography* **14** (6): 423-447
- van Der Lingen CD, Checkley DM, Barange M, Hutchings L, Osgood K (1998). Assessing the abundance and distribution of eggs of sardine, *Sardinops sagax*, and round herring, *Etrumeus whiteheadi*, on the western Agulhas Bank, South Africa, using a continuous, underway fish egg sampler. *Fisheries Oceanography* **7** (1): 35-47

Zwolinski J, Mason E, Peliz A, Oliveira P, Stratoudakis Y (2004). Use of the continuous under-water fish egg sampler (CUFES) to study the small scale distribution of sardine (*Sardina pilchardus*) egg patches. In: *International Council for the Exploration of the Sea, Annual Science Conference, Vigo, Spain, 22-25/09/2004*

Géostatistiques - Geostatistics

Fortin M-J, Dale M (2005). *Spatial Analysis: A guide for Ecologists*. Cambridge, England: Cambridge University Press, 365 pp.

Legendre P, Legendre L (1998). *Numerical Ecology*. Amsterdam, Netherland: Elsevier, 853 pp.

Payne RW, Harding SA, Murray DA, *et al.* (2004). *GenStat for Windows 8th Edition*. Lawes Agricultural Trust (Rothamsted Experimental Station). Oxford, England, : VSN International

Petitgas P (2001). Geostatistics in fisheries survey design and stock assessment: models, variances and applications. *Fish and Fisheries* **2**: 231-249

Webster R, Oliver MA (2001). *Geostatistics for Environmental Scientists*. Chichester, England: Wiley, 286 pp.

Modélisation de l'habitat - Habitat modelling

Akaike H (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* **19**: 716-723

Aldridge JN, Davies AM (1993). A high-resolution three-dimensional hydrodynamic model of the Eastern Irish Sea. *Journal of Physical Oceanography* **23** (2): 207-224

Elith J, Graham CH, Anderson RP, *et al.* (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29**: 129-151

Guisan A, Edwards TC, Hastie T (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* **157**:89-100

Hastie TJ, Pregibon D (1992). "Chapter 6: Generalized linear models". In: *Statistical Models in S*, JM Chambers and TJ Hastie (Eds.), London, England: Chapman & Hall/CRC, 624 pp.

McCullagh P, JA Nelder (1999). *Generalized linear models*, 2nd Ed. London, England: Chapman & Hall/CRC, 511 pp.

United States Department of Commerce (1997). Magnuson-Stevens Fishery Conservation and Management Act Provisions; Essential Fish Habitat (EFH). Public Law 94-265. *Federal Register* **62** (244): 66531-66559



La Thalassa

© Photographie/Photograph P. Delpierre / IFREMER