

THESE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

Spécialité : OCEANOLOGIE BIOLOGIQUE

présentée par
Valérie ALLAIN

SCD BREST	
Sciences	

pour obtenir le titre de docteur de l'Université de Bretagne Occidentale

**ECOLOGIE, BIOLOGIE ET EXPLOITATION
DES POPULATIONS
DE POISSONS PROFONDS
DE L'ATLANTIQUE DU NORD-EST**

Soutenue le 13 juillet 1999 devant la commission d'examen composée de :

M. J. BOUCHER, Codirecteur de thèse, Directeur de recherche, IFREMER, Brest

M. C. DENIEL, Codirecteur de thèse, Professeur, IUEM, Université de Bretagne
Occidentale, Brest

M. T. DO CHI, Examinateur, Professeur, IUEM, Université de Bretagne Occidentale,
Brest

M. J.D.M. GORDON, Rapporteur, Professeur, SAMS, Oban, Royaume-Uni

M. J.-C. HUREAU, Rapporteur, Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle,
Paris

M. J.-C. QUERO, Examinateur, Chercheur, IFREMER, La Rochelle



"Fais ce que te dicte ton honneur d'homme ;
De nul autre que toi n'attends
d'encouragements
La plus noble manière de vivre et de mourir
Est de suivre ses propres lois."

La Kasida du Haji Abdu Al Yazdi
Sir Richard Burton
Le monde du fleuve
Philip José Farmer

"- Tu serais un garçon, je dirais que tu t'en
vas chercher fortune.
- Les filles elles peuvent pas chercher
fortune ?
- Je pense qu'elles sont censées chercher le
gars qui a déjà trouvé fortune."

La huitième fille
Les Annales du Disque-Monde
Terry Pratchett

AVANT-PROPOS

M. Jean Boucher, de l'IFREMER Brest, m'a proposé en 1995 avec M. Hervé Dupouy, de l'IFREMER Lorient, un sujet de thèse sur les espèces de poissons profonds. Certaines de ces espèces, qui sont exploitées depuis 1989, faisaient déjà l'objet d'un suivi dans les criées de Lorient, Boulogne et Concarneau. Mais l'acquisition d'informations supplémentaires relatives aux rejets de cette pêche apparaissait nécessaire afin de compléter les données des statistiques de pêche.

Les rejets de la pêche profonde constituaient le sujet initial de ma thèse, mais à ma demande et avec la collaboration de M. Christian Déniel de l'UBO Brest, nous avons complété ce travail par une étude sur la reproduction de ces espèces dont la biologie est encore mal connue. Par la suite le sujet s'est encore développé et ont été ajoutés des études sur l'organisation des peuplements de poissons, sur la croissance et les structures en taille de certaines de ces espèces, un bilan de la pêcherie et des évaluations de stocks des espèces exploitées.

Le financement de la thèse a été assuré par la région Bretagne qui m'a octroyé une bourse doctorale d'une durée de 3 ans pour ce sujet.

Les frais d'échantillonnages, de manipulations et de déplacements ont été assurés par mes 2 laboratoires d'accueil et par un financement européen. En collaboration avec 12 partenaires européens une équipe française, dont je faisais partie en tant que personnel de l'IFREMER Lorient, a participé à un programme de 3 ans (1995-1998) financé par la Commission des Communautés Européennes FAIR - RTD - CT95-655 intitulé "Developing deep-water fisheries: data for their assessment and for understanding their interaction with and impact on a fragile environment" sous la coordination de M. John Gordon.

Au cours des 3 ans et demi qu'a duré ma thèse, codirigée par MM. Jean Boucher et Christian Déniel, 2 équipes m'ont accueillie dans leurs laboratoires.

Les études sur les rejets de la pêche et sur la croissance des espèces ont été réalisées sous la responsabilité scientifique de M. Hervé Dupouy dans le laboratoire de Ressources Halieutiques de l'IFREMER à Lorient dirigé par Catherine Talidec puis par Alain Biseau.

L'étude sur la reproduction, la majorité du traitement des données ainsi que la rédaction ont été effectuées au laboratoire de Ressources Halieutiques - Poissons Marins à la Faculté des Sciences puis à l'IUEM de l'Université de Bretagne Occidentale de Brest sous la direction de M. Christian Déniel.

Enfin, les échantillonnages ont principalement été réalisés au cours de 4 mois de mer (8 campagnes de 15 jours) dans l'Atlantique nord-est, à l'ouest des Iles Britanniques, à bord de chalutiers professionnels de Concarneau. Une mission de 3 semaines sur les poissons profonds a également été effectuée en fin de thèse à bord du N/O Thalassa de l'IFREMER.

REMERCIEMENTS

Je tiens dans un premier temps à remercier M. Michel Glémarec qui en tant que directeur du DEA d'Océanologie Biologique de l'UBO Brest n'a pas ménagé ses efforts à la fois pour me trouver un sujet de thèse qui me plaise mais également pour soutenir mon dossier de demande de bourse doctorale auprès de la région Bretagne. Je tiens à le remercier pour ses encouragements, sa patience et pour les très nombreuses démarches qu'il a pu effectuer pour m'aider.

Je remercie MM. Christian Déniel et Jean Boucher pour avoir accepté de co-diriger mon travail de thèse et pour m'avoir donné de nombreux conseils pour la rédaction de ma thèse. Les corrections suggérées par les rapporteurs de mon travail MM. Jean-Claude Hureau et John Gordon et les membres de mon jury MM. Jean-Claude Quéro et Thang Do Chi m'ont également permis d'améliorer mon manuscrit, je les remercie pour les remarques pertinentes qu'ils m'ont adressées.

Je remercie également M. Christian Déniel pour m'avoir accueillie dans son laboratoire de l'UBO et pour m'avoir donné de bonnes conditions de travail ; pour les mêmes raisons je remercie Mme Catherine Talidec de l'IFREMER Lorient.

Je remercie les personnels des 2 laboratoires qui m'ont accueillie et aidée pendant ma thèse : le laboratoire Ressources Halieutiques - Poissons Marins - de l'UBO Brest et le laboratoire Ressources Halieutiques de l'IFREMER Lorient.

A Lorient je tiens à remercier M. Hervé Dupouy qui m'a donné la possibilité, avec le programme européen dont nous faisons partie, de pouvoir exposer mon travail dans plusieurs colloques et ainsi de rencontrer de nombreux spécialistes. Je voudrais remercier toutes les personnes du programme européen avec qui les échanges professionnels et humains ont été riches et en particulier M. John Gordon qui fut un coordonnateur particulièrement attentif aux requêtes des étudiants.

Je remercie Alain Biseau qui a révisé entièrement le chapitre de ma thèse concernant les estimations de stocks de poissons. J'ai pu bénéficier en la matière de son immense connaissance et compétence sur ce sujet des plus ardu et je le remercie d'avoir pris le temps de m'expliquer les rudiments de l'halieutique ainsi que de m'avoir fourni les données de statistique de pêche nécessaires à mon étude.

C'est sur les rejets de la pêche profonde qu'a planché Isabelle Peronnet et je la remercie de m'avoir apporté des conseils en ce domaine.

J'ai une dette particulière envers Bernard Kergoat qui m'a accompagné pendant toutes mes campagnes en mer. J'ai pu mesurer la chance que j'avais de l'avoir à mes côtés lors des échantillonnages par beau et mauvais temps et j'ai grandement apprécié sa compétence, sa disponibilité de tous les instants et son amitié.

Mon quart d'heure syndicale de causerie a été assuré à Lorient par Nicole et Donaïg. C'est autour d'un petit thé que nous nous sommes soutenues toutes les 3. Je remercie

également Nicole pour m'avoir aidée dans mes démarches administratives qui ne sont jamais simples.

Je remercie également l'ensemble du personnel de Lorient car chacun dans la station, que ce soit dans les services RH ou DITI, a eu affaire à moi pour une de mes multiples questions ou demande d'information.

A Brest j'adresse mes plus vifs remerciements à Louis Quiniou ingénieur ingénieur s'il en est, l'homme de toutes les situations, celui qui vous résous un problème plus vite que son ombre et que j'ai sollicité à maintes reprises pour mes problèmes et surtout mes questions "chiantes". Il a toujours su trouver une solution et il est de précieux conseil avec l'immense qualité, qui fait défaut à beaucoup, d'avoir les pieds sur terre bien qu'il travaille sur la mer. Et rendons à Louis ce qui appartient à Louis, je le remercie en particulier pour les cartes qui sont dans ma thèse, qu'il a su trouver, qu'il a travaillées, retravaillées et retravaillées encore pour moi et qui sont appréciées à leur juste valeur.

J'adresse également mes remerciements à Michel Le Duff qui m'a mis le pied à l'étrier à mon arrivée au laboratoire, qui m'a initié aux secrets de l'histologie et qui m'a fait part de sa grande connaissance sur la reproduction des poissons. J'ai été heureuse d'avoir pu le remercier en "nature". Pas d'équivoque, il ne s'agit que de coquillages et de bêtes que j'ai pu lui ramener des grands fonds. Il a ainsi pu élargir sa collection et alimenter sa petite boutique des horreurs au grand dam d'Irma je le crains fort, désolée Irma !!

J'ai également pu apprécier en fin de thèse la présence de Jean-Jacques Levenez qui est capable de vous flatter au moins un fois par jour. Avec les 2 compères susmentionnés, il a su donner au laboratoire une ambiance grivoise typiquement masculine qui m'a apporté des bouffées d'oxygène, surtout à la fin.

Je remercie également notre chère Annie qui a su faire face pendant des années à toutes les mises en boîtes. Je voudrais lui adresser tous mes remerciements pour l'aide qu'elle m'a apportée dans la réalisation de ma thèse, mais surtout pour son amitié, sa présence de tous les instants, sa bonne humeur, son écoute et sa grande disponibilité envers tous les étudiants. Je me permet de dire merci au nom de tous à notre indispensable Annie.

Au laboratoire je voudrais aussi remercier mes camarades de galère qui ont déjà fini ou qui finiront bientôt (et oui la fin de la thèse n'est pas un mythe malgré ce que l'on pourrait croire) : Adel, Analbery, Tanja, Khallahi, Pascal et tous les stagiaires de passage.

Merci également à Maryvonne qui a bien voulu m'aider dans la correction de ma thèse et qui a su écouter mes lamentations les "jours sans".

Du point de vue du temps que j'ai passé on peut dire que j'avais un troisième laboratoire. J'ai en effet passer 4 mois de ma thèse en mer à bord de chalutiers professionnels pour mes échantillonnages. J'adresse donc mes plus vifs remerciements à l'armement Dhellemmes de Concarneau qui a bien voulu nous accepter Bernard et moi à bord de ses navires. Je remercie également l'armement Nicot qui a pris en charge des stagiaires échantillonnant pour moi. A cette occasion je remercie Marie-Henriette Dubuit du Collège de France de Concarneau qui m'a aidée dans mes démarches auprès des professionnels de la pêche.

Les 8 marées que j'ai effectuées resteront pour moi un très bon souvenir malgré le mal de mer qui me tient clouée dans ma bannette les 2 premiers jours et malgré le mauvais temps. Je remercie les équipages des bateaux sur lesquels j'ai navigué : le Croix-Morand et le Lioran. Ils m'ont accueillie chaleureusement dans leur domaine et ont pris soin de moi. Je remercie particulièrement Marcel Nives qui est parti à la retraite mais qui avant de poser son sac à terre m'a montré comment on pêche une dizaine de tonnes d'empereurs en une seule fois, il faut un

sacré coup de main ! Je remercie Philippe Miles qui a pris sa suite ; il a été le premier patron à m'accueillir sur un chalutier et il fut particulièrement attentionné. J'ai également réalisé une marée avec Jean-Yves Morvan et je le remercie pour avoir continué à échantillonner pour moi quand il est ensuite passé sur l'Aspin ; je remercie également Alain son second de l'époque du Lioran avec qui j'ai beaucoup ri. Enfin je tiens à remercier Thierry Kerzéro pour m'avoir accueilli à son bord plusieurs fois ; il est la seule personne qui peut, à l'heure actuelle, se vanter de m'avoir fait travailler 16h d'affilée à étripier du lieu noir ; heureusement pour l'occasion j'étais en compagnie du chef mécano Christian avec qui nous avons multiplié les chansons et les jeux pour faire passer le temps. Parmi les membres d'équipage je voudrais en particulier remercier les cuistots qui m'ont nourrie et qui ont échantillonné pour moi à l'occasion : Youn, Jojo, Gilbert ; Marc qui a été mon échantillonneur attitré sur le Lioran et qui à sa manière très discrète m'a rendu énormément service ; Philippe le bosco, Bruno, Frédérique, Dominique et tous les autres. Je tiens encore à m'excuser auprès de Loïc qui se souviendra longtemps de moi je pense ; il a en effet eu la malchance de m'avoir à son bord lors de ma première sortie en décembre 1995 alors qu'il remplaçait son chef mécano et pour conforter les superstitieux nous sommes tombés en panne et nous sommes rentrés en remorque à Concarneau.

Sur le plan du travail je voudrais aussi remercier :

- Christian Hily qui a bien voulu lire mon chapitre sur les peuplements et qui m'a fourni de précieux conseils,
- Stuart G. Poss qui m'a fourni des informations sur *Helicolemus dactylopterus*,
- Helmut Zibrowius qui a déterminé les espèces de coraux profonds que j'ai ramené,
- Michel Le Duff et Jacques Grall qui ont déterminé les invertébrés récoltés lors de mes campagnes,
- Hélène de Pontual et l'équipe du LASAA qui m'ont offert la possibilité de faire un petit voyage de prise de contact aux Açores,
- Alain Marhic qui m'a dépanné plus d'un fois,
- Alain Le Mercier qui m'a sauvé à la fin de ma thèse en me récupérant des photos mystérieusement disparues,
- Anne Donval qui a eu l'occasion de me faire part de son grand savoir-faire en de nombreux domaines.

Pour avoir user et abuser de son précieux temps je tiens à remercier Pascal Lorange. Je veux saluer la qualité de son assistance téléphonique "SOS VPA-YPR" et la patience avec laquelle il m'a initié aux secrets et mystères de l'halieutique et de la gestion des stocks. Je le remercie également pour m'avoir donné l'occasion de faire mes premiers pas sur un navire océanographique, et la nouvelle Thalassa qui plus est, excusez du peu. Sa bonne humeur et sa grande disponibilité, malgré un planning "overbooked", font de lui un collègue comme on aimerait en avoir beaucoup. Je le remercie également pour m'avoir fourni de nombreuses données sur la campagne Prospec1 et sur l'empereur.

Je remercie les "Spice girls" de mon cœur. Chacune à leur manière elles ont apporté une dimension humaine à mon travail et finalement c'est l'aspect le plus enrichissant de ma thèse :

- Christelle restera l'héroïne la plus fantasque de toute l'histoire et elle mérite au moins une palme d'or pour son feuilleton permanent et quotidien : "Les aventures rocambolesques et néanmoins véridiques de Mlle Christelle" (bientôt dans vos salles, dans tous les kiosques et les bonnes boucheries ; ne manquez pas le prochain épisode !). C'est la seule bretonne du lot et elle vaut son pesant de cacahouètes, je la remercie pour son amitié et ses états d'âme, et ce n'est pas fini...

- Gema, j'ai partagé avec elle énormément de choses et même plus encore. Elle m'a ouvert son cœur et d'autres horizons, avec Gema ce n'est plus de l'amitié ni de l'amour, c'est de la rage. Elle sera toujours ma soeurcière bien aimée et la meilleure faiseuse de grimaces que j'ai jamais connue, Marco étant le digne héritier de sa mère de ce point de vue là.

- Avec Fabiola, la deuxième mexicaine de mon cœur, j'ai partagé de longues soirées et d'interminables week-end à l'IUEM, mais aussi et surtout de folles soirées sur des pistes de danses improvisées, des talons hauts et des vernis à ongle de toutes les couleurs.

- Avec Farida j'ai partagé une période difficile de fin de thèse, mais finalement nous y sommes arrivé toutes les 2.

Quant à Pascale j'écris sous sa dictée : "je remercie Pascale pour m'avoir sauvé d'un contresens ENORME dans la conclusion de ma thèse", je ne préciserais pas lequel. Elle fut souvent et est encore "l'heureuse" bénéficiaire de mon quart d'heure mayennais syndical de causeries nécessaires et indispensables à l'IUEM.

Je remercie aussi tous ceux qui m'ont accompagné à un moment ou à un autre :

- Luis et Françoise pour leur généreuse hospitalité, leur soutien et leurs bons conseils,

- Anne, Sylvain, Fred, Gérard, Gema, Christelle, Fabiola, Farida, Jimmy et les autres pour les petites bouffes,

- Marine et Claire pour nos périples en Europe en tant que spécialistes ès poissons profonds,

- Iwan et Ivan, 2 des membres de l'éminent groupe "AR COZAN MARV" (bientôt en tournée mondiale, consulter le site Internet pour les dates, les CD et les T-shirt), pour leur remarquable et remarquée prestation au Vauban (un plinn à la bombarde et à la guitare électrique, je pense pouvoir être la seule à me vanter d'avoir eu ce morceau d'anthologie pour ma thèse) ; je salue également à cette occasion le sens du rythme de Jacques, le troisième équipier du fameux groupe, qui a su nous mener jusqu'à la fin pour cette danse sur une mélodie disons "intéressante"... Ce moment restera un souvenir impérissable et surprenant, je les en remercie tous les 3,

- les éminents géographes de l'autre bout du couloir, voisins de la dernière heure : Annie, Ahmed (et l'indissociable Abdess), Laurent, Mathieu, Magloire...

Pour finir cette longue litanie, je tiens à remercier ma grande sœur pour ses élucubrations et pour ses visites dynamiques dans mes différentes et multiples villégiatures.

Je veux aussi surtout remercier mes parents pour leur présence à mes côtés tout au long de ce sacerdoce, pour leur soutien, leurs encouragements et leur confiance en moi et pour m'avoir offert la passion de la mer et le goût pour des retours réguliers dans les terres mayennaises.

ECOLOGY, BIOLOGY AND EXPLOITATION OF DEEP-SEA FISH POPULATIONS FROM THE NORTH-EASTERN ATLANTIC OCEAN.

Over the seventies and eighties fisheries have been faced with a serious crisis because of the dramatic decrease of fish stocks in the North Sea. Thus, to preserve their activity, French fishermen have decided to trawl deeper and deeper; deep-sea fishery started to increase from 1989 and is nowadays exploiting fish down to the depth of 1400 m. Despite previous learning from foreign deep-sea fisheries highlighting that this resource is sensitive to over-exploitation, Europe has not issued any regulation to control or limit the exploitation of deep-sea fish species. Consequently, their management requires to acquire fundamental knowledge on their ecology, biology and the stock abundance of the ones exploited by French fishermen in the north-east Atlantic Ocean off west of the British Isles in the depth range 400 - 1500 m.

Professional fishery cruises had allowed the identification of 54 taxa, then a scientific-aimed cruise recorded 86 taxa. All these data have showed us that deep-sea fish populations are organised in community according to bathymetric-, then geographical-factor. Thus, 3 depth layers, *i.e.* 800-1100, 1100-1400, 1500-1800 m, and 3 geographical areas, *i.e.* in the south: Porcupine Sea Bight and Pointe 49, at the centre: West Porcupine Bank, and in the north: Rockall Trough and Hebrides, were determined. Each layer and area is characterised by a fish community with 1 to 3 dominant species. Species are successively replaced from a community to the next one. Roundnose grenadier *Coryphaenoides rupestris* is widely dominating in all the communities. Specific richness is maximum in the northern areas (RT-H) and in the intermediate depth layer (1100-1400 m).

From this community study, the most abundant species were selected to carry out a biological study on fish-age, -growth, -length and -reproduction. The species investigated showed a high longevity, 38-year-old for *Alepocephalus bairdii*, 54-year-old for *C. rupestris* and 43-year-old for *Helicolenus dactylopterus*, respectively. Unfortunately, interpreting age determination was rather tricky; since the ages established were not validated, there is uncertainty on the values obtained. Von Bertalanffy's growth curves were plotted for these species and their growth rate was considered as low. Growth differences between males and females in *C. rupestris* were evidenced. Fish of the same age showed variable lengths due to the imprecision in age determination and to individual differences in growth. The analysis of length structure according to depth indicated that *A. bairdii* and *C. rupestris* seemed to execute complex bathymetric ontogenic migrations whereas the mean length of *H. dactylopterus* increased with depth. The comparison of these results with historical data highlighted a decrease of the mean length of *A. bairdii*, *C. rupestris* and black scabbard *Aphanopus carbo* since the beginning of exploitation (end of 1980s). The reproduction of 3 species was studied and showed a late maturity (14-16 years) for *A. bairdii* and *C. rupestris* and an earlier one (3-4 years) for *H. dactylopterus*, respectively. Although the two first species had long reproduction stages, 10-12 months, most of the females spawned during only a few months. *H. dactylopterus* males matured earlier and inseminated females in Autumn, they stored spermatozoa in their ovaries and spawned in Spring. These 3 species have an indeterminate annual fecundity and produce every year several batches of few thousand oocytes. Their biological features, *i.e.* high longevity, late maturity, low growth rate and low fecundity, are similar to those of K-type demographic strategy animals characterised by a low productivity and a higher sensitivity to over-exploitation.

Three parameters in relation with their exploitation, *i.e.* fleet description, discards evaluation and stock assessment, were considered. The French deep-sea fleet is composed of 50 industrial and semi-industrial boats, 20 of them are specialised. They come from the harbours of Boulogne, Concarneau and Lorient and by year land 19 000 t of deep-sea fishes of which grenadiers account for 7 500 t. A decrease of deep-sea fishes catch-per-unit effort (CPUE) has been noted since the beginning of the exploitation. But since 2 or 3 years, a stabilisation of grenadier, black scabbard and blue ling CPUEs has been noticed. Professional fish catches showed that only 8 species among which there are black scabbard, orange roughy, sharks are totally landed; only one species, grenadier, is both landed and discarded with a discarding rate of 23% for the small grenadiers. On the other hand, 42 species are totally discarded; among them *A. bairdii* is the major one. Considering all the species, discards account for 52% of the catch weight and this rate is increasing with depth. Total quantities of discards were estimated to 17 500 t in 1996 and 1997. Stock biomass was assessed from the biological and statistical data recorded. Grenadier and *A. bairdii* stocks would be of 128 000 and 139 000 t, respectively, which represents 48 and 44% of the virgin stock biomass. Fisheries catch would thus account for 7 and 8.5% of these stocks. The maximum sustainable yields were calculated as 4 700 t for the grenadier and 11 000 t for *A. bairdii*; thus, the grenadier stocks would be fully exploited and may be over-exploited. However, the data obtained are only indicative because the assessment models used rely on age determination, which is spoilt by uncertainty in the case of deep-sea species.

The reduction of the mean length of some deep-sea species, the initial decrease of CPUE along with the low-performance demographic strategies of those species indicate that their exploitation should be conservative. Since it does not sound conceivable nowadays to lay down quotas, a possible solution within the framework of a precautionary approach in fisheries management would be to impose the use of more selective and less destructive fishing gears. Improving the knowledge of the deep-sea ecosystem is still necessary to find the best solution for a sustainable management of this resource.

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	1
--------------------------	----------

PREMIERE PARTIE

LES PEUPELEMENTS DE POISSONS PROFONDS	7
----------------------------------------------------	----------

CHAPITRE 1. LES PEUPELEMENTS DE POISSONS PROFONDS

<i>1.1. Introduction</i>	<i>9</i>
<i>1.2. Matériel et méthodes.....</i>	<i>10</i>
1.2.1. Acquisition des données.....	10
1.2.1.1. Bateaux et engins utilisés.....	10
1.2.1.2. Dates d'échantillonnage.....	10
1.2.1.3. Zone d'échantillonnage.....	11
1.2.1.4. Données biologiques.....	14
1.2.2. Traitement des données.....	15
1.2.2.1. Standardisation des données.....	15
1.2.2.2. Identification des peuplements.....	15
1.2.2.3. Caractérisation des peuplements.....	16
<i>1.3. Résultats</i>	<i>18</i>
1.3.1. Les espèces capturées.....	18
1.3.2. Identification des peuplements	18
1.3.2.1. Les peuplements exploités par la pêche professionnelle.....	18
1.3.2.2. Les peuplements échantillonnés au cours de la campagne scientifique <i>Prospec1</i>	22
1.3.3. Caractéristiques des peuplements	24
1.3.3.1. Les peuplements exploités par la pêche professionnelle.....	24
1.3.3.2. Les peuplements échantillonnés au cours de la campagne scientifique <i>Prospec1</i>	28
1.3.4. Complémentarité des échantillonnages réalisés au cours des campagnes de pêche professionnelle et de la campagne scientifique <i>Prospec1</i>	30
1.3.4.1. Comparaison des résultats des échantillonnages réalisés au cours des 2 types de campagne sur les mêmes peuplements.....	31
1.3.4.2. Les peuplements des différents niveaux bathymétriques.....	32
<i>1.4. Discussion</i>	<i>34</i>
1.4.1. Caractérisation et comparaison des peuplements.....	34
1.4.1.1. La diversité spécifique.....	34
1.4.1.2. Les listes d'espèces.....	36
1.4.2. Zonation des peuplements	37
1.4.2.1. Le facteur bathymétrique	37
1.4.2.2. Le facteur géographique	38
1.4.2.3. Le facteur temporel	40
<i>1.5. Conclusion.....</i>	<i>40</i>

DEUXIEME PARTIE

BIOLOGIE DE QUELQUES ESPECES DE POISSONS PROFONDS...43

CHAPITRE 2. LES ESPÈCES ÉTUDIÉES	45
2.1. <i>Alepocephalus bairdii</i>	46
2.2. <i>Coryphaenoides rupestris</i>	48
2.3. <i>Helicolenus dactylopterus dactylopterus</i>	50
2.4. <i>Aphanopus carbo</i>	52
2.5. <i>Lepidion eques</i>	54
2.6. <i>Trachyrincus murrayi</i>	56
2.7. <i>Caelorinchus labiatus</i>	58
CHAPITRE 3. AGE, CROISSANCE ET DISTRIBUTION	61
3.1. <i>Introduction</i>	61
3.2. <i>Matériel et méthodes</i>	62
3.2.1. Détermination du sexe et du sex-ratio	62
3.2.2. Mesures de longueurs et clés de conversion	62
3.2.3. Relations taille-poids	67
3.2.4. Détermination de l'âge	68
3.2.4.1. <i>Prélèvement des pièces calcifiées</i>	68
3.2.4.2. <i>Préparation des otolithes et techniques de lecture</i>	70
3.2.5. Structures en âge et mortalité totale	72
3.2.6. Croissance	72
3.2.7. Les structures en taille	73
3.3. <i>Résultats</i>	74
3.3.1. Age	74
3.3.2. Longévité, structure en âge, mortalité et cycles vitaux	76
3.3.3. Croissance	78
3.3.3.1. <i>Alepocephalus bairdii</i>	78
3.3.3.2. <i>Coryphaenoides rupestris</i>	81
3.3.3.3. <i>Helicolenus dactylopterus</i>	82
3.3.4. Structures en taille : distributions par strate et par sexe	86
3.3.4.1. <i>Alepocephalus bairdii</i>	86
3.3.4.2. <i>Coryphaenoides rupestris</i>	90
3.3.4.3. <i>Helicolenus dactylopterus</i>	94
3.3.4.4. <i>Autres espèces</i>	98
3.4. <i>Discussion</i>	100
3.4.1. Age et croissance	100
3.4.1.1. <i>Alepocephalus bairdii</i>	100
3.4.1.2. <i>Coryphaenoides rupestris</i>	100
3.4.1.3. <i>Helicolenus dactylopterus</i>	103
3.4.2. Détermination de l'âge	105
3.4.2.1. <i>Le choix des pièces calcifiées</i>	105
3.4.2.2. <i>Les techniques de préparation et de lecture des otolithes</i>	105
3.4.2.3. <i>La précision des lectures d'âges et l'interprétation des zones d'accroissement</i>	106
3.4.2.4. <i>La validation de l'âge</i>	107
3.4.3. Structures en taille : distribution par strate et par sexe	108
3.4.3.1. <i>Alepocephalus bairdii</i>	108
3.4.3.2. <i>Coryphaenoides rupestris</i>	111

3.4.3.3. <i>Helicolenus dactylopterus</i>	115
3.4.3.4. Autres espèces	117
3.4.4. La tendance "bigger-deeper"	119
3.5. Conclusion.....	121

CHAPITRE 4. ETUDE DE LA REPRODUCTION..... 125

4.1. Introduction	125
4.2. Matériel et méthodes.....	126
4.2.1. Périodicité et type de prélèvements	126
4.2.2. Examen macroscopique	126
4.2.3. Rapports gonado- et hépato-somatique	127
4.2.4. Examen microscopique.....	129
4.2.4.1. Préparation des coupes histologiques	129
4.2.4.2. Observation et classification des ovaires	129
4.2.4.3. Observation et classification des testicules	136
4.2.5. Mesure des diamètres ovocytaires et estimation de la fécondité	138
4.2.6. Validations et calibrations.....	139
4.2.7. La première maturité.....	142
4.2.8. La période de ponte.....	142
4.2.9. La nature de la fécondité.....	142
4.2.10. La fécondité et sa plasticité	143
4.3. Résultats	144
4.3.1. La reproduction de <i>Alepocephalus bairdii</i>	144
4.3.1.1. La première maturité.....	144
4.3.1.2. La période de ponte	146
4.3.1.2.1. L'évolution des stades macroscopiques de maturité.....	146
4.3.1.2.2. L'évolution des rapports gonado-somatique et hépato-somatique	148
4.3.1.2.3. Les types histologiques et leurs périodes d'apparition.....	150
4.3.1.2.4. Conclusion sur la période de ponte.....	154
4.3.1.3. La nature de la fécondité.....	154
4.3.1.4. La fécondité.....	158
4.3.2. La reproduction de <i>Coryphaenoides rupestris</i>	160
4.3.2.1. La première maturité.....	160
4.3.2.2. La période de ponte	160
4.3.2.2.1. L'évolution des stades macroscopiques de maturité.....	160
4.3.2.2.2. L'évolution des rapports gonado-somatique et hépato-somatique	162
4.3.2.2.3. Les types histologiques et leurs périodes d'apparition.....	164
4.3.2.2.4. Conclusion sur la période de ponte.....	167
4.3.2.3. La nature de la fécondité.....	168
4.3.2.4. La fécondité.....	174
4.3.3. La reproduction de <i>Helicolenus dactylopterus</i>	176
4.3.3.1. La première maturité.....	176
4.3.3.2. La période de ponte	176
4.3.3.2.1. L'évolution des stades macroscopiques de maturité.....	176
4.3.3.2.2. L'évolution des rapports gonado-somatique et hépato-somatique	178
4.3.3.2.3. Les types histologiques et leurs périodes d'apparition.....	180
4.3.3.2.4. Conclusion sur la période de ponte.....	187
4.3.3.3. La nature de la fécondité.....	188

4.3.3.4. La fécondité.....	194
4.4. Discussion.....	196
4.4.1. <i>Alepocephalus bairdii</i>	196
4.4.2. <i>Coryphaenoides rupestris</i>	198
4.4.3. <i>Helicolenus dactylopterus</i>	200
4.4.4. La reproduction chez les poissons profonds.....	203
4.4.4.1. La période de ponte et la fécondité.....	203
4.4.4.2. Le déterminisme de la fécondité.....	204
4.4.4.3. Les facteurs cycliques.....	205
4.4.4.4. Les modalités de reproduction.....	206
4.5. Conclusion.....	207

TROISIEME PARTIE

LA PECHE PROFONDE.....209

CHAPITRE 5. LA PÊCHERIE FRANÇAISE DE POISSONS PROFONDS.....211

5.1. Introduction.....	211
5.2. Matériel et méthodes.....	212
5.2.1. Les statistiques de pêche et la notion de temps de pêche pertinent.....	212
5.2.2. Les bateaux.....	212
5.2.3. Les quantités débarquées.....	213
5.2.4. L'effort de pêche et les captures par unité d'effort (CPUE).....	213
5.2.5. Les structures en taille des espèces débarquées.....	123
5.3. Résultats.....	214
5.3.1. La flottille et son évolution entre 1989 et 1997.....	214
5.3.2. Les quantités débarquées.....	217
5.3.3. L'effort de pêche.....	220
5.3.4. Les captures par unité d'effort (CPUE).....	223
5.3.5. Les structures en taille des espèces débarquées.....	226
5.4. Discussion.....	229
5.4.1. Les données statistiques.....	229
5.4.2. L'évolution des CPUE et des structures en taille.....	230
5.5. Conclusion.....	231

CHAPITRE 6. ETUDE DES REJETS DE LA PÊCHE PROFONDE233

6.1. Introduction.....	233
6.2. Matériel et méthodes.....	233
6.2.1. Les quantités de poissons rejetés et débarqués.....	233
6.2.2. Les taux de rejet.....	234
6.2.3. Les structures en taille.....	234
6.2.4. L'extrapolation à la flottille des quantités rejetées.....	235
6.2.4.1. Extrapolation à partir des quantités débarquées.....	234
6.2.4.2. Extrapolation à partir du temps de pêche.....	236
6.3. Résultats.....	238
6.3.1. Les espèces rejetées, débarquées et les taux de rejets globaux.....	238
6.3.2. Les quantités rejetées et débarquées selon les zones.....	240
6.3.2.1. Selon la zone bathymétrique.....	240
6.3.2.2. Selon la zone géographique.....	243
6.3.3. Les structures en taille des espèces rejetées.....	246

6.3.4. Extrapolation des quantités rejetées à la flottille	247
6.4. <i>Discussion</i>	249
6.4.1. La stratégie d'échantillonnage.....	249
6.4.2. L'estimation des poids et nombres des poissons	249
6.4.3. Composition spécifique, quantités et taux de rejets	249
6.4.4. L'extrapolation des quantités rejetées	250
6.4.5. Les effets du chalutage	250
6.4.6. La minimisation des rejets, mesure de gestion de la pêche profonde	251
6.5. <i>Conclusion</i>	251

CHAPITRE 7. EVALUATION DES STOCKS253

7.1. <i>Introduction</i>	253
7.2. <i>Matériel et méthodes</i>	254
7.2.1. Analyse de pseudo-cohorte.....	254
7.2.1.1. Principe général de l'analyse de cohortes (VPA) et définition de la pseudo-cohorte	254
7.2.1.2. Méthode de calcul.....	255
7.2.1.3. Etude de sensibilité des résultats.....	255
7.2.1.4. Données d'entrée de l'analyse de pseudo-cohorte.....	255
7.2.2. Analyse des rendements par recrue.....	259
7.2.2.1. Principe et méthodes de calcul	259
7.2.2.2. Données d'entrée de l'analyse de rendement par recrue	260
7.3. <i>Résultats</i>	262
7.3.1. Analyse de pseudo-cohorte.....	262
7.3.1.1. Grenadiers capturés, analyse 1	262
7.3.1.2. Grenadiers débarqués, analyse 2.....	264
7.3.1.3. <i>A. bairdii</i>	266
7.3.2. Rendement par recrue.....	268
7.3.2.1. Grenadiers capturés, analyse 1	268
7.3.2.2. Grenadiers débarqués, analyse 2.....	270
7.3.2.3. <i>A. bairdii</i>	272
7.4. <i>Discussion</i>	274
7.4.1. Les paramètres d'entrée et les hypothèses sous-jacentes à l'application des modèles	274
7.4.2. Estimation de la biomasse des stocks.....	275
7.4.3. Rendement par recrue.....	276
7.5. <i>Conclusion</i>	277

CONCLUSION279

BIBLIOGRAPHIE.....287

ANNEXES311

PUBLICATIONS ET COLLOQUES373

INTRODUCTION

L'étude du milieu profond a débuté au siècle dernier. Après une première phase d'exploration, de 1868 à 1952, au cours de laquelle les expéditions réalisées ont permis de démontrer que des formes de vie existent jusque dans les plus grandes profondeurs, les études se sont de plus en plus orientées vers la ressource que constituent les espèces profondes et vers l'acquisition de données utilisables pour la gestion de la pêche.

C'est à la fin des années 1950 que les Russes découvrent de grandes concentrations de grenadiers *Coryphaenoides rupestris* dans l'Atlantique du nord-ouest, une pêcherie sera alors mise en place à partir de 1965 (Chumakov & Savvatimsky, 1990 ; Atkinson, 1995). Dans l'Atlantique du nord-est, des campagnes scientifiques d'évaluation des taux de capture des espèces susceptibles d'être commercialisées ont également été réalisées à partir des années 1970 et 1980 à l'ouest des Îles Britanniques (Bridger, 1978 ; Ehrich, 1983 ; Rätz, 1984).

A cette même époque, la diminution spectaculaire des stocks de poissons de Mer du Nord conduit à des interdictions de pêche et dans ce contexte de crise grave les professionnels français de la pêche industrielle et semi-industrielle commencent à chaluter de plus en plus profond (Couliou & Piriou, 1997 ; Lemoine *et al.*, 1988 ; Daniel, 1992). Ils sont d'abord à la recherche d'espèces cibles comme la lotte et le merlu, également présentes en haut de la pente continentale, et capturent avec elles de nouvelles espèces qu'ils rejettent dans un premier temps (Postel & Du Buit, 1965). Ces dernières constitueront bientôt un palliatif à la diminution de l'activité de certaines flottes hauturières lorsque celles-ci ont rempli leurs quotas de morues, de lieus noirs... (Maucorps & Fontaine, 1979 ; Geistdoerfer, 1982a).

L'exploitation des espèces profondes par les professionnels français a débuté par la pêche à la lingue bleue *Molva dypterygia* à partir de 1973 à l'ouest des Îles Britanniques à des profondeurs de 500-600 m. Elle s'est développée pendant les années 1980 puis s'est intensifiée au cours des années 1990 ; des espèces vivant de plus en plus profond sont alors exploitées, jusqu'à 1 400 m. Depuis 1989 environ les marchés se sont ouverts en France et des quantités importantes de grenadiers *Coryphaenoides rupestris*, de sabres *Aphanopus carbo* ou d'empereurs *Hoplostethus atlanticus* sont débarquées.

L'étude de pêcheries de poissons profonds plus anciennes a montré que la production pouvait se développer rapidement, mais que la ressource exploitée était particulièrement vulnérable. Ainsi les débarquements de grenadiers, exploités depuis 1965 dans l'Atlantique du nord-ouest, sont passés de 80 000 t en 1971 à 6 000 t en 1980 malgré l'instauration de quotas à partir de 1972. Les productions d'empereurs en Nouvelle-Zélande et en Australie ont rapidement augmenté au cours des premières années d'exploitation, mais ont ensuite diminué tout aussi rapidement (Atkinson, 1995 ; Clark, 1995).

Ainsi, même si la pêcherie profonde française est récente, elle a débuté en 1989, il convient d'être vigilant afin de déceler les signes d'éventuels changements, dans l'organisation des peuplements, dans la biologie des espèces et l'abondance des stocks, qui pourraient menacer la pérennité de l'exploitation et du système profond. Aucune réglementation n'existe actuellement sur la pêche profonde et dans le cadre de l'aménagement de cette pêcherie, de nombreuses connaissances restent encore à acquérir.

La pêcherie française de poissons profonds qui fait l'objet de cette étude est établie dans l'Atlantique du nord-est, à l'ouest des Îles Britanniques entre les isobathes 400 et 1 500 m environ.

Dans cette zone, le bord du talus continental est situé entre 50 et 200 km à l'ouest des côtes irlandaises et à plus de 200 km à l'ouest des côtes écossaises. Le plateau continental est séparé du banc de Rockall situé plus à l'ouest par le profond chenal de Rockall (Rockall

Trough) où se trouvent les monts sous-marins de Anton Dohrn et de la terrasse des Hébrides. Au sud-ouest de l'Irlande, le plateau continental se prolonge par le banc de Porcupine au sud duquel se trouve le bassin de Porcupine (Porcupine Sea Bight). La pêche a principalement lieu au fond du bassin de Porcupine et surtout sur le versant est du chenal de Rockall ; le versant ouest est régulièrement prospecté.

Dans ces zones le fond est recouvert de sédiments fins d'origine terrigène transportés par les courants de turbidité, les aires rocheuses sont rares et généralement situées dans des zones à forte déclivité comme sur les monts sous-marins (Gage & Tyler, 1991).

Du point de vue hydrologique l'environnement profond est considéré comme étant la région qui s'étend sous la thermocline permanente localisée vers 500-700 m dans les eaux tempérées de l'Atlantique nord-est. Sous la thermocline la température, la salinité et l'oxygène dissous ne sont pas homogènes : plusieurs masses d'eaux se superposent dans cette zone. Une incursion des eaux méditerranéennes est notable vers 1 000 m de profondeur et des lentilles d'eau du Gulf Stream circulent parfois plus en surface.

Plusieurs thèmes ont été abordés dans cette étude. Ils ont permis de confirmer des données plus anciennes et d'acquérir de nouvelles connaissances sur la constitution et l'organisation des peuplements de poissons profonds et sur la biologie de quelques espèces. Un bilan de la pêche et de l'exploitation commerciale de ces espèces a également été réalisé. La presque totalité des échantillons nécessaires à cette étude ont été prélevés au cours de campagnes sur des chalutiers professionnels. Les prélèvements ont été faits à l'ouest des Iles Britanniques dans le bassin de Porcupine et dans le chenal de Rockall entre 49 et 59°N et 8 et 16°W à des profondeurs variant de 200 à 1 400 m.

Les données déjà disponibles sur l'organisation des peuplements de poissons profonds de l'Atlantique du nord-est sont toutes antérieures au début de l'exploitation et si elles peuvent constituer un point de référence, un nouveau bilan est nécessaire et une liste des espèces qui sont capturées par la pêche professionnelle doit être établie.

A partir de données échantillonnées au cours de 8 campagnes trimestrielles, de 1995 à 1997, sur des bateaux de pêche professionnelle et au cours d'une campagne sur un navire de recherche en 1996, les peuplements de poissons exploités par la pêche ont été identifiés. Les facteurs limitant ces peuplements ont été déterminés et chacun d'eux a été caractérisé en terme de composition spécifique, d'abondance relative des espèces et de diversité. A partir de ce travail, les espèces majoritaires dans les captures ont été retenues pour l'étude biologique.

Des informations sur la biologie des poissons profonds ont été acquises depuis de nombreuses années, mais très souvent de manière sporadique en raison des difficultés d'échantillonnage ; les résultats obtenus sont alors souvent délicats à expliquer et parfois ils sont mal interprétés. Afin de compléter les données et pour une meilleure compréhension et interprétation de l'âge, de la croissance, des distributions des espèces et des cycles de reproduction, d'autres études étaient nécessaires en particulier sur les espèces exploitées.

L'âge du grenadier *Coryphaenoides rupestris*, de *Alepocephalus bairdii* et du sébaste-chèvre *Helicolenus dactylopterus* a pu être déterminé à partir de la lecture d'otolithes ; les structures en âge et les paramètres de croissance du modèle de Von Bertalanffy ont été établis. La reproduction de ces mêmes espèces a été étudiée en réalisant des échantillonnages mensuels de décembre 1995 à décembre 1997. La taille et l'âge de première maturité ont été déterminés, la période de reproduction et la nature déterminée ou indéterminée de la fécondité ont été établies et celle-ci a été évaluée quantitativement. Les structures en taille et leurs variations

selon la profondeur et la zone géographique ont été examinées pour les 3 espèces et pour 4 autres également abondantes dans les captures : le sabre *Aphanopus carbo*, *Lepidion eques*, *Trachyrincus murrayi* et *Caelorinchus labiatus*.

Aucun bilan de la pêcherie profonde française qui est située à l'ouest des Iles Britanniques n'a encore été réalisé depuis le début de l'exploitation en 1989.

L'extraction de données de statistiques de pêche a été réalisée pour caractériser la pêcherie. Les bateaux constituant la flottille ont été identifiés et l'évolution de leur nombre ainsi que celle des captures, de l'effort de pêche et des captures par unité d'effort (CPUE) a été suivie depuis le début de la pêcherie. Les rejets de la pêche ont été identifiés selon les zones et les profondeurs et ils ont été évalués quantitativement permettant une extrapolation à la flottille entière en 1996 et 1997 des quantités rejetées. Avec les premières données rassemblées sur la biologie et la pêche, des essais d'estimation de stock et d'évaluation du niveau d'exploitation ont été réalisés sur le grenadier *Coryphaenoides rupestris* et sur *Alepocephalus bairdii* en appliquant des modèles d'analyse de pseudocohorte et de rendement par recrue classiquement utilisés en halieutique.

PREMIERE PARTIE
LES PEUPELEMENTS DE POISSONS
PROFONDS

Chapitre 1. Les peuplements de poissons profonds

1.1. Introduction

L'étude des peuplements est devenue une approche fondamentale de l'écologie située au carrefour des études écosystémiques de l'écologie touchant aux cycles biogéochimiques et aux flux d'énergie et des études sur les processus biodémographiques qui s'incarnent dans l'écologie des populations (Barbault, 1995). Elle fournit une image instantanée des interactions biotiques entre espèces, et abiotiques avec l'environnement, qui existent dans un peuplement pour une situation donnée. Ces interactions sont susceptibles d'être modifiées lorsque la situation change (perturbations climatiques majeures, activités humaines...). L'analyse de la composition spécifique et de l'organisation des peuplements fournit alors un indicateur de l'état du peuplement et de sa diversité. Si écologiquement un peuplement en vaut un autre, ce n'est pas le cas en terme de conservation des espèces et de maintien de la biodiversité. Un changement de peuplement peut aussi créer des conditions économiques dramatiques comme se fût le cas lors de l'effondrement des captures de morues *Gadus morhua* à Georges Bank qui ont été remplacées dans le peuplement par un Elasmobranch non exploité (Shermann 1991).

Depuis l'expédition du Challenger au cours de laquelle l'un des premiers recensement de poissons profonds démersaux a été réalisé (Günther, 1887), plusieurs études ont été menées pour mieux connaître leurs communautés dans l'Atlantique du nord-est (Gordon & Duncan, 1985b ; Gordon, 1986 ; Haedrich & Merrett, 1990 ; Merrett *et al.*, 1991a ; 1991b ; Gordon & Bergstad, 1992). Toutes ces études menées au cours de campagnes scientifiques ont été réalisées avant ou au début de l'exploitation des poissons profonds par la pêche ; aucune étude récente n'a été faite à l'ouest des Iles Britanniques où les peuplements sont exploités depuis 1989 et où la composition spécifique des captures des chalutiers professionnels n'a pas été établie.

Dans cette étude des données issues de campagnes de pêche et les données d'une campagne scientifique ont été examinées pour identifier et caractériser les différents peuplements de poissons profonds de l'ouest des Iles Britanniques. Les campagnes de pêche professionnelles ont permis d'effectuer pendant 2 ans 55 traits de chaluts sur une gamme de profondeur de 800 à 1 300 m dans plusieurs zones de l'ouest des Iles Britanniques (de 49 à 59°N). La campagne scientifique Prospec1, plus ponctuelle (1 mois) et plus localisée géographiquement (de 55 à 57°N), a permis d'étendre l'investigation bathymétrique jusqu'à 1 800 m de profondeur. Les données recueillies avec des engins de pêche différents sont complémentaires.

En utilisant des techniques de classification hiérarchique les peuplements qui ont été échantillonnés au cours des 2 types de campagne ont été identifiés et les facteurs structurants définis (profondeur, latitude...). Ils ont été caractérisés en terme de composition taxonomique, d'abondance relative des espèces et d'indices de diversité. Les caractéristiques des peuplements exploités par la pêche professionnelle et ceux échantillonnés lors de la campagne scientifique ont alors été comparés puis l'ensemble des données a été rassemblée pour obtenir une image globale.

Dans cette étude, les termes "peuplement", "assemblage" ou "communauté" seront utilisés de manière analogue selon le sens donné par Barbault (1995) : un peuplement est un ensemble plurispécifique de populations, susceptibles d'être interconnectées, pourvu d'une structure et d'un fonctionnement.

1.2. Matériel et méthodes

1.2.1. Acquisition des données

Le matériel a été récolté à bord de chalutiers de pêche professionnelle basés à Concarneau et de la Thalassa, navire océanographique de l'IFREMER. Les données de cette campagne sur les espèces profondes ont été fournies par Pascal Lorance.

1.2.1.1. Bateaux et engins utilisés

Les campagnes de pêche professionnelle ont été réalisées sur le Croix-Morand et le Lioran, 2 chalutiers semi-industriels de 38 m de l'armement concarnois Dhellemmes, sur lesquels 2 types de chaluts ont été utilisés : le cascadeur 30 m et le 35 m. La campagne scientifique Prospecl a été réalisée sur le N/O Thalassa (chalutier de 74 m) avec le chalut Arrow d'une plus grande ouverture verticale que les chaluts professionnels et muni d'une double poche avec un petit maillage (Tableau 1 et Annexe 1).

Tableau 1. Caractéristiques des engins de pêche utilisés au cours des campagnes d'échantillonnage.

Type de chalut	Cascadeur 30 m	35 m	Arrow
corde de dos (m)	30.00	35.00	47.40
longueur du bourrelet (m)	46.10	47.00	26.80
ouverture verticale (m)	4-5	5-6	6-7
nombre de funes de traction	2	2	2
poids des panneaux (kg)	1 800	1 800	2 200
maillage du cul de chalut (mm)	100	100	110
maillage de la double poche (mm)			20

1.2.1.2. Dates d'échantillonnage

Entre décembre 1995 et août 1997 des relevés ont été réalisés à bord des chalutiers professionnels au cours de 8 marées de 15 jours environ à raison de 1 marée par trimestre (Tableau 2). Dès que cela était possible les traits effectués entre 800 et 1 400 m ont fait l'objet d'échantillonnages. Les captures de 55 traits, d'une durée variant de 1h35 à 5h45, ont pu être examinées sur l'ensemble des campagnes (Annexe 2).

Dix-neuf traits, d'une durée variant de 1h04 à 2h59, réalisés au cours de la campagne scientifique du 26 juin au 20 juillet 1996 ont été retenus pour cette étude (Annexe 2).

Tableau 2. Dates des marées et nombre de traits examinés, lors des campagnes de pêche professionnelle.

Missions	Dates des campagnes	Nombre de traits échantillonnés
CM1	9/12/1995 - 24/12/1995	7
CM2	19/3/1996 - 1/4/1996	5
CM3	27/5/1996 - 9/6/1996	7
LIO2	9/9/1996 - 23/9/1996	10
LIO3	6/12/1996 - 22/12/1996	7
LIO4	6/2/1997 - 18/2/1997	1
CM5	23/5/1997 - 8/6/1997	11
LIO5	25/8/1997 - 7/9/1997	7

1.2.1.3. Zone d'échantillonnage

Pour chaque trait examiné les latitudes, longitudes, profondeurs et heures aux moments du filage et du virage du chalut ont été relevées. A partir de ces données, la durée du trait (du début du filage au début du virage) et la profondeur moyenne ont été calculées. A chaque trait, un niveau de profondeur et une zone d'échantillonnage ont été attribués pour faciliter le traitement des données (Annexe 2).

Cinq niveaux bathymétriques ont été définis :

- 800 m pour l'intervalle 800 à 999 m,
- 1 000 m pour les profondeurs de 1 000 à 1 199 m,
- 1 200 m pour les profondeurs de 1 200 à 1 399 m,
- 1 400 m pour l'intervalle 1 400 à 1 599 m et
- 1 600 m pour les profondeurs de 1 600 à 1 799 m.

Cinq aires géographiques qui correspondent aux zones de pêche les plus fréquentées ont été délimitées (Figure 1 et Figure 2). Elles sont définies par les positions ci-dessous entre les isobathes 800 et 1 800 m :

- P49 ou Pointe 49 = 47°-49°N et 8°-11°W
- PSB ou Porcupine Sea Bight = 50°-52°N et 10°30'-14°W
- WPB ou West Porcupine Bank = 50°-53°40'N et 14°-15°45'W
- RT ou Rockall Trough (chenal de Rockall) = 53°40'-56°N et 9°-14°40'W
- H ou Hébrides = 56°-59°N et 7°30'-10°W

Les nombres de traits échantillonnés au cours des campagnes de pêche professionnelle sont du même ordre de grandeur dans les 3 niveaux bathymétriques définis (15 à 800 m, 27 à 1 000 m, 13 à 1 200 m) (Tableau 3 p.14). Par contre, la distribution des traits échantillonnés dans les zones géographiques est très inégale (1 dans P49, 6 dans PSB, 3 dans WPB, 34 dans RT, 11 dans H). Les 2 zones situées le plus au nord (RT et H) représentent les lieux de pêche les plus fréquentés. Seul le niveau bathymétrique des 1 000 m est représenté dans les 5 zones géographiques.

1 = trimestre IV 1995
 2 = trimestre I 1996
 3 = trimestre II 1996
 4 = trimestre III 1996

5 = trimestre IV 1996
 6 = trimestre I 1997
 7 = trimestre II 1997
 8 = trimestre III 1997

■ = 800 m
 ■ = 1 000 m
 ■ = 1 200 m

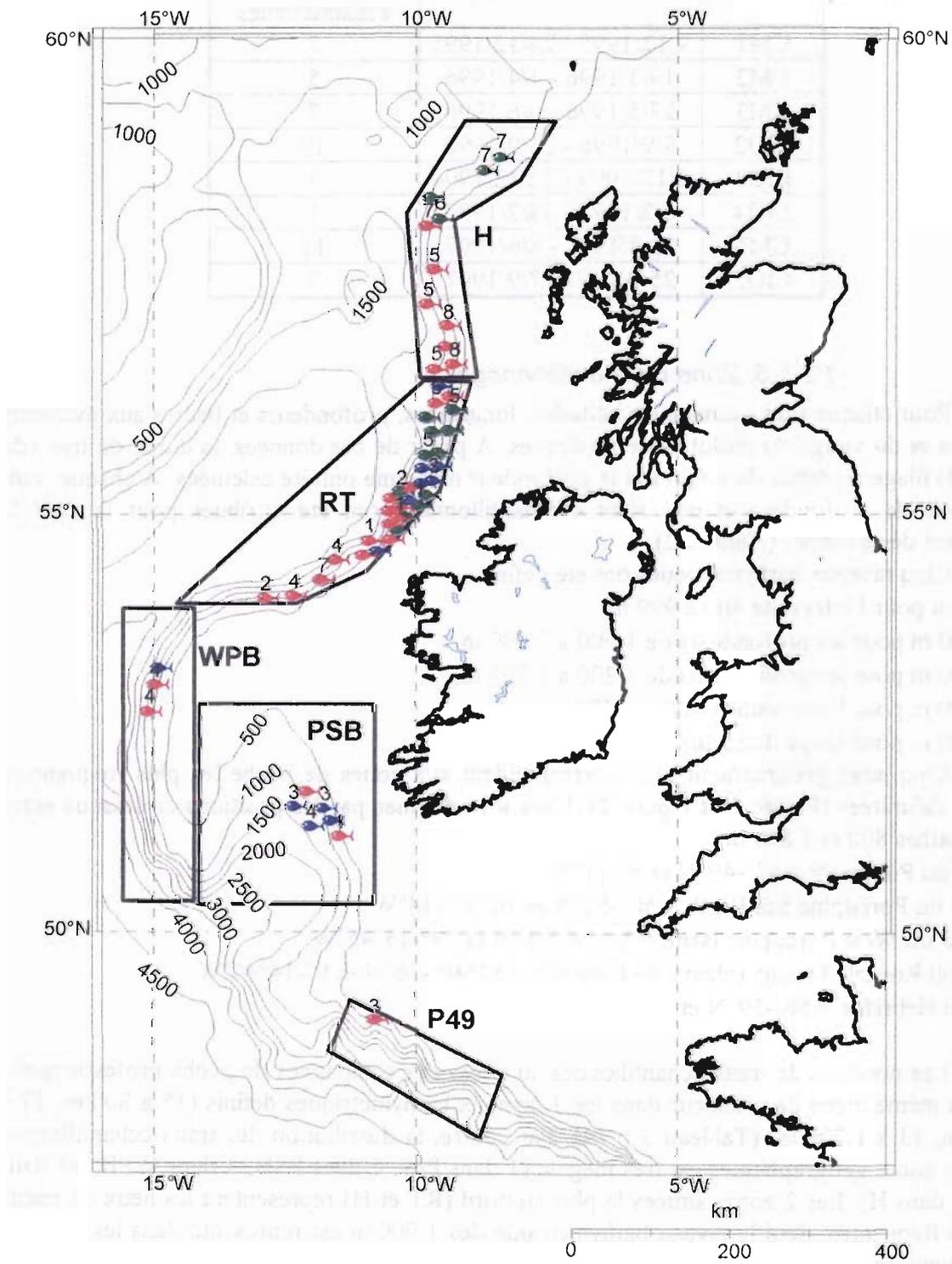


Figure 1. Zones géographiques, positions, profondeurs et dates des traits de chalut réalisés lors des campagnes de pêche professionnelle ; P49 = Pointe 49, PSB = Porcupine Sea Bight, WPB = West Porcupine Bank, RT = Rockall Trough, H = Hébrides.

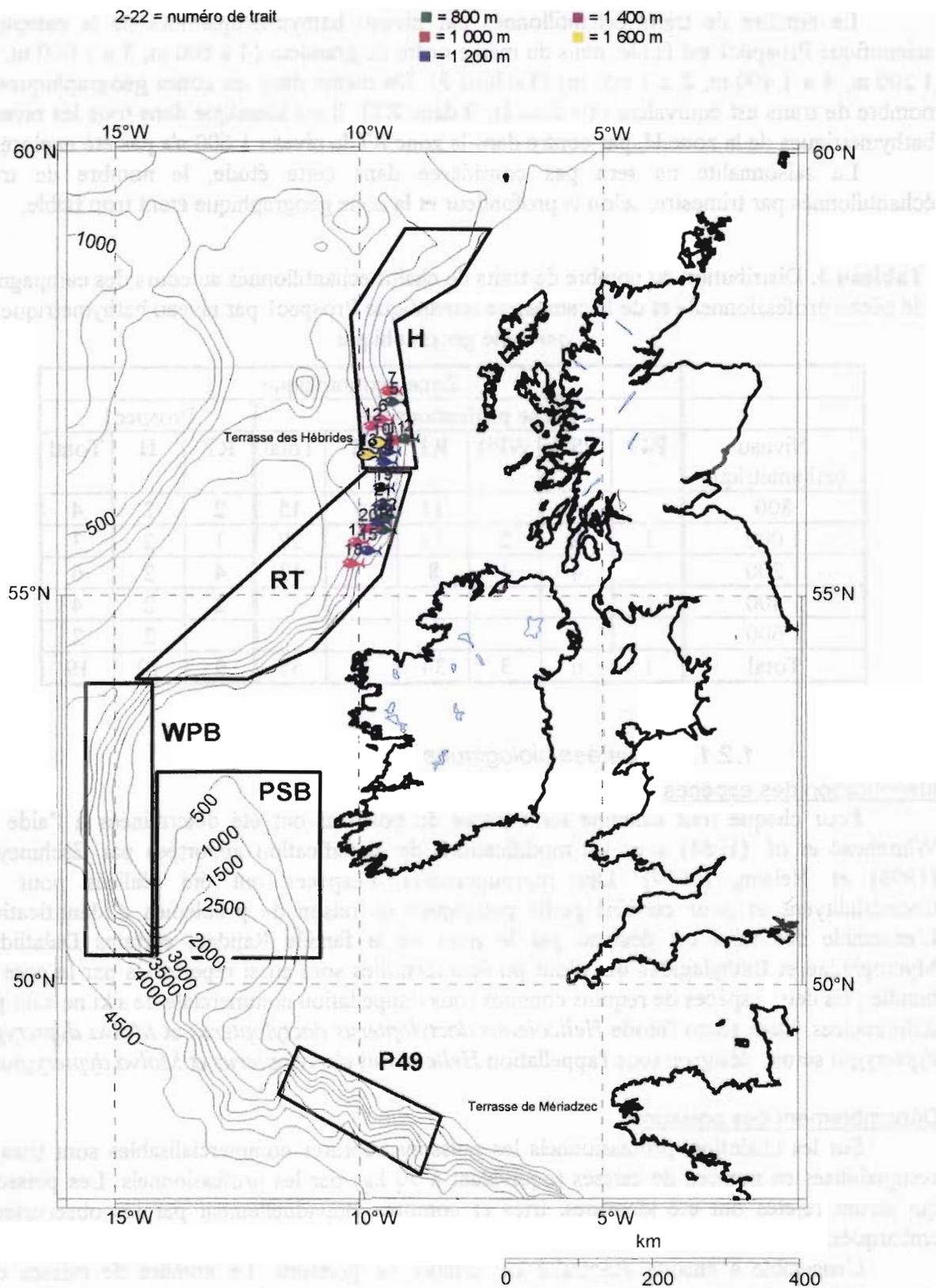


Figure 2. Zones géographiques, positions et profondeurs des traits de chalut réalisés lors de la campagne scientifique Prospec1 ; P49 = Pointe 49, PSB = Porcupine Sea Bight, WPB = West Porcupine Bank, RT = Rockall Trough, H = Hébrides.

Le nombre de traits échantillonnés par niveau bathymétrique lors de la campagne scientifique Prospec1 est faible, mais du même ordre de grandeur (4 à 800 m, 3 à 1 000 m, 6 à 1 200 m, 4 à 1 400 m, 2 à 1 600 m) (Tableau 3). De même dans les zones géographiques, le nombre de traits est équivalent (10 dans H, 9 dans RT). Il est identique dans tous les niveaux bathymétriques de la zone H, par contre dans la zone RT le niveau 1 600 n'a pas été exploré.

La saisonnalité ne sera pas considérée dans cette étude, le nombre de traits échantillonnés par trimestre, selon la profondeur et la zone géographique étant trop faible.

Tableau 3. Distribution du nombre de traits de chalut échantillonnés au cours des campagnes de pêche professionnelle et de la campagne scientifique Prospec1 par niveau bathymétrique et par zone géographique.

Niveau bathymétrique	Zone géographique								
	Pêche professionnelle						Prospec1		
	P49	PSB	WPB	RT	H	Total	RT	H	Total
800				11	4	15	2	2	4
1 000	1	2	2	15	7	27	1	2	3
1 200		4	1	8		13	4	2	6
1 400							2	2	4
1 600								2	2
Total	1	6	3	34	11	55	9	10	19

1.2.1.4. Données biologiques

Identification des espèces

Pour chaque trait examiné les espèces de poissons ont été déterminées à l'aide du Whitehead *et al.* (1984) avec les modifications de classification apportées par Eschmeyer, (1998) et Nelson, (1994). Des regroupements d'espèces ont été réalisés pour les Chondrichthyens et pour certains petits pélagiques en raison de problèmes d'identification. L'ensemble des raies est désigné par le nom de la famille Rajidae, certains Dalatiidae, Myctophidae et Bathylagidae qui n'ont pu être identifiés sont aussi répertoriés par le nom de famille ; les deux espèces de requins connues sous l'appellation commerciale de siki ne sont pas différenciées. Dans toute l'étude *Helicolenus dactylopterus dactylopterus* et *Molva dypterygia dypterygia* seront désignés sous l'appellation *Helicolenus dactylopterus* et *Molva dypterygia*.

Dénombrement des poissons

Sur les chalutiers professionnels les poissons capturés commercialisables sont triés et comptabilisés en nombre de caisses (équivalent à 50 kg) par les professionnels. Les poissons qui seront rejetés ont été identifiés, triés et comptés individuellement par les observateurs embarqués.

L'ensemble a ensuite été traité en nombre de poissons. Le nombre de caisses des espèces débarquées a été converti en nombre de poissons d'après des évaluations réalisées sous criée (Tableau 4). Le nombre de poissons par caisse est stable car pour ces espèces la gamme de taille des poissons capturés est très étroite ; les juvéniles ne sont en général pas pêchés.

Dans le cas de *C. rupestris* et plus rarement dans celui de *A. carbo*, de *M. moro* et de *M. molva*, il est nécessaire d'additionner les quantités de poissons débarqués et rejetés pour obtenir le nombre total de poissons capturés par espèce. Les autres espèces sont soit rejetées soit débarquées.

Tableau 4. Conversion du nombre de caisses d'espèces débarquées en nombre de poissons.

Espèce	Catégorie	Nombre de caisse	Poids (kg)	Nombre de poissons
<i>Coryphaenoides rupestris</i>		1	50	60
<i>Hoplostethus atlanticus</i>		1	50	16
<i>Aphanopus carbo</i>		1	50	54
<i>Mora moro</i>		1	50	47
<i>Trachyscorpia cristulata</i>		1	50	21
<i>Helicolenus dactylopterus</i>	gros	1	50	100
	petit	1	50	200
<i>Molva molva ; Molva dypterygia</i>	gros	1	50	6
	moyen	1	50	13
<i>Lophius sp.</i>		1	50	10
Siki (<i>Centrophotus squamosus</i> + <i>Centrocyttus coelolepis</i>)		1	50	9

Lors de la campagne scientifique Prospec1, à l'exception du grenadier *Coryphaenoides rupestris* et de *Alepocephalus bairdii*, tous les poissons ont été identifiés, triés, et dénombrés. Lors de la capture de grandes quantités de poissons les espèces peu abondantes ont été extraites et le mélange *C. rupestris* et *A. bairdii* représentant la plus grande partie de la capture a été sous-échantillonné. Un quart à un tiers de la quantité de ce mélange a été trié et dénombré.

1.2.2. Traitement des données

1.2.2.1. Standardisation des données

Les traits de chalut réalisés au cours des campagnes de pêche et de la campagne Prospec1 n'ayant pas tous la même durée (de 1h04 à 5h45) une standardisation des données était nécessaire pour permettre de comparer les quantités de poissons capturés. Ainsi, tous les traits échantillonnés sont ramenés à 4 heures, durée moyenne des coups de chaluts des bateaux professionnels (Annexe 3 et Annexe 4).

1.2.2.2. Identification des peuplements

L'identification des peuplements examinés et des facteurs structurant leur organisation a été réalisée en utilisant des méthodes de classification hiérarchique (Daget, 1979 ; Legendre & Legendre, 1979b). Les traits échantillonnés sont comparés deux à deux et classés d'après la ressemblance ou la dissemblance de leurs compositions spécifiques ; ceux qui ont le maximum d'éléments faunistiques en commun sont regroupés et des zones de peuplement homogène sont ainsi délimitées. Ce mode d'analyse a été choisi plutôt que les analyses factorielles de correspondances pour lesquelles les axes sont souvent difficiles à interpréter.

Cette méthode d'approche très générale consiste, à partir de la matrice des données constituée de n observations (traits de chalut) et de p variables (espèces capturées), à établir une matrice carrée d'association pour condenser l'information sous une forme plus simple. Dans cette étude une matrice des observations a été calculée pour classer les traits de chaluts qui présentent un peuplement similaire.

Le coefficient d'association choisi est le coefficient de distance entre 2 observations. La mesure de distance sélectionnée est le carré de la distance Euclidienne qui a l'avantage de sur-pondérer les objets atypiques :

$$D_{12} = \sum_i (i_1 - i_2)^2$$

avec D_{12} la distance entre les observations 1 et 2 respectivement caractérisées par les coordonnées (a_1, b_1, \dots, p_1) et (a_2, b_2, \dots, p_2) , avec $i \in (a, p)$.

La matrice d'association ainsi calculée a été interprétée et les relations entre les observations ont été classées en groupes ou sous-groupes. La méthode d'agrégation choisie, appliquée aux couples d'observations pour déterminer quand 2 couples ou classes peuvent être joints, est la méthode du diamètre, aussi appelée groupement agglomératif à liens complets ("complete linkage"). Les distances entre classes sont déterminées par la plus grande distance existant entre 2 observations de classes différentes (*i.e.* les "voisins les plus éloignés") (Legendre & Legendre, 1979b). Cette méthode produit des groupes maximalelement liés et elle est utilisée pour trouver entre les groupes des discontinuités aussi tranchées que possible.

La matrice d'association a été représentée schématiquement par un dendrogramme (Daget, 1979). Toutes les observations sont portées sur un axe et les distances des couples d'observations sur un axe perpendiculaire et groupées d'après la méthode d'agrégation choisie. Les dendrogrammes permettent de visualiser clairement les groupes, mais ils sont très sensibles à la méthode de regroupement choisie.

1.2.2.3. Caractérisation des peuplements

Plusieurs descripteurs peuvent être utilisés pour caractériser les peuplements définis et les comparer.

Listes taxonomiques et fréquences spécifiques

La composition en espèces et la fréquence de chaque espèce dans le peuplement sont la résultante des interactions multiples qui s'exercent ou se sont exercées entre les espèces elles-mêmes et entre les espèces et le milieu.

Les spectres instantanés des abondances des espèces de chaque peuplement sont caractéristiques de ceux-ci aussi bien en terme de présence-absence des espèces qu'en terme quantitatif. Ils permettent de déterminer quelles sont les espèces dominantes dans le peuplement et quelle est la proportion de ces espèces par rapport aux espèces peu abondantes et rares.

Nombre d'espèces et courbe de raréfaction de Hurlbert

Le nombre d'espèces (S) qui constituent un peuplement est caractéristique de celui-ci. Cependant il varie avec l'effort d'échantillonnage et pour comparer ce nombre d'un peuplement à l'autre il est nécessaire de s'affranchir des différences de taille des échantillons. Pour cela une courbe de raréfaction a été tracée selon la méthode de Hurlbert (Hurlbert, 1971) qui permet de calculer le nombre d'espèces attendues en fonction d'un nombre standard d'individus échantillonnés. Par exemple l'indice de Hurlbert donne le nombre d'espèces attendues dans un échantillon de 1 000 poissons. En calculant cette valeur pour plusieurs nombres standards, une courbe de raréfaction peut être tracée (McAleece, 1997).

Les données utilisées sont quantitatives et le calcul est réalisé à partir des effectifs d'un trait moyen standardisé pour chaque strate, d'après l'équation suivante :

$$E(Sn) = \sum_{i=1}^S \left[1 - \frac{\binom{N - N_i}{N'}}{N} \right]$$

avec N le nombre total d'individus, N_i le nombre d'individus dans l'espèce i , N' le nombre standard d'individus et S le nombre d'espèces.

Indice de diversité de Shannon et équitabilité

La diversité spécifique a été définie par Legendre & Legendre (1979a) comme "une mesure de la composition en espèces d'un écosystème, en termes du nombre d'espèces et de leurs abondances relatives". L'indice de diversité de Shannon-Weaver (H'), issu de la théorie de l'information développée par Shannon en 1948 (Frontier & Pichod-Viale, 1993), est l'un des plus fréquemment utilisés. Il permet de comparer la structure de plusieurs peuplements dans le temps ou dans l'espace.

$$H' = - \sum_{i=1}^{i=S} p_i \times \log_2 p_i$$

avec p_i la proportion de la $i^{\text{ème}}$ espèce, i variant de 1 à S. H' est exprimé en bits, unité d'information.

Frontier & Pichod-Viale (1993) indiquent que l'indice de diversité de Shannon varie, dans la nature, entre moins de 1 bit et environ 4.5 bits ; des valeurs comprises entre 0.4 et 2.3 peuvent être considérées comme faibles (Daget, 1979).

La diversité ainsi calculée dépend des fréquences relatives des espèces et du nombre de celles-ci qui peut fortement varier d'un peuplement à un autre. Les comparaisons entre la diversité des peuplements se font donc souvent par l'intermédiaire de l'équitabilité (E) ou diversité relative (aussi appelée régularité ou "evenness"). Cette diversité relative est définie comme le rapport entre la diversité réelle (H') et la diversité maximale ; elle serait égale à 1 si toutes les espèces avaient le même effectif. L'équitabilité est donc une mesure de la régularité de la distribution de fréquence des espèces du peuplement :

$$E = \frac{H'}{\log_2 S}$$

La valeur maximale de cet indice est de 1 et une équitabilité de 0.8 est considérée comme forte, ce qui est le signe d'un peuplement équilibré (Daget, 1979).

L'intérêt de ces indices est de permettre la comparaison globale de divers peuplements ou d'un même peuplement à des moments différents (Barbault, 1995). Ils donnent 2 types d'informations. Alors que la proportion des différentes espèces quantifiées par l'indice de Shannon et le nombre d'espèces seraient fonction de la stabilité du milieu qui entraîne un degré plus élevé d'organisation, l'équitabilité serait inversement proportionnelle à l'activité biologique dans le milieu (production, cycles vitaux, passage de l'énergie d'un niveau trophique à un autre...) ; plus basse est l'équitabilité plus élevée serait l'activité biologique (Legendre & Legendre, 1979a).

1.3. Résultats

Dans un premier temps l'ensemble des espèces capturées au cours des 2 types de campagne sont énumérées. L'identification des peuplements est ensuite réalisée par type de campagne. Chaque peuplement déterminé est alors caractérisé. Les données sur les peuplements identifiés dans les campagnes de pêche professionnelle et dans la campagne Prospec1 et qui appartiennent au même niveau bathymétrique et/ou à la même zone géographique sont comparées avant d'être rassemblées.

1.3.1. Les espèces capturées

Au cours des 8 campagnes de pêche effectuées (55 traits examinés), 54 taxons ont été déterminés, dont 47 jusqu'à l'espèce, soit 30 familles (Tableau 5). Lors de ces campagnes 16 autres espèces appartenant à 15 familles ont été observées en dehors des traits échantillonnés (Tableau 6) ; elles n'entreront pas dans la suite de l'analyse. Pendant la campagne Prospec1 (19 traits examinés) 84 taxons dont 81 déterminés au niveau spécifique ont été identifiés, soit 44 familles (Tableau 7)

La différence majeure entre les 2 types de campagnes réside dans le nombre de Téléostéens capturés, ils sont 37 dans les campagnes de pêche et 65 dans la campagne Prospec1 ; le nombre d'espèces de requins est similaire dans les 2 campagnes (11 et 14). Le nombre d'espèces de petites tailles est plus important dans la campagne Prospec1. Dans les 2 campagnes, les familles comptant le plus de représentants sont les Macrouridae, les Alepocephalidae, les Dalatiidae et les Moridae ; pendant la campagne Prospec1, une autre famille compte plusieurs espèces, c'est celle des Myctophidae, poissons méso-pélagiques de petites tailles.

1.3.2. Identification des peuplements

1.3.2.1. Les peuplements exploités par la pêche professionnelle

Pour identifier les peuplements échantillonnés, les abondances d'espèces (n) ont été transformées en logarithmes, $\log(n+1)$, afin de minimiser le poids des espèces très abondantes par rapport aux espèces rares. *Coryphaenoides rupestris*, espèce présente dans tous les traits sauf un, a été exclu des données, parce que sa forte abondance peut masquer des phénomènes structurant le peuplement.

Les traits de chalut examinés sont regroupés en 2 grands ensembles définis selon leurs caractéristiques bathymétriques (Figure 3). Le groupe le plus important (groupe 1) est constitué d'une majorité de traits réalisés dans les niveaux 1 000 et 1 200 m à des profondeurs moyennes comprises entre 1 090 et 1 300 m et le deuxième groupe (groupe 2) d'une majorité de traits effectués au niveau 800 m et de quelques traits à 1 000 m, entre des profondeurs moyennes de 840 et 1 100 m. Deux peuplements sont donc délimités selon la profondeur : l'un entre 800 et 1 100 m et l'autre entre 1 100 et 1 300 m.

Dans le premier groupe des traits ont été effectués dans toutes les zones (RT, H, WPB, PSB, P49) et un regroupement des traits des zones les plus au sud (PSB, WPB, P49) est visible. Dans le deuxième groupe les échantillons ne proviennent que des zones nord (RT, H) et aucune ségrégation géographique ne s'y dessine.

Tableau 5. Liste des espèces et des familles capturées au cours des 55 traits examinés lors des campagnes de pêche entre décembre 1995 et septembre 1997.

Famille	Espèce	Famille	Espèce
Hexanchidae	<i>Hexanchus griseus</i>	Macrouridae	<i>Bathygadus melanobranchus</i>
Scyliorhinidae	<i>Apristurus sp.</i>		<i>Caelorinchus labiatus</i>
Pseudotriakidae	<i>Pseudotriakis microdon</i>		<i>Coryphaenoides guentheri</i>
Dalatiidae	<i>Oxynotus paradoxus</i>		<i>Coryphaenoides rupestris</i>
	<i>Centroscymnus coelolepis (siki)</i>		<i>Nezumia aequalis</i>
	<i>Dalatias licha</i>		<i>Trachyrincus murrayi</i>
	<i>Centroscymnus crepidater</i> (Dalatiidae)	Lotidae	<i>Gaidropsarus vulgaris</i>
	<i>Etmopterus princeps</i> (Dalatiidae)		<i>Molva dypterygia</i>
	Dalatiidae divers		<i>Molva molva</i>
Centrophoridae	<i>Centrophorus squamosus (siki)</i>	Phycidae	<i>Phycis blennoides</i>
	<i>Deania calcea</i>	Moridae	<i>Antimora rostrata</i>
Rajidae	<i>Raja batis</i>		<i>Halargyreus johnsonii</i>
	Rajidae divers		<i>Lepidion eques</i>
Chimaeridae	<i>Hydrolagus affinis</i>		<i>Mora moro</i>
	<i>Hydrolagus mirabilis</i>	Trachichthyidae	<i>Hoplostethus atlanticus</i>
Rhinochimaeridae	<i>Harriotta raleighana</i>	Oreosomatidae	<i>Neocyttus helgae</i>
	<i>Rhinochimaera atlantica</i>	Epigonidae	<i>Epigonus telescopus</i>
Alepocephalidae	<i>Alepocephalus bairdii</i>	Gempylidae	<i>Nesiarichthys nasutus</i>
	<i>Alepocephalus rostratus</i>	Trichiuridae	<i>Aphanopus carbo</i>
	<i>Rouleina sp.</i>	Zoarcidae	<i>Lycodes sp.</i>
	<i>Xenodermichthys copei</i>	Ophidiidae	<i>Spectrunculus grandis</i>
Sternoptychidae	<i>Argyropelecus sp.</i>	Sebastidae	<i>Helicolenus dactylopterus</i>
Stomiidae	<i>Borostomias sp.</i>		<i>Trachyscorpia cristulata echinata</i>
Argentinidae	<i>Argentina silus</i>	Psychrolutidae	<i>Cottunculus thomsonii</i>
Ipnopidae	<i>Bathypterois dubius</i>	Pleuronectidae	<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>
Synaphobranchidae	<i>Synaphobranchus kaupii</i>	Lophiidae	<i>Lophius piscatorius</i>
Notacanthidae	<i>Notacanthus bonapartei</i>		
	<i>Notacanthus chemnitzii</i>		

Tableau 6. Liste complémentaire des espèces et familles capturées lors des campagnes de pêche en dehors des traits examinés.

Famille	Espèce	Famille	Espèce
Chlamydoselachidae	<i>Chlamydoselachus anguineus</i>	Trachichthyidae	<i>Hoplostethus mediterraneus</i>
Rajidae	<i>Raja circularis</i>	Oreosomatidae	<i>Allocyttus verrucosus</i>
	<i>Raja kukujevi</i>	Centrolophidae	<i>Centrolophus niger</i>
Chimaeridae	<i>Chimaera monstrosa</i>	Sebastidae	<i>Sebastes sp.</i>
Stomiidae	<i>Stomias boa boa</i>	Pleuronectidae	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>
Macrouridae	<i>Malococephalus laevis</i>	Chaunacidae	<i>Chaunax pictus</i>
Lotidae	<i>Brosme brosme</i>	Ogcocephalidae	<i>Dibranchius atlanticus</i>
Berycidae	<i>Beryx sp.</i>	Himantolophidae	<i>Himantolophus groenlandicus</i>

Tableau 7. Liste des espèces et des familles capturées au cours des 19 traits examinés lors de la campagne scientifique Prospec 1 en juin-juillet 1996.

Famille	Espèce	Famille	Espèce
Scyliorhinidae	<i>Apristurus laurussoni</i>	Paralepididae	<i>Paralepis atlantica</i>
Centrophoridae	<i>Centrophorus squamosus</i>		<i>Paralepis coregonoides borealis</i>
	<i>Deania calcea</i>		<i>Paraliparis hystrix</i>
Dalatiidae	<i>Centroscyllium fabricii</i>	Eurypharyngidae	<i>Eurypharynx pelecanooides</i>
	<i>Centroscyrnus coelolepis</i>	Serrivomeridae	<i>Serrivomer beani</i>
	<i>Centroscyrnus crepidater</i>	Nemichthyidae	<i>Nemichthys scolopaceus</i>
	<i>Etmopterus princeps</i>	Nettastomatidae	<i>Venefica proboscidea</i>
	<i>Etmopterus spinax</i>	Synphobranchidae	<i>Synphobranchus kaupi</i>
Rajidae	<i>Bathyraja richardsoni</i>	Halosauridae	<i>Halosauropsis macrochir</i>
	<i>Neoraja caerulea</i>	Notacanthidae	<i>Notacanthus bonaparti</i>
	<i>Raja nidarosiensis</i>		<i>Notacanthus chemnitzii</i>
	<i>Raja bathyphila</i>		<i>Polyacanthonotus rissoanus</i>
	<i>Raja bigelowi</i>	Macrouridae	<i>Caelorinchus labiatus</i>
	<i>Raja fyllae</i>		<i>Coryphaenoides guentheri</i>
Chimaeridae	<i>Chimaera monstrosa</i>		<i>Coryphaenoides rupestris</i>
	<i>Hydrolagus affinis</i>		<i>Coryphaenoides mediterraneus</i>
	<i>Hydrolagus mirabilis</i>		<i>Nezumia aequalis</i>
Rhinochimaeridae	<i>Harriotta raleighana</i>		<i>Trachyrincus murrayi</i>
	<i>Rhinochimaera atlantica</i>	Lotidae	<i>Brosme brosmes</i>
Alepocephalidae	<i>Alepocephalus agassizi</i>		<i>Gaidropsarus macrophthalmus</i>
	<i>Alepocephalus bairdii</i>		<i>Molva dypterygia</i>
	<i>Alepocephalus rostratus</i>	Phycidae	<i>Phycis blennoides</i>
	<i>Bathytroctes microlepis</i>	Moridae	<i>Antimora rostrata</i>
	<i>Rouleina attrita</i>		<i>Halargyreus johnsonii</i>
	<i>Xenodermichthys copei</i>		<i>Lepidion eques</i>
Searsidae	<i>Maulisia microlepis</i>		<i>Mora moro</i>
	<i>Normichthys operosus</i>	Trachichthyidae	<i>Hoplostethus atlanticus</i>
Gonostomatidae	<i>Gonostoma bathyphilum</i>	Melamphidae	<i>Scopelogadus beanii</i>
Sternoptychidae	<i>Argyropelecus olfersi</i>	Epigonidae	<i>Epigonus telescopus</i>
Chauliodontidae	<i>Chauliodus sloani</i>	Chiasmodontidae	<i>Chiasmodon niger</i>
Stomiidae	<i>Stomias boa ferox</i>	Gempylidae	<i>Nesiarchus nasutus</i>
	<i>Borostomias antarcticus</i>	Trichiuridae	<i>Aphanopus carbo</i>
Malacosteidae	<i>Malacosteus niger</i>	Zoarcidae	<i>Melanostigma atlanticum</i>
Bathylagidae	Bathylagidae		<i>Lycodes sp.</i>
	<i>Bathylagus euryops</i>	Bythitidae	<i>Cataetx laticeps</i>
Synodontidae	<i>Bathysaurus ferox</i>	Ophidiidae	<i>Spectrunculus grandis</i>
Ipnopidae	<i>Bathypterois dubius</i>	Sebastidae	<i>Helicolenus dactylopterus</i>
Notosudidae	<i>Scopelosaurus lepidus</i>	Psychrolutidae	<i>Cottunculus thompsonii</i>
Myctophidae	<i>Lampadena urophaos atlantica</i>	Pleuronectidae	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>
	<i>Lampanyctus ater</i>		<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>
	<i>Notoscopeus kroeyerii</i>	Lophiidae	<i>Lophius piscatorius</i>
	Myctophidae	Oneirodidae	<i>Oneirodes eschrichtii</i>

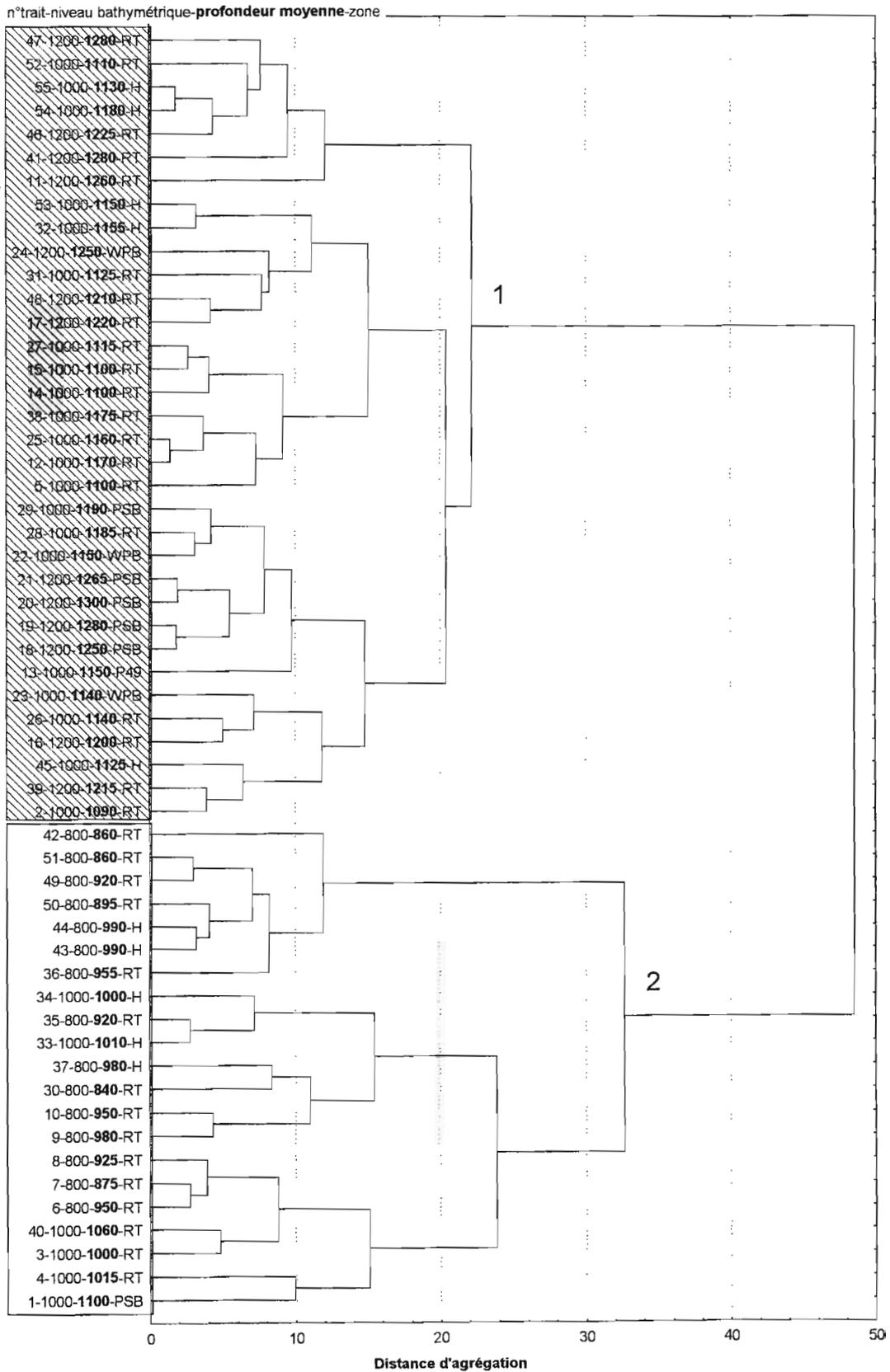


Figure 3. Regroupements des 55 traits de chalut réalisés au cours des campagnes de pêche professionnelle ; RT=Rockall Trough, H=Hébrides, WPB=West Porcupine Bank, PSB=Porcupine Sea Bight, P49=Pointe 49.

Une deuxième classification hiérarchique est donc effectuée sur les seuls traits du premier groupe réalisés sous 1 100 m de profondeur (les abondances sont transformées en $\log(n+1)$ et *Coryphaenoides rupestris* et le siki sont exclus de l'analyse) (Figure 4).

Les traits effectués sont associés en plusieurs ensembles et sous-ensembles. Le sous-groupe 2.2.1 rassemble exclusivement des traits qui ont été réalisés dans la partie sud de notre aire de travail (PSB, WPB, P49). Les autres groupes sont constitués de traits provenant des zones nord (RT, H) et de 2 traits de la zone centrale (WPB). Cette dernière zone apparaît donc comme une aire de transition dans la répartition des peuplements. Elle occupe effectivement une position géographique intermédiaire entre les 2 grands ensembles nord (RT-H) et sud (PSB-P49). Deux peuplements distincts existent donc au nord (RT-H) et au sud (PSB-P49) de la zone de travail alors que dans l'aire intermédiaire (WPB) un peuplement mixte existe probablement.

1.3.2.2. Les peuplements échantillonnés au cours de la campagne scientifique Prospec1

Comme dans les 2 analyses précédentes les abondances d'espèces sont transformées en $\log(n+1)$.

Les traits de chalut sont associés en 2 grands ensembles selon un gradient de profondeur (Figure 5). Le groupe 1 est constitué de traits effectués entre 1 583 et 1 786 m de profondeur moyenne et le groupe 2 de traits réalisés entre 840 et 1 409 m. Dans ce dernier une seconde dichotomie est mise en évidence entre les traits du niveau bathymétrique 840-996 m (groupe 2.2) et ceux du niveau 1 055-1 409 m (groupe 2.1). Trois peuplements ont donc été identifiés : entre 800 et 1 000 m, 1 100 et 1 400 m et 1 500 et 1 800 m de profondeur.

Le trait n°18 constitue à lui seul un sous-groupe (2.1.2) ; il a été réalisé perpendiculairement à la pente, de 700 à 1 410 m de profondeur, alors que tous les autres traits sont parallèles à celle-ci. Lors de cette opération de chalutage plusieurs peuplements ont donc été échantillonnés ce qui explique la position particulière du trait n°18 dans le dendrogramme.

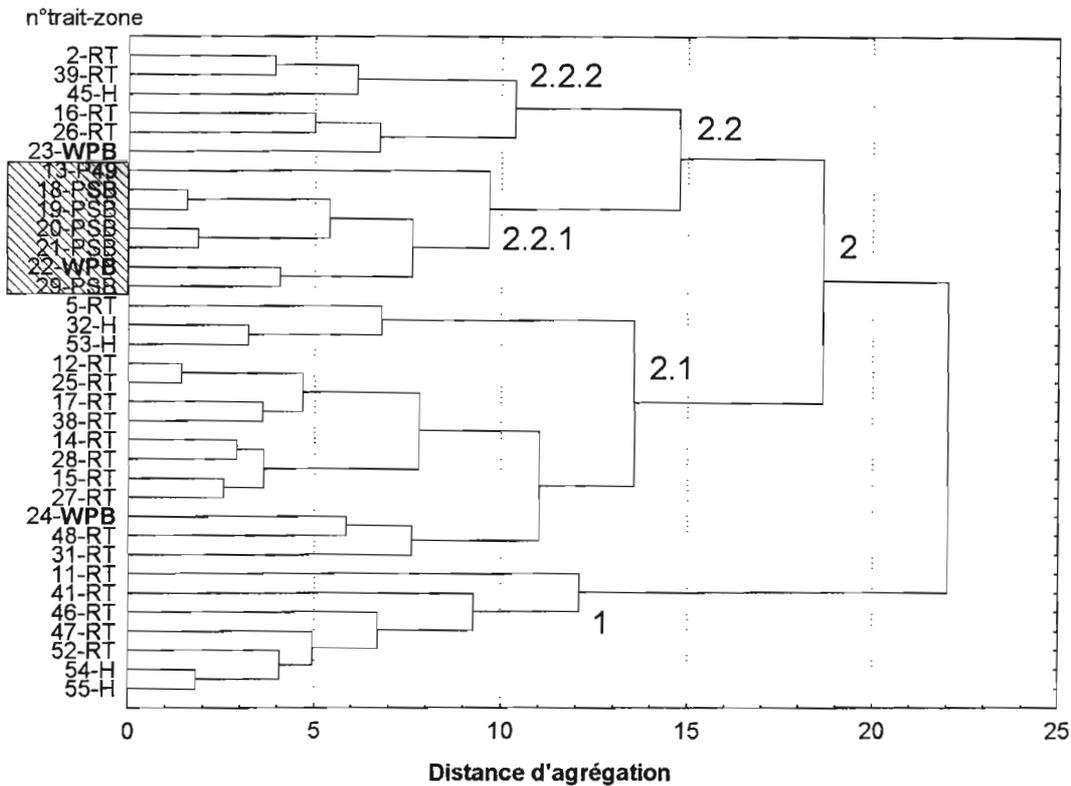


Figure 4. Regroupements des 34 traits de chalut réalisés à des profondeurs inférieures à 1 100 m au cours des campagnes de pêche professionnelle ; RT=Rockall Trough, H=Hébrides, WPB=West Porcupine Bank, PSB=Porcupine Sea Bight.

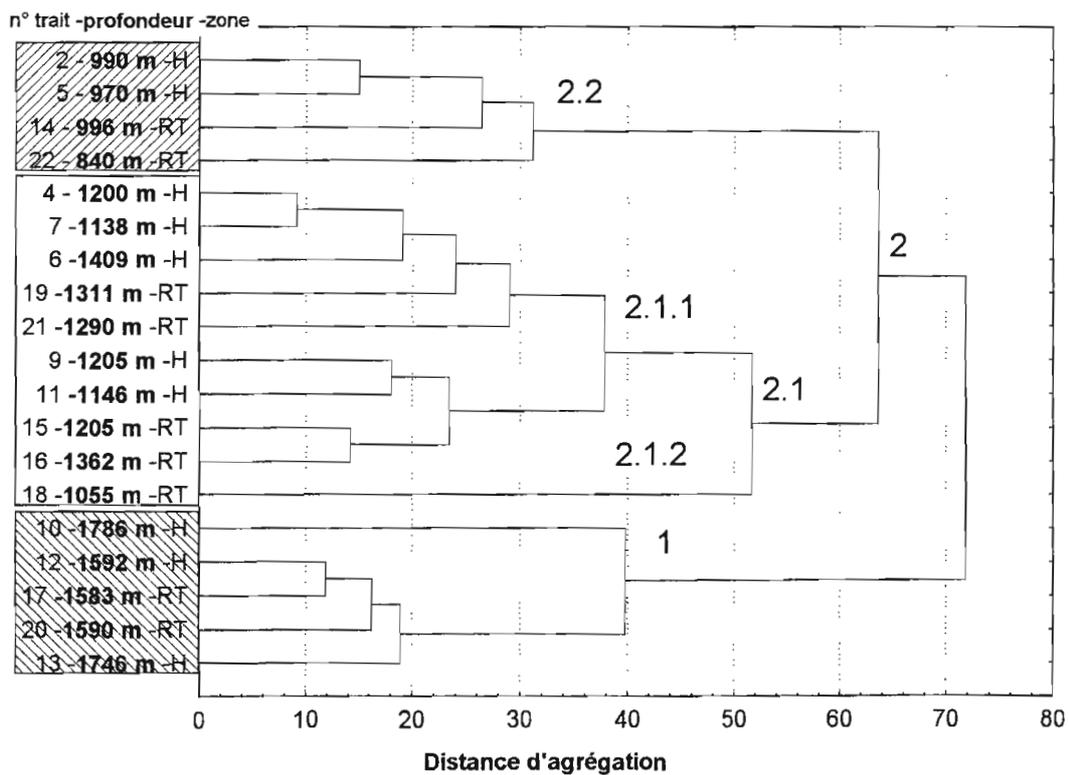


Figure 5. Regroupements des 19 traits de chalut réalisés au cours de la campagne scientifique Prospec1 ; RT=Rockall Trough, H=Hébrides.

1.3.3. Caractéristiques des peuplements

Afin de déterminer les raisons des différences de peuplement par l'intermédiaire des traits de chalut, ceux-ci sont caractérisés en termes de nombre d'espèces, d'abondance et de diversité. Les peuplements exploités par la pêche professionnelle sont traités dans un premier temps, par niveau bathymétrique puis par aire géographique. Les peuplements de poissons identifiés lors de la campagne Prospec1 sont ensuite examinés par niveau bathymétrique.

1.3.3.1. Les peuplements exploités par la pêche professionnelle

Les peuplements par niveau bathymétrique

Les différences entre les 2 peuplements identifiés selon un gradient bathymétrique sont qualitatives plutôt que quantitatives (Tableau 8 et Annexe 5). En effet, les pourcentages des espèces les plus abondantes sont équivalents pour les 2 communautés : 50, 18, 12 et 4 % pour les 4 premières espèces. Par contre au niveau qualitatif si la première espèce est la même, le grenadier *Coryphaenoides rupestris*, les autres espèces changent de rang d'un peuplement à l'autre. Une augmentation des fréquences de *Alepocephalus bairdii* et de *Hoplostethus atlanticus* dans le peuplement 2 le plus profond (1 100-1 300) est notable ainsi que l'apparition dans ce même peuplement de fortes proportions de petits Macrouridae : *Trachyrincus murrayi* et *Caelorinchus labiatus*. Par contre les fréquences de capture du sabre *Aphanopus carbo*, de *Lepidion eques* et du requin-savate *Deania calcea*, élevées dans le peuplement 1 (800-1 100) diminuent avec la profondeur et des espèces comme *Mora moro* et *Molva dypterygia* observées dans le peuplement 1 (800-1 100) deviennent très rares dans le peuplement 2 (1 100-1 300). Les changements d'espèces dominantes sont très liés aux préférences bathymétriques des espèces.

Tableau 8. Les 11 premières espèces capturées par la pêche professionnelle et leurs pourcentages respectifs dans les peuplements 1 (800-1 100 m) et 2 (1 100-1 300 m).

Rang	Peuplement 1 800-1 100 m	% en nombre	Peuplement 2 1100-1300 m	% en nombre
1	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	53.5	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	45.3
2	<i>Aphanopus carbo</i>	18.1	<i>Alepocephalus bairdii</i>	18.5
3	<i>Lepidion eques</i>	10.9	<i>Trachyrincus murrayi</i>	14.6
4	<i>Deania calcea</i>	4.4	<i>Aphanopus carbo</i>	4.1
5	<i>Alepocephalus bairdii</i>	2.6	<i>Lepidion eques</i>	3.4
6	<i>Mora moro</i>	2.5	<i>Hoplostethus atlanticus</i>	3.1
7	<i>Molva dypterygia</i>	1.8	Dalatiidae	2.5
8	<i>Hydrolagus affinis</i>	1.4	<i>Caelorinchus labiatus</i>	2.4
9	<i>Hoplostethus atlanticus</i>	1.1	Siki	1.8
10	Siki	1.0	<i>Deania calcea</i>	0.9
11	Dalatiidae	0.5	<i>Hydrolagus affinis</i>	0.8

La richesse spécifique est légèrement plus forte dans le peuplement 2 (1 100-1 300 m) qui occupe le niveau bathymétrique le plus profond (42 espèces contre 36 à 800-1 100 m) (Tableau 9). Malgré le plus grand nombre d'observations dans le peuplement 2 (1 100-1 300), la différence entre les nombres d'espèces est confirmée par l'analyse des courbes de raréfaction de Hurlbert (Figure 6). Ces courbes montrent également que les peuplements ne sont pas totalement échantillonnés puisqu'elles n'ont pas encore atteint de palier, mais le nombre d'échantillons est suffisant pour pouvoir comparer les 2 peuplements.

L'écart dans le nombre d'espèces explique la valeur plus élevée de l'indice de diversité de Shannon dans le peuplement 2 (1 100-1 300). L'équitabilité est du même ordre dans les 2 peuplements (0.47 environ) ; ils sont donc structurés de la même façon avec 3 espèces très majoritaires, une dizaine d'espèces moins abondantes et de nombreuses espèces rares.

Tableau 9. Diversité spécifique S, indice de diversité de Shannon H', et équitabilité E caractérisant les peuplements des 2 niveaux bathymétriques exploités par la pêche professionnelle.

	Peuplement 1 800-1 100 m	Peuplement 2 1 100-1 300 m
Nombre de traits échantillonnés	21	34
Richesse spécifique, S	36	42
Indice de Shannon, H'	2.31	2.60
Équitabilité, E	0.45	0.48

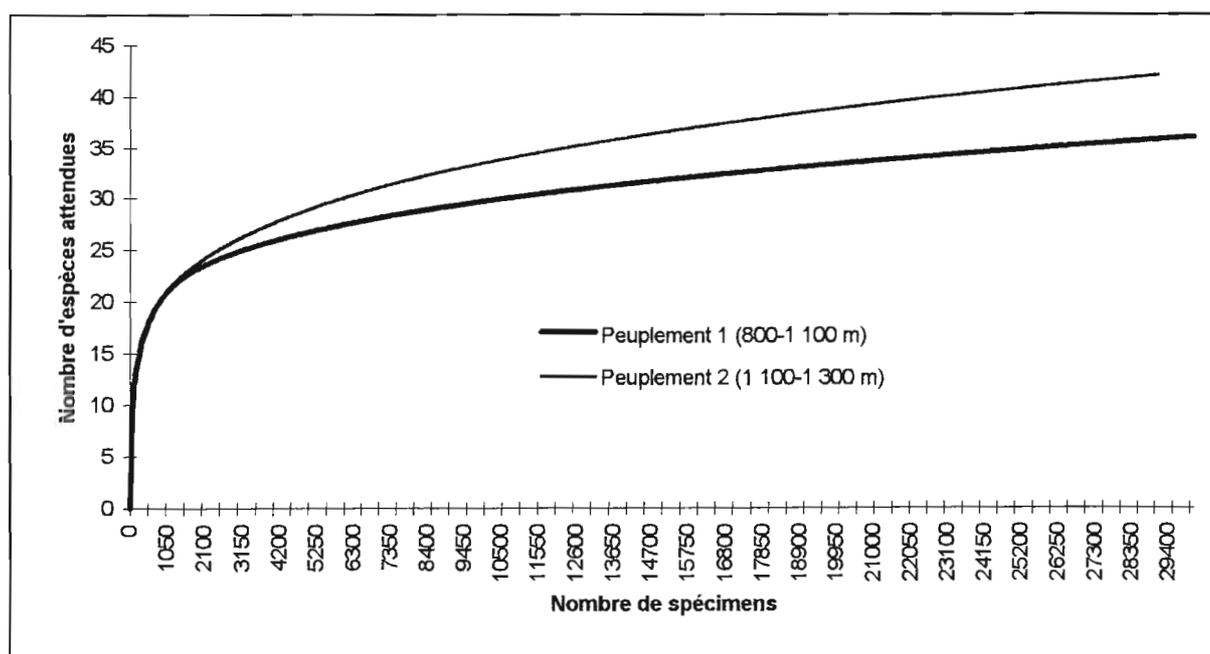


Figure 6. Nombre d'espèces attendues en fonction du nombre de spécimens recensés dans les peuplements 1 (800-1 100 m) et 2 (1 100-1 300 m) exploités par la pêche professionnelle.

Les peuplements par aire géographique

Les 3 peuplements identifiés dans le niveau bathymétrique 1 100-1 300 m, au sud (PSB-P49), au centre (WPB) et au nord (RT-H), présentent à la fois des différences qualitatives et quantitatives (Tableau 10 et Annexe 6). Au niveau quantitatif, les fréquences des 3 premières espèces sont très variables selon les communautés. Dans le peuplement 3, au sud (1 100-1 300/PSB-P49), la première espèce est très largement dominante, elle représente 57 % des captures et la deuxième seulement 9 %. Dans le peuplement 4, au centre (1 100-1 300/WPB), 2 espèces sont dominantes avec des fréquences de 46 et 24 % alors que la troisième espèce ne représente plus que 7 % des captures. Dans le peuplement 5, au nord (1 100-1 300/RT-H), 3 espèces sont majoritaires avec des fréquences de 45, 18 et 16 %, la quatrième ne représente plus que 4 % des prises.

Au niveau qualitatif 9 espèces sur les 11 majoritaires sont communes aux 3 peuplements ; le fait que le grenadier *Coryphaenoides rupestris* soit remplacé par *Alepocephalus bairdii* au premier rang dans le peuplement 4 de la zone intermédiaire (1 100-1 300/WPB) est notable ainsi que la présence au troisième rang dans ce même peuplement de l'empereur *Hoplostethus atlanticus*. Les peuplements 3 au sud (1 100-1 300/PSB-P49) et 5 au nord (1 100-1 300/RT-H) présentent les mêmes 4 espèces les plus abondantes : le grenadier *Coryphaenoides rupestris*, *Alepocephalus bairdii*, *Trachyrincus murrayi* et le sabre *Aphanopus carbo* avec cependant des fréquences variables. Les fréquences de capture des sikis et du sabre diminuent du sud vers le nord. D'autres remplacements d'espèces sont observés entre les 3 aires géographiques, cependant aucun schéma particulier ne semble suivre le gradient latitudinal.

Tableau 10. Les 11 premières espèces capturées par la pêche professionnelle et leurs pourcentages respectifs dans les peuplements 3 (PSB-P49), 4 (WPB) et 5 (RT-H) au niveau bathymétrique 1 100-1 300 m.

Rang	Peuplement 3 1100-1300 m, PSB-P49*	% en nombre	Peuplement 4 1100-1300 m, WPB*	% en nombre	Peuplement 5 1100-1300 m, RT-H*	% en nombre
1	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	56.9	<i>Alepocephalus bairdii</i>	45.7	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	45.5
2	<i>Alepocephalus bairdii</i>	8.8	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	24.0	<i>Alepocephalus bairdii</i>	17.5
3	<i>Trachyrincus murrayi</i>	8.4	<i>Hoplostethus atlanticus</i>	6.5	<i>Trachyrincus murrayi</i>	16.1
4	<i>Aphanopus carbo</i>	4.7	<i>Trachyrincus murrayi</i>	5.9	<i>Aphanopus carbo</i>	4.0
5	<i>Hoplostethus atlanticus</i>	4.0	<i>Lepidion eques</i>	4.8	<i>Lepidion eques</i>	3.4
6	Siki	3.7	<i>Aphanopus carbo</i>	4.0	<i>Caelorinchus labiatus</i>	2.9
7	<i>Halargyreus johnsonii</i>	3.2	Siki	3.0	Dalatiidae	2.8
8	<i>Alepocephalus rostratus</i>	2.8	Dalatiidae	1.7	<i>Hoplostethus atlanticus</i>	2.7
9	<i>Lepidion eques</i>	2.8	<i>Hydrolagus affinis</i>	0.7	Siki	1.4
10	<i>Deania calcea</i>	1.4	<i>Deania calcea</i>	0.7	<i>Deania calcea</i>	0.8
11	<i>Hydrolagus affinis</i>	1.0	<i>Alepocephalus rostratus</i>	0.6	<i>Hydrolagus affinis</i>	0.8

*, abrégations et localisation des zones géographiques dans la Figure 1, p.12.

Le nombre d'espèces est maximal dans le peuplement 5 situé le plus au nord (1 100-1 300/RT-H) (37 espèces pour 25 traits examinés) (Tableau 11) ; il est minimal dans le peuplement 4 de la zone centrale (1 100-1 300/WPB) (25 espèces pour 3 traits examinés) et intermédiaire dans le peuplement 3 de la zone située la plus au sud (1 100-1 300/PSB-P49) (29

espèces pour 6 traits examinés). Malgré des insuffisances dans le plan d'échantillonnage, les courbes de raréfaction de Hurlbert montrent que ce classement resterait identique pour un même nombre d'individus recensés (Figure 7).

Inversement l'équitabilité est maximale dans le peuplement 4 au centre (1 100-1 300/WPB), minimale dans le 5 au nord (1 100-1 300/RT-H) et intermédiaire dans le 3 au sud (1 100-1 300/PSB-P49) (Tableau 11). Les valeurs restent cependant très proches les unes des autres. Il en est de même pour l'indice de diversité de Shannon qui oscille entre 2.44 et 2.55.

Tableau 11. Diversité spécifique S, indice de diversité de Shannon H' et équitabilité E caractérisant les peuplements échantillonnés par la pêche professionnelle dans 3 zones géographiques.

	Peuplement 3 1 100-1 300 m PSB-P49*	Peuplement 4 1 100-1 300 m WPB*	Peuplement 5 1 100-1 300 m RT-H*
Nombre de traits échantillonnés	6	3	25
Richesse spécifique, S	29	25	37
Indice de Shannon, H'	2.44	2.50	2.55
Équitabilité, E	0.50	0.54	0.49

*, abréviations et localisation des zones géographiques dans la Figure 1, p.12.

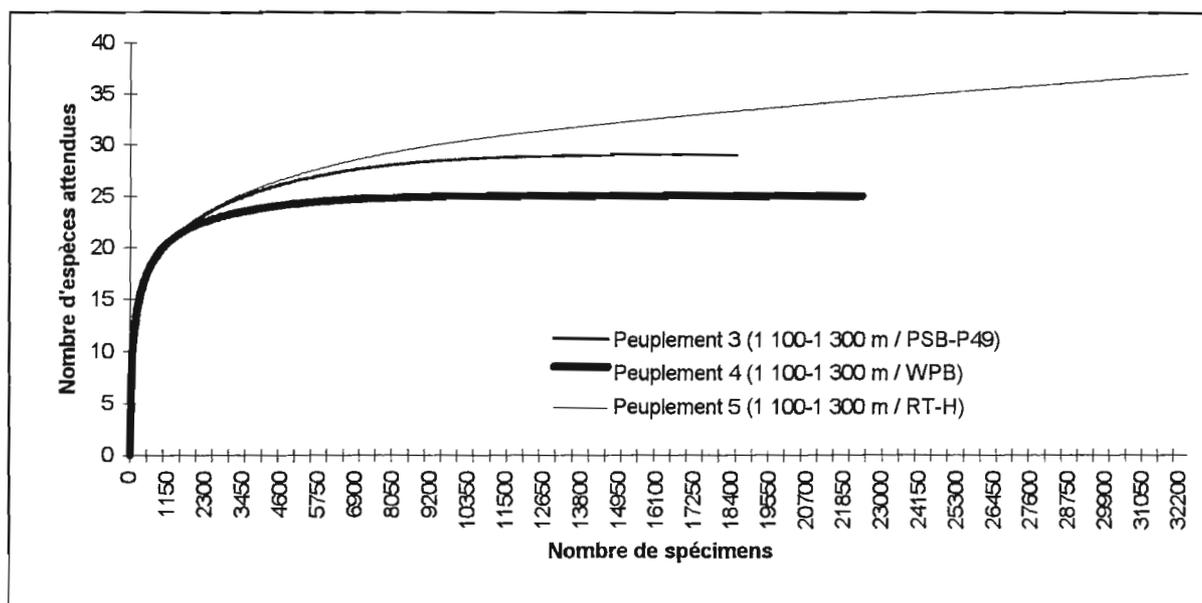


Figure 7. Nombre d'espèces attendues en fonction du nombre de spécimens recensés dans les peuplements 3 (1 100-1 300 m/PSB-P49), 4 (1 100-1 300 m/WPB) et 5 (1 100-1 300 m/RT-H) exploités par la pêche professionnelle.

1.3.3.2. Les peuplements échantillonnés au cours de la campagne scientifique Prospec1

Les peuplements identifiés aux niveaux bathymétriques 800-1 000 m (peuplement 6), 1 100-1 400 m (peuplement 7) et 1 500-1 800 m (peuplement 8) présentent des différences qualitatives et quantitatives (Tableau 12 et Annexe 7). Dans le peuplement 6 le moins profond (Prospec1/800-1 000) une seule espèce est majoritaire, elle représente 79 % des captures (la deuxième espèce ne correspond plus qu'à 4 % des prises). Deux espèces constituent la majeure partie de la pêche sur les peuplements 7 et 8 plus profonds (Prospec1/1 100-1 400 et Prospec1/1 500-1 800). Dans ceux-ci la première espèce représente environ 65 % des captures, la deuxième 16 et 11 % respectivement et dès la troisième espèce la fréquence de capture est inférieure à 4 %.

Le grenadier *Coryphaenoides rupestris* est l'espèce la plus abondante dans les 3 peuplements et alors que le sabre *Aphanopus carbo* est la deuxième dans le peuplement 6 le moins profond (Prospec1/800-1 000) ; c'est *Alepocephalus bairdii* qui occupe ce rang dans les 2 peuplements les plus profonds. Le peuplement 6 (Prospec1/800-1 000) est caractérisé par la présence de nombreux poissons de petites tailles et des bathypélagiques comme *Nezumia aequalis*, *Halargyreus johnsonii*, *Xenodermichthys copei* et les Myctophidae. Le peuplement 8 le plus profond (Prospec1/1 500-1 800) est remarquable par le nombre de nouvelles espèces parmi les espèces les plus abondantes comme *Alepocephalus agassizi*, *Coryphaenoides guentheri*, *Rouleina attrita* ou *Notacanthus chemnitzii*.

Tableau 12. Les 12 premières espèces capturées lors de la campagne scientifique Prospec1 et leurs pourcentages respectifs dans les peuplements 6 (800-1 000 m), 7 (1 100-1 400 m) et 8 (1 500-1 800 m).

Rang	Peuplement 6 Prospec1/800-1 000 m	% en nombre	Peuplement 7 Prospec1/1 100-1 400 m	% en nombre	Peuplement 8 Prospec1/1 500-1 800 m	% en nombre
1	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	78.7	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	64.4	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	65.3
2	<i>Aphanopus carbo</i>	3.6	<i>Alepocephalus bairdii</i>	16.5	<i>Alepocephalus bairdii</i>	11.2
3	<i>Lepidion eques</i>	3.5	<i>Trachyrincus murrayi</i>	3.8	<i>Alepocephalus agassizi</i>	3.4
4	<i>Nezumia aequalis</i>	2.2	<i>Aphanopus carbo</i>	2.5	<i>Coryphaenoides guentheri</i>	3.3
5	<i>Xenodermichthys copei</i>	1.6	<i>Lepidion eques</i>	1.8	<i>Rouleina attrita</i>	2.9
6	Myctophidae	1.5	<i>Centroscymnus crepidater</i>	1.4	<i>Harriotta raleighana</i>	1.8
7	<i>Halargyreus johnsonii</i>	1.4	<i>Lampanyctus ater</i>	1.3	<i>Notacanthus chemnitzii</i>	1.3
8	<i>Alepocephalus bairdii</i>	1.3	<i>Etmopterus princeps</i>	1.2	<i>Trachyrincus murrayi</i>	1.2
9	<i>Centroscymnus crepidater</i>	1.0	<i>Centroscymnus coelolepis</i>	0.8	<i>Caelorinchus labiatus</i>	1.1
10	<i>Notacanthus bonapartei</i>	0.5	<i>Venefica proboscidea</i>	0.6	<i>Lampanyctus ater</i>	0.9
11	<i>Helicolenus dactylopterus</i>	0.5	<i>Chimaera monstrosa</i>	0.5	<i>Synaphobranchus kaupii</i>	0.8
12	<i>Lampanyctus ater</i>	0.5	<i>Caelorinchus labiatus</i>	0.5	<i>Coryphaenoides mediterraneus</i>	0.7

La large gamme bathymétrique échantillonnée (800-1 800 m) permet de localiser les limites inférieures ou supérieures de distribution de certaines espèces ou leur préférendum bathymétrique (Figure 8). La limite inférieure de distribution de *Helicolenus dactylopterus* est située à 800-1 000 m et celle de *Lepidion eques* et de *Nezumia aequalis* à 1 100-1 400 m.

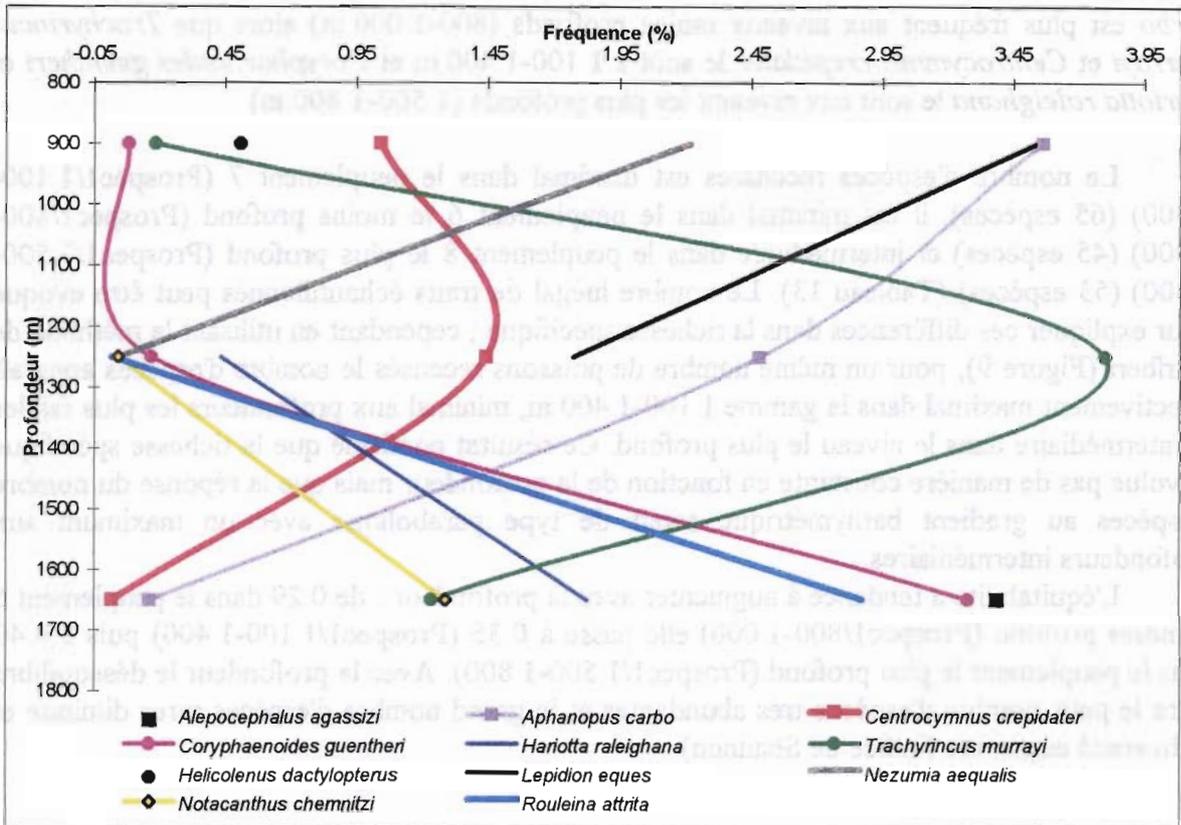


Figure 8. Limites de distribution bathymétrique de quelques espèces de poissons profonds ; les gammes bathymétriques sont représentées par leur profondeur moyenne, soit 900 m pour 800-1 000 m, 1250 m pour 1 100-1 400 m et 1650 m pour 1 500-1 800 m.

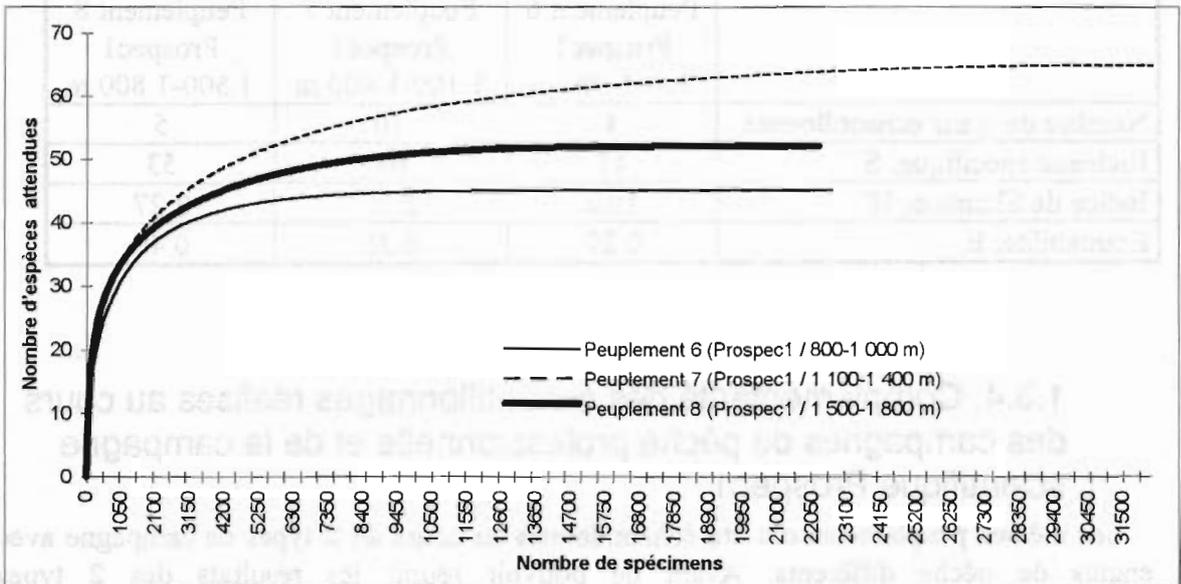


Figure 9. Nombre d'espèces attendues en fonction du nombre de spécimens recensés dans les peuplements 6 (800-1 000 m), 7 (1 100-1 400 m) et 8 (1 500-1 800 m) échantillonnés lors de la campagne scientifique Prospec1.

La limite supérieure de distribution de *Alepocephalus agassizi* est située à 1 500-1 800 m et celle de *Rouleina attrita* et de *Notacanthus chemnitzii* à 1 100-1 400 m. Le sabre *Aphanopus carbo* est plus fréquent aux niveaux moins profonds (800-1 000 m) alors que *Trachyrincus murrayi* et *Centrocyttus crepidater* le sont à 1 100-1 400 m et *Coryphaenoides guentheri* et *Hariotta raleighana* le sont aux niveaux les plus profonds (1 500-1 800 m).

Le nombre d'espèces recensées est maximal dans le peuplement 7 (Prospec1/1 100-1 400) (65 espèces), il est minimal dans le peuplement 6 le moins profond (Prospec1/800-1 000) (45 espèces) et intermédiaire dans le peuplement 8 le plus profond (Prospec1/1 500-1 800) (53 espèces) (Tableau 13). Le nombre inégal de traits échantillonnés peut être évoqué pour expliquer ces différences dans la richesse spécifique ; cependant en utilisant la méthode de Hurlbert (Figure 9), pour un même nombre de poissons recensés le nombre d'espèces apparaît effectivement maximal dans la gamme 1 100-1 400 m, minimal aux profondeurs les plus faibles et intermédiaire dans le niveau le plus profond. Ce résultat confirme que la richesse spécifique n'évolue pas de manière constante en fonction de la profondeur mais que la réponse du nombre d'espèces au gradient bathymétrique serait de type parabolique avec un maximum aux profondeurs intermédiaires.

L'équitabilité a tendance à augmenter avec la profondeur : de 0.29 dans le peuplement 6 le moins profond (Prospec1/800-1 000) elle passe à 0.35 (Prospec1/1 100-1 400) puis à 0.40 dans le peuplement le plus profond (Prospec1/1 500-1 800). Avec la profondeur le déséquilibre entre le petit nombre d'espèces très abondantes et le grand nombre d'espèces rares diminue et la diversité augmente (indice de Shannon).

Tableau 13. Diversité spécifique S, indice de diversité de Shannon H', et équitabilité E caractérisant les peuplements échantillonnés au cours de la campagne scientifique Prospec1 aux 3 niveaux bathymétriques.

	Peuplement 6 Prospec1 800-1 000 m	Peuplement 7 Prospec1 1 100-1 400 m	Peuplement 8 Prospec1 1 500-1 800 m
Nombre de traits échantillonnés	4	10	5
Richesse spécifique, S	45	65	53
Indice de Shannon, H'	1.62	2.10	2.27
Équitabilité, E	0.29	0.35	0.40

1.3.4. Complémentarité des échantillonnages réalisés au cours des campagnes de pêche professionnelle et de la campagne scientifique Prospec1

Les mêmes peuplements ont été échantillonnés au cours de 2 types de campagne avec des engins de pêche différents. Avant de pouvoir réunir les résultats des 2 types d'échantillonnage il est nécessaire de vérifier qu'ils sont compatibles en comparant les images fournies par les 2 campagnes pour les peuplements localisés dans la zone géographique nord RT-H à 800-1 100 m (peuplements 1 (800-1 100) et 6 (Prospec1/800-1 000)) et à 1 100-1 400 m (peuplements 5 (1 100-1 300/RT-H) et 7 (Prospec1/1 100-1 400)).

1.3.4.1. Comparaison des résultats des échantillonnages réalisés au cours des 2 types de campagne sur les mêmes peuplements

L'examen des fréquences relatives des espèces recensées sur les mêmes peuplements par les 2 types de campagne révèle que 80 % des captures sont réalisées avec seulement 1 espèce dominante (peuplement 6 ; Prospec1/800-1 000 m) ou 2 (peuplement 7 ; Prospec1/1 100-1 400 m) lors de la campagne scientifique Prospec1, alors que 3 espèces le sont dans les captures de la pêche professionnelle (Tableau 14).

Qualitativement les espèces les plus abondantes (les 3 premières à 800-1 100 m et les 5 premières à 1 100-1 400 m) sont les mêmes pour les peuplements examinés par les 2 types d'échantillonnage. La présence de nombreuses espèces de petite taille, longilignes ou méso- et bathy-pélagiques est remarquable dans les captures de la campagne Prospec1 ; ce sont par exemple *Xenodermichthys copei*, les Myctophidae, *Lampanyctus ater*, *Venefica proboscidea*. Le maillage plus petit de la double poche du cul du chalut Arrow et sa plus grande ouverture verticale expliquent la présence de ces espèces. Ce sont par contre les stratégies de pêche choisies et la connaissance des professionnels qui expliquent la présence de l'empereur *Hoplostethus atlanticus* et du siki, 2 espèces commerciales ciblées, dans les captures des campagnes de pêche professionnelle.

Tableau 14. Liste des 12 premières espèces recensées au cours des campagnes de pêche professionnelle et de la campagne scientifique Prospec1 et leurs pourcentages respectifs dans les peuplements 1, 6, 5 et 7 de la zone nord (RT-H), aux niveaux bathymétriques 800-1 100 m et 1 100-1 400 m.

Rang	Pêche professionnelle		Campagne Prospec1		Pêche professionnelle		Campagne Prospec1	
	Peuplement 1 800-1 100 m	% en nombre	Peuplement 6 800-1 000 m	% en nombre	Peuplement 5 1 100-1 300 m/RT-H*	% en nombre	Peuplement 7 1 100-1 400 m	% en nombre
1	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	53.5	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	78.7	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	45.5	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	64.4
2	<i>Aphanopus carbo</i>	18.1	<i>Aphanopus carbo</i>	3.6	<i>Alepocephalus bairdii</i>	17.5	<i>Alepocephalus bairdii</i>	16.5
3	<i>Lepidion eques</i>	10.9	<i>Lepidion eques</i>	3.5	<i>Trachyrincus murrayi</i>	16.1	<i>Trachyrincus murrayi</i>	3.8
4	<i>Deania calcea</i>	4.4	<i>Nezumia aequalis</i>	2.2	<i>Aphanopus carbo</i>	4.0	<i>Aphanopus carbo</i>	2.5
5	<i>Alepocephalus bairdii</i>	2.6	<i>Xenodermichthys copei</i>	1.6	<i>Lepidion eques</i>	3.4	<i>Lepidion eques</i>	1.8
6	<i>Mora moro</i>	2.5	Myctophidae	1.5	<i>Caelorinchus labiatus</i>	2.9	<i>Centroscymnus crepidater</i>	1.4
7	<i>Molva dypterygia</i>	1.8	<i>Halargyreus johnsonii</i>	1.4	Dalatiidae	2.8	<i>Lampanyctus ater</i>	1.3
8	<i>Hydrolagus affinis</i>	1.4	<i>Alepocephalus bairdii</i>	1.3	<i>Hoplostethus atlanticus</i>	2.7	<i>Etmopterus princeps</i>	1.2
9	<i>Hoplostethus atlanticus</i>	1.1	<i>Centroscymnus crepidater</i>	1.0	Siki	1.4	<i>Centroscymnus coelolepis</i>	0.8
10	Siki	1.0	<i>Notacanthus bonapartei</i>	0.5	<i>Deania calcea</i>	0.8	<i>Venefica proboscidea</i>	0.6
11	Dalatiidae	0.5	<i>Helicolenus dactylopterus</i>	0.5	<i>Hydrolagus affinis</i>	0.8	<i>Chimaera monstrosa</i>	0.5
12	<i>Nezumia aequalis</i>	0.4	<i>Lampanyctus ater</i>	0.5	<i>Apristurus sp.</i>	0.4	<i>Caelorinchus labiatus</i>	0.5

*, abréviations et localisation des zones géographiques dans la Figure 1, p.12.

Le nombre d'espèces recensées par la pêche professionnelle est inférieur à celui observé au cours de la campagne scientifique Prospec1 pour un même peuplement bien que le nombre de traits effectués soit supérieur (Tableau 15). Par contre l'équitabilité est supérieure lors des campagnes de pêche professionnelle. La dominance du peuplement par peu d'espèces très abondantes et la présence de nombreuses espèces rares sont plus accentuées lors de la campagne scientifique Prospec1. L'indice de diversité de Shannon est plus élevé dans les campagnes de pêche du fait de l'équitabilité plus forte et malgré le nombre d'espèces plus faible.

Tableau 15. Diversité spécifique S, indice de diversité de Shannon H', et équitabilité E caractérisant les peuplements 1, 6, 5 et 7 échantillonnés au cours des campagnes de pêche professionnelle et de la campagne scientifique Prospec1 dans la zone nord (RT-H), dans les niveaux bathymétriques 800-1 100 m et 1 100-1 400 m.

	Peuplement 1 800-1 100	Peuplement 6 800-1 000	Peuplement 5 1 100-1 300	Peuplement 7 1 100-1 400
Campagne de pêche	professionnelle	scientifique	professionnelle	scientifique
Nombre de traits échantillonnés	21	4	25	10
Diversité spécifique, S	36	45	37	65
Indice de Shannon, H'	2.31	1.62	2.55	2.10
Equitabilité, E	0.45	0.29	0.49	0.35

L'organisation des peuplements apparaît différente lorsqu'ils sont échantillonnés par la pêche professionnelle et par la pêche scientifique. Les espèces les plus abondantes sont les mêmes dans les 2 échantillonnages, mais leurs proportions sont très variables en raison de la sélectivité des engins et des stratégies de pêche appliquées. Les résultats des 2 types de campagnes ne peuvent donc pas être traités simultanément d'une manière quantitative, mais il est possible de le faire qualitativement pour avoir un image plus complète des peuplements.

1.3.4.2. Les peuplements des différents niveaux bathymétriques

Toutes les espèces qui étaient représentées par plus d'un spécimen dans les échantillons des campagnes de pêche et de la campagne Prospec1 ont été rassemblées. Chaque espèce est rangée, selon son mode d'alimentation principal et son mode de vie par rapport au substrat (Whitehead *et al.*, 1984), dans l'une des 3 classes suivantes : benthique, benthopélagique et pélagique. Les tailles maximales des différentes espèces ont également été relevées. Pour tenter de mettre en évidence des spécificités comportementales dans les niveaux bathymétriques définis, les espèces sont regroupées en fonction de leur appartenance à un seul niveau, à 2 niveaux ou aux 3 niveaux parmi les 3 strates bathymétriques définies (800-1 100, 1 100-1 400 et 1 500-1 800 m) (Figure 10).

Dans les 2 types de campagne réalisée 78 espèces ont été recensées ; 48 ont été observées dans la strate bathymétrique 800-1 100 m, 66 entre 1 100 et 1 400 m et 42 au niveau 1 500-1 800 m. Dans les 3 peuplements ce sont les espèces benthopélagiques qui dominent, ce sont aussi celles qui sont préférentiellement capturées par l'engin de pêche utilisé, le chalut de fond.

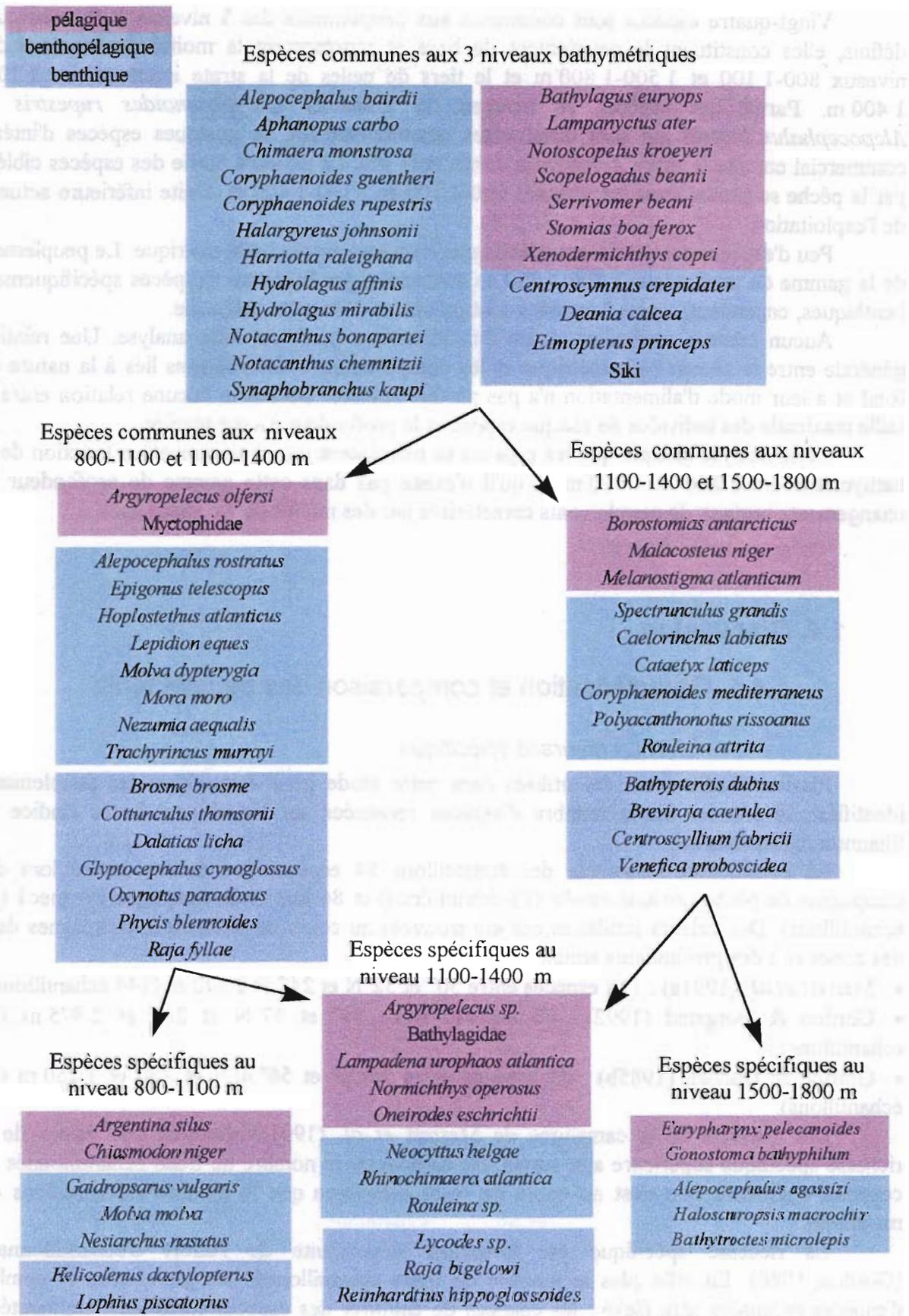


Figure 10. Répartition des espèces en fonction de leur comportement et de leur appartenance à 1, 2 ou 3 niveaux bathymétriques.

Vingt-quatre espèces sont communes aux peuplements des 3 niveaux bathymétriques définis, elles constituent le peuplement de base et représentent la moitié des espèces des niveaux 800-1 100 et 1 500-1 800 m et le tiers de celles de la strate intermédiaire 1 100-1 400 m. Parmi ces espèces se trouvent le grenadier *Coryphaenoides rupestris* et *Alepocephalus bairdii* qui sont dominantes quantitativement, et quelques espèces d'intérêt commercial comme le sabre *Aphanopus carbo* et le siki. La majeure partie des espèces ciblées par la pêche se situent dans les gammes 800-1 100 et 1 100-1 400 m, limite inférieure actuelle de l'exploitation.

Peu d'espèces sont vraiment spécifiques à un seul niveau bathymétrique. Le peuplement de la gamme de profondeur 1 500-1 800 se caractérise par l'absence d'espèces spécifiquement benthiques, cependant, seules 5 espèces sont présentes dans cette catégorie.

Aucun schéma particulier n'a pu être identifié à partir de cette analyse. Une relation générale entre le niveau bathymétrique et les comportements des poissons liés à la nature du fond et à leur mode d'alimentation n'a pas pu être révélée. De même aucune relation entre la taille maximale des individus de chaque espèce et la profondeur n'a été révélée.

Cette analyse indique que les espèces se remplacent progressivement en fonction de la bathymétrie entre 800 et 1 800 m et qu'il n'existe pas dans cette gamme de profondeur de changements brutaux de peuplements caractérisés par des modes de vie spécialisés.

1.4. Discussion

1.4.1. Caractérisation et comparaison des peuplements

1.4.1.1. La diversité spécifique

Plusieurs indices ont été utilisés dans cette étude pour caractériser les peuplements identifiés ; le premier est le nombre d'espèces recensées sur lequel sont basés l'indice de Shannon et l'équitabilité.

En considérant l'ensemble des échantillons 54 espèces ont été recensées lors des campagnes de pêche professionnelle (55 échantillons) et 86 lors de la campagne Prospec1 (19 échantillons). Des valeurs similaires ont été trouvées au cours de différentes campagnes dans des zones et à des profondeurs similaires :

- Merrett *et al.* (1991a) : 118 espèces entre 50° et 52°N et 247 et 2 172 m (144 échantillons),
- Gordon & Bergstad (1992) : 66 espèces entre 54° et 57°N et 245 et 2 975 m (60 échantillons),
- Gordon & Duncan (1985b) : 63 espèces entre 56°20' et 56°50'N et 750 et 1 250 m (41 échantillons).

Les résultats de la campagne de Merrett *et al.* (1991a) donnent une valeur de la richesse spécifique supérieure aux autres. En comparant le nombre de traits échantillonnés on constate également que c'est au cours de cette campagne que le nombre d'échantillons est maximum.

La richesse spécifique est fortement dépendante de l'effort d'échantillonnage (Gordon, 1986). En effet plus le nombre de traits échantillonnés est grand plus le nombre d'espèces recensées sera élevé : les chances de capturer des espèces rares sont augmentées. D'après Koslow *et al.* (1994) 140 échantillons étaient nécessaires pour observer la stabilisation du nombre cumulé d'espèces dans les communautés de poissons profonds démersaux entre 800 et 1 200 m au sud-est de l'Australie. La moitié du nombre total d'espèces est obtenue dans les

20 premiers traits échantillonnés. Ils montrent aussi que l'indice de Shannon est très variable si le nombre d'échantillons est faible et qu'il ne se stabilise qu'à partir d'un nombre de traits supérieur à 40. Malgré la remarque de Daget (1979) qui souligne que l'indice de Shannon est une estimation non biaisée de la diversité du peuplement et que toutes variations des indices de diversité d'un même peuplement échelonnés dans le temps permettront de suivre globalement l'évolution de celui-ci il apparaît nécessaire de tenir compte de l'effort d'échantillonnage. Selon Koslow (1993) les strates où moins de 10 échantillons ont été réalisés ne peuvent être considérées comme bien représentées.

D'après cette étude le maximum de richesse spécifique est situé dans la gamme bathymétrique 1 100-1 400 m, mais aucune tendance latitudinale n'est constatée. Des variations de la richesse et/ou de la diversité spécifique avec la profondeur et/ou la latitude ont également été observées par de nombreux auteurs ; certains définissent un maximum de diversité et d'autres une tendance générale.

Un gradient latitudinal de la richesse ou de la diversité spécifique a été montré par :

- Merrett (1987) pour les peuplements de poissons profonds de l'Atlantique nord-est (entre 4 000 et 5 440 m) ; cependant des travaux ultérieurs ne révèlent plus cet effet (Merrett, 1992),
- McClatchie *et al.* (1997) pour les communautés de poissons démersaux au sud-est de la Nouvelle-Zélande en direction du pôle entre 80 et 900 m.

Une diminution du nombre d'espèces avec la profondeur a été soulignée à de nombreuses reprises pour les peuplements de poissons :

- Gordon & Bergstad (1992) dans le chenal de Rockall (Atlantique du nord-est) entre 250 et 2 000 m,
- Uiblein *et al.* (1996) dans les îles Canaries entre 70 et 1 100 m,
- Stefanescu *et al.* (1993) et Morales-Nin *et al.* (1997) dans la mer Catalane (Méditerranée) entre 1 000 et 2 250 m,
- Snelgrove & Haedrich (1985) dans le Newfoundland entre 204 et 2 325 m,
- Haedrich *et al.* (1975) en Nouvelle Angleterre entre 140 et 1 900 m.

Les travaux d'autres auteurs sur les communautés de poissons et sur des communautés d'organismes benthiques montrent, comme dans la présente étude, que la richesse spécifique n'évolue pas selon un gradient linéaire, mais qu'il existe un maximum de diversité à des profondeurs intermédiaires. Cette réponse de type parabolique du nombre d'espèces en fonction de la profondeur peut être expliquée en admettant l'hypothèse d'un niveau de perturbation biologique intermédiaire à la profondeur où le maximum de richesse spécifique est atteint. Dans des conditions où le taux de remplacement entre espèces compétitives est faible et où des taux de prédation modérément élevés, induisant une perturbation, empêchent le peuplement d'atteindre un équilibre, une richesse spécifique élevée est maintenue. Ces conditions sont réunies en milieu profond au niveau du bas de la pente continentale et du talus. En haut de la pente et sur le plateau continental, la productivité étant plus forte, malgré le grand nombre de prédateurs les taux de croissance plus élevés des populations rendent la prédation moins efficace pour éviter d'atteindre l'état d'équilibre. Inversement dans la plaine abyssale la pression de prédation est trop faible et malgré les faibles taux de croissance des populations, dus à la raréfaction des ressources alimentaires, les peuplements tendent vers un état d'équilibre qui n'est pas propice au maintien d'un grand nombre d'espèces (Gage & Tyler, 1991). Le maximum de richesse spécifique se situerait entre 750 et 2 250 m de profondeur selon les zones de l'Atlantique nord considérées (Haedrich & Merrett, 1990). Dans le Pacifique nord-est le nombre d'espèce est maximal à 600-700 m, faible entre 1 600 et 1 700 m, augmente à nouveau entre 2 800 et 2 900 m et diminue ensuite (Pearcy *et al.*, 1982). Gordon & Duncan (1985b) observent une diversité de poissons maximale au niveau des 750 m dans le chenal de

Rockall (RT) avec le chalut Granton trawl, mais avec les autres engins utilisés aucune tendance claire n'est observée. Cet exemple montre que la richesse spécifique est dépendante de l'engin d'échantillonnage utilisé (ce point sera traité dans le paragraphe suivant).

1.4.1.2. Les listes d'espèces

Des difficultés dans la détermination des espèces peu communes ont parfois été rencontrées et la comparaison de listes faunistiques d'origines différentes se heurte à ce problème. Ainsi dans la présente étude il est probable que les requins *Apristurus laurussoni* et *Apristurus sp.* capturés respectivement lors de la campagne Prospec1 et des campagnes de pêche professionnelle soient la même espèce. Des incertitudes existent également sur la classification et la systématique de ces espèces rendant peu précis un travail au niveau des genres ou des familles (Carney *et al.*, 1983).

Deux espèces sont majoritaires dans les captures analysées ici : le grenadier *Coryphaenoides rupestris* et *Alepocephalus bairdii*. Elles sont aux rangs 1 et 2 dans 5 des 8 peuplements détaillés et dans les autres elles sont au moins dans les 8 premières espèces. Les autres espèces moins nombreuses sont plus ou moins observées dans tous les peuplements à des rangs différents.

Ces mêmes espèces sont retrouvées dans les travaux d'autres auteurs dans les mêmes zones et les mêmes gammes bathymétriques, mais ceux-ci signalent également la présence en grande quantité d'espèces non observées ici comme *Synaphobranchus kaupi* ou *Nezumia aequalis* (Gordon *et al.*, 1996 ; Gordon & Bergstad, 1992 ; Gordon & Duncan, 1985b). Les différences de composition spécifique ont été attribuées à la sélectivité des chaluts ; cela pose donc des problèmes pour la comparaison de listes faunistiques établies par des engins différents. De nombreux auteurs ont mis en évidence, comme dans cette étude, que l'utilisation de plusieurs engins de pêche donnaient des images différentes du même peuplement (Gordon, 1986 ; Merrett & Marshall, 1981 ; Percy *et al.*, 1982).

Le maillage est un élément majeur de la sélectivité. L'utilisation d'un chalut équipé d'une double poche avec des mailles de 20 mm a permis d'observer de nombreuses espèces de petite taille lors de la campagne Prospec1. Le gréement du chalut importe également : la présence des petits bathypélagiques recensés lors de la campagne Prospec1 est d'une part due au maillage plus petit, mais aussi à la plus grande ouverture verticale du chalut Arrow. Il est important de préciser que des poissons de petites tailles peuvent être capturés alors que les jeunes poissons des espèces de grandes tailles, comme la plupart des espèces commerciales, sauf le grenadier n'ont jamais été capturés par la pêche professionnelle. L'absence des juvéniles dans les captures n'est donc pas un effet de la sélectivité des chaluts. Ils ne sont pas accessibles à l'engin de pêche : ils sont soit dans d'autres secteurs, soit à d'autres niveaux bathymétriques ou ils n'évoluent pas près du fond où s'effectue le chalutage.

Plusieurs engins de pêche donneront des images différentes et partielles du peuplement et selon les chaluts utilisés l'espèce dominante peut changer. Ainsi dans les travaux de Merrett *et al.* (1991a) et de Gordon & Bergstad (1992) *Synaphobranchus kaupi* est dominant dans les captures d'un certain type d'engin, et *Alepocephalus bairdii* dans les captures d'un autre, sur les mêmes zones géographiques et bathymétriques. Cela a également été démontré pour des peuplements benthiques (Sibuet & Segonzac, 1985).

Pour avoir l'image la plus précise d'un peuplement en terme de diversité spécifique, d'abondance et de biomasse il est nécessaire de combiner les captures de plusieurs engins (Koslow *et al.*, 1994 ; Gordon & Bergstad, 1992 ; Merrett *et al.*, 1991a).

1.4.2. Zonation des peuplements

1.4.2.1. Le facteur bathymétrique

Les différents peuplements de poissons démersaux identifiés dans cette étude sont distribués selon un gradient bathymétrique. Les principales espèces se retrouvent d'un peuplement à l'autre, mais leurs fréquences varient. L'organisation des peuplements en relation avec la profondeur a été mise en évidence à de nombreuses reprises chez des communautés benthiques et mégabenthiques (Gage & Tyler, 1991 ; Sibuet & Segonzac, 1985 ; Desbruyères *et al.*, 1985 ; Grassle *et al.*, 1975) et chez des peuplements de poissons démersaux, en Atlantique (Gordon *et al.*, 1996 ; Gordon & Bergstad, 1992), en Méditerranée (Stefanescu *et al.*, 1993 ; Stefanescu *et al.*, 1994 ; Morales-Nin *et al.*, 1997) et dans le Pacifique (Pearcy *et al.*, 1982).

Dans cette étude les paramètres physiques ou biologiques expliquant la délimitation bathymétrique des peuplements n'ont pas été mesurés, mais de manière générale 3 gradients peuvent être identifiés pour expliquer la zonation bathymétrique (Carney *et al.*, 1983) :

- Le premier est celui de facteurs tels que la température, la salinité ou la pression qui ont des conséquences sur la physiologie des organismes et qui limitent la distribution des espèces.

Le gradient thermique est fortement lié à la profondeur et il a souvent été évoqué pour expliquer la zonation bathymétrique des peuplements de poissons profonds, de la dorsale médio-Atlantique (Hareide & Garnes, 1998), de Norvège (Bergstad *et al.*, 1998) de la mer d'Irmingier à l'ouest de l'Islande (Haedrich & Krefft, 1978), mais aussi pour les peuplements de poissons du plateau continental (Domain, 1980 ; Chabanne, 1985).

Les changements de salinité selon la bathymétrie sont faibles sur la pente continentale et ils n'affectent sans doute pas les poissons (Gordon *et al.*, 1995), mais des changements à long terme de la salinité de surface en relation avec la distribution des masses d'eau peuvent exister. Dans les années 70 une grande anomalie de salinité a été observée en surface dans le chenal de Rockall et a aussi été détectée en profondeur. Le déclin des stocks de poissons dans l'Atlantique est sans doute lié à cette anomalie bien qu'aucun mécanisme n'ait été suggéré (Haedrich, 1997).

L'adaptation biochimique à la pression chez les poissons s'est réalisée par le développement d'enzymes insensibles à la pression plutôt que par la production d'enzymes adaptées à une gamme de pressions données (Gibbs, 1997). Somero (1982) évoque par exemple le cas de l'enzyme LDH (lactate deshydrogénase) ; cette protéine a la propriété d'être ou non sensible à la pression. Les poissons pourvus d'une enzyme insensible à la pression peuvent coloniser les grandes profondeurs. En revanche, cette enzyme est moins efficace et elle ne leur permet pas d'être compétitif dans les eaux moins profondes où les poissons pourvus d'une enzyme sensible ont un métabolisme plus performant.

- Le second gradient évoqué est celui d'un changement dans la nature des ressources.

Pour des prédateurs dont le régime alimentaire est très spécialisé la disparition de leurs proies principales peut signifier une limitation dans leur distribution bathymétrique. Une relation étroite a été montrée entre les distributions bathymétriques des proies et des prédateurs chez les communautés de poissons du chenal de Rockall (Gordon & Mauchline, 1990).

La nature du sol est une autre ressource dont la qualité peut varier avec la profondeur et la topographie du fond. La nature des sédiments associée aux courants a été évoquée pour expliquer la répartition bathymétrique de la mégafaune (Poissons, Echinodermes,

Arthropodes...) de Nouvelle Angleterre (USA) entre 140 et 1 900 m (Haedrich *et al.*, 1975). Les facteurs édaphiques sont aussi impliqués dans la distribution des peuplements de poissons démersaux du plateau continental (Chabanne, 1985 ; Domain, 1980 ; Quiniou, 1986).

- Le troisième gradient identifié est la variation des quantités de ressources avec la profondeur. L'absence de lumière fait de l'environnement profond un système aphytal et la plus grande part de la ressource trophique provient des couches de surface (Gordon *et al.*, 1995). Celle-ci peut être directement absorbée par des poissons charognards opportunistes (Priede *et al.*, 1991), mais elle alimente également la faune mégabenthique (Sibuet & Segonzac, 1985), à son tour consommée par les poissons (Bergstad *et al.*, 1998). Des variations dans la production de surface ne sont pas sans conséquence sur la faune profonde (Haedrich, 1997). Par exemple la diminution de la quantité d'organismes mésopélagiques en mer Catalane (Méditerranée) entre 100 et 2 250 m provoque le remplacement des poissons à besoins énergétiques élevés par des espèces dont le métabolisme est plus faible (Stefanescu *et al.*, 1993). Par contre dans les zones à forte productivité de surface la zonation bathymétrique est moins flagrante (Snelgrove & Haedrich, 1985).

Ces gradients expliquant la distribution bathymétrique des espèces sont progressifs ; des discontinuités bathymétriques brutales sont rares dans la même région géographique (Carney *et al.*, 1983). Cela implique donc des changements faunistiques subtils, en continu par le jeu des chevauchements des distributions des espèces composant les peuplements (Snelgrove & Haedrich, 1985). Le taux de changement peut cependant varier avec la profondeur (Stefanescu *et al.*, 1993). Les remplacements faunistiques continus dans les peuplements de poissons profonds ont été montrés dans cette étude et soulignés par de nombreux auteurs qui concluent qu'il n'existe pas de zonation bathymétrique franche *sensu stricto* (Pearcy *et al.*, 1982 ; Merrett & Domanski, 1985 ; Shibarov *et al.*, 1988).

1.4.2.2. Le facteur géographique

Le premier facteur de zonation des peuplements de poissons profonds déterminé au cours de cette étude est la profondeur, mais une séparation des échantillons en fonction de la latitude a été mise en évidence dans la gamme bathymétrique 1 100-1 300 m. Cette différence géographique n'a pas été observée dans les échantillons provenant de la campagne scientifique Prospecl réalisée sur une zone plus restreinte ; à petite échelle seule la profondeur structure les peuplements (Lorance, 1998).

Beaucoup d'auteurs évoquent également la latitude comme un second facteur de zonation après la bathymétrie (Koslow *et al.*, 1994 ; Rätz, 1984 ; Merrett, 1992 ; Gordon *et al.*, 1996 ; Haedrich & Merrett, 1990 ; Koslow, 1993 ; Haedrich & Krefft, 1978).

Deux théories s'affrontent sur la zonation géographique des peuplements vivants à grande profondeur :

- La notion sans doute la plus ancienne est celle de l'existence, à grande profondeur, de communautés faunistiques étendues de manière continue à grande échelle géographique. L'homogénéité et les faibles variations des conditions de l'environnement profond expliqueraient le maintien à grande échelle des mêmes communautés (Haedrich *et al.*, 1975 ; Rowe & Menzies, 1969 ; Grassle *et al.*, 1975).
- La deuxième théorie est celle d'un changement continu et graduel des peuplements profonds sur de grandes étendues géographiques, à travers un gradient bathymétrique et sans fortes discontinuités (Haedrich & Merrett, 1990 ; Pearcy *et al.*, 1982 ; Haedrich *et al.*, 1980).

Ces 2 théories considèrent des phénomènes à grande échelle qui peuvent être reliés à la circulation océanique des masses d'eaux.

Les travaux de Koslow *et al.* (1994) soutiennent la première hypothèse. Une seule communauté de poissons démersaux a été observée dans une province biogéographique qui s'étend sur 5 000 km entre l'Australie et la Nouvelle-Zélande ; des affinités plus fortes apparaissent entre cette communauté et celles d'Atlantique nord par rapport à celles du Pacifique nord, et cela en relation avec la circulation océanique. Les différentes masses d'eaux et les courants ont une importance majeure dans la restriction des distributions d'espèces par leurs effets sur le contrôle de la disposition des sédiments, le mouvement et la concentration des débris organiques et dans le transport des œufs et des larves lécithotrophes (Rowe & Menzies, 1969). Ces barrières hydrologiques limitent l'étendue des communautés et au niveau des zones de rencontre des masses d'eau la juxtaposition des grandes communautés faunistiques est observée. Ainsi les 2 masses d'eau situées dans le chenal de Rockall et la mer de Norvège, les "eaux intermédiaires subarctiques de l'Atlantique Est" et les "eaux Arctiques intermédiaires" (Emery & Meincke, 1986), coïncident avec de fortes différences dans la composition, l'abondance et la biomasse des faunes de poissons (Haedrich, 1997). Cette juxtaposition a également été observée chez les poissons pélagiques : dans les îles australes de l'Océan Indien la distribution des espèces pélagiques est étroitement liée à la succession des grands fronts hydrologiques formant des bandes parallèles autour de l'océan Austral (Duhamel, 1997).

La région faunistique qui s'étend avec des changements graduels du chenal de Rockall jusqu'à 20°N dans l'Atlantique illustre la deuxième théorie (Gordon, 1986). L'extension vers le nord de cette province faunistique considérée comme subtropicale, est le résultat de l'écoulement des eaux méditerranéennes qui ont été observées vers 1 000 m sur la pente continentale du chenal de Rockall (Haedrich, 1997) et qui entraînent la présence d'espèces associées comme le sabre *Aphanopus carbo* ou *Hoplostethus mediterraneus*. A une échelle régionale la circulation du Gulf Stream dans l'Atlantique nord induit également des changements dans la distribution latitudinale des poissons mésopélagiques (Krefft, 1976).

Les deux théories sont soutenues indépendamment par de nombreux auteurs, mais elles ne sont pas contradictoires. Elles sont expliquées par des phénomènes qui ne s'effectuent pas à la même échelle et sont complémentaires. Les frontières entre les grandes masses d'eaux imposent des limites aux communautés étendues à de grandes échelles. Cependant à une échelle plus petite il est possible d'observer un changement graduel des communautés dû à des phénomènes régionaux de mélanges de masses d'eaux comme les eaux Méditerranéennes ou les eaux du Gulf Stream. Un exemple qui rappelle les 2 théories est celui de l'existence d'un fort changement entre les peuplements vivant de chaque côté du seuil de Wyville-Thomson qui sépare 2 masses d'eaux et d'un changement plus subtil entre l'ouest de l'Ecosse (Rockall Trough-RT) et le sud ouest de l'Irlande (Porcupine Sea Bight-PSB) (Gordon *et al.*, 1996).

Des travaux effectués à plus petite échelle permettent de compléter les résultats des 2 théories précédemment évoquées. Par exemple à l'échelle locale un flux élevé de particules de carbone organique venant de la surface provoque des hypoxies périodiques et induit une composition faunistique et une structure du peuplement de poissons du Cap Hatteras (300-850 m) qui apparaissent anormales par rapport à celles d'un autre site distant de 150 km (Sulak & Ross, 1996). Des changements locaux de la ressource trophique, des conditions hydrologiques ou topographiques particulières comme la présence de canyons sous-marins peuvent également déterminer des structures de peuplement et des compositions spécifiques

singulières (Koslow *et al.*, 1994 ; Bergstad *et al.*, 1998 ; Merrett, 1992 ; Morales-Nin *et al.*, 1997 ; Gordon *et al.*, 1996).

1.4.2.3. Le facteur temporel

Dans cette étude la fréquence des observations n'a pas permis de mettre en évidence des variations saisonnières et annuelles de la composition et de l'organisation des peuplements. Ces variations sont normalement plus faibles que les variations par gamme bathymétrique (Ehrich, 1983). Elles sont très limitées dans le chenal de Rockall (Gordon & Bergstad, 1992) et aucun changement des peuplements aux profondeurs 2 200 et 2 900 m n'a été observé d'après les travaux de Gordon & Duncan (1987b).

Des changements saisonniers prononcés ont cependant été observés dans les distributions de certains pélagiques comme la grande argentine *Argentina silus* et le merlan bleu *Micromesistius poutassou* (Bergstad, 1986).

1.5. Conclusion

Les captures de la pêche professionnelle (54 espèces) et celles de la campagne scientifique (86 espèces) sont majoritairement constituées de Téléostéens ; les familles les plus fréquentes sont les Macrouridae, les Alepocephalidae et les Dalatiidae.

Les peuplements de poissons profonds de l'Atlantique du nord-est sont d'abord organisés selon un gradient bathymétrique dans 3 strates (800-1 100 ; 1 100-1 400 ; 1 500-1 800) puis à l'échelle régionale selon un gradient latitudinal délimitant 3 zones géographiques (sud PSB-P49, centrale WPB et nord RT-H) ; aucune variation temporelle n'a pu être observée.

D'après l'examen de la composition des différents peuplements le grenadier Coryphaenoides rupestris est largement majoritaire à tous les niveaux bathymétriques et dans toutes les zones géographiques. Dans la strate bathymétrique 800-1 100 m le sabre Aphanopus carbo vient en second, mais dans les strates plus profondes 1 100-1 400 et 1 500-1 800 m c'est Alepocephalus bairdii. Dans le peuplement vivant dans la zone géographique centrale (WPB) à 1 100-1 300 m l'espèce dominante est par contre A. bairdii et la seconde est C. rupestris.

Les peuplements sont constitués de 1 à 3 espèces dominantes et de nombreuses espèces moins abondantes et rares. La richesse spécifique est maximale dans la zone la plus au nord (RT-H) et à 1 100-1 400 m, zone bathymétrique intermédiaire où le niveau de perturbation biologique permet le maintien d'une grande richesse spécifique (faible compétition entre espèces et prédation modérément élevée). Par contre la diversité spécifique qui tient compte à la fois de la richesse spécifique et de la fréquence relative des espèces dans le peuplement (équitabilité) est aussi maximale dans la zone nord (RT-H), mais dans la gamme bathymétrique la plus profonde (1 500-1 1800 m). A ce niveau les différences de fréquences relatives entre les espèces sont moins grandes.

Il n'y a pas de changement brutal de peuplement d'une zone à l'autre (bathymétrique ou géographique), mais des remplacements successifs d'espèces qui sont soumises à des contraintes telles que la température, la pression, la nature du sol, la ressource trophique.

L'étude d'un même peuplement par 2 types de campagnes (professionnelle et scientifique) utilisant 2 engins différents avec des stratégies de pêche différentes a souligné la difficulté d'une comparaison quantitative des données de captures. Cependant ce travail multi-engins a également permis d'échantillonner plus d'espèces et a fourni une image plus complète des peuplements de poissons. La sélectivité des engins de pêche et l'effort d'échantillonnage sont des notions primordiales à prendre en compte pour réaliser un suivi temporel de la composition spécifique et de la diversité des peuplements.

DEUXIEME PARTIE
BIOLOGIE DE QUELQUES ESPECES DE
POISSONS PROFONDS

Chapitre 2. Les espèces étudiées

Sept espèces de Téléostéens ont été choisies pour l'étude de la biologie :

- ◇ *Alepocephalus bairdii*,
- ◇ *Coryphaenoides rupestris*, le grenadier,
- ◇ *Helicolenus dactylopterus dactylopterus*, le sébaste-chèvre,
- ◇ *Aphanopus carbo*, le sabre,
- ◇ *Lepidion eques*,
- ◇ *Trachyrincus murrayi*,
- ◇ *Caelorinchus labiatus*.

Elles ont été retenues en raison de leur abondance, de leurs intérêts écologique et commercial.

D'après l'étude des peuplements le grenadier *Coryphaenoides rupestris* et *Alepocephalus bairdii* sont les 2 espèces les plus abondantes. Le sabre *Aphanopus carbo*, les petits Macrouridae *Trachyrincus murrayi*, *Caelorinchus labiatus* et le Moridae *Lepidion eques* sont également capturés en grande quantité.

Malgré sa faible abondance le sébaste-chèvre ou petite rascasse du Nord *Helicolenus dactylopterus* a été sélectionné car il est très largement distribué dans l'Atlantique, dans un grand intervalle bathymétrique.

Seuls *C. rupestris* et *A. carbo* sont exploités commercialement, *H. dactylopterus* l'est aussi, mais dans une moindre mesure.

Pour chaque espèce des structures en taille ont été établies, le sex-ratio a été calculé, la relation taille-poids déterminée ainsi que des clés de conversion entre les différentes longueurs des poissons. La croissance et la reproduction des 3 espèces prioritaires de ce travail *A. bairdii*, *C. rupestris* et *H. dactylopterus* ont été étudiées.

L'habitat, les distributions géographiques et bathymétriques des espèces choisies ont été décrits par Eschmeyer (1969), Quéro *et al.* (1990), Whitehead *et al.* (1984), Andriyashev (1954) et Gordon & Hunter (1994). Leurs descriptions accompagnent la présentation des espèces qui suit.

2.1. *Alepocephalus bairdii*

Alepocephalus bairdii Goode & Bean, 1879

Alepocephalidae

Noms vernaculaires . mulot noir
Baird's smooth-head (anglais)



Habitat et distribution (Figure 11) :

Cette espèce grégaire vit sur des fonds vaseux ou sableux, en général entre 650 et 1 700 m de profondeur. Etablie jusqu'à 17°N au sud, sa distribution s'étend à tout l'Atlantique nord-est de l'Afrique jusqu'à l'Islande. Elle est également présente dans la partie nord de la dorsale médio-Atlantique, au sud du Groënland, et dans l'Atlantique ouest jusqu'aux Grands Bancs.

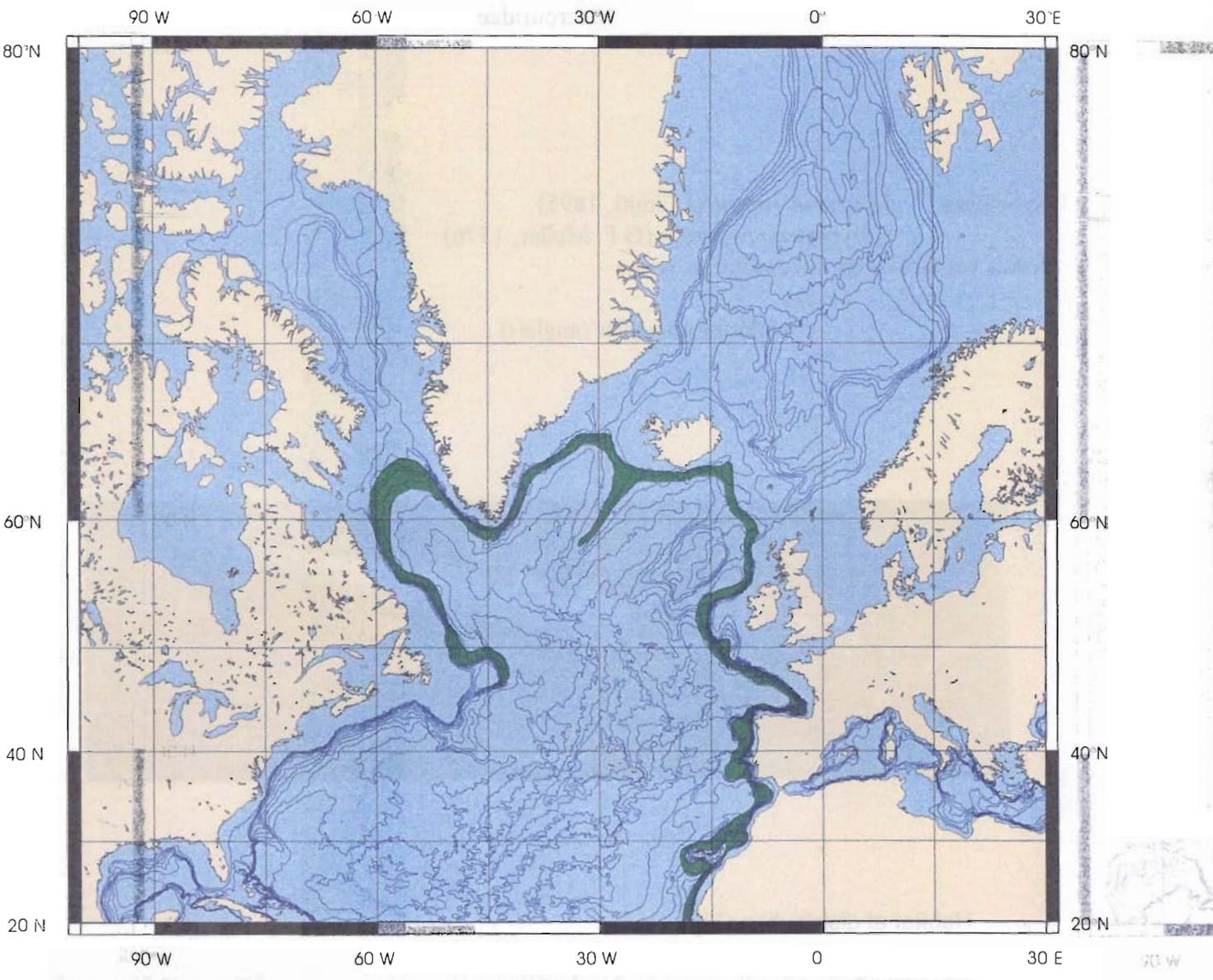


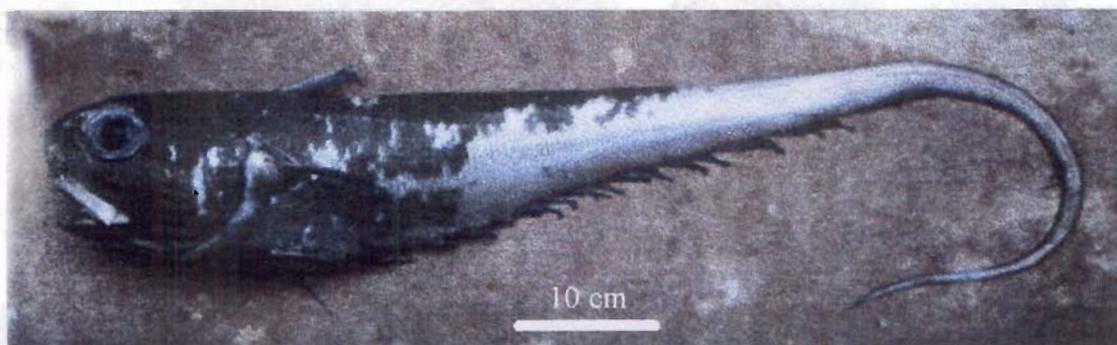
Figure 11. Distributions géographique et bathymétrique de *Alepocephalus bairdii* dans l'Atlantique nord.

2.2. *Coryphaenoides rupestris*

Coryphaenoides rupestris Gunnerus, 1765

Macrouridae

Synonyme : *Macrurus rupestris* (Smitt, 1895)
Coryphaena rupestris (O.F. Muller, 1776)
Noms vernaculaires : grenadier de roche
rat
roundnose grenadier (anglais)



Habitat et distribution (Figure 12) :

Le grenadier est un poisson benthopélagique capturé entre 180 et 2 200 m de profondeur, mais qui se trouve en abondance entre 700 et 1 200 m. Il est aussi rencontré en pleine eau jusqu'à 1 000 m au-dessus du fond (Haedrich, 1974). Il est distribué dans l'Atlantique nord-est au large de l'Afrique du nord-ouest, dans le Golfe de Gascogne et au Nord, jusque dans la région de Trondheim en Norvège. Il est également présent dans le Skagerrak, de l'ouest des Iles Faeroe au sud de l'Islande et du Groënland. Dans l'Atlantique nord-ouest, il a été capturé dans le Davis Strait et vers le Sud jusqu'en Nouvelle Angleterre (USA).

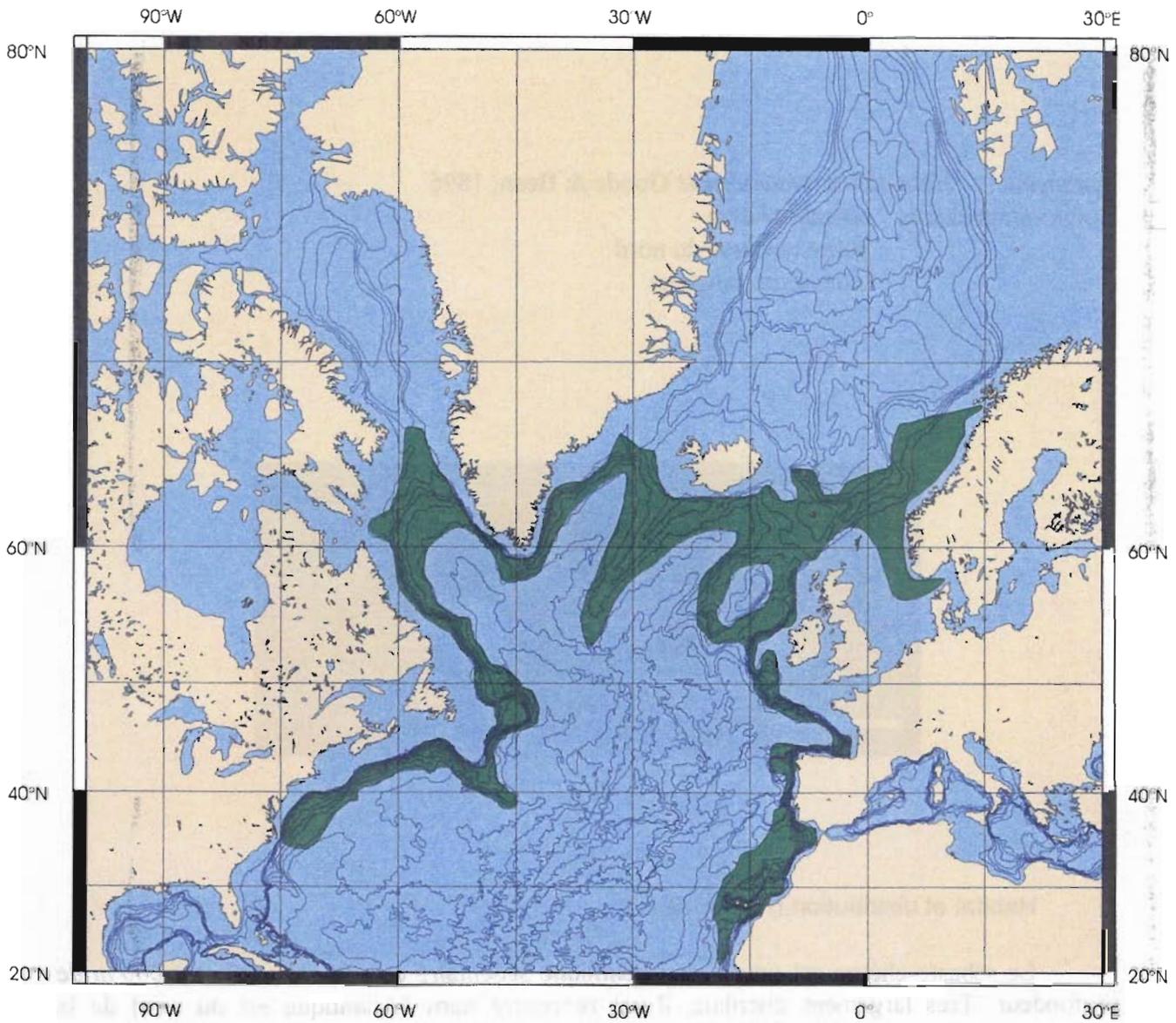


Figure 12. Distributions géographique et bathymétrique de *Coryphaenoides rupestris* dans l'Atlantique nord.

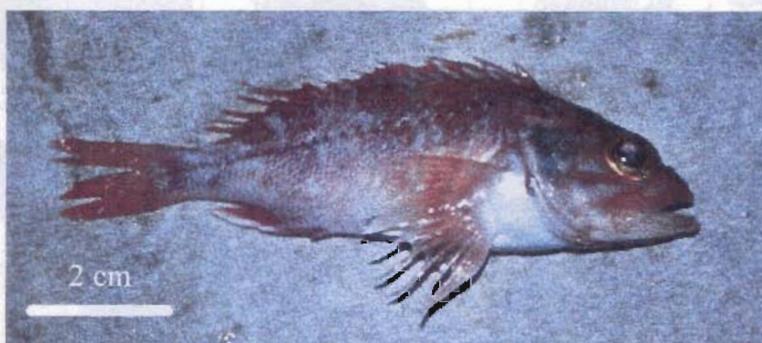
2.3. *Helicolenus dactylopterus dactylopterus*

Helicolenus dactylopterus dactylopterus Delaroche, 1809

Sebastidae

Synonyme : *Helicolenus madeirensis* Goode & Bean, 1896

Noms vernaculaires : sébaste-chèvre
petite rascasse du nord
bluemouth (anglais)



Habitat et distribution (Figure 13) :

Le sébaste-chèvre est un poisson benthique sédentaire qui vit entre 20 et 1 000 m de profondeur. Très largement distribué, il est rencontré dans l'Atlantique est du nord de la Norvège jusqu'au sud de l'Afrique du Sud, y compris les Açores, Madère et les Canaries, excepté la Mer Noire. Dans l'Atlantique ouest, il est présent de la Nouvelle Écosse (USA) jusqu'au nord de l'Argentine. Il est également signalé dans le Pacifique, au large des côtes du Chili, à l'ouest de l'Australie et à l'est de la Chine. Dans l'océan Indien des exemplaires ont été capturés à l'île Saint Paul.

Dans la présente étude *Helicolenus dactylopterus dactylopterus* par simplicité sera désigné sous le nom de *Helicolenus dactylopterus*.

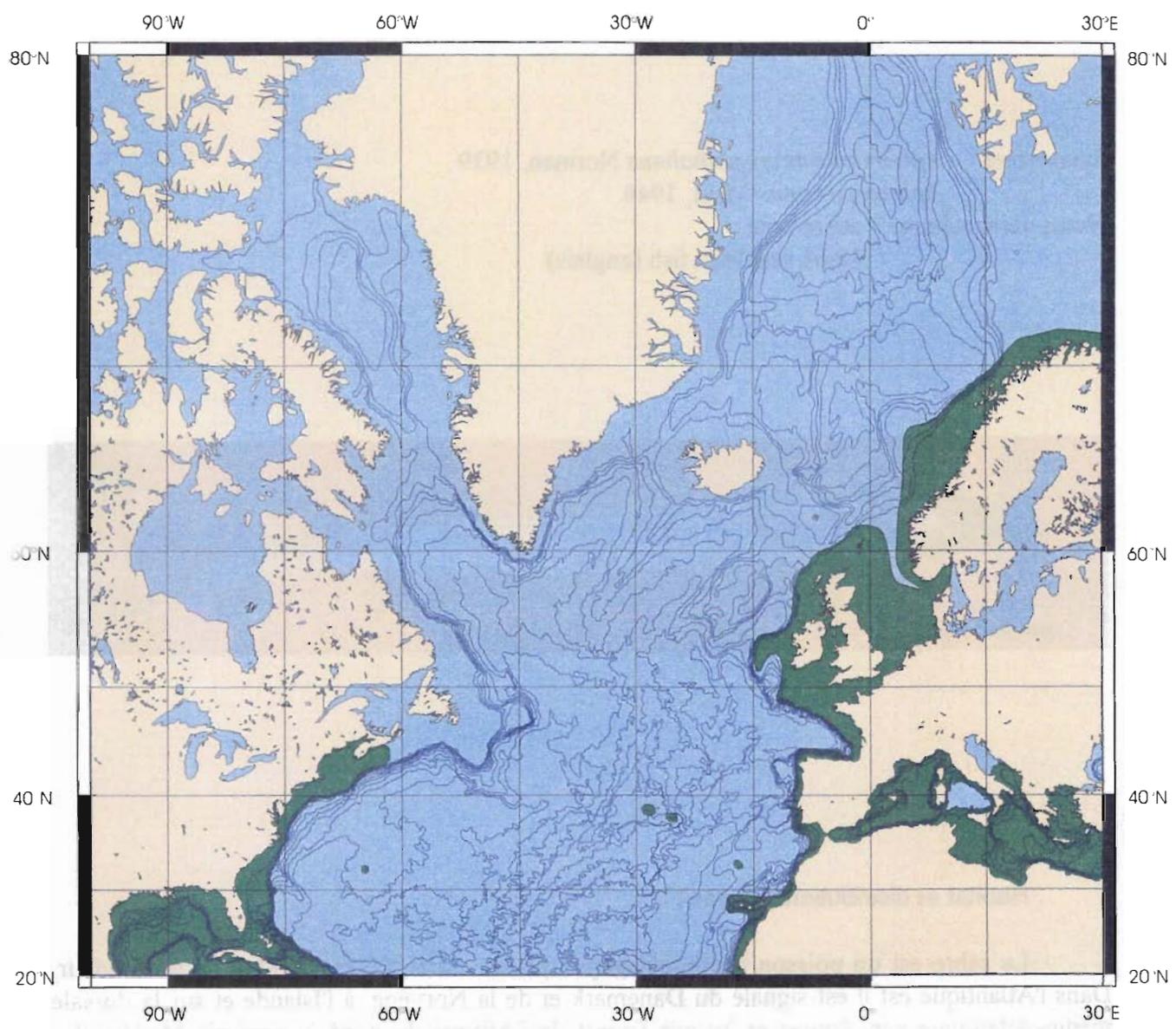


Figure 13. Distributions géographique et bathymétrique de *Helicolenus dactylopterus dactylopterus* dans l'Atlantique du nord.

2.4. *Aphanopus carbo*

Aphanopus carbo Lowe, 1839

Trichiuridae

Synonymes : *Aphanopus microphthalmus* Norman, 1939

Aphanopus acus Maul, 1948

Noms vernaculaires : sabre noir

black scabbard fish (anglais)



Habitat et distribution (Figure 14) :

Le sabre est un poisson benthopélagique qui vit entre 200 et 1 600 m de profondeur. Dans l'Atlantique est il est signalé du Danemark et de la Norvège, à l'Islande et sur la dorsale Dans l'océan méditerranéen il est signalé de la Méditerranée vers l'ouest et jusqu'à l'ouest de l'Afrique du nord, y compris Madère, les méditerranéennes Açores et les Canaries. Plus au sud il est également rencontré au large de la Namibie sur la Açores dorsale de Walvis, mais aussi au large de l'Argentine. Il est enfin présent à l'ouest de l'Australie dorsale et sur de nombreuses zones dans les océans Indien, Pacifique et Atlantique ouest.

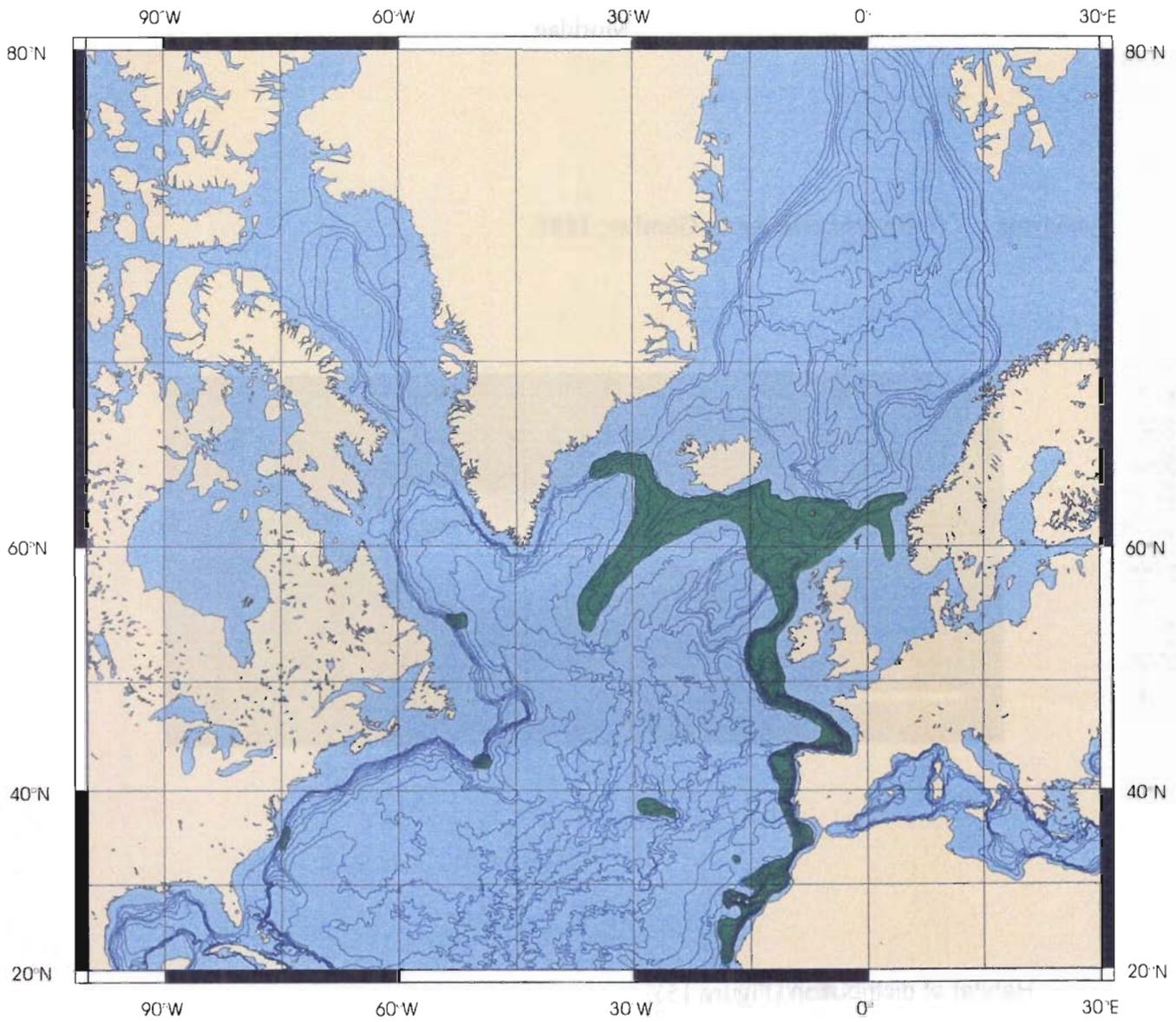


Figure 14. Distributions géographique et bathymétrique de *Aphanopus carbo* dans l'Atlantique nord.

2.5. *Lepidion eques*

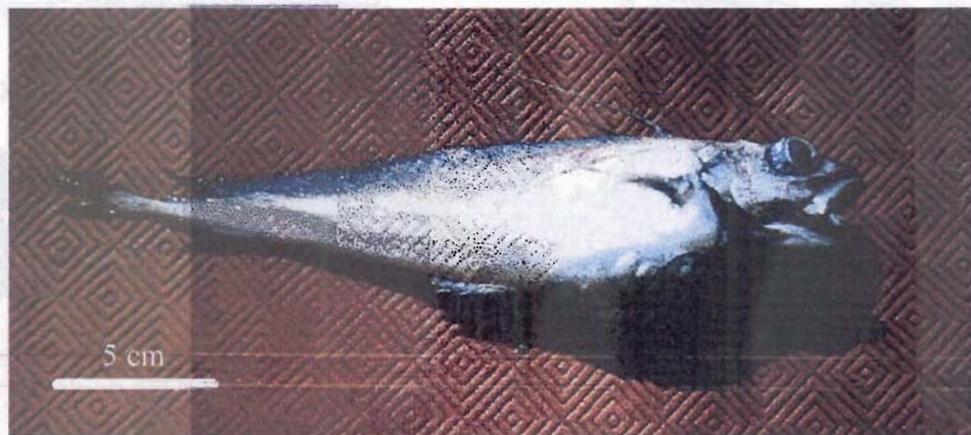
2

Lepidion eques Günther, 1887

Moridae

Synonyme : *Haloporphyrus eques* Günther, 1887

Synonymy



Habitat et distribution (Figure 15) :

Cette espèce benthopélagique vit entre 120 et 1 850 m de fond. Elle est distribuée dans l'Atlantique nord, du golfe de Gascogne, à l'ouest des Iles Britanniques, jusqu'aux Iles Féroé et à l'Islande. Elle est aussi signalée au sud du Groënland, dans le Davis Strait, le long des côtes du Labrador et au large des Grands Bancs pour sa limite Sud dans l'Atlantique ouest.

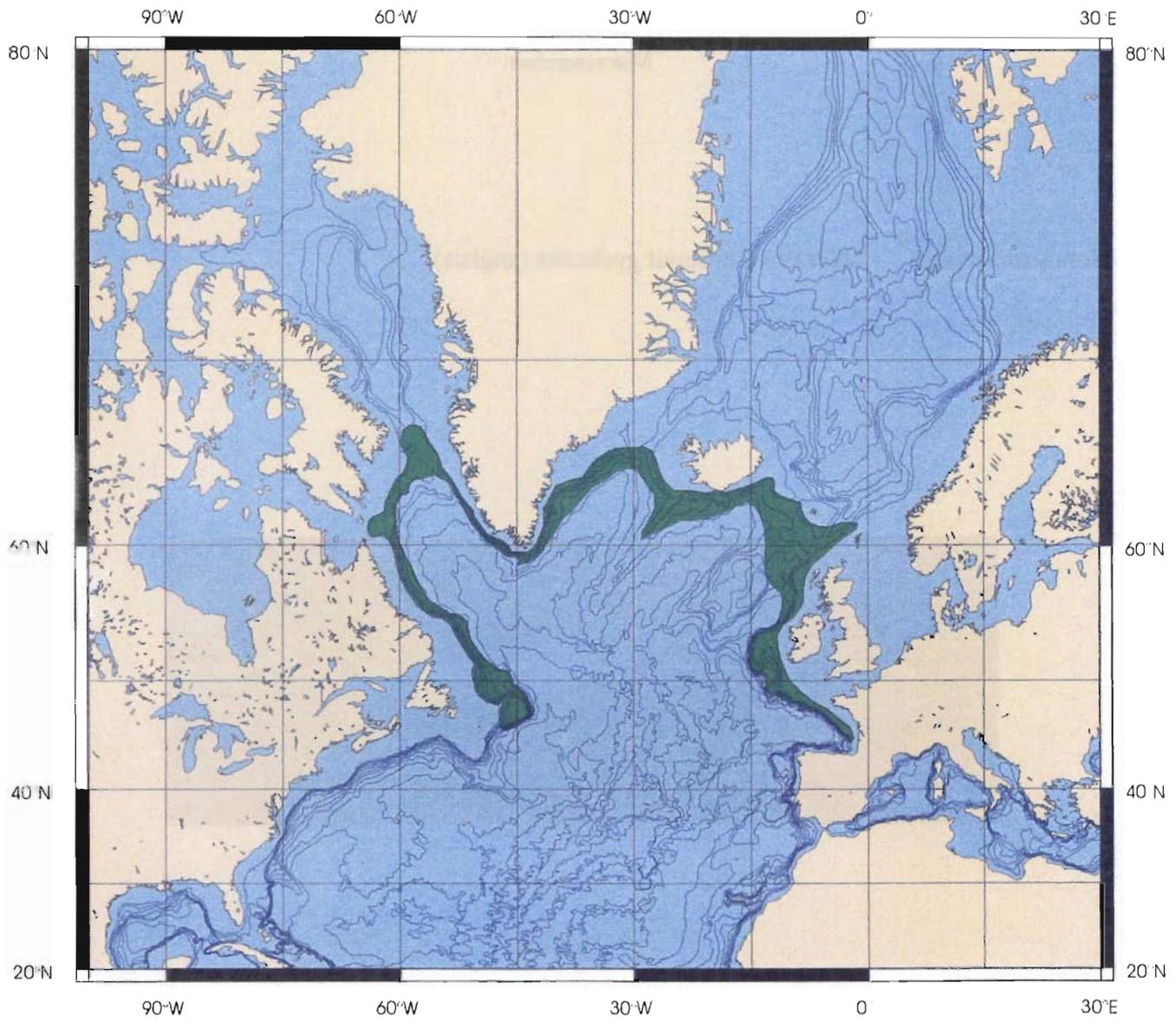


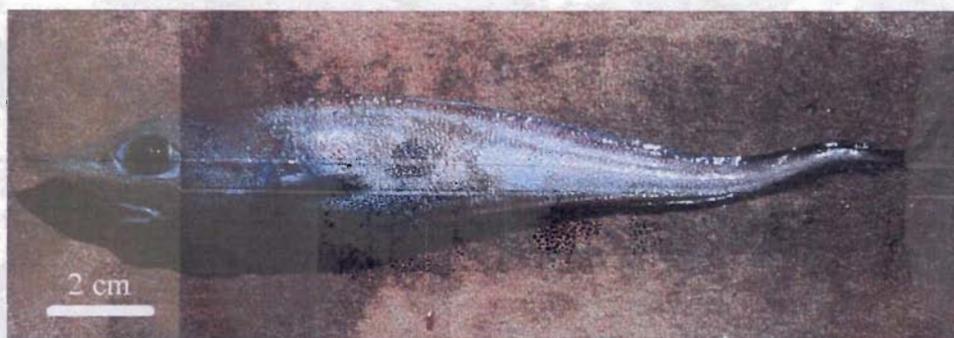
Figure 15. Distributions géographique et bathymétrique de *Lepidion eques* dans l'Atlantique nord.

2.6. *Trachyrincus murrayi*

Trachyrincus murrayi Günther, 1887

Macrouridae

Nom vernaculaire : Murray's longsnout grenadier (anglais)



Habitat et distribution (Figure 16)

Cette espèce benthopélagique vit entre 500 et 1 600 m de profondeur. Elle est présente du large de l'Irlande, au banc des Iles Faeroe et à l'Islande vers le Nord, et vers l'ouest jusqu'au Labrador en passant par le sud du Groënland.

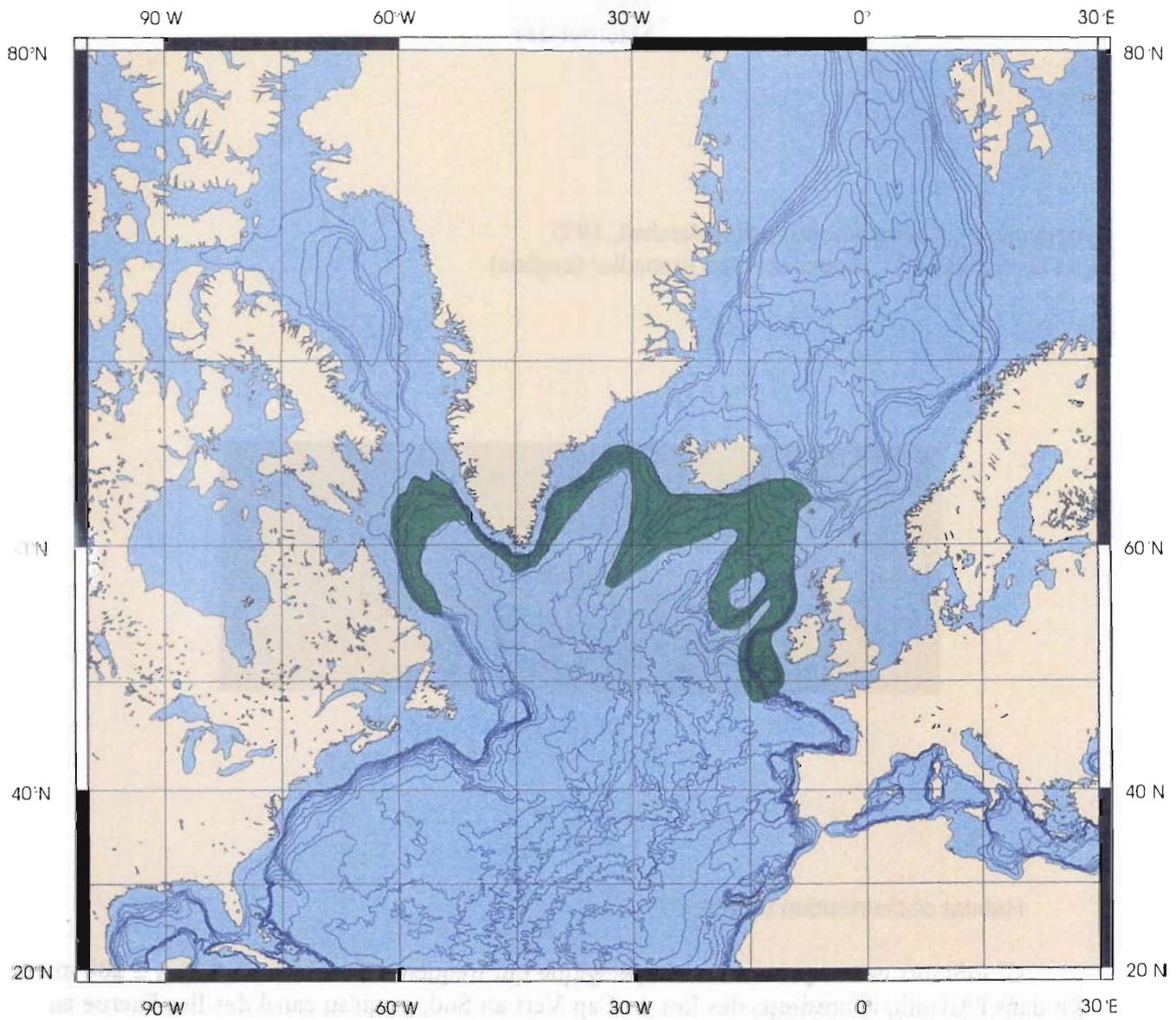


Figure 16. Distributions géographique et bathymétrique de *Trachyrincus murrayi* dans l'Atlantique nord.

2.7. *Caelorinchus labiatus*

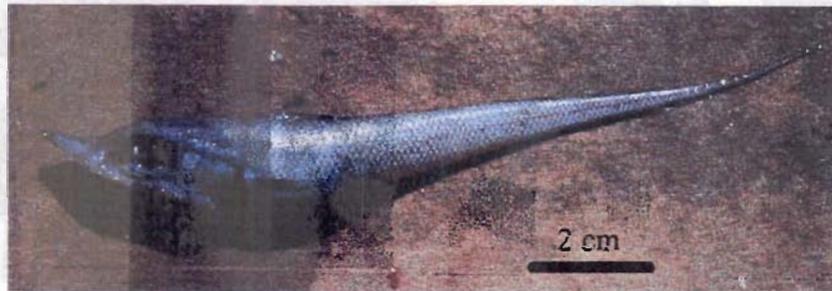
2

Caelorinchus labiatus Goode & Bean, 1886

Macrouridae

Synonymes : *Coelorhynchus octa* Marshall, 1973

Nom vernaculaire : Spear-snouted grenadier (anglais)



Habitat et distribution (Figure 17) :

C. labiatus est un poisson benthopélagique qui fréquente des fonds de 580 à 2 200 m. Il vit dans l'Atlantique nord-est, des Iles du Cap Vert au Sud, jusqu'au canal des Iles Faeroe au Nord.

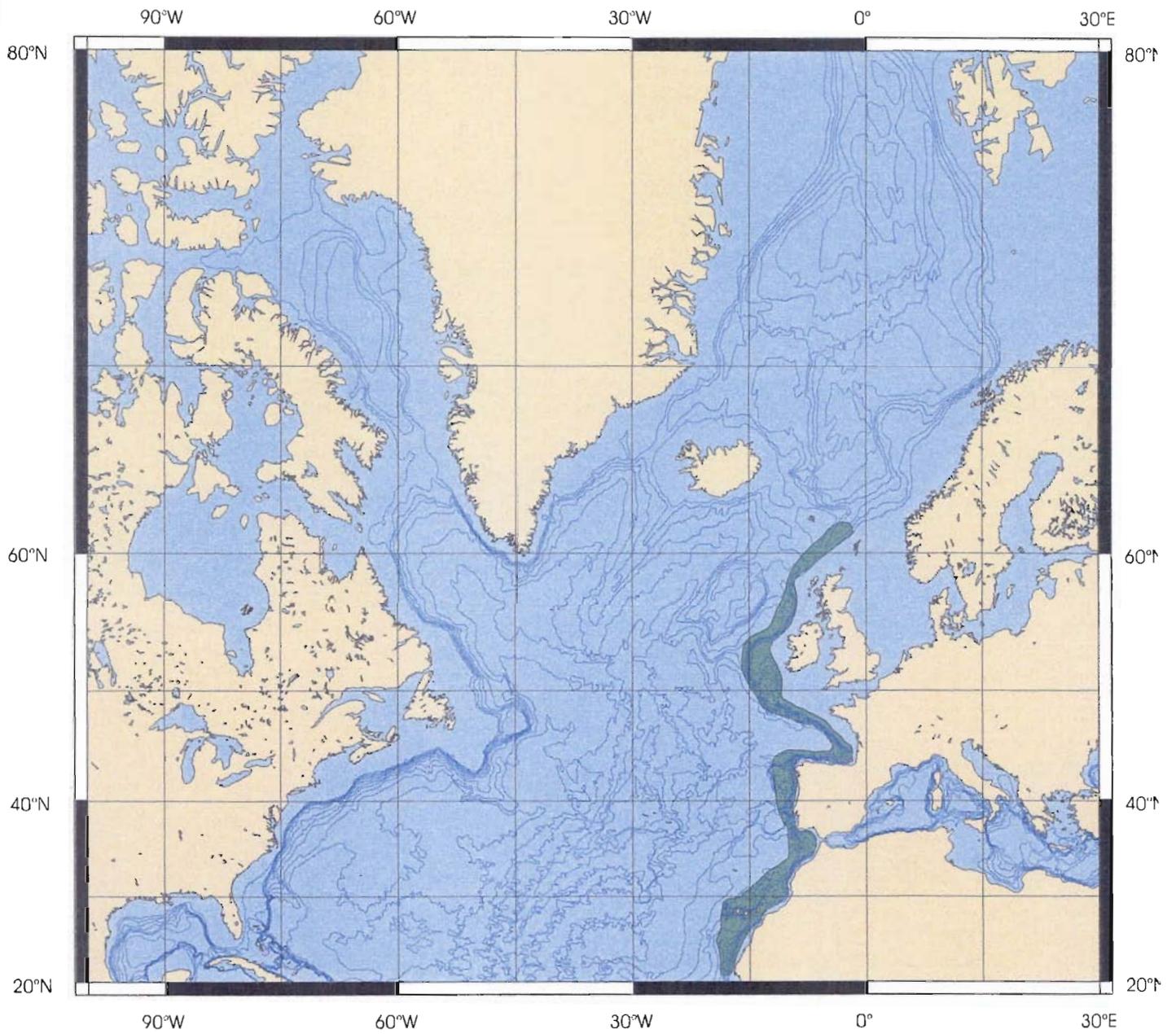


Figure 17. Distributions géographique et bathymétrique de *Caelorinchus labiatus* dans l'Atlantique nord.

Chapitre 3. Age, croissance et distribution

3.1. Introduction

L'âge est une des caractéristiques majeures qui permet d'établir les paramètres utiles en dynamique des populations :

- la structure en âge donne une image de la distribution des différentes cohortes et de leurs proportions respectives dans la population. Examinées par strates bathymétriques et géographiques les structures en âge permettent aussi de préciser la distribution spatiale des cohortes par sexe. Il est alors possible de déceler d'éventuels comportements de ségrégation ou de migration ontogénique dans une population (Harden Jones, 1968). Les structures en âge sont souvent estimées par des structures en taille qui sont la seule alternative pour caractériser les populations d'espèces dont l'âge est difficile à établir. Les structures en taille sont fréquemment utilisées car un grand nombre d'individus peuvent être mesurés rapidement. L'âge étant un paramètre rarement déterminé, les structures en taille sont également nécessaires pour comparer les données récoltées par différents auteurs sur les stocks ou les populations de poissons.
- la mortalité totale d'une population qui inclut la mortalité naturelle et la mortalité par pêche pour les espèces exploitées peut être déterminée à partir de sa structure en âge par l'intermédiaire des courbes de capture.
- la croissance des individus est établie à partir des couples de données taille-âge, elle caractérise les populations des espèces étudiées.

Ces paramètres sont des éléments de connaissance de la biologie des poissons et aussi des données de base indispensables pour définir la dynamique des ressources exploitées.

Les études sur l'âge et la croissance des poissons profonds sont relativement récentes et peu nombreuses. Malgré l'hypothèse initiale d'une absence totale de variations cycliques des facteurs de l'environnement au-dessous de 500 m environ, des stries sont visibles sur les pièces calcifiées ; il est possible de les dénombrer et d'attribuer un âge individuel en émettant des hypothèses sur la fréquence de leur formation. Les données recueillies sur l'âge de ces poissons restent cependant éparées ; elles sont souvent incomplètes et ne concernent que peu d'espèces. La détermination de l'âge est difficile chez les poissons profonds et les résultats obtenus sont peu précis, très variables selon les techniques utilisées et les lecteurs.

Seuls les résultats d'une étude préliminaire ont été publiés sur l'âge de *A. bairdii* (Kelly *et al.*, 1997). Des études plus nombreuses ont été effectuées sur l'âge de *C. rupestris* depuis 1971 (Savvatimsky, 1971). Chez ce dernier plusieurs techniques ont été utilisées et les âges établis sont très variables (âges maximums de 18 à 72 ans) ; les travaux sont en général ponctuels et basés sur un nombre limité d'échantillons. Les études sur l'âge de *H. dactylopterus* sont plus récentes et comme pour *C. rupestris*, l'utilisation de différentes techniques conduit à déterminer des âges très variables (âges maximums de 7 à 43 ans) et une seule étude à jusqu'à présent été menée sur cette espèce dans l'Atlantique du nord-est.

Dans cette étude environ 1 000 otolithes ont été examinés par espèce par un même observateur. La taille et l'âge de mâles et de femelles échantillonnés dans différentes zones de l'ouest des Iles Britanniques, à différents niveaux bathymétriques ont été relevés et déterminés.

Pour *H. dactylopterus* 2 techniques couramment utilisées ont été appliquées pour estimer l'âge individuel ; les résultats obtenus ont été comparés et d'après l'allure des courbes de croissances établies et le schéma de formation des otolithes la méthode la plus fiable a été déterminée.

Dans ce chapitre seront successivement abordés pour *A. bairdii*, *C. rupestris* et *H. dactylopterus* :

- l'âge, la longévité, les structures en âge, la mortalité totale et les grandes étapes des cycles vitaux des populations dont l'âge des individus a été déterminé à partir de la lecture directe des zones de croissance sur les otolithes,
- la croissance des mâles et des femelles en rapport avec leur aire géographique d'origine pour déceler d'éventuelles différences,
- les répartitions géographiques et bathymétriques des différentes cohortes des populations examinées par l'intermédiaire des structures en taille des espèces dans les strates explorées.

Pour les 4 autres espèces étudiées dont l'âge n'a pas été déterminé (*A. carbo*, *L. eques*, *T. murrayi* et *C. labiatus*), les populations seront caractérisées par leurs structures en taille globales.

3.2. Matériel et méthodes

Les poissons ont été capturés dans différentes zones de l'ouest des Iles Britanniques entre 800 et 1 300 m pour *A. bairdii*, *C. rupestris*, *L. eques*, *A. carbo*, *T. murrayi* et *C. labiatus*, et entre 100 et 1 000 m pour *H. dactylopterus*.

3.2.1. Détermination du sexe et du sex-ratio

Pour déceler d'éventuelles différences de croissance entre les mâles et les femelles, le sexe a été déterminé par examen macroscopique des gonades, aucun caractère sexuel externe n'existant chez les espèces échantillonnées. Aucun individu de *A. carbo* examiné ne révélait de signe de maturation, la différenciation des sexes n'a pas été possible macroscopiquement.

Dans cette étude le sex-ratio est le rapport du nombre de mâles sur le nombre de femelles.

3.2.2. Mesures de longueurs et clés de conversion

Selon la morphologie des poissons plusieurs longueurs ont été relevées sur les espèces étudiées (Tableau 16).

Pour les Macrouridae *C. rupestris*, *T. murrayi* et *C. labiatus*, la longueur pré-anale a été mesurée (ainsi que la longueur dorsale pour *C. rupestris*), à l'aide d'un compas (Figure 18). Chez ces espèces, la queue en forme de fouet est fragile et souvent sectionnée. Chez *A. bairdii*, *A. carbo* et *H. dactylopterus* c'est la longueur standard qui a été mesurée (Figure 19). Pour le sabre *A. carbo*, qui a la particularité d'être débarqué étêté, une nouvelle longueur particulière a été définie : la longueur entre l'anus et le bout de la nageoire caudale (Figure 20).

Les mesures ont été réalisées à bord des bateaux lors des campagnes d'échantillonnage. Les longueurs pré-anale et dorsale des Macrouridae et les longueurs totale et standard de *H. dactylopterus* ont été mesurées au demi centimètre le plus proche ; toutes les autres ont été mesurées au centimètre le plus proche.

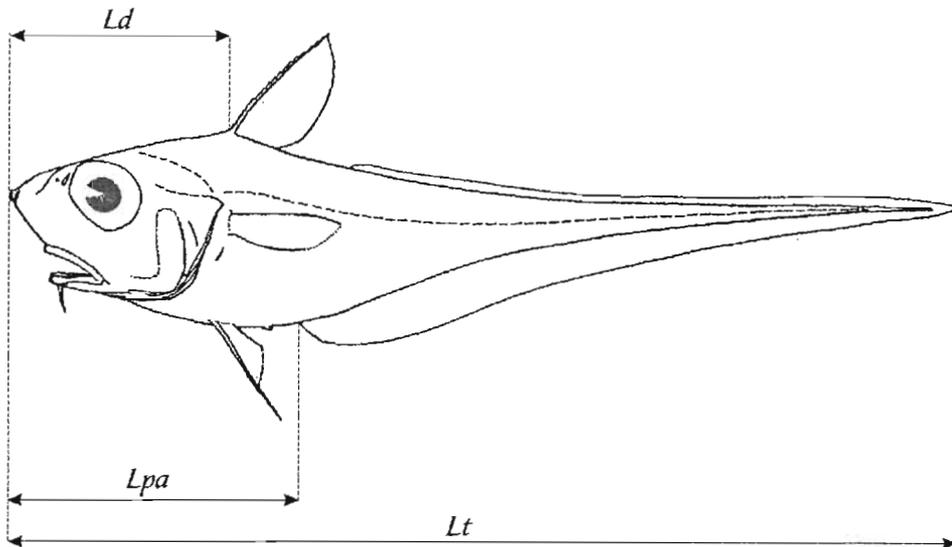


Figure 18. Les longueurs mesurées sur un Macrouridae ; Ld = Longueur dorsale, Lpa = Longueur pré-anale, Lt = Longueur totale.

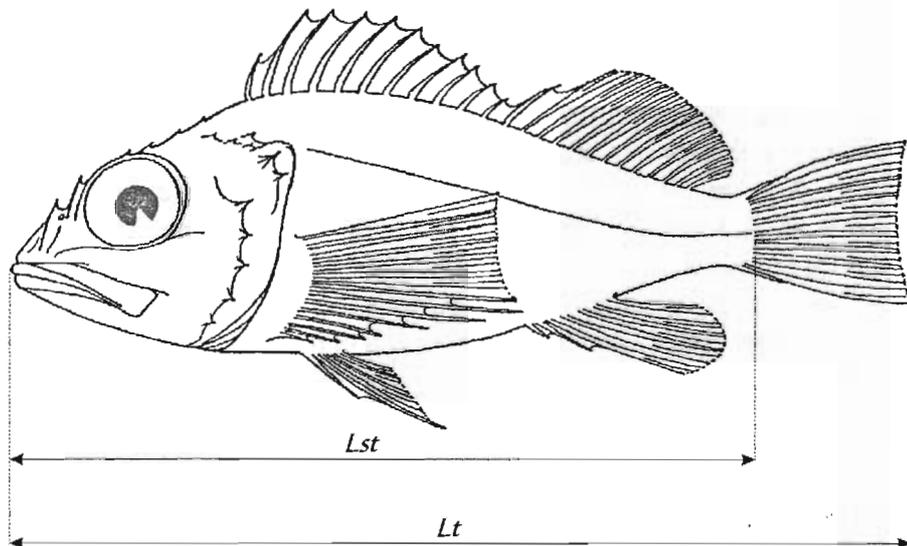


Figure 19. La mesure des longueurs standard (Lst) et totale (Lt) sur *Helicolenus dactylopterus*.

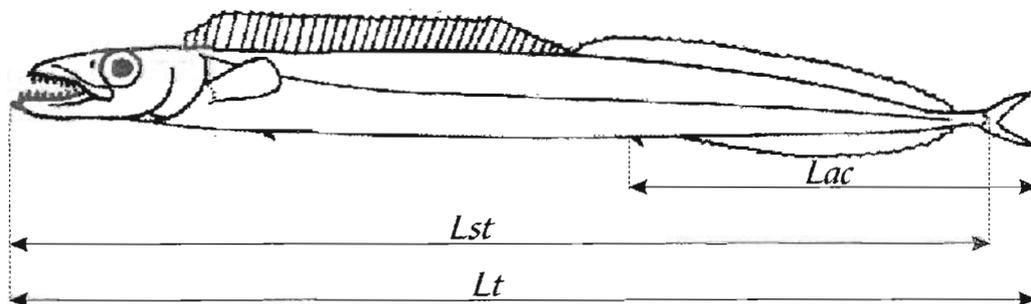


Figure 20. Les longueurs mesurées sur *Aphanopus carbo* ; Lac = Longueur anus-caudale, Lst = Longueur standard, Lt = Longueur totale.

Tableau 16. Longueurs mesurées pour chaque espèce.

Espèce	Longueur totale (Lt)	Longueur standard (Lst)	Longueur pré-anale (Lpa)	Longueur dorsale (Ld)	Longueur anus-caudale (Lac)
<i>Alepocephalus bairdii</i>	×	×			
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	×		×	×	
<i>Helicolenus dactylopterus</i>	×	×			
<i>Aphanopus carbo</i>	×	×			×
<i>Lepidion eques</i>	×				
<i>Trachyrincus murrayi</i>	×		×		
<i>Caelorinchus labiatus</i>	×		×		

Afin d'établir des clés de conversion pour la comparaison de données d'origines diverses, des équations linéaires du type $y=ax+b$ ont été ajustées par la méthode des moindres carrés entre les différents types de mesures (Tableau 17). Le coefficient de corrélation a été calculé pour chaque relation. Tous les coefficients de corrélation sont élevés (0.94-0.99) ; leur significativité n'a donc pas été testée.

Des comparaisons graphiques ont été effectuées pour estimer la divergence possible des droites établies pour les 2 sexes. Si les droites se superposent parfaitement, il n'y a aucune différence entre les mâles et les femelles ; par contre si une différence est notée graphiquement, des tests sont réalisés. Le test de Sen et Puri permet de vérifier l'homogénéité des covariances des données ; c'est un test non paramétrique qui n'est pas affecté par les écarts à la normalité. Dans tous les cas où il a été utilisé dans cette étude, l'homogénéité des covariances a été vérifiée ; un test de parallélisme a ensuite été réalisé pour vérifier si les 2 droites tracées étaient parallèles ou non avec une probabilité de 0.05 (StatSoft France, 1998) (Tableau 17).

Tableau 17. Relations entre les mesures de longueurs chez les espèces étudiées.

Espèce	Nombre d'individus	Relation**	Coefficient de corrélation	Différence entre ♂ et ♀	Figure
<i>Alepocephalus bairdii</i>	337	$Lt = 1.102 \times Lst + 0.517$	$r = 0.99$	non	Figure 21
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	477	$Ld = 0.679 \times Lpa + 1.130$	$r = 0.95$	non oui ($p=0.00$)*	Figure 22
	895	$Lt = 4.407 \times Lpa - 3.701$	$r = 0.95$		Figure 23
	262 ♀ 621 ♂	$Lt = 4.394 \times Lpa - 6.030$ $Lt = 5.022 \times Lpa - 11.374$	$r = 0.94$ $r = 0.95$		Figure 24
<i>Helicolenus dactylopterus</i>	852	$Lt = 1.1622 \times Lst + 1.8465$	$r = 0.98$	non	Figure 25
<i>Aphanopus carbo</i>	186	$Lt = 2.112 \times Lac + 3.275$	$r = 0.96$	non	Figure 26
	127	$Lt = 1.064 \times Lst - 1.866$	$r = 0.99$	non	Figure 27
<i>Trachyrincus murrayi</i>	165	$Lt = 2.046 \times Lpa + 5.981$	$r = 0.96$	non	Figure 28
<i>Caelorinchus labiatus</i>	168	$Lt = 2.170 \times Lpa + 4.844$	$r = 0.91$	non	Figure 29

** , abréviations des mesures de longueurs, voir Tableau 16.

* , test de parallélisme rejeté avec une probabilité de 0.05.

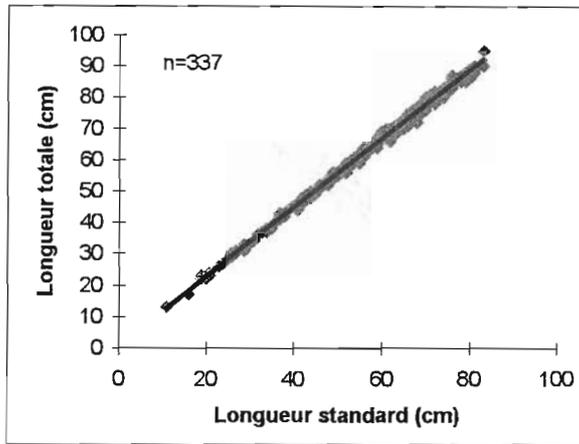


Figure 21. Relation longueur totale-longueur standard établie pour *Alepocephalus bairdii*.

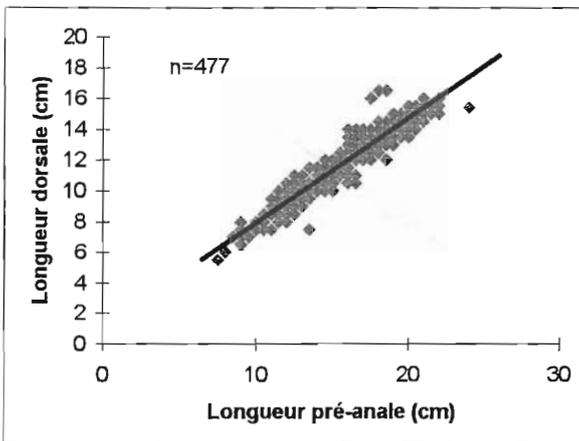


Figure 22. Relation longueur dorsale-longueur pré-anale de *Coryphaenoides rupestris*.

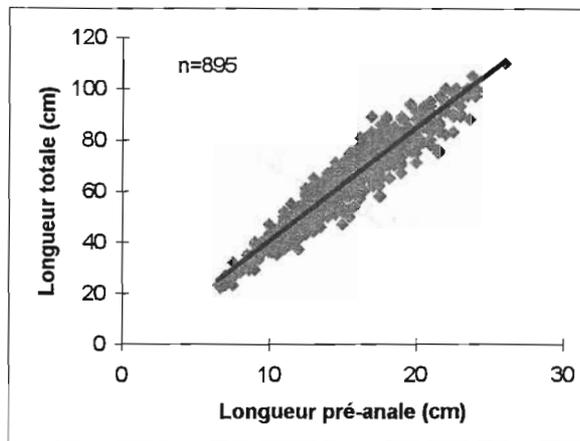


Figure 23. Relation longueur totale-longueur pré-anale de l'ensemble des *Coryphaenoides rupestris*.

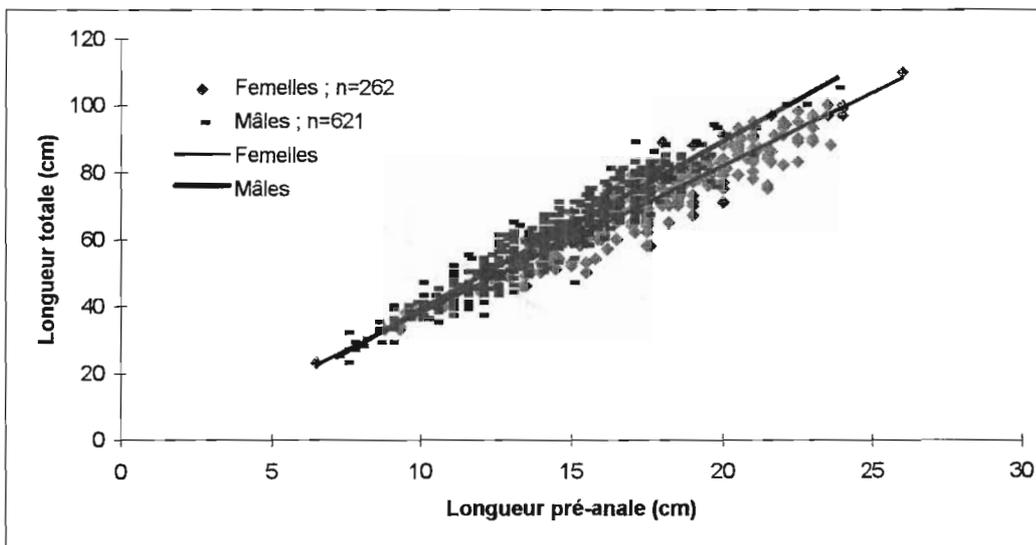


Figure 24. Relations longueur totale-longueur pré-anale de *Coryphaenoides rupestris* par sexe.

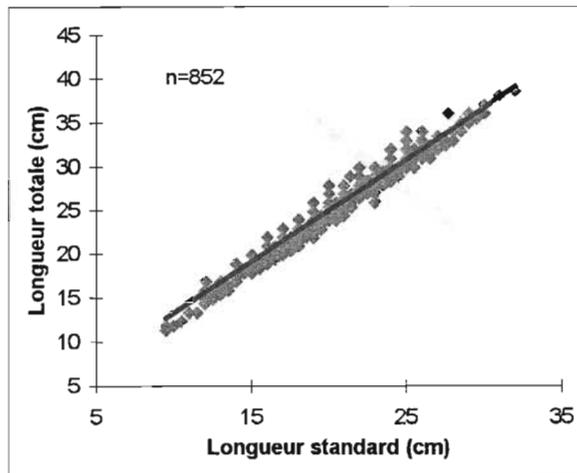


Figure 25. Relation longueur totale-longueur standard de *Helicolenus dactylopterus*.

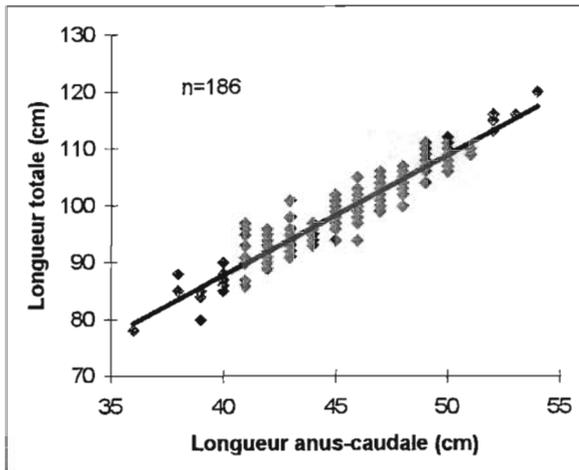


Figure 26. Relation longueur totale-longueur anus-caudale de *Aphanopus carbo*.

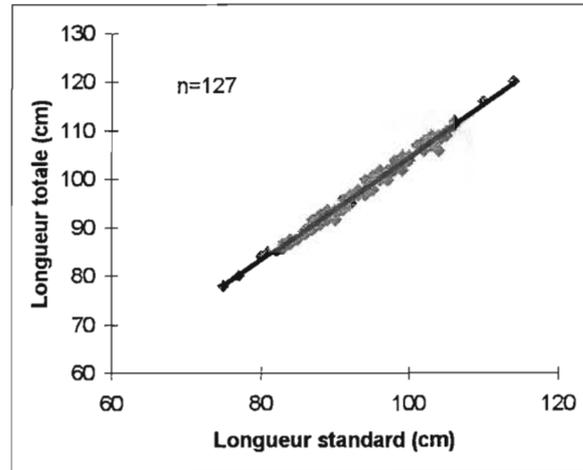


Figure 27. Relation longueur totale-longueur standard de *Aphanopus carbo*.

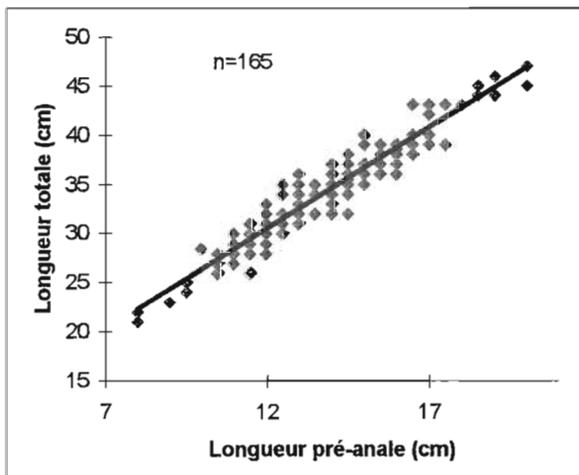


Figure 28. Relation longueur totale-longueur pré-anale de *Trachyrinchus murrayi*.

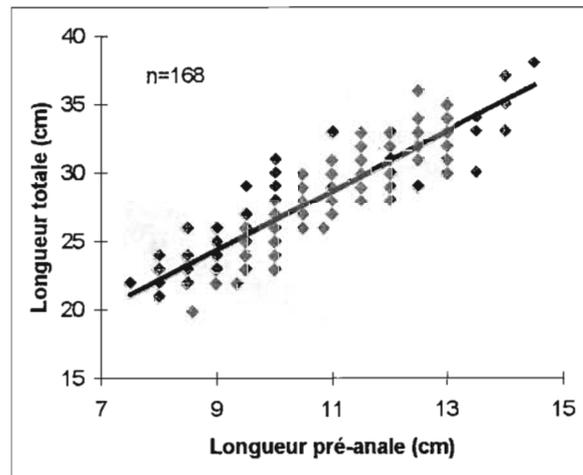


Figure 29. Relation longueur totale-longueur pré-anale de *Caelorinchus labiatus*.

Dans la présente étude, une différence entre les relations longueur totale-longueur pré-anale par sexe a été observée pour *C. rupestris*. Pour une même longueur totale, les femelles présentent une longueur pré-anale plus élevée que celle des mâles. Déjà notée par Savvatimsky (1985) cette différence introduit une imprécision dans les conversions de longueurs si les sexes ne sont pas considérés séparément ; l'auteur estime que la longueur totale est une mesure plus précise. Pour cette espèce, beaucoup de poissons ont la queue abîmée lors du chalutage et en France l'espèce est débarquée avec la queue coupée ; la longueur totale ne peut donc pas être utilisée en routine. Pour pallier ce problème, Kelly *et al.* (1997) utilisent la longueur pré-anus dont la relation avec la longueur totale est plus stable. Dans la présente étude cependant la longueur pré-anale a été conservée comme référence.

3.2.3. Relations taille-poids

Pour l'établissement des relations taille-poids, les poissons, après avoir été mesurés, ont été pesés frais à bord des bateaux avec une balance antiroulis ayant une portée de 15 kg et une précision de 5 g.

Des courbes puissance du type $y=ax^b$ ont été ajustées aux données de taille et poids par la méthode des moindres carrés (Tableau 18 p.68). Les coefficients de corrélation ont été calculés ; ils sont élevés, leur significativité n'a donc pas été testée. Des comparaisons graphiques sont effectuées pour estimer s'il existe une différence entre les courbes établies pour les mâles et les femelles.

En comparant les relations taille-poids établies dans cette étude à celles d'autres auteurs des différences graphiques apparaissent, que les poissons proviennent de la même zone ou non (Annexe 8). Deux types de raisons d'ordre méthodologique peuvent expliquer ces différences :

- les protocoles de pesage des poissons ne sont pas précisés dans la plupart des études, mais il est probable que selon la fraîcheur et le mode de conservation des poissons, des différences de poids en fonction de la taille peuvent apparaître. C'est en particulier le cas pour *A. bairdii* qui a un fort contenu hydrique et qui perd de l'eau très rapidement ; sa conservation de plusieurs jours en glace peut en faire diminuer le poids.
- Pour *C. rupestris* les différences entre les relations taille-poids pourraient n'être que des artefacts d'échantillonnage (Draganik *et al.*, 1998 ; Savvatimsky & Atkinson, 1993). En effet, ces relations changent avec la saison et l'année, de fortes variations du poids du foie et des gonades en sont pour partie la cause. De plus pour la comparaison des courbes les tailles ont été recalculées ce qui introduit une imprécision supplémentaire dans la relation.

Ainsi pour des études précises il apparaît nécessaire d'établir pour chaque espèce des relations taille-poids.

Tableau 18. Relations taille-poids des espèces étudiées.

Espèce	Dates d'échantillonnage	Nombre d'individus	Relation*	Coefficient de corrélation	Différence entre ♂ et ♀	Figure
<i>Alepocephalus bairdii</i>	de janvier 1996 à août 1997	568	$W = 0.0058 \times Lst^{3.1071}$	r = 0.99	non	Figure 30
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	de décembre 1995 à août 1997	508	$W = 0.0884 \times Lpa^{3.1985}$	r = 0.98	non	Figure 31
<i>Helicolenus dactylopterus</i>	de mars à juin 1997, octobre et décembre 1997	928	$W = 0.0250 \times Lst^{3.0488}$	r = 0.98	non	Figure 32
<i>Lepidion eques</i>	juin 1997	267	$W = 0.0006 \times Lt^{3.6880}$	r = 0.98	non	Figure 33
<i>Trachyrincus murrayi</i>	juin 1997	165	$W = 0.0012 \times Lt^{3.3030}$	r = 0.98	non	Figure 34
<i>Caelorinchus labiatus</i>	juin 1997	168	$W = 0.0020 \times Lt^{3.1590}$	r = 0.95	non	Figure 35

*, W = poids ; Lst = longueur standard ; Lpa = longueur pré-anale ; Lt = longueur totale.

Des clés longueur-poids moyen et âge-poids moyen ont été calculées, à l'aide de la clé taille-âge, pour l'utilisation des modèles d'analyse de cohortes et de rendement par recrue pour *A. bairdii* (Annexe 9), *C. rupestris* (Annexe 10) et *H. dactylopterus* (Annexe 11).

3.2.4. Détermination de l'âge

3.2.4.1. Prélèvement des pièces calcifiées

Des trois types d'otolithes qui existent chez les poissons seuls les plus grands, les *sagitta*, ont été prélevés. Situés dans les chambres de l'oreille interne, ils ont été extraits par les ouïes pour *C. rupestris* et *H. dactylopterus* ; c'est une technique relativement aisée qui n'endommage pas les poissons qui sont susceptibles d'être commercialisés. Chez *A. bairdii* qui est une espèce rejetée et dont les os sont très peu calcifiés, ils ont été extraits par section au niveau tronc-tête.

Débarassés des enveloppes organiques un ou deux otolithes par individu ont été conservés à sec dans des pochettes en papier. Les prélèvements proviennent de poissons des 2 sexes capturés à tous les niveaux bathymétriques et dans toutes les aires géographiques explorées (Tableau 19 p.70).

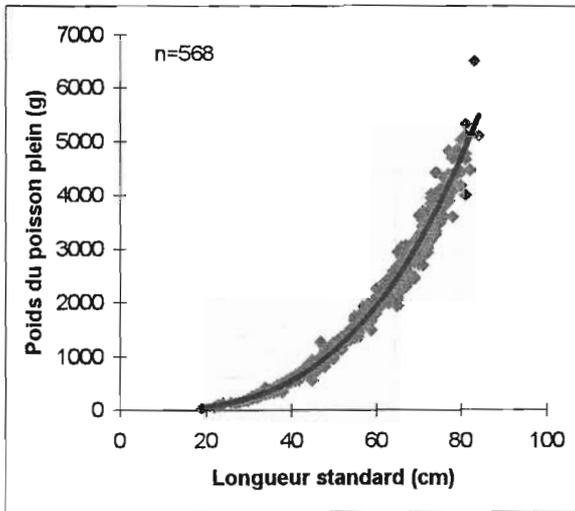


Figure 30. Relation taille-poids du poisson plein, *Alepocephalus bairdii*.

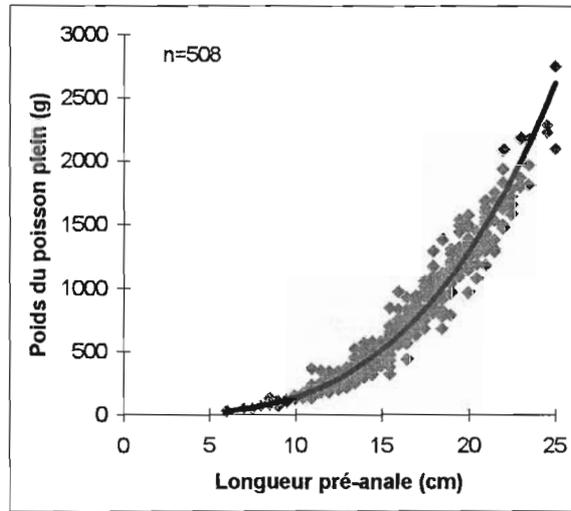


Figure 31. Relation taille-poids du poisson plein, *Coryphaenoides rupestris*.

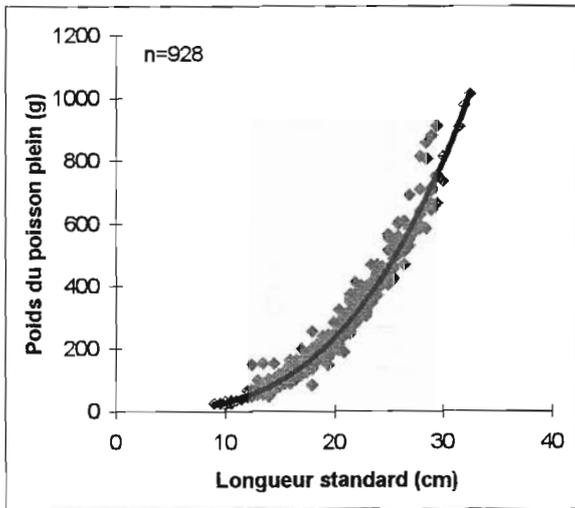


Figure 32. Relation taille-poids du poisson plein, *Helicolenus dactylopterus*.

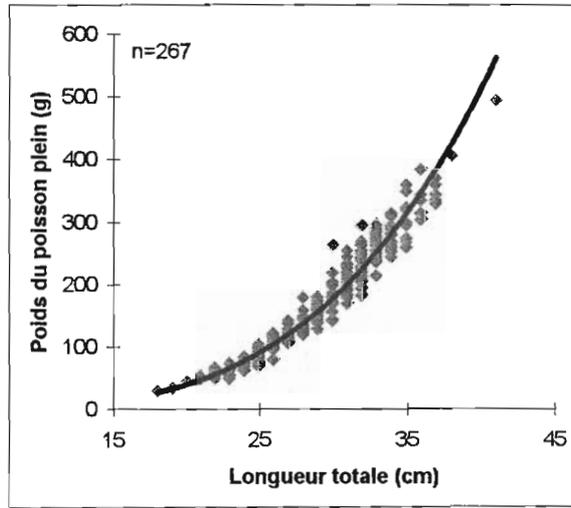


Figure 33. Relation taille-poids du poisson plein, *Lepidion eques*.

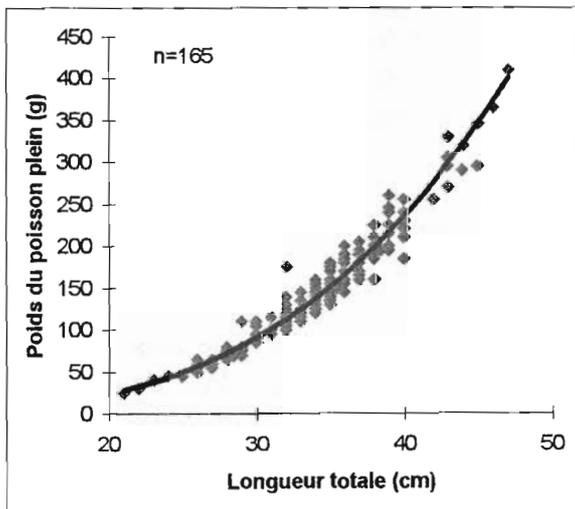


Figure 34. Relation taille-poids du poisson plein, *Trachyrincus murrayi*.

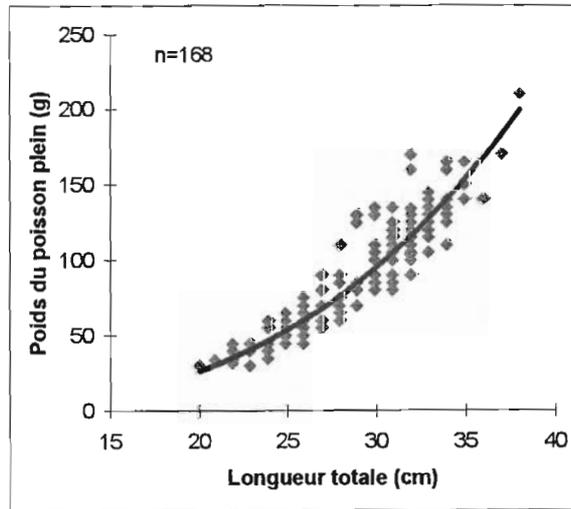


Figure 35. Relation taille-poids du poisson plein, *Caelorinchus labiatus*.

Tableau 19. Nombre d'otolithes de *Alepocephalus bairdii*, *Coryphaenoides rupestris* et *Helicolenus dactylopterus* prélevés au cours de l'étude, par sexe, niveau bathymétrique et aire géographique.

		<i>Alepocephalus bairdii</i>	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	<i>Helicolenus dactylopterus</i>
Total		1 391	1 602	1 179**
Sexe	Femelle	765	850	716
	Mâle	593	734	453
	Non identifié	33	18	10
Niveau bathymétrique	0-199 m			72
	200-399 m			501
	400-599 m			104
	600-799 m			239
	800-999 m	175	414	154
	1 000-1 199 m	660	773	
	1 200-1 399 m	466	347	
	Non identifié	90	69	109
Aire géographique*	P49	36	16	65
	PSB	89	157	2
	WPB	68	95	5
	RT	682	756	500
	H	453	551	493
	Non identifié	63	27	114

** , lectures sur 1 179 otolithes coupés et 1 210 otolithes entiers.

* , les limites des zones géographiques sont précisés dans la carte des figures 1 et 2, p.12 et p.13.

3.2.4.2. Préparation des otolithes et techniques de lecture

Alepocephalus bairdii

Les otolithes de *A. bairdii* sont peu épais ; ils ont été observés entiers immergés dans un mélange d'alcool 95° et de glycérine en proportions égales. Les 2 otolithes ont été observés simultanément sous une loupe binoculaire en lumière transmise. Le mélange alcool-glycérine permet de les éclaircir légèrement et d'augmenter le contraste entre les zones claires (opaques en lumière réfléchie) et sombres (hyalines en lumière réfléchie). Aucun axe de lecture n'a pu être défini car selon les individus, les différentes parties de l'otolithe sont plus ou moins lisibles. L'axe de lecture préférentiel est le plus grand axe d'accroissement (Planche 1).

Coryphaenoides rupestris

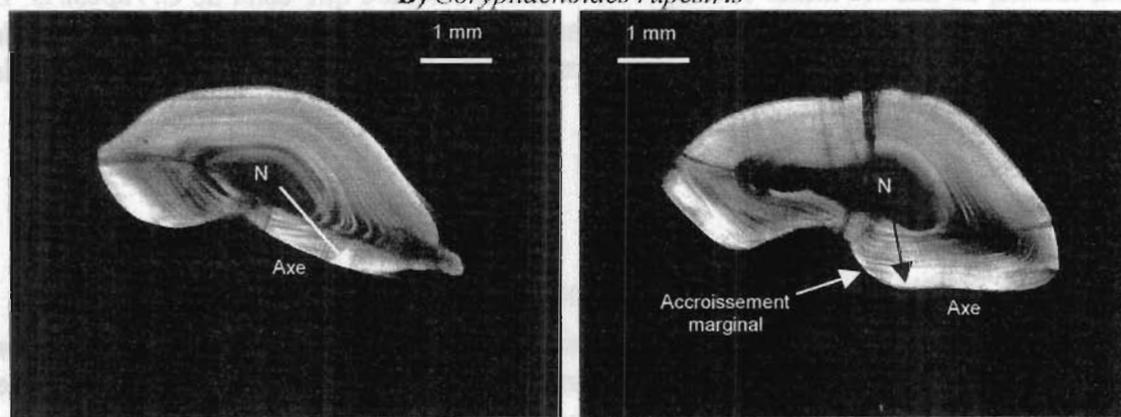
Les otolithes de *C. rupestris* sont trop épais pour que l'âge puisse être déterminé sans préparation ; il est nécessaire de les couper. Les otolithes ont été inclus dans des blocs de résine noire (Annexe 12) et coupés avec une tronçonneuse équipée d'une meule diamantée. Deux coupes transversales successives, d'une épaisseur d'environ 0.4 mm, ont été effectuées au niveau du nucleus. Les plaquettes de résine contenant les coupes de 5 à 6 otolithes déposées sur un lame de verre et recouvertes du mélange alcool-glycérine ont été observées au microscope en lumière transmise.

A) *Alepocephalus bairdii*



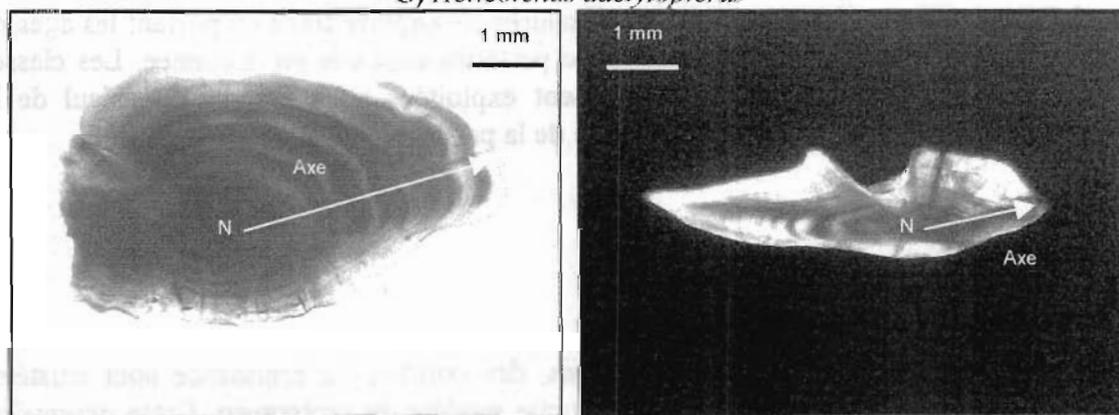
Otolithes entiers observés en lumière transmise.

B) *Coryphaenoides rupestris*



Coupes transversales observées en lumière transmise.

C) *Helicolenus dactylopterus*



Otolithe entier observé en lumière transmise.

Coupe transversale d'otolithe observée en lumière transmise.

Planche 1. Otolithes de *Alepocephalus bairdii* (A), *Coryphaenoides rupestris* (B) et *Helicolenus dactylopterus* (C) observés entiers ou en coupe transversale ; N = nucleus, Axe = axe préférentiel de lecture, le fond noir est dû à une inclusion totale de l'otolithe dans de la résine noire.

Comme pour les otolithes de *A. bairdii* il n'est pas possible de fixer un axe de lecture, mais l'axe préférentiel est celui qui permet de compter les stries de la croissance marginale de l'otolithe. En effet chez cette espèce, comme chez de nombreuses autres dont la durée de vie est élevée, au-delà d'un certain âge, l'otolithe s'accroît plus en longueur qu'en épaisseur. L'accroissement marginal n'est nettement visible que sur des coupes transversales ; les zones de croissance y sont plus étroites, mais sont aussi en général plus régulières (Planche 1 p.71).

Helicolenus dactylopterus

Dans un premier temps la même technique que celle utilisée pour les otolithes entiers de *A. bairdii* a été choisie pour déterminer l'âge de *H. dactylopterus*. Les otolithes ont été observés à la loupe binoculaire en lumière réfléchie. Les zones de croissance sont très distinctes (Planche 1 p.71), cependant pour les otolithes de grande taille celles du bord sont difficilement discernables.

Une deuxième technique a donc été utilisée en parallèle pour permettre la comparaison des âges déterminés par les deux méthodes. L'âge ayant été au préalable déterminé sur les otolithes entiers, ils ont été inclus et coupés de la même manière que ceux de *C. rupestris*. En observant les coupes au microscope, une croissance marginale a pu être constatée pour les otolithes les plus épais, une deuxième détermination de l'âge a donc été effectuée sur les otolithes (Planche 1 p.71).

3.2.5. Structures en âge et mortalité totale

A partir de l'âge et de la taille des poissons échantillonnés, des clés taille-âge sont établies. Elles permettent de convertir les structures en taille en structures en âge en répartissant dans chaque classe d'âge les individus d'une classe de taille au *pro rata* du nombre de poissons par classe d'âge répertoriés dans la clé taille-âge.

De la structure en âge de la population il est alors possible de déduire la mortalité totale de celle-ci. La structure en âge est convertie en courbe de capture tracé en portant les âges en abscisse et le logarithme népérien du nombre de poissons capturés en ordonnée. Les classes d'âge les plus jeunes qui ne sont pas pleinement exploitées sont exclues du calcul de la mortalité Z qui correspond à la pente de la droite de la partie décroissante de la courbe.

3.2.6. Croissance

A partir des couples taille-âge déterminés, des courbes de croissance sont ajustées. L'équation de Von Bertalanffy a été choisie comme modèle de croissance. Cette expression mathématique de la croissance est la plus couramment utilisée dans les études sur les espèces marines car elle est incorporée dans les modèles d'évaluation de stocks et de rendement des pêcheries. Il a également été montré que ce modèle basé sur des concepts physiologiques est conforme à la croissance observée de la plupart des espèces de poissons bien que l'utilisation d'un seul modèle n'est pas capable de représenter la croissance d'une espèce sur la durée totale de sa vie (Sparre *et al.*, 1989).

Equation de croissance de Von Bertalanffy :

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

avec L_t la longueur à l'âge t , L_∞ la longueur asymptotique (en cm), longueur moyenne des poissons très âgés, K paramètre de courbure déterminant la vitesse à laquelle le poisson approche la longueur asymptotique et t_0 paramètre de condition initiale sans réalité biologique, point du temps où le poisson a une longueur nulle.

L'estimation des paramètres L_∞ , K et t_0 a été réalisée en utilisant la procédure de Quasi-Newton qui évalue la fonction en différents points afin d'estimer les dérivées premières et secondes. Cette information sera ensuite utilisée pour minimiser la fonction de perte des moindres carrés. Le critère de convergence a une valeur de 0.0001. Il détermine le moment où le processus itératif prendra fin ; celui-ci se termine lorsque les améliorations de la fonction de perte d'une itération à l'autre sont inférieures à 0.0001. La proportion de la variance expliquée est également calculée. C'est un rapport équivalent au coefficient de détermination r^2 ; il permet d'évaluer dans quelle mesure le modèle s'ajuste aux données (StatSoft France, 1998).

Des courbes de croissance ont ainsi été ajustées aux données, par sexe, par aire géographique et pour l'ensemble des poissons d'une espèce. Les zones dans lesquelles le nombre d'otolithes examinés est inférieur à 100 et pour lesquelles l'ajustement des données est mauvais, ne sont pas considérées dans les résultats. Les courbes sont comparées entre elles graphiquement.

3.2.7. Les structures en taille

Les structures en taille des 7 espèces échantillonnées ont été établies au cours des campagnes à la mer réalisées sur les bateaux de pêche professionnelle. Au cours des 8 marées réalisées entre décembre 1995 et septembre 1997 dans différentes gammes de profondeurs et plusieurs zones géographiques, l'échantillonnage a été assez inégal entre les espèces ; il a porté principalement sur les 3 espèces prioritaires de l'étude (Annexe 13).

Pour *A. bairdii* et *A. carbo*, espèces pêchées en grandes quantités, un sous-échantillonnage de la capture d'un trait de chalut a été réalisé, 1 à 2 paniers d'une quarantaine de kilos, soit 15 à 20 poissons, ont été prélevés et les poissons mesurés. Pour *H. dactylopterus*, *L. eques*, *T. murrayi* et *C. labiatus*, qui sont capturés en plus petites quantités, l'ensemble des poissons d'un trait de chalut a été échantillonné.

Les six espèces précédemment évoquées sont rejetées ou débarquées en totalité ; par contre, le grenadier *C. rupestris* fait l'objet d'un tri à bord et les poissons de petite taille sont rejetés. L'échantillonnage de cette espèce ne pouvant être réalisé avant le tri, un panier de grenadiers rejetés a été prélevé, ainsi que 2 paniers de grenadiers débarqués. Les 2 échantillons provenant du même trait de chalut, et les quantités rejetées et débarquées de ce trait étant estimées, il est alors possible de reconstruire la structure en taille de l'ensemble de la capture au prorata des quantités de grenadiers rejetées et débarquées.

Afin de déceler des ségrégations ou des migrations éventuelles, les distributions en taille des mâles et des femelles par profondeur et par zone géographique sont comparées à l'aide de test de rangs U de Mann et Withney. Ce test non paramétrique a été choisi compte tenu du fait que les distributions en taille ne sont pas systématiquement normales. Des structures en taille de l'ensemble des observations sont également présentées pour les comparer avec d'autres travaux.

3.3. Résultats

3.3.1. Age

Les structures annulaires observées sur les otolithes des poissons profonds sont nombreuses, elles sont souvent difficiles à identifier et rendent la détermination de l'âge de ces poissons très incertaine. Il faut également rappeler que les âges des poissons profonds n'ont pas été validés, mais l'ensemble des scientifiques travaillant sur ces espèces considèrent que chaque zone d'accroissement (une strie opaque + une strie hyaline) équivaut à une année.

Le grand nombre d'anneaux visibles sur les otolithes et leur fort resserrement après les 10 premières marques rendent les lectures d'âge plus difficiles pour les vieux individus et la distinction entre les zones d'accroissement devenant délicate, l'incertitude sur les âges augmente. Les problèmes d'identification et d'interprétation des zones de croissance induisent souvent de grandes différences entre les âges déterminés par des lecteurs différents.

Pour comparer les estimations des âges de *C. rupestris*, un échange d'otolithes a été organisé entre plusieurs partenaires européens. Une cinquantaine d'otolithes fournis par l'ensemble des partenaires ont été échangés pour l'intercalibration, cependant, seuls 22 ont été examinés par les 7 lecteurs.

L'âge réel des poissons n'étant pas connu, la valeur médiane des âges lus pour chaque échantillon a été choisie comme donnée de référence pour comparer les résultats des lecteurs (Figure 36). Selon les lecteurs les âges estimés varient de manière aléatoire autour de la valeur médiane mais certains sous-estiment ou surestiment systématiquement les âges sur tous les otolithes ou uniquement sur les plus "jeunes" ou les plus "vieux". L'étendue maximale de la différence entre les âges attribués varie pour un même otolithe entre 3 et 15 ans ; elle est en moyenne de 8 ans. Cet échange montre donc que les comparaisons de résultats entre lecteurs et donc entre travaux d'origines différentes sont rendues difficiles par les fortes variations qui existent dans la détermination de l'âge.

Il faut également savoir que des dérives de lecture existent aussi chez une même personne qui lit plusieurs fois les mêmes otolithes. Lors du réexamen d'otolithes de *C. rupestris* au cours de séances de travail d'intercalibration des différences d'âge allant jusqu'à 6-7 ans ont pu être notées sur un otolithe relu plusieurs fois par la même personne. Campana *et al.* (1995) évoquent également ces problèmes d'imprécision dans la lecture des pièces calcifiées de poissons profonds.

Ainsi les âges relatifs établis par un même lecteur ou par des lecteurs différents sont empreints d'une forte incertitude. Les nombreuses informations issues de la détermination de l'âge et qui caractérisent la biologie d'une espèce telles que la longévité, la structure en âge de la population et sa mortalité totale, les étapes du cycle vital, la croissance ne peuvent donc être considérées pour les espèces profondes que comme des ordres de grandeur. Dans le cas particulier de la croissance seules de fortes différences pourront alors être considérées comme réelles, mais des analyses fines ne pourront pas être réalisées.

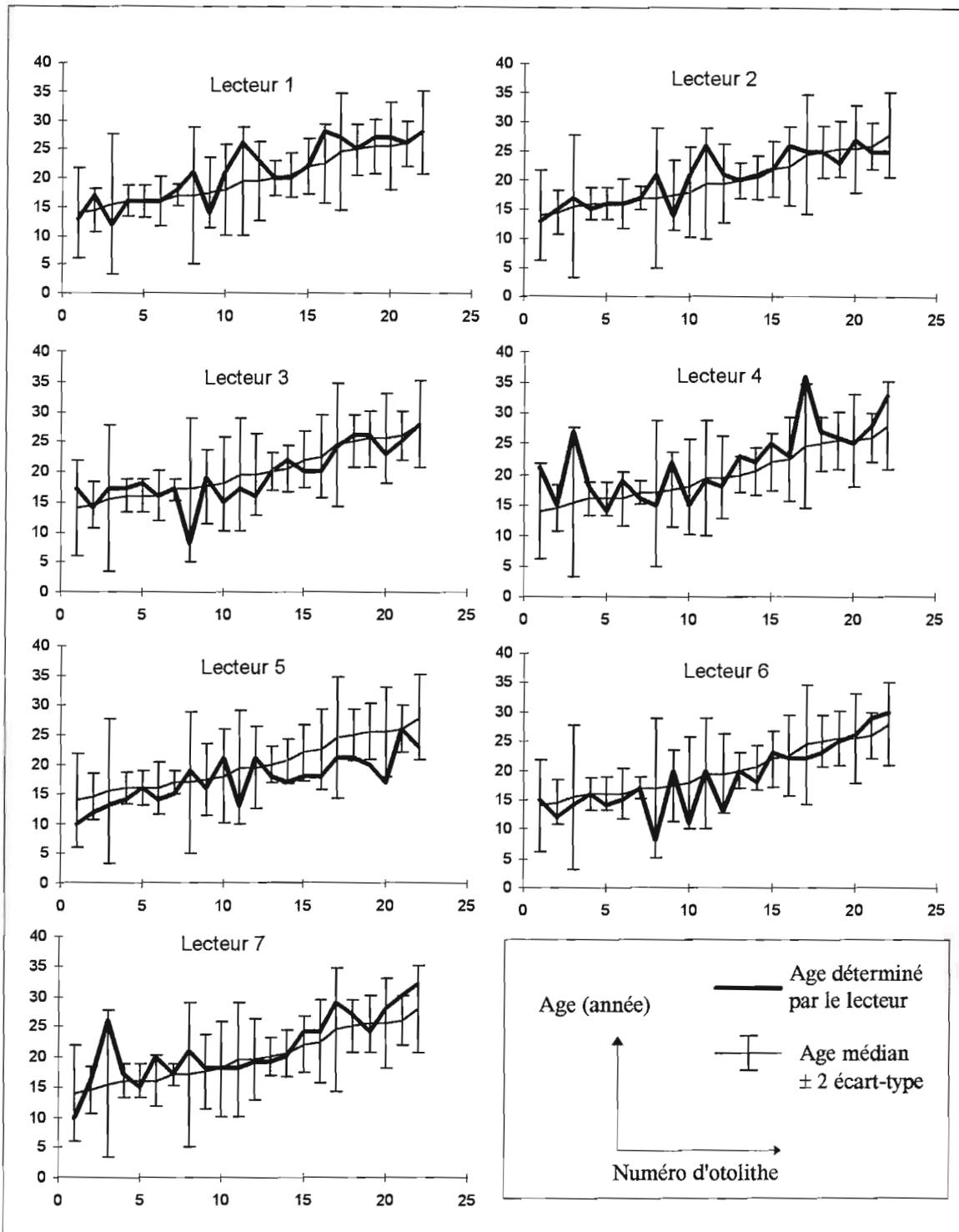


Figure 36. Ages attribués par chaque lecteur et âge médian (± 2 écart-type) des otolithes classés dans l'ordre croissant de l'âge médian (n° d'otolithe) (comm. Pers.).

3.3.2. Longévité, structure en âge, mortalité et cycles vitaux

Longévité

Les 3 espèces étudiées présentent des longévités élevées, de 38, 54 et 43 ans respectivement pour *A. bairdii*, *C. rupestris* et *H. dactylopterus* (Tableau 20).

Pour cette dernière espèce 2 techniques de détermination de l'âge ont été utilisées sur des otolithes provenant des mêmes poissons. Les 2 méthodes donnent des âges maximums très différents : 17 ans pour la technique des otolithes entiers et 43 ans pour la technique des otolithes coupés. La divergence des résultats entre les 2 procédures est classique et a été montrée pour plusieurs espèces (Beamish & MacFarlane, 1987). Pour la suite de l'étude, ce sont les âges déterminés sur les otolithes coupés qui seront retenus. Cette méthode donne effectivement des résultats plus fiables pour les poissons de grande taille qui possèdent des otolithes épais pour lesquels la lecture de l'âge sur les pièces entières est imprécise.

Tableau 20. Gammes d'âges déterminées pour *Alepocephalus bairdii*, *Coryphaenoides rupestris* et *Helicolenus dactylopterus*.

Espèce	Technique de détermination de l'âge	Nombre d'échantillons	Gamme de taille des poissons*	Gamme d'âge (années)
<i>Alepocephalus bairdii</i>	Otolithes entiers	1 391	11-93 cm (Lst)	3-38
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	Otolithes coupés	1 602	3-29.5 cm (Lpa)	1-54
<i>Helicolenus dactylopterus</i>	Otolithes entiers	1 210	6.5-32.5 cm (Lst)	1-17
	Otolithes coupés	1 179	6.5-32.5 cm (Lst)	1-43

*, abréviation des mesures de longueurs dans le Tableau 16.

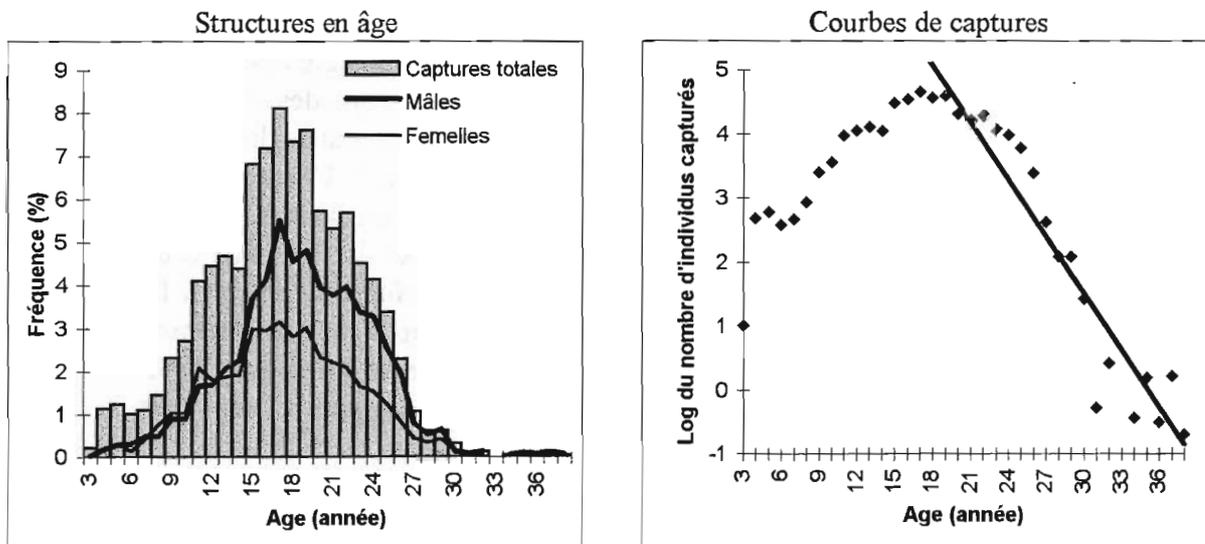
Structures en âge et mortalité

A partir des structures en taille de l'ensemble des individus échantillonnés entre décembre 1995 et septembre 1997 et des clés taille-âge établies pour la même période (Annexe 14, Annexe 15, Annexe 16), les structures en âge des 3 espèces étudiées ont été déterminées (Figure 37).

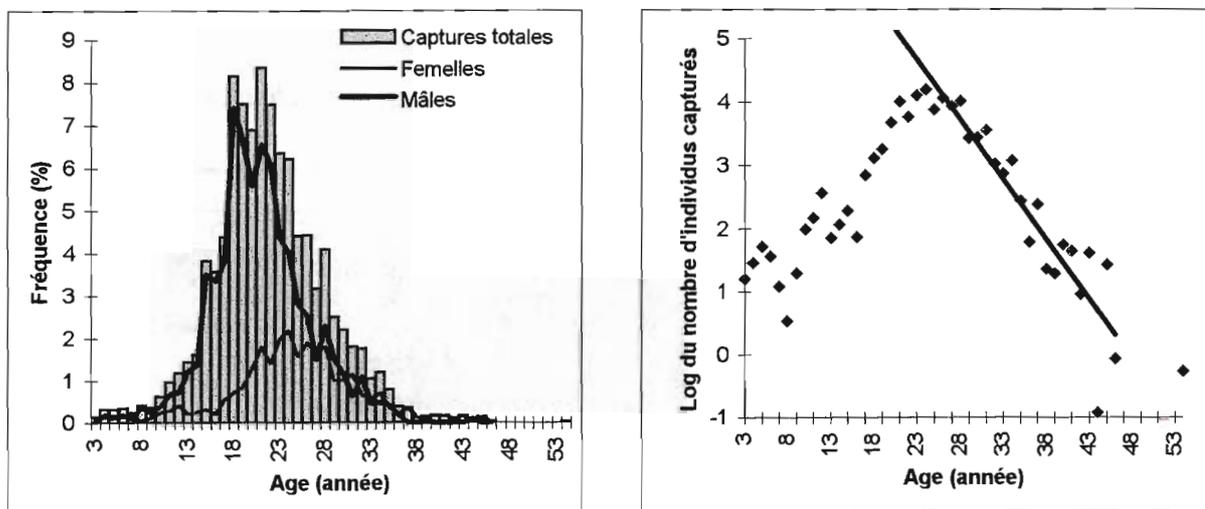
D'après les clés taille-âge, les croissances des mâles et des femelles de *C. rupestris* seraient différentes : les structures en âge des 2 sexes seront donc établies séparément avec 1 clé pour chacun des sexes ; pour les 2 autres espèces il ne semble pas exister de différence entre mâles et femelles et une seule clé est utilisée.

Les 3 espèces présentent des structures en âge unimodales. Alors qu'elles ont des longévités comparables, le mode de la distribution est plutôt décalé vers les âges élevés chez *A. bairdii* et *C. rupestris* et vers les âges plus jeunes chez *H. dactylopterus*. Les populations de *A. bairdii* et de *C. rupestris* sont constituées en majorité d'individus âgés de 15 à 19 ans pour la première espèce et de 18 à 22 ans pour la seconde. La plus grande partie des *H. dactylopterus* capturés ont 5 et 6 ans.

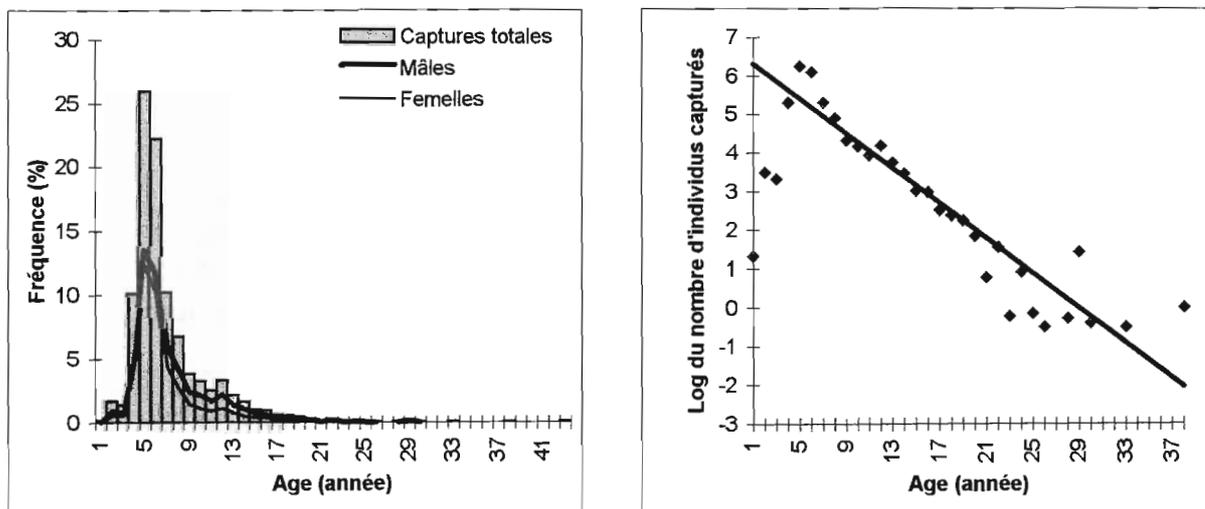
La sélectivité des engins de pêche ne permet pas de capturer les individus de petites tailles qui sont donc pratiquement absents des structures en âge. Par contre en considérant l'évitement comme un phénomène mineur, il est possible de déterminer la mortalité totale des 3 espèces à l'aide des courbes de capture (Figure 37). Les mortalités totales (Z) ont été évaluées à 0.30 pour *A. bairdii*, 0.19 pour *C. rupestris* et 0.23 pour *H. dactylopterus*. Elles sont relativement faibles pour des espèces soumises à l'exploitation.



A) *Alepocephalus bairdii*



B) *Coryphaenoides rupestris*



C) *Helicolenus dactylopterus*

Figure 37. Structures en âge et courbes de capture de *Alepocephalus bairdii* (A), *Coryphaenoides rupestris* (B) et *Helicolenus dactylopterus* (C) pour l'ensemble des observations.

Cycles vitaux

En réunissant les connaissances acquises pendant cette étude sur la biologie des espèces (croissance, reproduction) l'âge approximatif des poissons au moment des grandes étapes de leurs cycles vitaux peut être défini (Tableau 21). L'espèce ayant la plus grande longévité, *C. rupestris*, est aussi celle qui présente la phase juvénile la plus longue, jusqu'à 10 ans environ, pour *H. dactylopterus* cette période est de 3 ans et elle est de 6 ans environ pour *A. bairdii*. C'est pour cette dernière que la phase d'acquisition de la maturité sexuelle est la plus longue, de 6 à 28 ans, à 26 ans tous les *C. rupestris* sont matures et tous les *H. dactylopterus* le sont à 10 ans. Commence ensuite la phase adulte et en fin de vie la croissance des poissons est fortement ralentie. Ce ralentissement apparaît dès l'âge de 22 ans pour *H. dactylopterus* qui vit jusqu'à 43 ans, vers 25 ans pour *A. bairdii* qui vit jusqu'à 38 ans et à partir de 35 ans pour *C. rupestris* qui atteint 54 ans.

Les phases adultes et de fin de vie représentent environ 75 % de la durée de vie de *H. dactylopterus*, ce pourcentage n'est plus que de 55 % pour *C. rupestris* et de 35 % pour *A. bairdii*. Il semble donc que plus l'espèce vit dans un environnement profond plus les phases juvéniles et d'acquisition de la maturité s'allongent par rapport à leur durée de vie totale.

Tableau 21. Les âges de *Alepocephalus bairdii*, *Coryphaenoides rupestris* et *Helicolenus dactylopterus* aux grandes étapes des leurs cycles vitaux.

Espèce	Age											
	1	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	Phase juvénile	Phase juvénile	Acquisition de la maturité	Phase adulte								
<i>Helicolenus dactylopterus</i>	Phase juvénile	Acquisition de la maturité	Phase adulte	Phase adulte	Phase adulte	Phase adulte	Phase adulte	Phase adulte	Phase adulte			
<i>Alepocephalus bairdii</i>	Phase juvénile	Acquisition de la maturité	Phase adulte	Phase adulte	Phase adulte	Phase adulte	Phase adulte	Phase adulte	Phase adulte			

Phase juvénile ; Acquisition de la maturité ; Phase adulte ; Fin de vie

3.3.3. Croissance

3.3.3.1. *Alepocephalus bairdii*

Les courbes de croissance de Von Bertalanffy établies séparément pour les mâles et les femelles se recouvrent indiquant ainsi qu'il n'existe pas de différence de croissance entre les sexes (Tableau 22 p.80 et Figure 38A). Le paramètre K est plus élevé pour les femelles (0.083 contre 0.068) elles atteignent leur longueur asymptotique plus rapidement, mais la forte dispersion des points ne permet pas de valider une différence de croissance entre les sexes.

Le même type de comparaison entre les courbes de croissance établies pour les poissons vivants dans les 2 zones géographiques RT et H ne permet pas de dire qu'une différence de croissance existe entre ces poissons (le nombre d'échantillons dans les zones P49, PSB et WPB est trop faible) (Tableau 23 p.80, Figure 38B). Les paramètres de croissance des poissons de ces 2 zones sont très similaires et les courbes ont exactement le même profil.

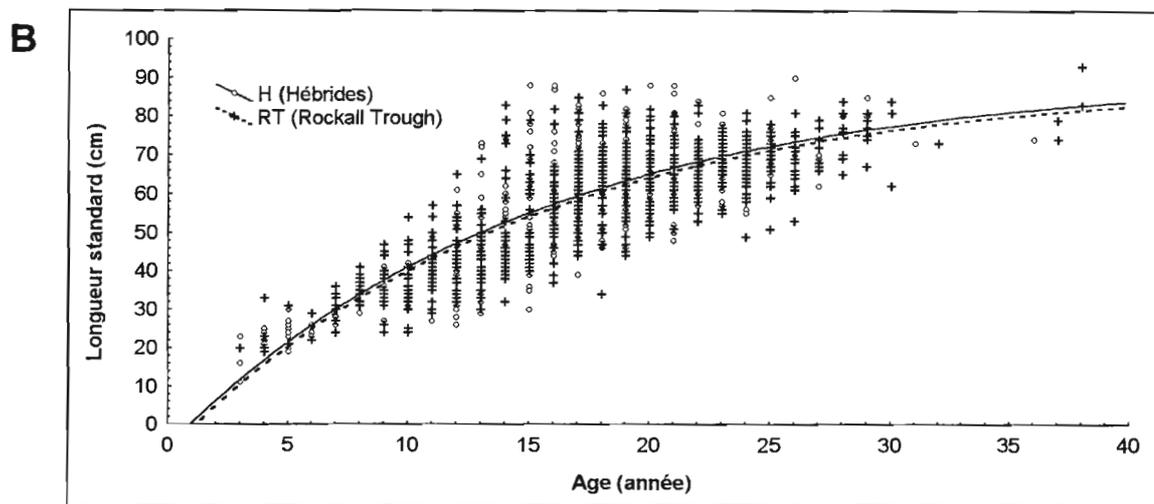
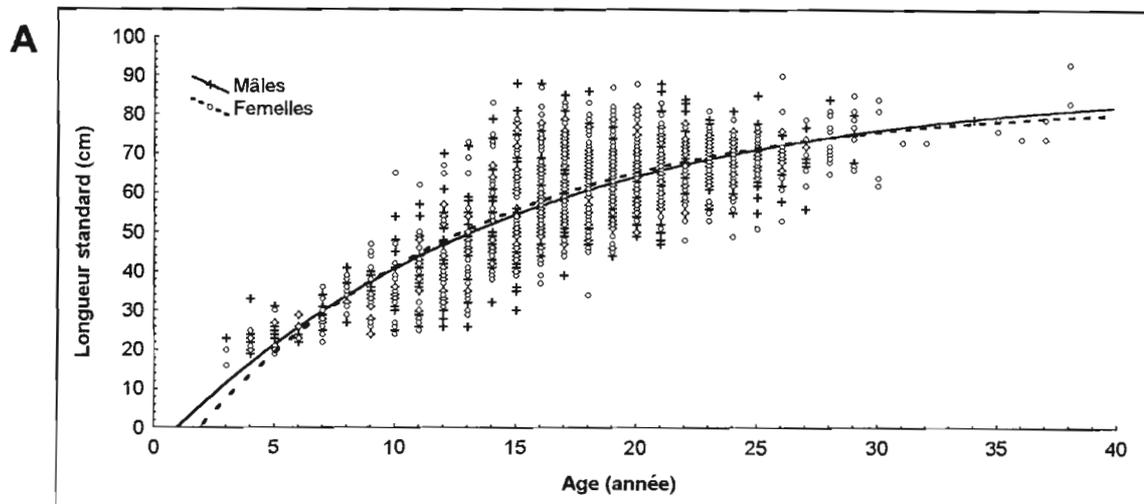


Figure 38. Croissance de *Alepocephalus bairdii*, courbes de Von Bertalanffy par sexe (A) et par zone géographique (B).

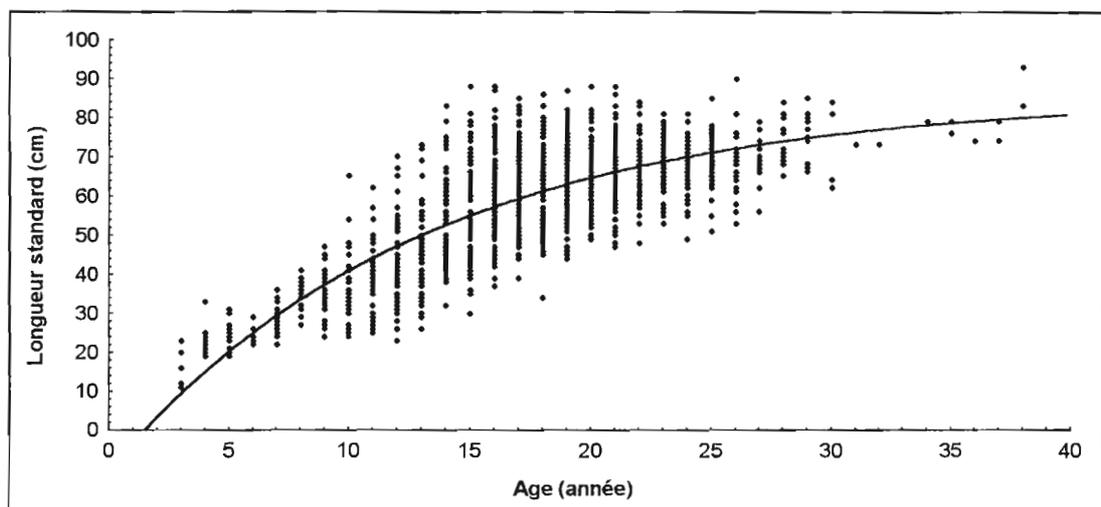


Figure 39. Croissance de *Alepocephalus bairdii*, courbe de Von Bertalanffy pour les mâles et les femelles toutes zones géographiques confondues.

Tableau 22. Paramètres de croissance de Von Bertalanffy pour les mâles et les femelles de *Alepocephalus bairdii*.

	Mâles	Femelles
n	593	765
L_{∞} (cm)	88.3	83.7
K	0.068	0.083
t_0 (ans)	0.95	1.89
r	0.81	0.80
variance expliquée	0.65	0.63

Tableau 23. Paramètres de croissance de Von Bertalanffy de *Alepocephalus bairdii* par zone géographique.

	RT	H
n	682	453
L_{∞} (cm)	89.1	90.5
K	0.068	0.067
t_0 (ans)	1.16	0.94
r	0.83	0.82
variance expliquée	0.68	0.67

Une seule courbe de croissance peut donc être utilisée pour les *A. bairdii* des 2 sexes provenant des différentes zones explorées à l'ouest des Iles Britanniques. Les paramètres de croissance de Von Bertalanffy ont été estimés à (Figure 39) :

$$L_{\infty} = 85.3 \text{ cm}$$

$$K = 0.077$$

$$t_0 = 1.45 \text{ ans} \quad (r = 0.81 \text{ et variance expliquée} = 0.64)$$

L'équation de Von Bertalanffy s'écrit donc : $L_{st} = 85.3 \times [1 - e^{-0.077 \times (\text{âge} - 1.45)}]$. Avant 10 ans, pendant la phase de croissance rapide, la dispersion des points est relativement faible car la lecture de l'âge est plus précise et le nombre d'échantillons est faible. La dispersion des points autour de la courbe devient très large entre 10 et 23 ans. L'imprécision des lectures d'âge explique en partie cette forte dispersion mais il existe également des différences de croissance entre individus. La ponte ayant lieu pratiquement toute l'année pour cette espèce (voir le chapitre 4 sur la reproduction) les individus d'une même année peuvent en fait avoir plusieurs mois de différence, la distribution en taille d'une cohorte est donc très étalée. A ces différences initiales s'ajoutent probablement des phénomènes de compétition entre individus, certains s'alimentent mieux ou vont dans des zones où la quantité de nourriture est plus importante et peuvent ainsi grandir plus vite. Au delà de 23 ans malgré une imprécision croissante de la détermination de l'âge, la dispersion des points autour de la courbe est plus faible, le nombre d'échantillons diminue, mais il est aussi possible qu'une partie des vieux individus ne soit plus accessible aux engins de pêche.

3.3.3.2. *Coryphaenoides rupestris*

Une comparaison graphique des estimations des courbes de croissance des mâles et des femelles montre qu'il existe une différence de croissance entre les individus des 2 sexes (Tableau 24 et Figure 40A). Les mâles grandissent moins vite que les femelles, le paramètre K qui traduit la vitesse à laquelle les poissons atteignent leur taille asymptotique est moins élevé chez les mâles (0.053 contre 0.062 pour les femelles). Ils mettent en moyenne 22 ans pour atteindre 15 cm et les femelles 16.5 ans. A l'âge de 20 ans, celles-ci mesurent 16.5 cm et les mâles 15.4 cm. Il est donc nécessaire de considérer séparément les mâles et les femelles.

Tableau 24. Paramètres de croissance de Von Bertalanffy pour les mâles et les femelles de *Coryphaenoides rupestris*.

	Mâles	Femelles
n	734	850
L_{∞} (cm)	21.3	23.7
K	0.053	0.062
t_0 (ans)	-1.31	0.17
r	0.77	0.82
variance expliquée	0.59	0.67

Les mâles et les femelles n'ayant pas la même croissance, il est nécessaire de les traiter séparément pour comparer la croissance des poissons provenant de différentes zones (Figure 40B, Tableau 25). Les courbes et les paramètres de croissance établis sur les poissons des zones RT et H sont très similaires pour les femelles. Les courbes légèrement divergentes à l'origine se rejoignent très rapidement, le paramètre K est identique (0.058 dans RT et 0.060 dans H). Pour les mâles la différence entre les courbes et les paramètres de croissance des poissons des 2 zones est plus importante (K=0.053 pour RT et K=0.032 pour H). Cependant la dispersion des points et l'échantillonnage plus faible dans la zone H ne permettent pas d'affirmer qu'une différence réelle de croissance existe entre les poissons des zones RT et H.

Tableau 25. Paramètres de croissance de Von Bertalanffy des mâles et des femelles de *Coryphaenoides rupestris* par zone géographique.

sexe	RT		H	
	♂	♀	♂	♀
n	414	334	186	361
L_{∞} (cm)	22.1	24.5	26.3	24.4
K	0.053	0.058	0.032	0.060
t_0 (ans)	-1.01	-0.57	-3.08	0.86
r	0.87	0.86	0.75	0.83
variance expliquée	0.70	0.74	0.56	0.69

Bien qu'une différence entre la croissance des mâles et des femelles ait été montrée, les paramètres de croissance de Von Bertalanffy ont été évalués pour l'ensemble des individus de l'espèce (Figure 41). En effet les structures en taille établies lors des échantillonnages sous criées ne tiennent pas compte des sexes et c'est à partir de ces échantillons, des clés taille-âge et des paramètres de croissance que les analyses de cohortes sont effectuées pour l'estimation des stocks de poissons. Les paramètres de croissance de l'ensemble des individus sont :

$$L_{\infty} = 25.6 \text{ cm}$$

$$K = 0.044$$

$$t_0 = -1.01 \text{ ans } (r = 0.80 \text{ et variance expliquée} = 0.64)$$

L'équation de Von Bertalanffy s'écrit donc : $L_{pa} = 25.6 \times [1 - e^{-0.044 \times (\text{âge} + 1.01)}]$. Comme pour *A. bairdii* la dispersion des points autour de la courbe de croissance est très large en particulier au-delà de 11 ans, âge à partir duquel les zones d'accroissement sur les otolithes sont plus nombreuses et moins discernables. Pour cette espèce des différences de croissance individuelles pour des poissons de la même cohorte sont également probables. Des phénomènes de compétition intra-spécifique entrent certainement en jeu et des poissons de la même année peuvent également avoir plusieurs mois de différence, la période de ponte durant 10 mois (voir chapitre 4 sur la reproduction). A partir de 32-35 ans la dispersion des points autour de la courbe a tendance à se réduire, le nombre d'échantillons diminue.

3.3.3.3. *Helicolenus dactylopterus*

Le paramètre K de Von Bertalanffy indique que la croissance des mâles est légèrement plus rapide que celle des femelles : il a une valeur de 0.115 pour les mâles et de 0.089 pour les femelles (Tableau 26). Cependant les courbes de croissance des individus des 2 sexes se superposent et d'après la dispersion des points autour de la courbe, il n'est pas possible de conclure à une croissance différente entre les poissons des 2 sexes (Figure 42A).

Tableau 26. Paramètres de croissance de Von Bertalanffy pour les mâles et les femelles de *Helicolenus dactylopterus*.

	Mâles	Femelles
n	453	716
L_{∞} (cm)	28.20	29.37
K	0.115	0.089
t_0 (ans)	-2.24	-3.31
r	0.86	0.86
variance expliquée	0.73	0.74

Un nombre suffisant d'individus ont été échantillonnés dans les zones RT et H pour permettre de comparer leurs croissances (Tableau 27 p.84, Figure 42B p.85). Le coefficient K est plus faible pour les animaux vivants dans la zone RT (K=0.074) par rapport à ceux de la zone H (K=0.100). Cependant d'après le tracé des courbes de Von Bertalanffy la dispersion des points autour des courbes est grande et la différence existant entre les croissances des poissons des 2 zones ne paraît pas significative.

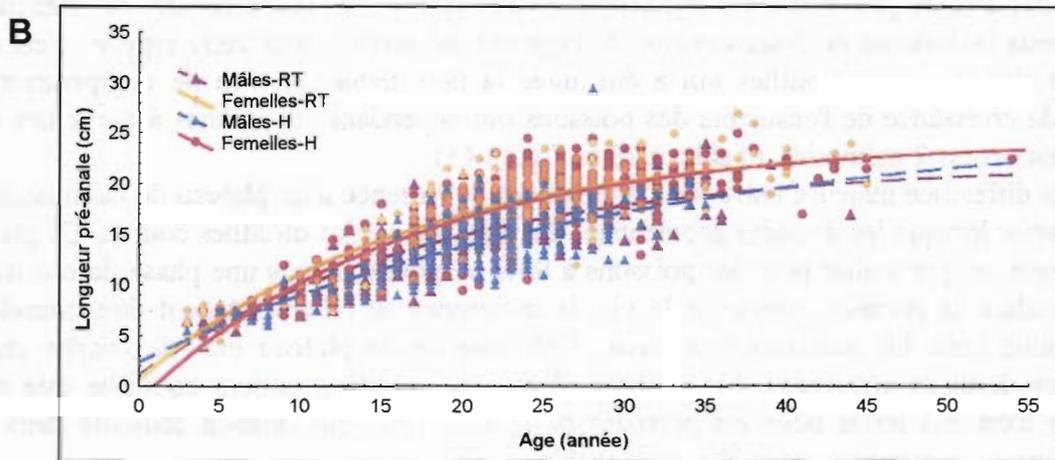
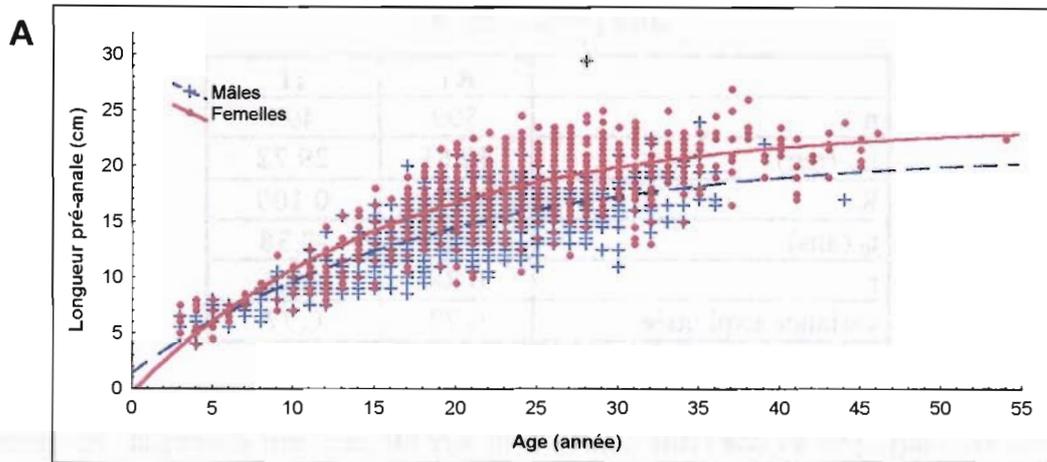


Figure 40. Croissance de *Coryphaenoides rupestris*, courbes de Von Bertalanffy par sexe (A) et par zone géographique (B) ; RT = Rockall Trough, H = Hébrides.

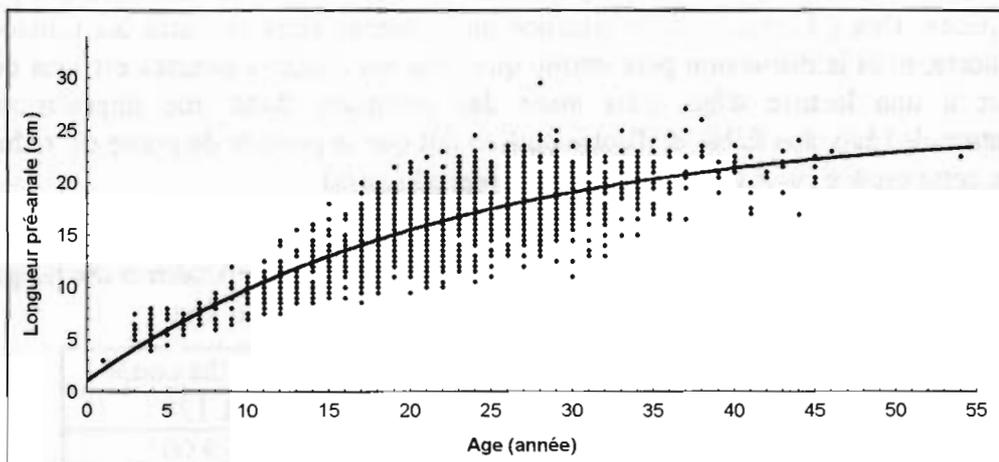


Figure 41. Croissance de *Coryphaenoides rupestris*, courbe de Von Bertalanffy pour les mâles et les femelles toutes zones géographiques confondues.

Tableau 27. Paramètres de croissance de Von Bertalanffy pour *Helicolenus dactylopterus* par zone géographique.

	RT	H
n	500	493
L_{∞} (cm)	30.81	29.72
K	0.074	0.100
t_0 (ans)	-4.03	-2.38
r	0.88	0.88
variance expliquée	0.77	0.77

Pour *H. dactylopterus* une seule courbe peut être utilisée pour décrire la croissance des poissons des 2 sexes provenant des différentes zones explorées à l'ouest des Iles Britanniques.

Deux techniques de détermination de l'âge ont été testées pour cette espèce ; c'est celle basée sur des coupes d'otolithes qui a été jugée la plus fiable. A titre de comparaison les courbes de croissance de l'ensemble des poissons ont cependant été établies à partir des âges déterminés par les 2 méthodes. (Tableau 28 et Figure 43).

La différence majeure entre les 2 courbes est la présence d'un plateau de ralentissement de croissance lorsque les données proviennent des âges lus sur les otolithes coupés. Ce plateau est classique, en particulier pour les poissons à forte longévité. Après une phase de croissance rapide pendant la première partie de la vie, la croissance se ralentit et peut être considérée comme nulle pour les poissons très vieux. L'absence de ce plateau dans la courbe établie d'après les données provenant des lectures d'âges sur otolithes entiers confirme que cette technique n'est pas fiable pour les poissons de grande taille qui seraient toujours dans une phase de croissance rapide, ce qui est improbable.

C'est donc l'équation de Von Bertalanffy établie avec les âges déterminés sur les otolithes coupés qui sera utilisée pour modéliser la croissance de *H. dactylopterus* :

$$L_{st} = 29.0 \times [1 - e^{-0.098 \times (\text{âge} + 2.79)}]$$

La structure de la dispersion des points autour de la courbe est la même que pour les 2 autres espèces. Des différences de croissance individuelles existent entre les poissons d'une même cohorte, mais la dispersion plus étroite que pour les 2 autres espèces est sans doute due d'une part à une lecture d'âge plus aisée des otolithes, donc une imprécision sur la détermination de l'âge plus faible et d'autre part au fait que la période de ponte est réduite à 3-4 mois chez cette espèce (voir le chapitre 4 sur la reproduction).

Tableau 28. Paramètres de croissance de Von Bertalanffy de *Helicolenus dactylopterus* estimés à partir de deux techniques de lecture d'âge.

	Otolithe entier	Otolithe coupé
n	1 210	1 179
L_{∞} (cm)	33.10	29.00
K	0.095	0.098
t_0 (ans)	-1.137	-2.79
r	0.83	0.86
variance expliquée	0.68	0.74

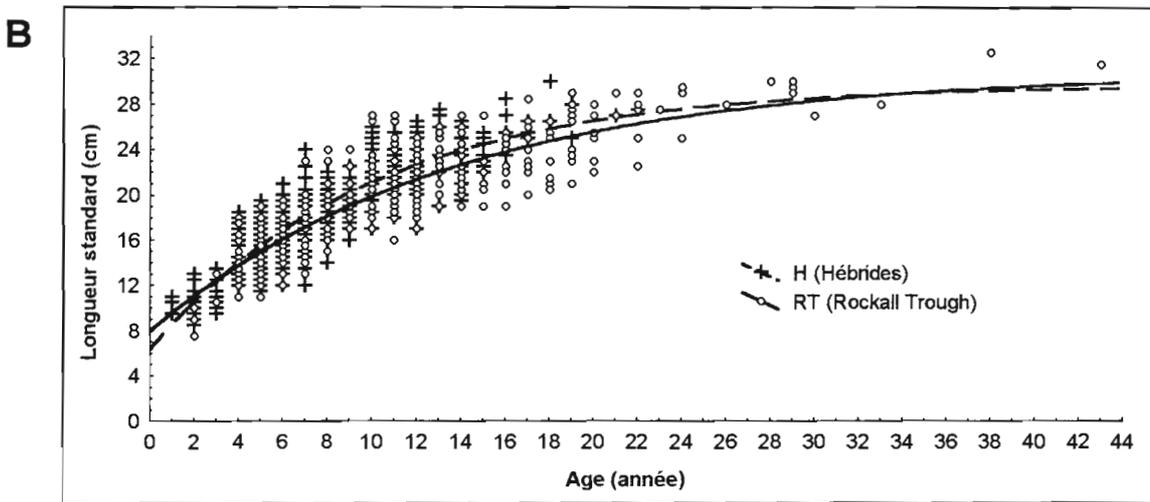
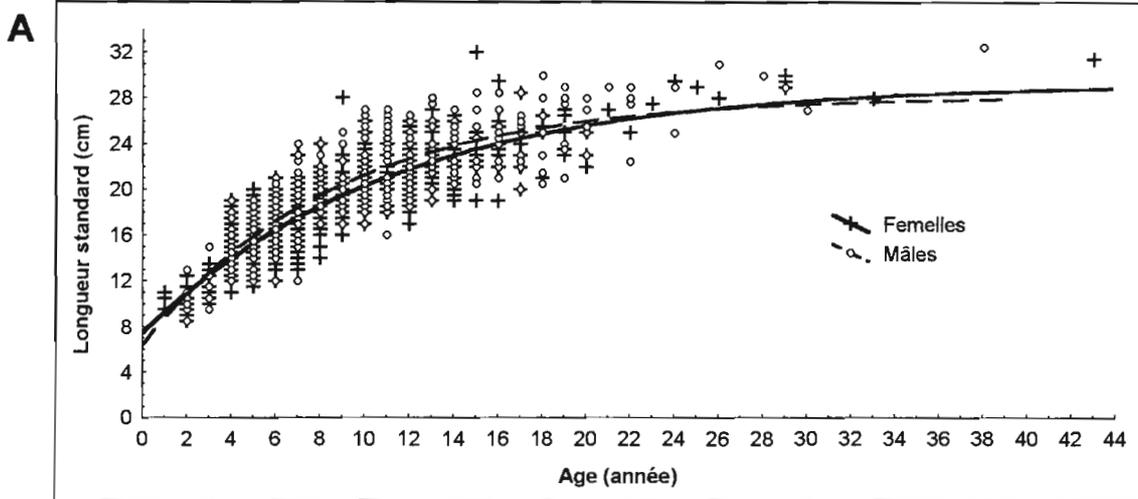


Figure 42. Croissance de *Helicolenus dactylopterus*, courbes de Von Bertalanffy par sexe (A) et par zone géographique (B).

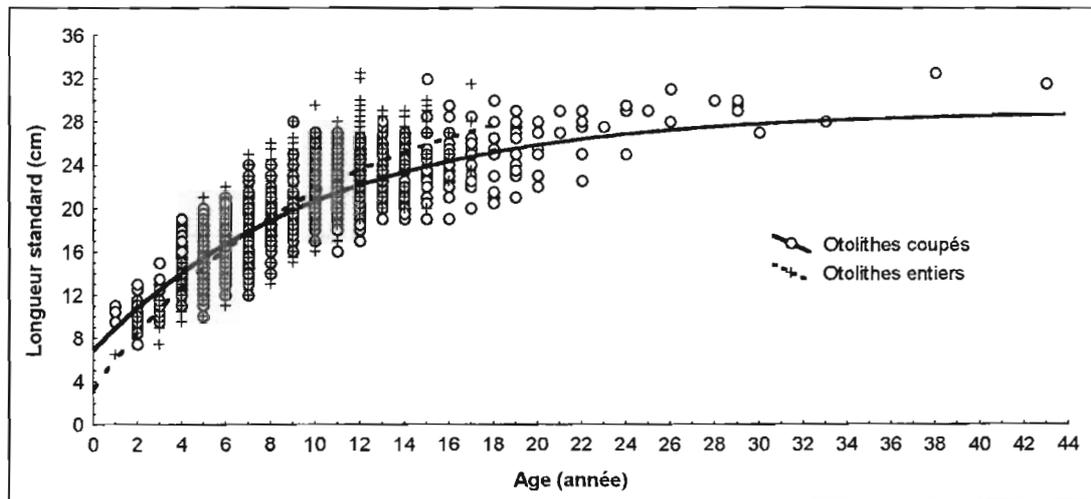


Figure 43. Croissance de *Helicolenus dactylopterus*, courbes de Von Bertalanffy obtenues avec les 2 techniques de lecture d'âge.

3.3.4. Structures en taille : distributions par strate et par sexe

3.3.4.1. *Alepocephalus bairdii*

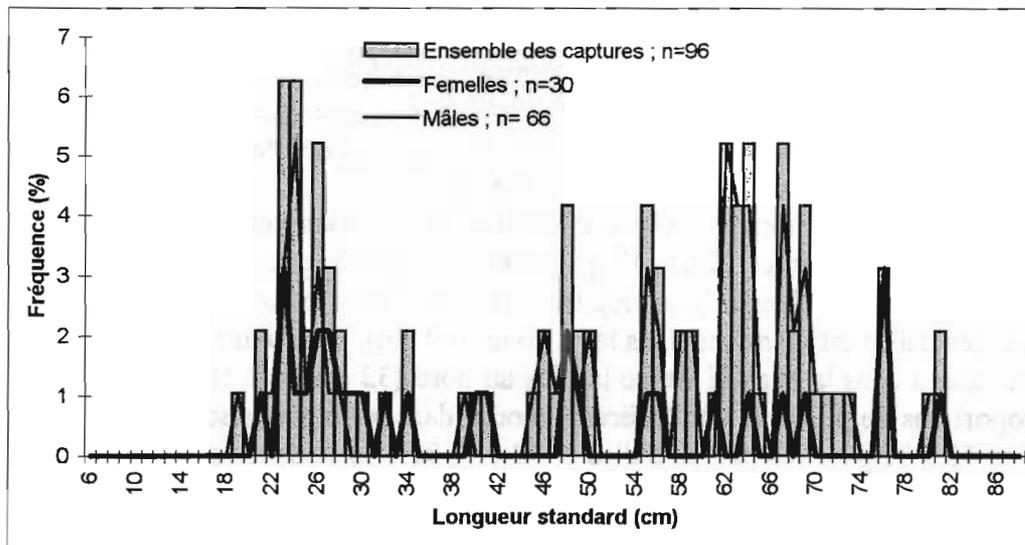
Structures en taille en fonction de la profondeur

Les compositions en taille de *A. bairdii* établies dans les 3 niveaux de profondeur explorés diffèrent significativement les unes des autres bien que les gammes de taille observées soient similaires (Tests U, $p < 0.05$) (Tableau 29 et Figure 44). La taille moyenne des poissons est maximale à 1 000 m (59.1 cm), minimale à 800 m (48.6 cm) et intermédiaire à 1 200 m (54 cm). Les structures établies aux 3 niveaux bathymétriques sont bimodales et si le mode des grandes tailles reste le même, à 66 cm environ, le mode des petites tailles augmente avec la profondeur : il passe de 23-24 cm à 800 m, à 30 cm à 1 000 m puis à 45 cm à 1 200 m. La proportion de poissons par mode varie également avec la profondeur. Le mode des petites tailles représente, de 800 vers 1 200 m, 34.4, 9.3 et 59.8 % et celui des grandes tailles 65.6, 90.7 et 40.1 %. Les poissons les plus petits sont majoritaires au niveau des 800 m où pourrait avoir lieu le recrutement. Ils passent par le niveau des 1 000 m pour s'établir en profondeur vers 1 200 m afin de grossir et d'acquérir leur maturité sexuelle (à 55 cm pour les femelles et 58 cm pour les mâles, voir le chapitre 4 sur la reproduction). Une fois matures les poissons se répartissent à tous les niveaux de profondeur, mais ils se concentrent vers 1 000 m.

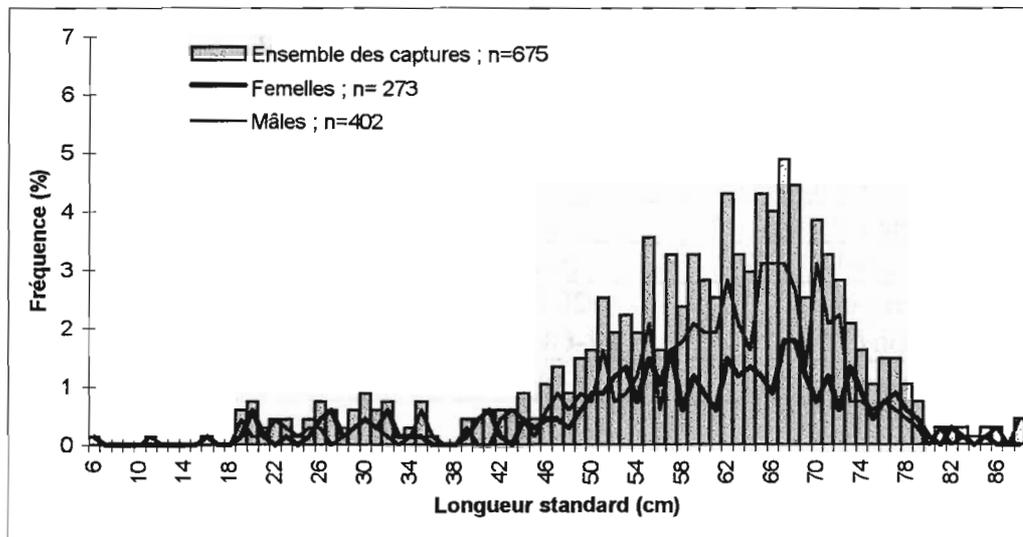
Tableau 29. Caractéristiques des structures en taille d'*Alepocephalus bairdii* par gamme de profondeur.

Gamme de profondeur	800 m (800 - 999 m)	1 000 m (1 000 - 1 199 m)	1 200 m (1 200 - 1 399 m)
Nombre de poissons	96	675	533
Gamme de taille (cm)	19 à 83	6 à 88	22 à 86
Modes (cm) et [proportion (%)]	23-24 [34.4] 62-67 [65.6]	30 [9.3] 67 [90.7]	45 [59.8] 66 [40.1]
Taille moyenne (cm)	48.6	59.1	54.0

A) 800 m



B) 1 000 m



C) 1 200 m

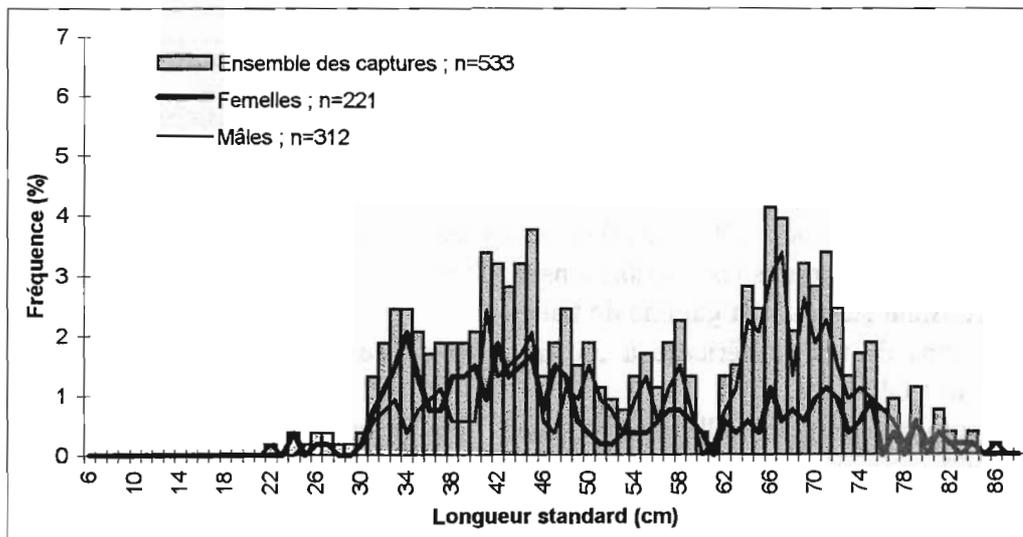


Figure 44. Distributions en taille de *Alepocephalus bairdii* par gamme de profondeur : 800 m (A), 1 000 m (B) et 1 200 m (C).

Structures en taille en fonction de la zone géographique

Une ségrégation selon la profondeur a été mise en évidence. Pour comparer entre elles les structures en taille des poissons vivants dans différentes zones géographiques il est donc nécessaire d'en tenir compte. Seules les distributions en taille établies dans les zones RT et H à 1 000 m sont comparables en terme de nombre de mesures.

Bien que les compositions en taille établies dans les 2 zones géographiques à 1 000 m soient statistiquement différentes (Tests U, $p=0.00005$), les histogrammes de fréquences de taille sont très similaires (Tableau 30 et Figure 45). Les 2 distributions sont bimodales : le mode des grandes tailles est identique dans les 2 zones (67 cm), par contre le mode des petites tailles est plus grand dans la zone H située la plus au nord (32 cm dans H contre 20 cm dans RT). Les proportions de poissons des différents modes dans les 2 zones sont sensiblement les mêmes : 6.9 et 10.9 % pour les petites tailles et 93.1 et 89.1 % pour les grandes tailles. Il ne semble donc pas y avoir de différences marquantes entre les distributions en taille de *A. bairdii* des différentes zones géographiques au même niveau bathymétrique.

Tableau 30. Caractéristiques des structures en taille d'*Alepocephalus bairdii* par zone géographique et dans la gamme bathymétrique 1 000 m.

Zone géographique à 1 000 m	Rockall Trough RT	Hébrides H
Nombre de poissons	218	402
Gamme de taille (cm)	19 à 84	6 à 88
Modes (cm) et [proportion (%)]	20 [6.9] 67-68 [93.1]	32 [10.9] 67 [89.1]
Taille moyenne (cm)	61.9	57.8

Structure en taille de l'ensemble des observations et sex-ratio

Au cours des 8 campagnes réalisées, 1 304 *A. bairdii* ont été échantillonnés ; l'histogramme des tailles s'étend de 6 à 88 cm de longueur standard (Figure 46). La distribution en taille est plurimodale et le mode le plus marqué est situé à 67 cm ; la taille moyenne des poissons capturés est de 56 cm.

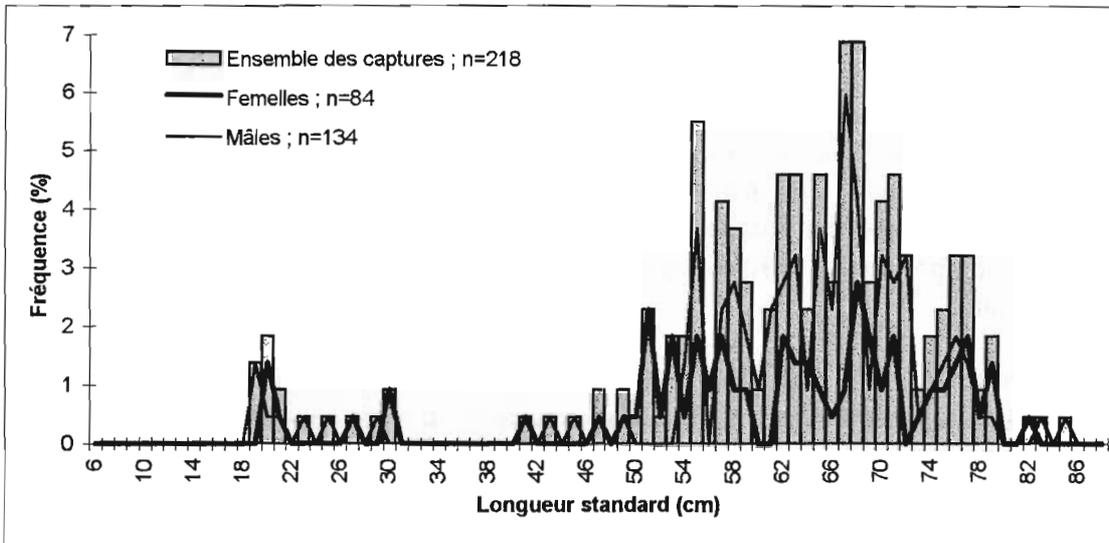
Les mâles sont plus grands que les femelles dans toutes les distributions établies même si cette différence n'est pas toujours statistiquement significative (Test U). Pour l'ensemble des poissons les tailles moyennes des mâles et des femelles sont respectivement de 57.9 et 54.8 cm.

Le sex-ratio (σ/φ) de 1.49 est en faveur des mâles pour l'ensemble des observations (780 σ et 524 φ) et pour toutes les distributions établies par profondeur, zone et date. Il n'est cependant pas constant sur toute la gamme de taille :

- chez les poissons de taille inférieure à 55 cm, c'est-à-dire les juvéniles, le sex-ratio est équilibré : il est de 1.04,
- chez les individus matures, de taille supérieure à 55 cm, il est très en faveur des mâles avec une valeur de 1.92.

Cette différence se retrouve dans toutes les distributions établies que ce soit par profondeur, zone ou date. Il n'y a pas de ségrégation bathymétrique ou géographique entre les mâles et les femelles matures dans les strates explorées dans cette étude.

A) RT



B) H

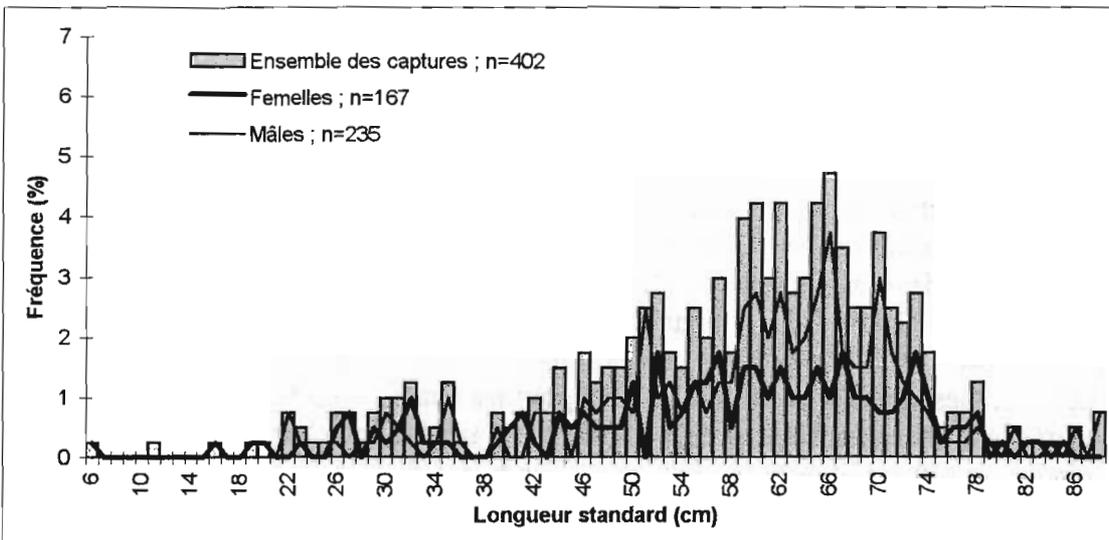


Figure 45. Distributions en taille de *Alepocephalus bairdii* par zone géographique : Rockall Trough RT (A) et Hébrides H (B) dans la gamme bathymétrique des 1 000 m.

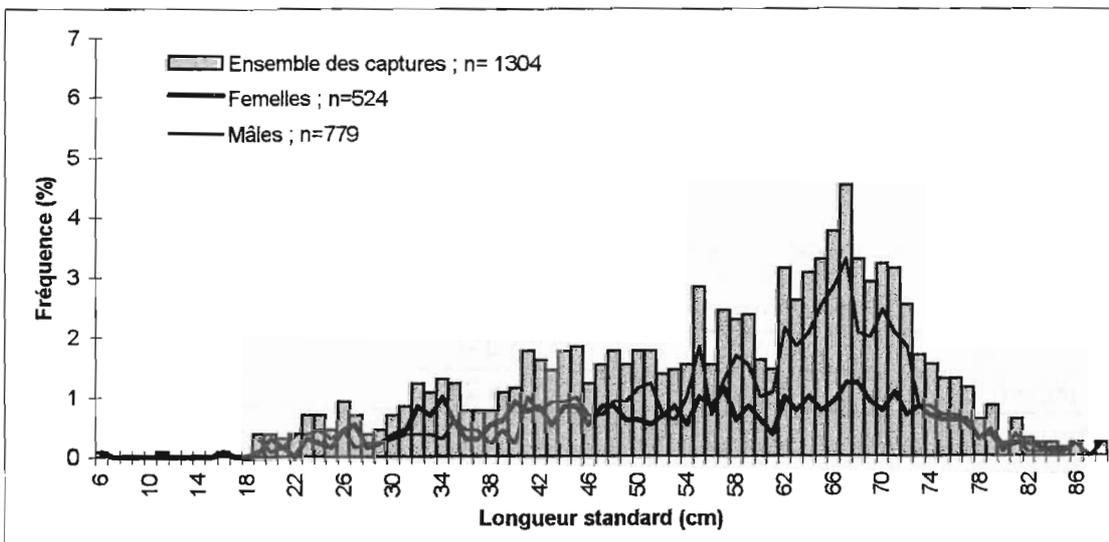


Figure 46. Distribution en taille de *Alepocephalus bairdii* profondeurs et zones géographiques confondues.

Le déficit de femelles matures pourrait être dû à un accroissement de la mortalité des femelles lors de l'acquisition de la maturité sexuelle ou à une capturabilité différente des poissons des 2 sexes : les femelles adultes seraient moins vulnérables au chalutage que les mâles. Une distribution différentielle des mâles et des femelles dans la colonne d'eau pourrait expliquer cette différence de capturabilité : les mâles seraient proches du fond et les femelles à une distance plus éloignée pour accéder plus facilement à leur nourriture pélagique. Le manque de connaissance sur le comportement des poissons ne permet pas de trancher sur les raisons du déséquilibre du sex-ratio.

Les structures en taille annuelles ont été établies (Annexe 17). Les différences observées entre 1996 et 1997 sont dues à des artefacts d'échantillonnage ; les strates bathymétriques et géographiques n'ont pas été échantillonnées dans les mêmes proportions les 2 années.

3.3.4.2. *Coryphaenoides rupestris*

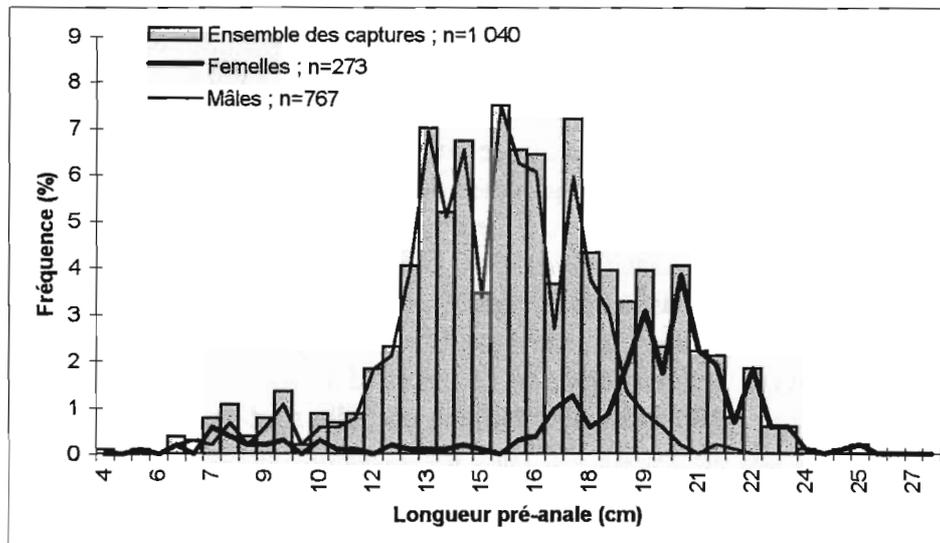
Structure en taille en fonction de la profondeur

Bien que les distributions en taille de *C. rupestris* établies dans les 3 gammes de profondeur soient unimodales avec un mode identique à 14-15 cm, une différence significative existe (Tests U, $p < 0.05$) (Tableau 31 et Figure 47). Les poissons les plus petits sont observés dans les zones 800 et 1 000 m, mais la proportion de petits poissons augmente avec la profondeur. Les juvéniles, qui font moins de 11.5 cm pour les femelles (les mâles mûrent plus tôt d'après les données bibliographiques, voir le chapitre 4 sur la reproduction), représentent 9.6 % des individus à 800 m, 11.1 % à 1 000 m et 17.1 % à 1 200 m. Parallèlement la taille moyenne des poissons diminue avec la profondeur : elle passe de 15.6 à 15.4 puis à 14.6 cm de 800 vers 1 200 m. Les juvéniles de cette espèce vivent donc majoritairement au niveau des 1 200 m, profondeur maximale atteinte au cours de l'étude. Bien que l'échantillonnage ne soit pas exhaustif et que la sélectivité des engins de pêche ne permette pas de capturer les individus de petite taille, il est probable que le recrutement des poissons de cette espèce s'effectue plutôt dans les grandes profondeurs, et que les adultes se répartissent à toutes les profondeurs. Comme *A. bairdii* cette espèce présente donc aussi une migration ontogénique.

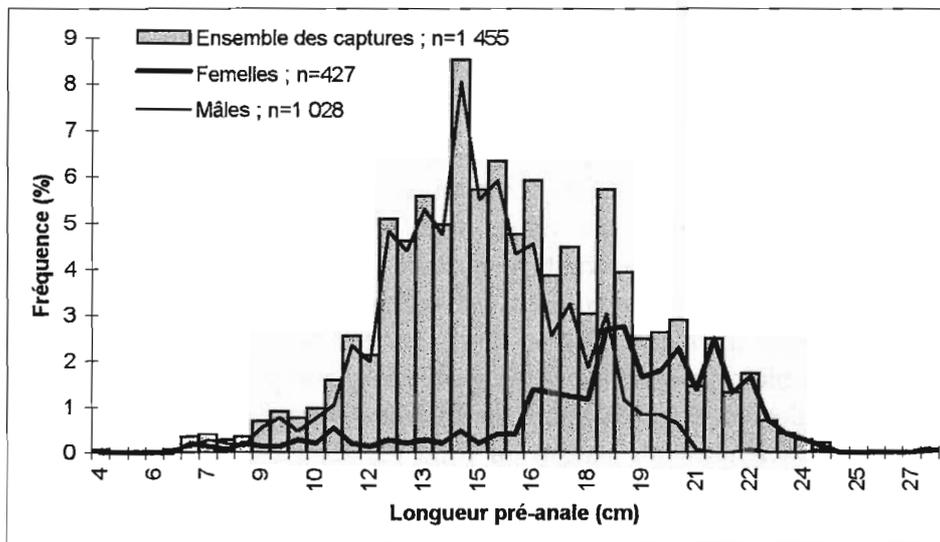
Tableau 31. Caractéristiques des structures en taille de *Coryphaenoides rupestris* par gamme de profondeur.

Gamme de profondeur	800 m (800 - 999 m)	1 000 m (1 000 - 1 199 m)	1 200 m (1 200 - 1 399 m)
Nombre de poissons	1 040	1 455	566
Gamme de taille (cm)	4 à 25	4 à 27	8.5 à 25
Modes (cm)	15	14	14
Taille moyenne (cm)	15.6	15.4	14.6

A) 800 m



B) 1 000 m



C) 1 200 m

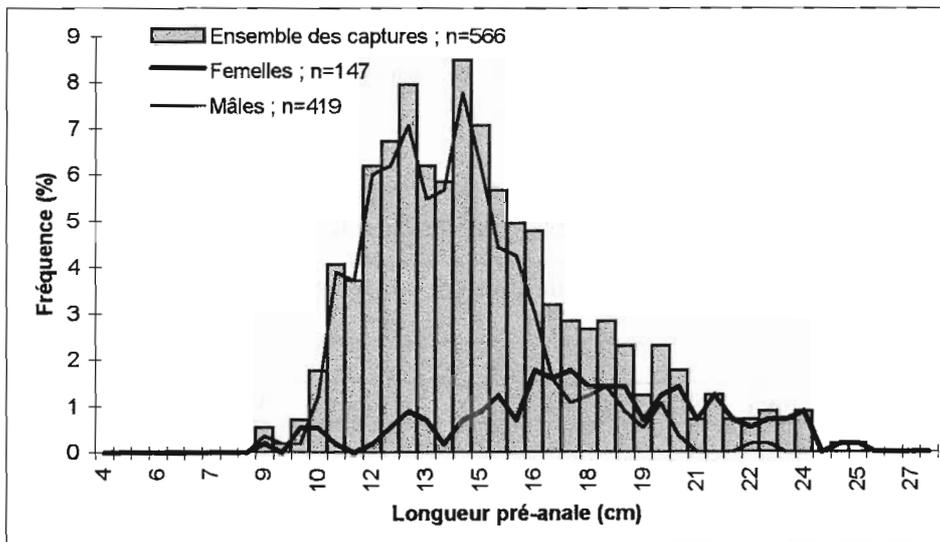


Figure 47. Distributions en taille de *Coryphaenoides rupestris* par gamme de profondeur : 800 m (A), 1 000 m (B) et 1 200 m (C).

Structure en taille en fonction de la zone

Une différence dans les structures en taille par profondeur a été mise en évidence ; il est donc nécessaire d'en tenir compte pour comparer entre elles les compositions en taille des poissons de différentes zones géographiques. Le nombre d'échantillons autorise des comparaisons entre les zones RT et H pour les gammes de profondeur 800 et 1 000 m et une comparaison entre PSB et RT à 1 200 m (Tableau 32 et Figure 48).

Les 4 distributions présentées sont unimodales. Dans la gamme de profondeur 800-1 000 m les distributions en taille sont différentes (Test U, $p=0.013$) : le mode de 17 cm et la taille moyenne de 16.6 cm sont plus élevés dans la zone H située la plus au nord par rapport à la zone RT où ces valeurs sont respectivement de 14-15 cm et 15.1 cm.

Au niveau bathymétrique 1 200 m les distributions en taille sont également différentes entre les zones RT et PSB (Test U, $p=0.018$). Bien que les tailles moyennes des poissons des 2 zones soient similaires (14.1 cm à PSB et 14.8 cm à RT), le mode des distributions en taille est plus faible dans la zone PSB (12.5 dans PSB contre 14 cm dans RT).

Même si les distributions comparées proviennent de niveaux bathymétriques différents, il semble donc exister une tendance à l'augmentation de la taille moyenne des poissons de la zone sud (PSB) vers la zone nord (H) de l'ouest des Iles Britanniques (RT étant une zone intermédiaire entre les 2 autres).

Aucune différence de croissance marquante n'a été décelée entre les poissons vivants dans les zones RT et H. La précision de la détermination de l'âge étant faible, il est possible qu'une différence de croissance réelle, mais faible n'ait pu être mise en évidence ; elle expliquerait alors les légères différences de structure en taille observées entre les zones. Si par contre la croissance des poissons des zones étudiées est vraiment identique, les différences de structure en taille peuvent être attribuées à une disparité des mortalités imputable à des conditions environnementales biologiques différentes (prédation, compétition...). Des artefacts d'échantillonnage peuvent également être à l'origine de différences entre les structures en taille. Le chalutage est effectué en aveugle et la nature du fond par exemple n'est pas connue ; le passage de l'engin de pêche dans une aire où des poissons de petite taille ont tendance à se rassembler peut induire une diminution de la structure en taille.

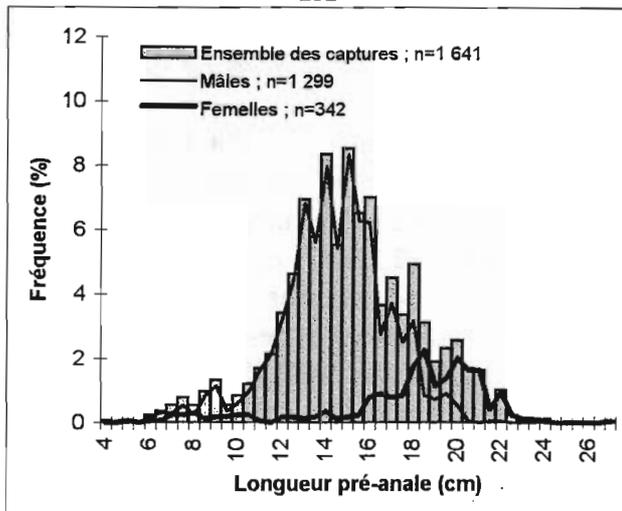
Parmi ces hypothèses, la première (différences de croissance non décelées) semble la plus probable pour expliquer le gradient sud-nord d'augmentation de la taille. Des conditions environnementales particulières comme la disponibilité en nourriture pourraient être à l'origine de différences de croissance et donc des structures en taille.

Tableau 32. Caractéristiques des structures en taille de *Coryphaenoides rupestris* par zone géographique et gamme bathymétrique.

Zone géographique à 800 et 1 000 m	Rockall Trough RT	Hébrides H
Nombre de poissons	1 641	704
Gamme de taille (cm)	4 à 27	4 à 25
Modes (cm)	14-15	17
Taille moyenne (cm)	15.1	16.6
Zone géographique à 1 200 m	Porcupine Sea Bight PSB	Rockall Trough RT
Nombre de poissons	175	319
Gamme de taille (cm)	8.5 à 23	8.5 à 25
Modes (cm)	12.5	14
Taille moyenne (cm)	14.1	14.8

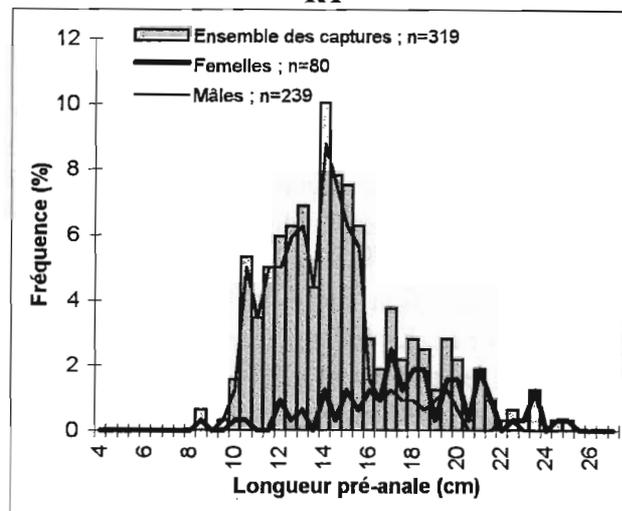
Gammes bathymétriques 800 et 1 000 m

RT

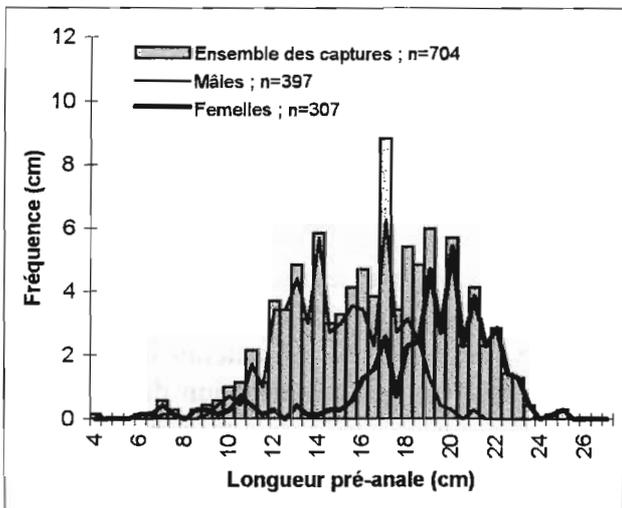


Gamme bathymétrique 1 200 m

RT



H



PSB

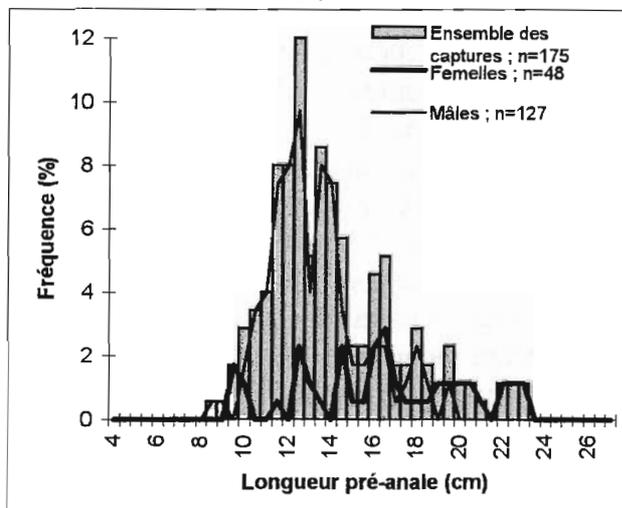


Figure 48. Distributions en taille de *Coryphaenoides rupestris* par zone géographique et par gamme bathymétrique : Rockall Trough (RT), Hebrides (H) et Porcupine Sea Bight (PSB).

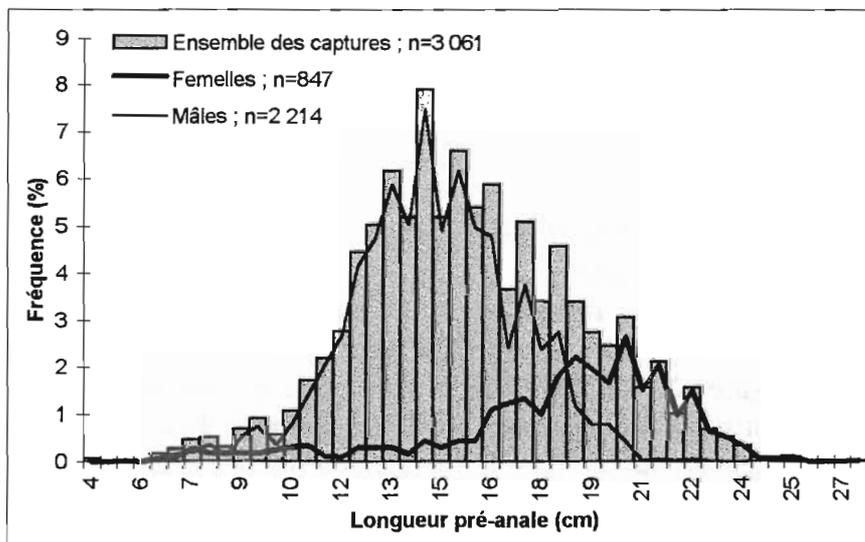


Figure 49. Distribution en taille de *Coryphaenoides rupestris* profondeurs et zones géographiques confondues.

Structure en taille de l'ensemble des observations et sex-ratio

L'échantillonnage réalisé sur 2 ans a permis de mesurer 3 061 *C. rupestris*. La distribution en taille de l'ensemble des individus s'étend de 4 à 27 cm de longueur pré-anale (Figure 49 p.93). Un seul mode à 14 cm est observé et la taille moyenne des poissons est de 15.3 cm.

Les tailles moyennes des femelles et des mâles sont respectivement de 18.1 et 14.3 cm et leurs distributions sont significativement différentes (Test U, $p=0.00$) : les femelles sont majoritaires parmi les poissons de grandes tailles et les mâles parmi ceux de petites tailles.

Le sex-ratio (σ/φ) est de 2.61 pour l'ensemble des individus (2 214 σ et 847 φ), cependant la proportion entre les 2 sexes est très variable selon les gammes de taille considérées. Chez les juvéniles, poissons de moins de 11.5 cm, le sex-ratio est plus déséquilibré (4.34) que chez les adultes (2.46). Cependant en observant les distributions en taille des mâles et des femelles, il semble plus adapté de prendre en compte 3 gammes de tailles. Même si le sex-ratio n'est pas tout à fait équilibré chez les juvéniles de moins de 9.5 cm (1.93), le déséquilibre s'accroît énormément lors de l'acquisition de la maturité par les femelles entre 10 et 16.5 cm ($\sigma/\varphi=9.88$) ; par contre à partir de 17 cm, tous les poissons sont matures et le sex-ratio s'inverse ($\sigma/\varphi=0.64$).

Ainsi comme pour *A. bairdii* la proportion de femelles chute beaucoup lors de l'acquisition de la maturité sexuelle. Une plus forte mortalité des femelles à ce moment pourrait expliquer le fort déséquilibre du sex-ratio entre 10 et 16.5 cm. L'hypothèse d'une ségrégation bathymétrique et/ou géographique des sexes n'a pas été vérifiée ici, les profondeurs et zones explorées dans notre étude n'ont pas permis de localiser une aire de concentration des petites femelles. Cette espèce est benthique, mais des individus ont été capturés à plusieurs centaines de mètres au-dessus du fond (Haedrich, 1974). Comme pour *A. bairdii*, une ségrégation dans la masse d'eau des poissons des 2 sexes peut être envisagée, mais n'a jamais été vérifiée. Cette ségrégation serait moins forte chez les poissons plus grands que 17 cm, ce qui expliquerait la plus forte proportion de femelles chez les individus de cette gamme de taille. L'inversion du sex-ratio observée chez les grands individus sur la structure en taille n'est pas visible chez les individus âgés sur la structure en âge (Figure 37B p.77). Pour un même âge les mâles atteignent des tailles moins élevées car leur croissance est plus lente et au-delà de 27 ans le sex-ratio est en fait équilibré.

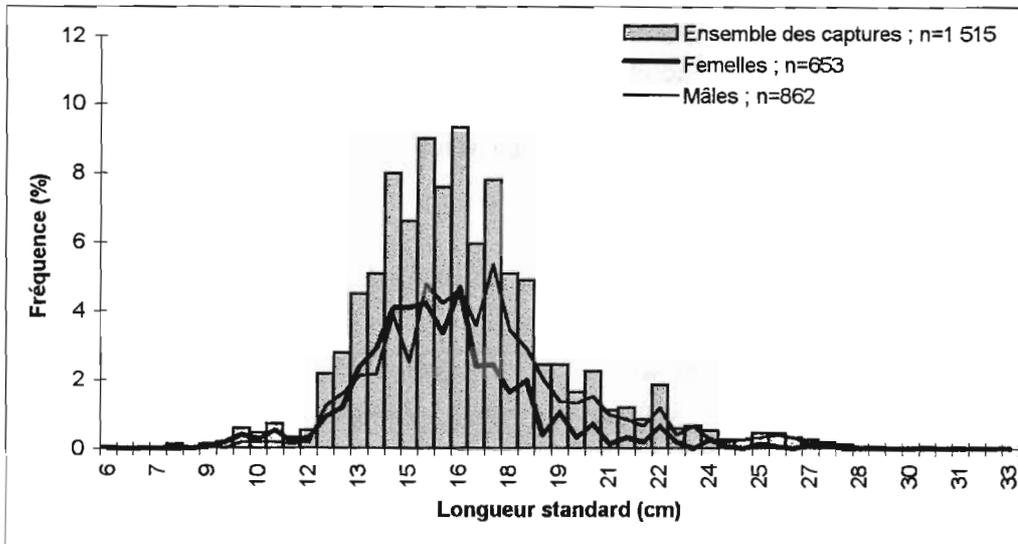
Pour l'analyse halieutique des stocks, les structures en taille doivent être établies tous les ans. Elles sont différentes en 1996 et 1997 car comme pour *A. bairdii* les échantillonnages ont été effectués dans des strates bathymétriques et géographiques différentes les 2 années (Annexe 18).

3.3.4.3. *Helicolenus dactylopterus*

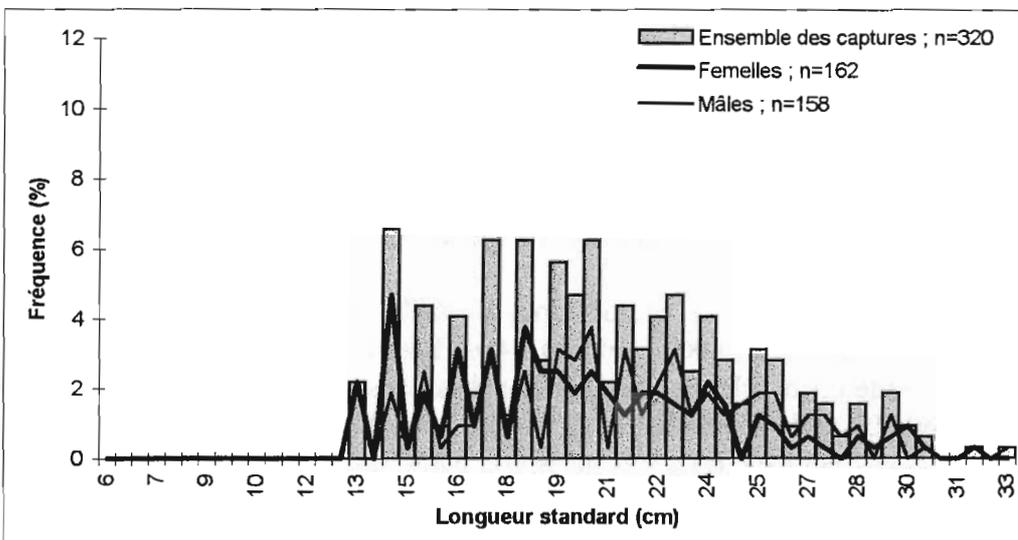
Structure en taille en fonction de la profondeur

Les compositions en taille de *H. dactylopterus* établies dans les 3 gammes de profondeurs sont unimodales et sont significativement différentes les unes des autres (Tests U, $p < 0.05$) (Tableau 33 p.96 et Figure 50). De 200 à 600 m le mode de la distribution et la taille moyenne augmentent : ils passent respectivement de 16 à 17-20 cm et de 16.2 à 20.4 cm. Le mode et la taille moyenne diminuent à nouveau dans la gamme des 800 m : 19 et 17.4 cm. Les poissons de moins de 13 cm qui peuvent être considérés comme des juvéniles (voir le chapitre 4 sur la reproduction) représentent 12.6 % des poissons vivant à 200 m, 2.0 % à 600 m et 4.9 % à 800 m.

A) 200 m



B) 600 m



C) 800 m

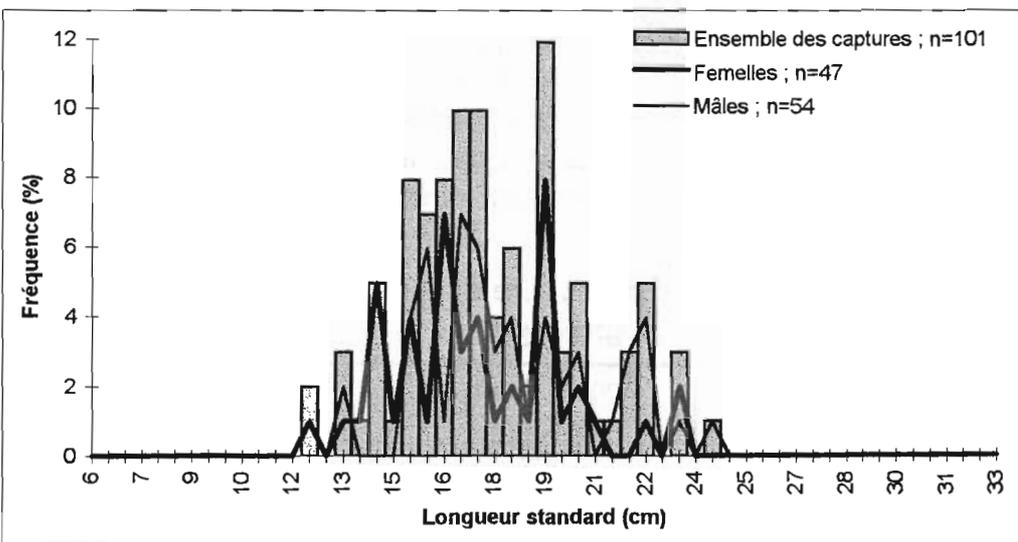


Figure 50. Distributions en taille de *Helicolenus dactylopterus* par gamme de profondeur : 200 m (A), 600 m (B) et 800 m (C).

Les juvéniles semblent donc vivre préférentiellement dans les zones les moins profondes où pourrait avoir lieu le recrutement. Les adultes se répartissent à tous les niveaux de profondeur, mais sont particulièrement nombreux à 600 m. Le niveau bathymétrique des 800 m paraît être la limite inférieure de la distribution de l'espèce, en effet la gamme de taille des poissons capturés à ce niveau est réduite.

Tableau 33. Caractéristiques des structures en taille de *Helicolenus dactylopterus* par gamme de profondeur.

Gamme de profondeur	200 m (200 - 399 m)	600 m (600 - 799 m)	800 m (800 - 999 m)
Nombre de poissons	1 515	320	101
Gamme de taille (cm)	5.5 à 30	13 à 32.5	12 à 24
Modes (cm)	16	17-20	19
Taille moyenne (cm)	16.2	20.4	17.4

Structure en taille en fonction de la zone

Les structures en taille varient avec la profondeur. Une comparaison entre zones implique donc que l'échantillonnage sur la profondeur soit le même ; c'est le cas pour les zones RT et H où des échantillons ont été réalisés dans des proportions comparables à 200, 600 et 800 m.

Une différence existe entre les compositions en taille des poissons vivant dans les 2 zones échantillonnées (Test U, $p=0.00$) (Tableau 34 et Figure 51). Les 2 distributions sont unimodales, mais le mode est décalé vers les petites tailles dans la zone H (16 cm) par rapport à la zone RT (18 cm). La taille moyenne est également plus faible dans la zone H la plus au nord (16.1 cm contre 19.2 cm dans RT). Les poissons vivant dans la région nord de l'ouest des Iles Britanniques semblent être caractérisés par des tailles plus faibles.

Les études sur la croissance de cette espèce n'ont pas montré de différence entre les individus des zones RT et H. Les différences dans les structures en taille ne sont donc pas liées à des disparités de la croissance, mais plus probablement à des artefacts d'échantillonnage. En effet les poissons de cette espèce semblent vivre en bancs constitués d'individus d'une gamme de taille étroite. Ainsi si les bancs échantillonnés dans les différentes zones appartiennent tous à une même gamme de taille, les structures en taille établies ne seront pas représentatives de la population et les différences observées entre zones non significatives.

Tableau 34. Caractéristiques des structures en taille de *Helicolenus dactylopterus* par zone géographique.

Zone géographique	Rockall Trough RT	Hébrides H
Nombre de poissons	502	1 434
Gamme de taille (cm)	7.5 à 32.5	5.5 à 30
Modes (cm)	18	16
Taille moyenne (cm)	19.2	16.1

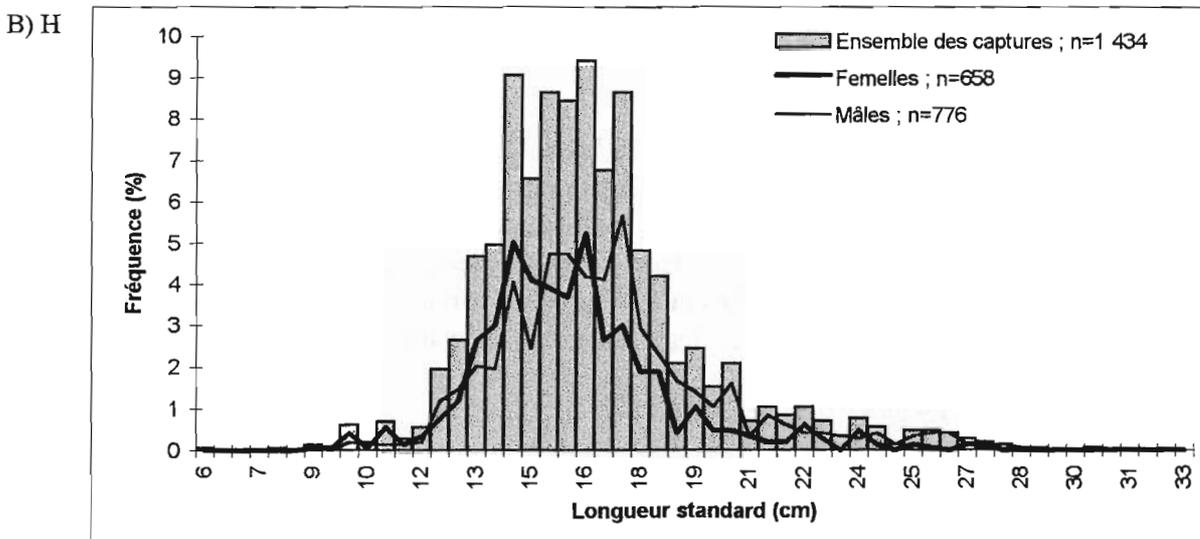
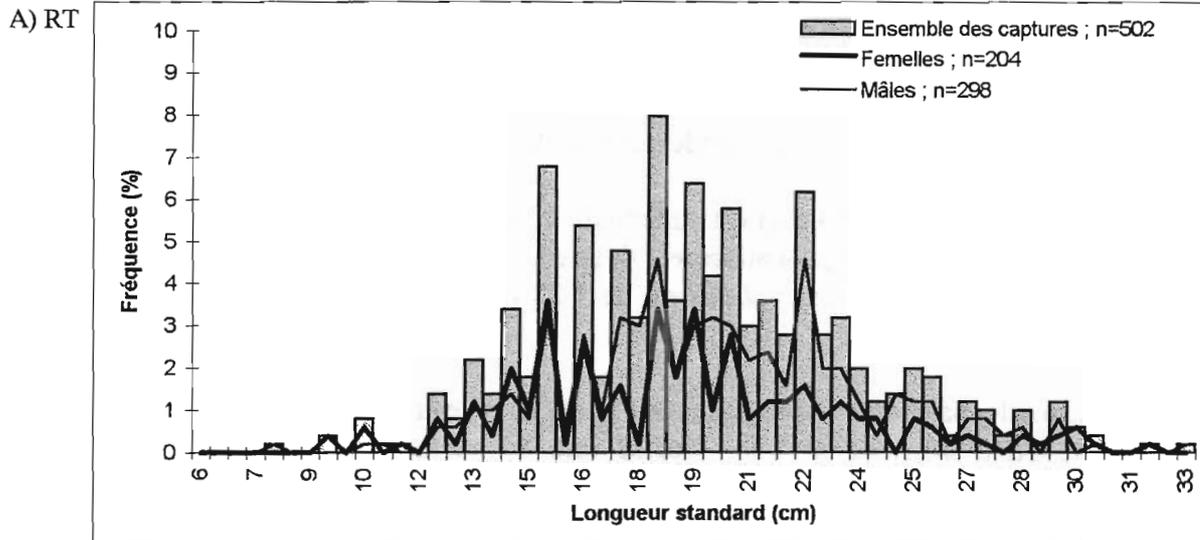


Figure 51. Distributions en taille de *Helicolenus dactylopterus* par zone géographique : Rockall Trough RT (A) et Hébrides H (B).

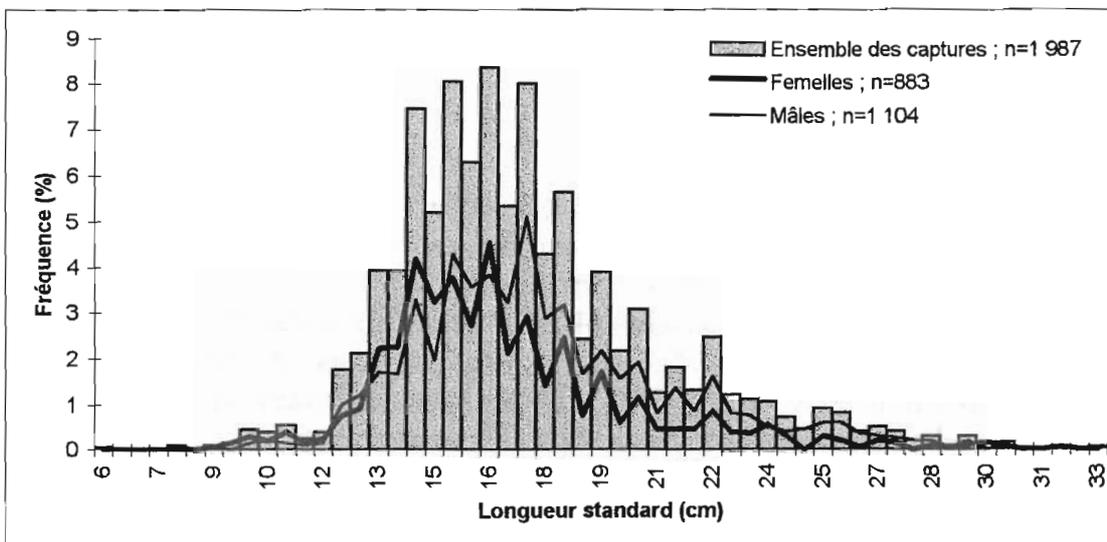


Figure 52. Distribution en taille de *Helicolenus dactylopterus* profondeurs et zones géographiques confondues.

Structure en taille de l'ensemble des observations et sex-ratio

1 987 *H. dactylopterus* ont été échantillonnés pendant les 2 années d'étude. Les poissons mesuraient entre 5.5 et 32.5 cm de longueur standard (Figure 52 p.97). Leur distribution est unimodale et s'étend vers les grandes tailles ; le mode est situé à 16 cm et la taille moyenne est de 17.0 cm.

La taille moyenne des mâles (17.4 cm) est supérieure à celle des femelles (16.4 cm) et les distributions en taille par sexe sont significativement différentes (Test U, $p=0.00$).

Le sex-ratio de l'ensemble des observations est de 1.25 (1 104 ♂ et 883 ♀) et varie peu avec la gamme de taille considérée.

Un effort d'échantillonnage plus particulièrement porté au niveau des 200 m et dans la zone H est à l'origine d'une structure en taille décalée vers les petites tailles en 1997 par rapport à 1996 (Annexe 19). Les différences de structures entre ces 2 années sont donc liées à des artefacts d'échantillonnage.

3.3.4.4. Autres espèces

Aphanopus carbo

322 *A. carbo* ont été échantillonnés en 1996 et 1997 dans 2 gammes de profondeur (800 et 1 000 m) et 2 zones géographiques (RT et H). Le faible nombre de poissons mesurés ne permet pas de subdiviser l'échantillon en fonction de la profondeur et de la zone. Les *A. carbo* capturés étaient immatures ou en repos sexuel et leur sexe n'a pas pu être déterminé avec certitude. Les poissons mesuraient de 68 à 124 cm de longueur totale, leur distribution est unimodale et présente 2 maxima à 94 et 97 cm, leur taille moyenne est de 97.0 cm (Figure 53A).

Lepidion eques

Deux échantillonnages réalisés en 1996 et 1997 à 1 000 m de profondeur sur les zones RT et H ont permis de mesurer 271 *L. eques*. Les poissons de longueurs totales comprises entre 18 et 41 cm présentent une distribution bimodale (25-26 et 31 cm) (Figure 53B) ; leur taille moyenne est de 29.4 cm.

L'échantillon est composé de 131 femelles (48.3 %) et de 140 mâles (51.7 %) dont les tailles moyennes respectives sont de 28.8 et 30.0 cm. Leurs distributions sont significativement différentes (Test U, $p=0.012$). Le sex-ratio est de 1.1 et il reste constant quelle que soit la gamme de taille considérée.

Trachyrincus murrayi

365 *T. murrayi* ont été échantillonnés en 1997 à 1 000 et 1 200 m dans les zones H et RT. Les poissons mesuraient de 19 à 47 cm de longueur totale et leur distribution présente un seul mode à 35 cm ; leur taille moyenne est de 34.1 cm (Figure 53C).

L'échantillon est constitué de 172 femelles (47.1 %) et de 193 mâles (52.9 %). Leurs tailles moyennes respectives sont de 35.1 et 33.1 cm et leurs distributions sont significativement différentes (Test U, $p=0.000076$). Le sex-ratio légèrement en faveur des mâles est de 1.1 ; il est relativement constant quelle que soit la gamme de taille.

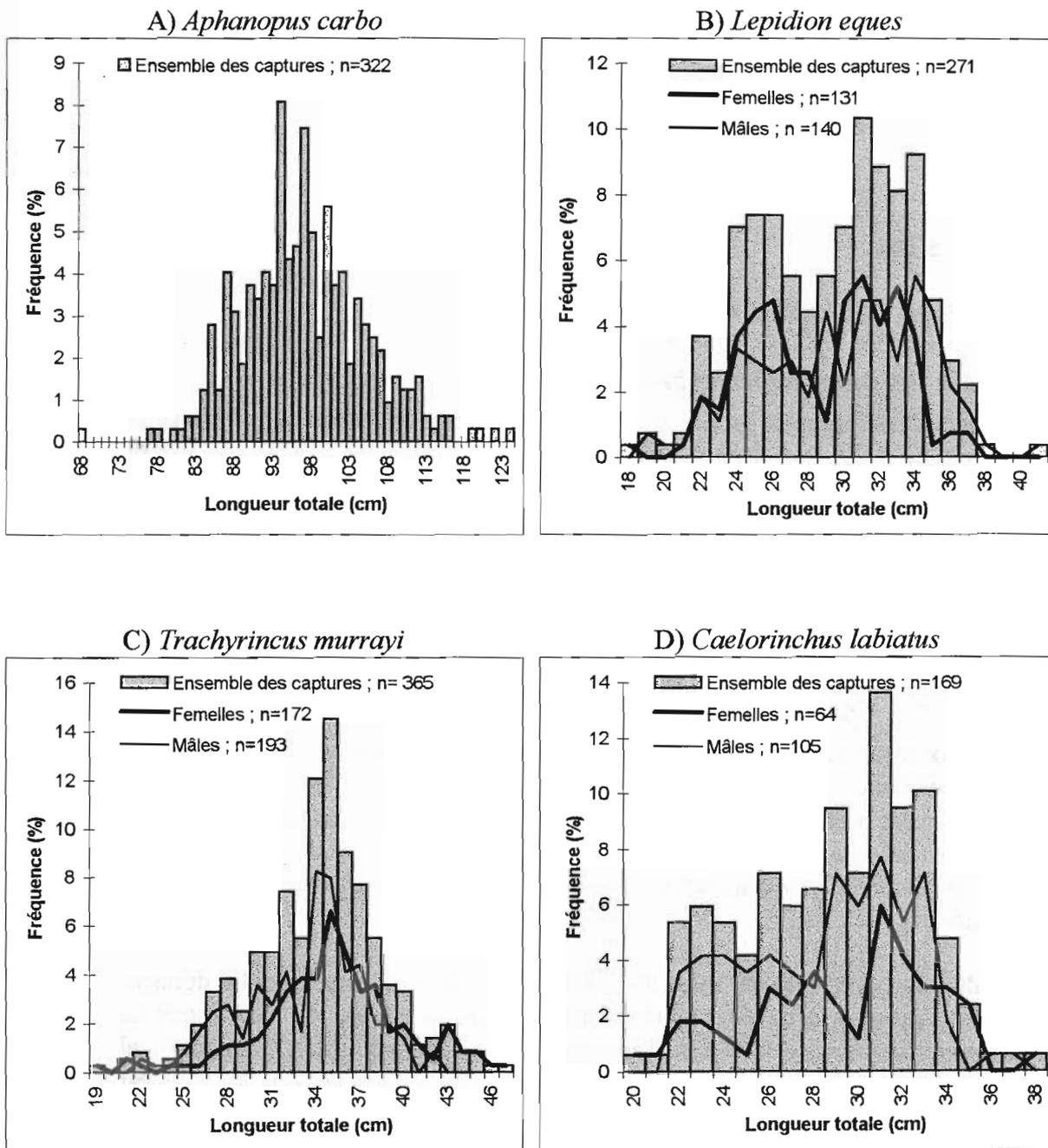


Figure 53. Distributions en taille de *Aphanopus carbo* (A), *Lepidion eques* (B), *Trachyrincus murrayi* (C) et *Caelorinchus labiatus* (D).

Caelorinchus labiatus

Un seul échantillon a été réalisé pour cette espèce en 1997 à 1 200 m de profondeur dans la zone RT ; il est constitué de 169 poissons qui mesurent de 20 à 38 cm de longueur totale (Figure 53D p.99). La distribution semble plurimodale, mais seul le mode des poissons les plus grands est bien discerné à 31 cm ; la taille moyenne est de 28.9 cm.

L'échantillon est constitué de 64 femelles (37.9 %) et de 105 mâles (62.1 %). Leurs tailles moyennes sont respectivement de 29.3 et 28.6 cm et leurs distributions ne présentent pas de différence significative (Test U, $p=0.19$). Le sex-ratio est de 1.6.

3.4. Discussion

3.4.1. Age et croissance

3.4.1.1. Alepocephalus bairdii

Aucune donnée bibliographique n'a pu être trouvée pour comparer les résultats de l'étude de la croissance de *A. bairdii* à ceux d'autres auteurs. Bridger (1978) et Gordon (1979a) signalaient qu'aucune structure annulaire n'était visible sur les otolithes de cette espèce. Des essais de détermination de l'âge sur des otolithes coupés sont en cours de réalisation par les Irlandais (Connolly *et al.*, 1997 ; Kelly *et al.*, 1998). Ils ont observé des âges variant de 8 à 28 ans, donc du même ordre de grandeur que ceux déterminés dans la présente étude.

3.4.1.2. Coryphaenoides rupestris

Les principaux résultats de cette étude et ceux d'autres auteurs sur la croissance de *C. rupestris* sont récapitulés dans le Tableau 35. Selon les auteurs, les paramètres de croissance ont été calculés à partir de longueurs pré-anales, pré-anus (*) ou totales (°). Mais, toutes les tailles maximales ont été converties en longueurs pré-anales et les courbes de croissance établies à partir de longueurs autres que la longueur pré-anale ont été recalculées pour établir la Figure 54.

L'examen du Tableau 35 permet, selon un critère d'âge maximal, de séparer les données bibliographiques en 2 groupes. L'un est constitué des 6 premières références pour lesquelles l'âge maximal est supérieur ou égal à 27 ans ; l'autre inclut les 4 dernières dont l'âge maximal ne dépasse pas 20 ans. Pour ces 2 groupes, la technique de détermination de l'âge est différente ; dans le premier l'âge est lu sur des otolithes coupés, brisés ou polis, dans le second il est lu sur des écailles. Les résultats ne sont donc comparables que pour des âges déterminés sur le même type de pièce calcifiée.

La courbe de croissance calculée par Draganik *et al.* (1998) se détache de l'ensemble des autres courbes établies à partir de la lecture d'âge sur les otolithes (Figure 54 p.102). Dans l'étude de Draganik *et al.* (1998) l'âge a été déterminé sur des otolithes entiers polis dans l'axe longitudinal, alors que dans les autres travaux, ils ont été coupés ou brisés selon l'axe transversal. La croissance s'effectuant dans l'épaisseur des otolithes chez les vieux individus, cette information n'est pas accessible pour des lectures selon un axe longitudinal. Il est probable qu'avec la technique utilisée par Draganik *et al.* (1998) l'âge soit sous-estimé.

Tableau 35. Rappel des données bibliographiques disponibles sur l'âge maximal et les paramètres de croissance de Von Bertalanffy de *Coryphaenoides rupestris*.

Auteurs	Zone	Date	Méthode	Sexe	Age/taille maximal	Paramètres de Von Bertalanffy		
						L_{∞}	K	t_0
présente étude	Ouest des Iles Britanniques	1995-1997	otolithe coupé	♀	54/27	23.7	0.062	0.17
				♂	44/29.5	21.3	0.053	-1.31
Kelly <i>et al.</i> , 1997	Ouest des Iles Britanniques	1992-1993	otolithe coupé [⊙]	♀	60/24.1*	19.5*	0.101*	0.803*
				♂	50/17.7*	15.5*	0.128*	0.654*
Bridger, 1978	Ouest des Iles Britanniques	1973-1974	otolithe		40+/21.5 [◊]	◊	◊	◊
Gordon, 1978	Ouest des Iles Britanniques	1975	otolithe brisé [⊙]		33/20.1 [◊]	◊	◊	◊
Bergstad, 1990	Skagerrak Norvège, sud	1984-1987	otolithe coupé	♀	59/23	18.1	0.100	-0.9
				♂	72/17	14.7	0.105	-1.5
Draganik <i>et al.</i> , 1998	Dorsale médio-Atlantique	1997	otolithe entier, poli [⊙]		27/24.7 [◊]	137.5 [◊]	0.0543 [◊]	2.309 [◊]
Eliassen, 1986	Norvège	1981-1985	écaille		20/19 [◊]	110 [◊]	0.075 [◊]	0 [◊]
Kosswig, 1987		1986-1987	écaille	♀	21/23			
				♂	19/18.5			
Magnusson & Magnusson, 1995	Islande et dorsale de Reykjanes	1984-1987	écaille	♀	18/39.45			
				♂	18/35.54			
Savvatimsky, 1971	Newfoundland, nord		écaille		19/20.1 [◊]			

*, longueurs pré-anus converties en longueurs pré-anales et paramètres de Von Bertalanffy calculés pour des longueurs pré-anus.

◊, longueurs totales converties en longueurs pré-anales et paramètres de Von Bertalanffy calculés pour des longueurs totales.

◊, équation de Von Bertalanffy non disponible, données de taille moyenne aux âges.

⊙, les otolithes des poissons de petite taille sont observés entiers.

■ courbes non représentées dans la Figure 54 p.102.

Pour les autres courbes, quand une distinction par sexe a été réalisée, il apparaît que les femelles atteignent des tailles plus élevées que les mâles au même âge comme dans la présente étude (Bridger, 1978 ; Kelly *et al.*, 1997 ; Kosswig, 1987 ; Magnusson & Magnusson, 1995).

Les courbes présentées par Kelly *et al.* (1997) et celles de cette étude sont établies à partir d'individus d'échantillons provenant de la même zone et capturés à des dates très proches. Une différence existe pourtant entre les tracés. Bien que la même technique de préparation des otolithes soit utilisée, il est probable que des difficultés d'identification des multiples zones de croissance visibles sur les otolithes expliquent les divergences entre les courbes puisqu'une différence réelle de croissance est peu probable. Dans ces conditions, il est difficile de conclure sur la significativité de la différence observée entre les courbes de croissance des poissons de l'ouest des Iles Britanniques et de ceux de Skagerrak en Norvège.

Les courbes établies par Bridger (1978), Gordon (1978) et celles de la présente étude sont très similaires bien qu'elles soient basées sur des données recueillies à 20 ans d'intervalle.

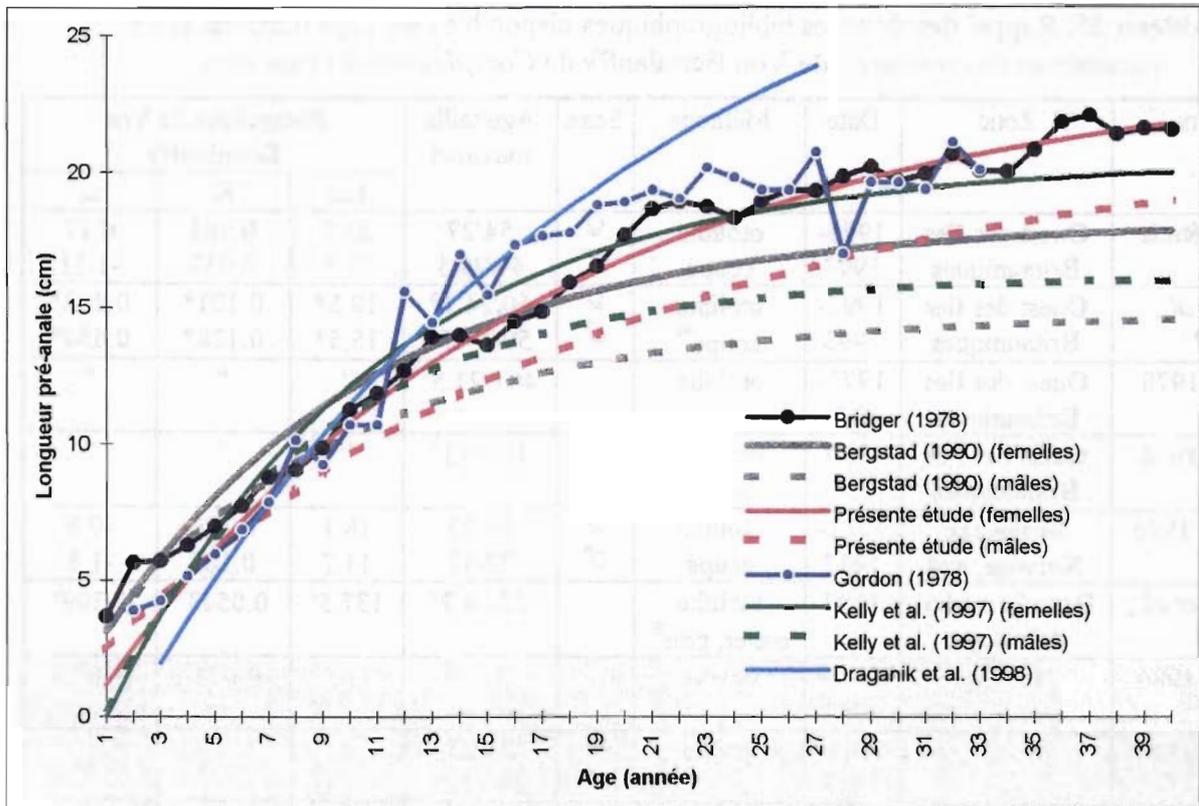


Figure 54. Croissance de *Coryphaenoides rupestris* ; courbes établies par différents auteurs.

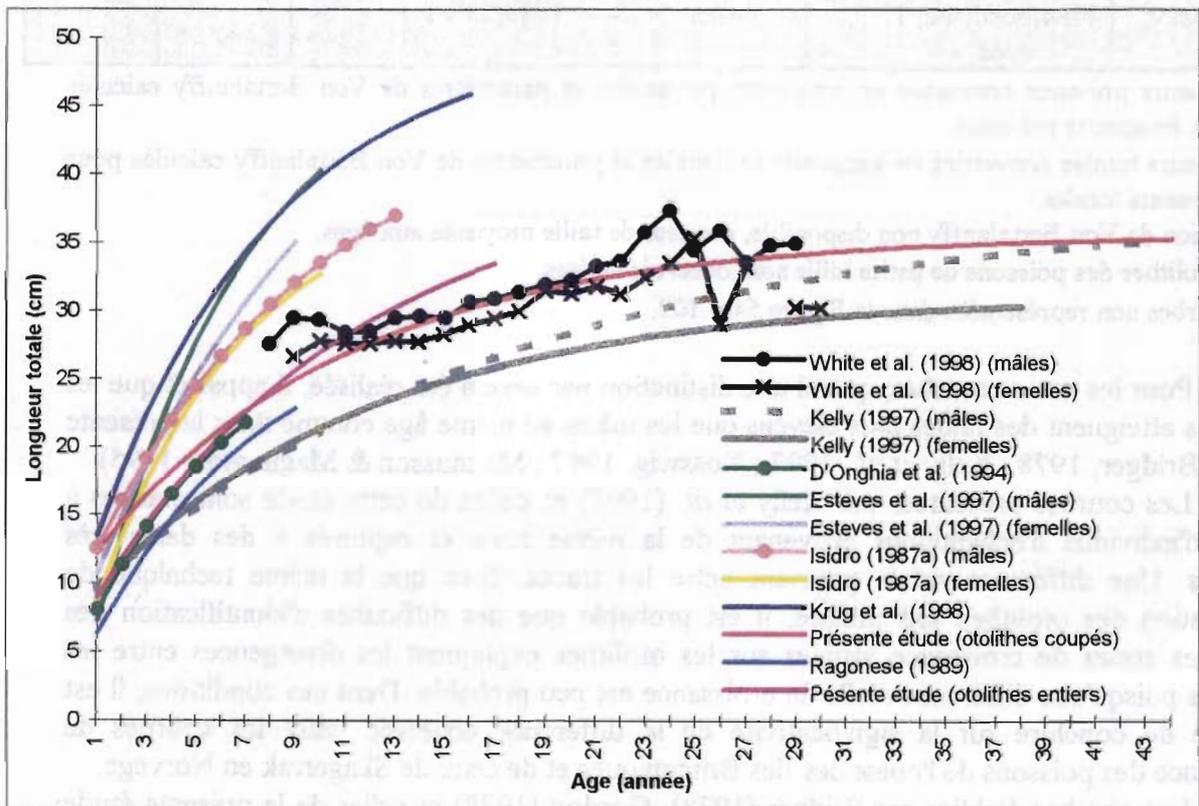


Figure 55. Croissance de *Helicolenus dactylopterus* ; courbes établies par différents auteurs.

3.4.1.3. *Helicolenus dactylopterus*

Le Tableau 36 récapitule les principaux résultats de cette étude et ceux d'autres auteurs sur la croissance de *H. dactylopterus*. Tous les paramètres des courbes de croissance de Von Bertalanffy ont été calculés à partir de données de longueur totale sauf dans la présente étude où des longueurs standards ont été utilisées (signalées par un astérisque *). La taille maximale des poissons de la présente étude est fournie en longueur totale (L_{∞}) et dans la Figure 55 les deux courbes de croissance de cette étude ont été recalculées pour des longueurs totales. Seules les courbes de croissance établies à partir de la lecture directe des otolithes sont représentées dans cette figure.

D'après les âges maximums cités dans le Tableau 36 il est possible de séparer les références en 2 groupes. L'un est constitué des trois premiers travaux pour lesquels l'âge observé le plus élevé varie entre 29 et 44 ans. L'autre regroupe toutes les références suivantes pour lesquelles l'âge maximum cité oscille entre 7 et 17 ans. D'Onghia *et al.* (1994 ; 1992) et Ragonese (1989) fournissent des âges particulièrement faibles, cependant, les tailles maximales sont aussi plus faibles. Les deux groupes peuvent être identifiés par les techniques utilisées pour déterminer l'âge des poissons. Dans le premier groupe tous les âges ont été évalués en observant des coupes d'otolithes. Dans le second, les otolithes ont été lus entiers, ou des techniques indirectes comme l'analyse des fréquences de taille et le rétro-calcul ont été utilisées.

Les 2 groupes se retrouvent dans le tracé des courbes de croissance qui leur correspondent (Figure 55).

Les poissons dont les données sont utilisées pour tracer les 5 courbes relatives aux 3 premières références, établies à partir des otolithes coupés, présentent une croissance plus lente et une longévité plus élevée ; K varie entre 0.060 et 0.098 (Tableau 36). L'adéquation est bonne entre les données de White *et al.* (1998) et celles de la présente étude au moins à partir de 12 ans. Il ne semble donc pas y avoir de croissance différente entre les poissons de l'Atlantique est et ouest. D'après Kelly (1997) la croissance serait moins rapide ; les poissons proviennent pourtant de la même aire géographique. Elle serait aussi différente selon les sexes, ce qui n'a pas été révélée dans notre étude. Les divergences entre cette étude et celle de Kelly (1997) sont très probablement imputables à des différences dans la lecture de l'âge et l'identification des zones d'accroissement.

L'ensemble des courbes établies à partir des lectures d'âge sur des otolithes entiers montrent que la croissance a été estimée plus rapide avec cette technique ; ce groupe se subdivise en 2 :

- les poissons capturés aux Açores (K varie entre 0.101 et 0.179) (Tableau 36 p.104),
- les poissons de Méditerranée (K=0.156 et 0.187).

Bien que l'âge de *H. dactylopterus* déterminé à partir d'otolithes entiers soit sous-estimé, la comparaison de courbes de croissance établies par cette méthode reste valide. La croissance des poissons de l'Atlantique déterminée dans cette étude apparaît alors plus lente que celle des poissons de la dorsale médio-Atlantique, mais identique à celle des poissons de Méditerranée.

Tableau 36. Rappel des données bibliographiques disponibles sur l'âge maximal et les paramètres de croissance de Von Bertalanffy de *Helicolenus dactylopterus*.

Auteurs	Zone	Date	Méthode	Sexe	Age/taille maximal	Paramètres de Von Bertalanffy		
						L _∞	K	t ₀
présente étude	Ouest des Iles Britanniques	1995-1997	otolithe coupé		44/40 [⊗]	29.0*	0.098*	-2.79*
Kelly, 1997	Ouest des Iles Britanniques		otolithe coupé	♀	38/34	31.0	0.09	-3.0
				♂	43/39	37.2	0.06	-4.0
White <i>et al.</i> , 1998	Caroline-USA Atlantique ouest	1994-1997	otolithe coupé	♀	30/41.2	°	°	°
				♂	29/41.2			
présente étude	Ouest des Iles Britanniques	1995-1997	otolithe entier		17/40 [⊗]	33.1*	0.095*	-1.137*
D'Onghia <i>et al.</i> , 1994	Méditerranée	1990-1993	otolithe entier		7/25.5	30.72	0.156	-0.933
D'Onghia <i>et al.</i> , 1992	Méditerranée		analyse de fréquence de taille		7/29	29.99	0.195	-1.413
Ragonese, 1989	Méditerranée				9/28	28.6 [°]	0.187 [°]	-1.240 [°]
Krug <i>et al.</i> , 1998	Açores	1995-1997	otolithe entier		16/49	50.5	0.139	-1.23
Krug <i>et al.</i> , 1998	Açores	1995-1997	analyse de fréquence de taille		16/49	50.5	0.162	-0.46
Esteves <i>et al.</i> , 1997	Açores	1995	otolithe entier	♀	12/46	54.7	0.101	-1.156
				♂	14/47	50.2	0.163	0.051
		1995	rétro-calcul	♀	12/46	52.6	0.114	-0.237
				♂	14/47	57.4	0.105	-0.317
				analyse de fréquence de taille	♀	12/46	56.0	0.151
♂	14/47	65.3	0.131	0.709				
Isidro, 1987b	Açores	1985-1986	otolithe entier	♀	10/42	39.37	0.170	-0.46
				♂	13/42	45.94	0.110	-1.89
Isidro, 1987a	Açores	1985-1987	otolithe entier	♀	12/38	38.69	0.179	-0.42
				♂	13/41	44.88	0.115	-1.83

* , paramètres de Von Bertalanffy pour des mesures de longueur standard.

⊗ , longueur standard convertie en longueur totale.

° , utilisation d'un modèle généralisé de l'équation de Von Bertalanffy selon la formule :

$$L=28.6 \times \{ [1 - e^{-(0.187(t+1.240))}]^{1.410} \}.$$

° , équation de Von Bertalanffy non disponible, données de taille moyenne aux âges.

■ courbes non représentées dans la Figure 55 p.102.

3.4.2. Détermination de l'âge

3.4.2.1. Le choix des pièces calcifiées

Dans cette étude les otolithes ont été retenus pour déterminer l'âge individuel. Des essais de détermination de l'âge de *A. bairdii* en utilisant les écailles et les rayons de nageoire sont restés sans succès. L'espèce perd la plupart de ses écailles lors du chalutage et seules celles de la ligne latérale sont encore disponibles, mais le canal qui les perce ne facilite pas la lecture. De plus le nombre de zones concentriques variait d'une écaille à l'autre pour un même individu. Inclus en résine comme les otolithes, la nature peu calcifiée des rayons de nageoire n'a pas permis de réaliser des coupes pour la détermination de l'âge.

D'autres études comparatives pour déterminer la meilleure pièce à étudier ont été réalisées chez les poissons profonds et notamment chez *C. rupestris*. Savvatimsky *et al.* (1977) ont montré une bonne adéquation entre les âges déterminés par la lecture des otolithes et des écailles observées en lumière polarisée (Savvatimsky, 1971). Pour ces auteurs les 2 méthodes sont interchangeables, mais ils préconisent l'utilisation simultanée des 2 techniques pour déterminer et confirmer l'âge des poissons de petite et de grande taille. Pour une autre espèce de grenadier *Coryphaenoides acrolepis* les âges déterminés sur les écailles et sur les vertèbres sont comparables, mais pas tout à fait égaux (Wilson Jr., 1982). C'est aussi ce que montre Bergstad (1990), l'âge lu sur les écailles tend à être plus élevé que celui déterminé sur les otolithes pour les petits poissons, mais il est plus faible pour les grands poissons. De manière générale les otolithes sont considérés plus fiables que les écailles car certaines sont régénérées et ne sont donc pas valides pour la détermination de l'âge. *H. dactylopterus* par exemple présente de nombreuses écailles régénérées (Isidro, 1987a ; 1987b).

3.4.2.2. Les techniques de préparation et de lecture des otolithes

Draganik *et al.* (1998) utilisent une méthode de préparation des otolithes de *C. rupestris* différente de celle des autres auteurs qui conduit à des évaluations de l'âge plus faibles. Ils ne tiennent pas compte en effet de l'épaississement des otolithes chez les poissons de grande taille qui nécessite une lecture selon un axe transversal. Dans la présente étude il a été choisi de comptabiliser les anneaux de la croissance marginale pour ne pas sous-estimer l'âge. C'est aussi ce que recommandent Bergstad (1990) et Kelly *et al.* (1997) pour cette espèce.

Pour les otolithes de *H. dactylopterus*, qui sont plus fins, la lecture des otolithes entiers plus rapide a été préférée dans un premier temps. Cependant les otolithes des grands spécimens deviennent épais, et les anneaux se resserrant sur le bord, leur comptage devient incertain. La lecture d'otolithes entiers épais comme ceux des poissons profonds ne permet pas l'interprétation précise de l'âge (Maceina & Betsill, 1987). La même technique que celle utilisée pour *C. rupestris* a donc été retenue. Les résultats obtenus avec les deux techniques concordent jusqu'à l'âge de 12 ans ($L_{st} \approx 20$ cm) ; ils divergent ensuite. L'évaluation de l'âge en coupant les otolithes donne des valeurs plus élevées.

Pour cette espèce l'âge individuel a été déterminé à partir des otolithes coupés. Certains auteurs ont opté pour l'observation d'otolithes entiers jusqu'à une certaine taille puis d'otolithes coupés (Bergstad, 1995). Dans le cas de *H. dactylopterus* la taille de transition serait donc de 20 cm en longueur standard. En-dessous de cette limite, les otolithes pourraient être lus entiers, au-delà, il paraît nécessaire de les couper au préalable. Pour l'homogénéité des résultats, il semble cependant préférable de n'utiliser qu'une seule technique pour la même

espèce. Dans le cas de *H. dactylopterus*, pour les populations de l'Atlantique où de grands individus sont capturés, la technique des otolithes coupés convient mieux.

En ce qui concerne *A. bairdii*, dans cette étude, il a été choisi d'examiner les otolithes entiers ; aucune autre technique n'a été envisagée. Bridger (1978) indique que des essais de lecture réalisés sur cette espèce avaient échoués. Les otolithes de *A. bairdii* sont d'un premier abord difficile, mais comme pour tous les otolithes, il est nécessaire de s'accoutumer à leur morphologie et au schéma de dépôt de stries avant de pouvoir les discerner correctement. Cela nécessite l'examen de plusieurs centaines d'otolithes avant de pouvoir réaliser des lectures fiables.

Deux techniques de préparation sont abordées par les Irlandais pour cette espèce. Ils préfèrent cependant observer des coupes fines plutôt que des otolithes entiers car chez les grands individus, les zones de croissance sur les otolithes entiers sont moins nettes (Connolly *et al.*, 1997).

3.4.2.3. La précision des lectures d'âges et l'interprétation des zones d'accroissement

Malgré l'utilisation des mêmes techniques de préparation, les nombres de zones observées sur des otolithes de poissons, provenant de la même zone d'échantillonnage, sont parfois différents. Les difficultés rencontrées dans l'identification des zones d'accroissement nécessitent une intercalibration entre lecteurs.

Celle qui a été menée pendant cette étude a montré la faible concordance entre les lecteurs. Bergstad *et al.* (1998) ont également réalisé une expérience d'intercalibration de la détermination de l'âge de *Brosme brosme*, de la lingue *Molva molva* et de la lingue bleue *Molva dypterygia*. Pour cette dernière l'intercalibration s'est révélée bonne pour les poissons jusqu'à 3-4 ans, par contre, pour les poissons plus âgés la difficulté des lectures n'a pas permis de réaliser la calibration. Pour les 2 autres espèces, une bonne intercalibration et précision ont été trouvées pour les poissons de petites et moyennes tailles ; pour les poissons plus grands, les méthodes utilisées ne sont pas satisfaisantes. Kuo & Tanaka (1984) notent également que la lisibilité et la reproductibilité des lectures des otolithes de *Macruromus novaezelandidae*, grenadier profond du Pacifique, diminuent pour les poissons de grande taille. Un accord peut être trouvé entre lecteurs pour les poissons de petite taille, mais il apparaît que la longévité des espèces profondes rend difficile la lecture des otolithes de poissons de grande taille.

Si différents lecteurs observant le même otolithe peuvent s'accorder sur le nombre de stries observées, leur interprétation peut cependant varier. Ainsi, Massuti *et al.* (1995) et Morales-Nin (1998) considèrent que le premier anneau visible après le nucleus n'est pas une marque annuelle, mais qu'il est associé à un changement ontogénique. Le passage de la vie pélagique des juvéniles à la vie benthique des adultes s'accompagne d'un changement d'habitat et peut être d'une métamorphose qui induirait un ralentissement de la croissance et donc la formation d'un anneau sur les otolithes.

Ces quelques résultats montrent l'incertitude qui peut exister sur la lecture de l'âge. Il ne semble pas possible de pouvoir comparer avec précision les âges de poissons déterminés par des lecteurs différents. Il est difficile de choisir une méthode de lecture uniforme (axe de coupe, de lecture) et de définir des critères précis pour identifier les zones de croissance. Souvent la qualité des coupes ne permet pas de les dénombrer sur le même axe pour les différents otolithes et parfois pour le même otolithe. Cependant même sur des coupes de bonne

qualité, les lecteurs n'arrivent pas toujours à se mettre d'accord sur le nombre de zones de croissance.

3.4.2.4. La validation de l'âge

Indépendamment des difficultés de lecture, d'identification et d'interprétation des structures annulaires observées sur les otolithes et les écailles des poissons profonds, un problème majeur de la détermination de l'âge est la validation de celui-ci. En effet, tous les auteurs se sont mis d'accord pour considérer les zones de croissance qu'ils présentent comme des anneaux annuels comme c'est le cas pour les espèces du plateau continental. Cependant le caractère annuel de ces structures reste à démontrer. Les facteurs susceptibles d'induire une périodicité dans la formation des structures annulaires sur les pièces calcifiées qui pourraient permettre d'interpréter ces zones seront évoqués dans le chapitre suivant.

Plusieurs techniques de validation de l'âge existent :

- L'analyse des fréquences de taille nécessite l'existence d'une ponte et d'un recrutement massifs sur une période courte de l'année. Il est alors possible de reconstituer les différentes cohortes à partir des structures en taille et de leur attribuer un âge. Cependant, cette méthode ne paraît pas valide pour les poissons profonds car les structures en taille ne présentent pas de modes. Pour des poissons à forte longévité, les cohortes des plus âgés se confondent rapidement et la structure en taille obtenue est unimodale.
- L'analyse du bord de l'otolithe, c'est-à-dire la détermination de la nature de la zone en formation (opaque ou hyaline), tous les mois de l'année permet de déceler les périodes au cours desquelles la formation des zones opaque et hyaline est la plus intense. Dans la présente étude des essais ont été réalisés sur *H. dactylopterus*, mais ne se sont pas avérés concluants car il est difficile de déterminer la nature du bord des otolithes des individus âgés. Par contre, pour cette même espèce, Isidro (1987a ; 1987b) observe que la formation de la zone opaque a lieu préférentiellement entre avril et août aux Açores et au printemps en Méditerranée (Morales-Nin, 1998). Pour *C. rupestris*, en Atlantique du nord-est, la zone opaque serait préférentiellement déposée entre septembre et mars pour les poissons d'âge inférieur à 6 ans (Gordon & Swan, 1996 ; Gordon *et al.*, 1995). La formation de cette zone serait plus précoce chez les poissons des groupes d'âge 1, 2 et 3, à cause d'une alimentation particulière. Chez d'autres espèces de poissons profonds, la formation annuelle des zones de croissance a pu être montrée : le dépôt de la zone opaque s'effectuerait préférentiellement en été chez *Alepocephalus rostratus* en Méditerranée (Morales-Nin *et al.*, 1996) et chez 5 petits Macrouridae (Massuti *et al.*, 1995), en avril-mai chez *Lepidion eques* en Atlantique (Gordon & Duncan, 1985a). Cette méthode n'est le plus souvent valable que pour des animaux jeunes, car en vieillissant, leurs otolithes s'épaississent et il devient difficile de distinguer la nature de la zone en formation.
- La validation de l'âge par l'observation de la croissance journalière est basée sur l'hypothèse que les micro-stries observées sont déposées tous les jours. Il est cependant difficile de pouvoir compter les micro-stries sur des otolithes de poissons âgés, et souvent la validation ne peut s'effectuer que sur les juvéniles. Massuti *et al.* (submitted) utilisent cette méthode pour valider le premier anneau des otolithes de *H. dactylopterus*.
- Les expériences de marquage sont difficilement réalisables pour les poissons profonds. En effet, ceux-ci sont remontés à la surface en très mauvais état et sont souvent morts. La seule possibilité pour ces poissons est de réaliser des expériences *in situ* en capturant des poissons, en leur injectant un marqueur du type tétracycline qui se dépose de manière définitive sur les pièces calcifiées et en conservant les poissons en cage suffisamment longtemps pour que la

marque se détache du bord de l'otolithe. De telles expériences sont en cours, mais elles demandent de très importants moyens matériels et financiers (Dupouy *et al.* 1997).

- Une autre technique récente de validation de l'âge est la radiométrie. Elle est basée sur l'incorporation naturelle de l'analogue du calcium : le radium 226 (^{226}Ra) (Bergstad, 1995). Cet élément se désintègre radioactivement en plomb 210 (^{210}Pb) et le rapport entre les deux isotopes est alors un index du temps écoulé depuis l'incorporation du ^{226}Ra . Avec une demi-vie de 22.5 années, le ^{210}Pb est particulièrement adapté à la détermination de l'âge de poissons à longévité élevée. D'autres éléments comme le ^{228}Th et le ^{228}Ra sont utilisés pour des poissons à durée de vie courte. Par cette méthode les âges élevés observés chez certains poissons profonds ont pu être confirmés (Bennett *et al.*, 1982 ; Campana *et al.*, 1990 ; Fenton *et al.*, 1991 ; Kestelle *et al.*, 1994 ; Stewart *et al.*, 1995). Cependant, des mises au point plus précises de ces techniques sont toujours nécessaires (Fenton *et al.*, 1990).

3.4.3. Structures en taille : distribution par strate et par sexe

3.4.3.1. *Alepocephalus bairdii*

Afin de pouvoir comparer les données fournies par différents auteurs sur les structures en taille de *A. bairdii* (Tableau 37 p.110), les longueurs sont transformées en longueurs standards en utilisant la clé établie dans le Tableau 17, p.64 ; les données converties sont signalées par un astérisque (*).

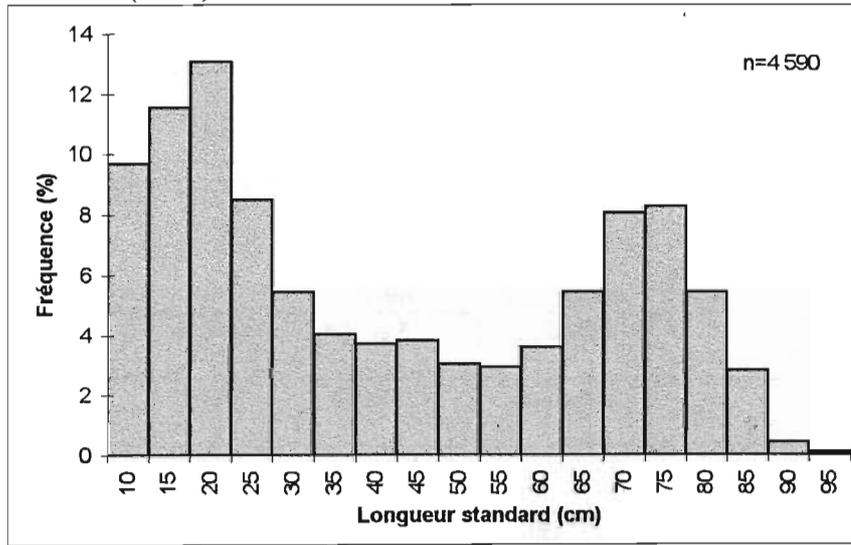
Différences temporelles et géographiques

L'examen de ce tableau récapitulatif permet de constater que tous les échantillons provenant de l'ouest de Iles Britanniques fournissent une gamme de taille similaire. Les poissons mesurent entre 6 et 98 cm de longueur standard en général. Par contre, seule la structure de la présente étude ne montre pas de bimodalisme fort pour l'ensemble des poissons capturés ; il y a peu de petits individus. En effet cette étude ayant été effectuée à partir des captures de chalutiers professionnels, le maillage du chalut (110 mm) est plus élevé que ceux utilisés pendant les campagnes scientifiques. Cela expliquerait donc l'absence d'un mode de petits individus dans la distribution en taille.

Dans cette étude et dans celles de Dupouy *et al.* (1997) à 1 000 m de profondeur et de Connolly *et al.* (1997) le mode des grandes tailles est similaire. Par contre dans les échantillons plus anciens de Gordon & Hunter (1994) et de Bridger (1978) le mode des grandes tailles est plus élevé d'environ 8 à 9 cm (Figure 56). Il est possible que la diminution de taille du mode des poissons les plus grands soit due à l'impact de la pêche qui enlève préférentiellement les grands individus.

Les travaux de Golovan & Pakhorukov (1975), de Magnusson & Magnusson (1995) et de Magnusson *et al.* (1998) montrent que les *A. bairdii* sont plus petits dans l'Atlantique central est, en Islande et sur la dorsale de Reykjanes que les poissons de l'ouest des Iles Britanniques. Il est probable qu'un stock isolé existe autour de l'Islande (Magnusson & Magnusson, 1995).

A) Gordon & Hunter (1994)



B) Bridger (1978)

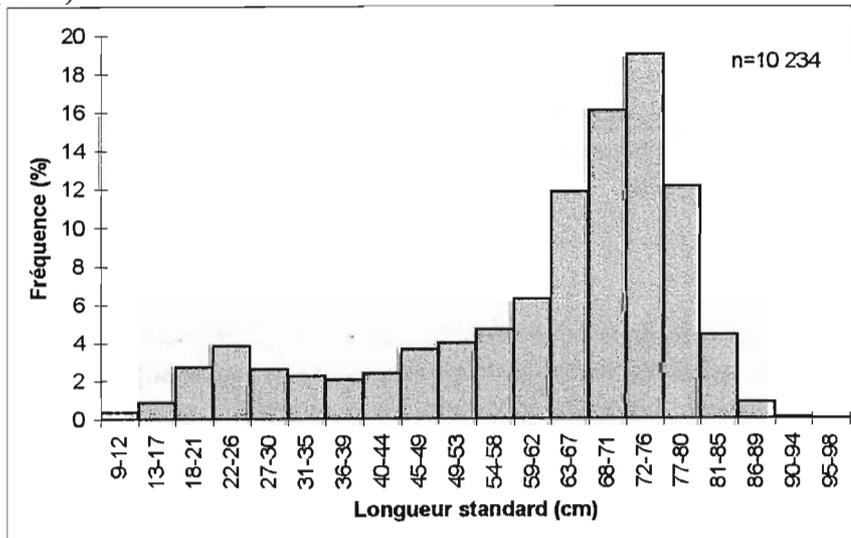


Figure 56. Distributions en taille de *Alepocephalus bairdii* établies à l'ouest des Iles Britanniques avant 1994 d'après Gordon & Hunter (1994) (A) et en 1973-1974 d'après Bridger (1978) (B).

Tableau 37. Rappel des données bibliographiques sur les distributions en taille de *Alepocephalus bairdii*.

Auteurs	Zone	Date	Profondeurs (m)	Nature de la distribution	Modes en Lst (cm)	Gamme de taille (cm)	Différence entre mâles et femelles et sex-ratio
présente étude	Ouest des Iles Britanniques	1995-1997	800-1 300	multimodale	mode principal : 67	6-88	$L_{\phi} < L_{\sigma}$ ** 1.5
Dupouy <i>et al.</i> , 1997	Ouest des Iles Britanniques	1996	1 000 1 250 1 500 1 750	bimodale bimodale unimodale unimodale	19-21 et 48-65* 42 et 71* 47* 69-77*	12-87*	
Connolly <i>et al.</i> , 1997	Ouest des Iles Britanniques	1993-1997		bimodale	25 et 68*	10-85*	
Gordon & Hunter, 1994	Ouest des îles Britanniques			bimodale	20 et 75	10-90	
Bridger, 1978	Ouest des Iles Britanniques	1973-1974	800-1 200	bimodale	22-26 et 72-76*	9-98*	
Golovan & Pakhorukov, 1975	Atlantique central et est	1972-1973		bimodale	26 et 59*	27-75*	$L_{\phi} > L_{\sigma}$ ** 0.75
Magnusson & Magnusson, 1995	Islande et dorsale de Reykjanes	depuis 1976	500-1 100	multimodale	mode principal : 35-54	8-68	$L_{\phi} = L_{\sigma}$ **
Magnusson <i>et al.</i> , 1998	Dorsale de Reykjanes	1993 1997	550-1 750	bimodale unimodale	30-32 et 51-53 48-50	18-77 18-77	$L_{\phi} > L_{\sigma}$ **

*, conversion des longueurs totales en longueurs totales.

**, L_{ϕ} =taille des femelles et L_{σ} =taille des mâles.

Différences bathymétriques

Dans la présente étude, ainsi que dans celles de Dupouy *et al.* (1997) et de Gordon & Hunter (1994), il a été noté que les petits individus sont localisés dans la partie supérieure de la distribution bathymétrique de l'espèce. La taille moyenne de *A. bairdii* a donc tendance à augmenter avec la profondeur. Cependant ceci n'est que le reflet d'un schéma de migration ontogénique qui est plus complexe qu'une simple migration en profondeur des poissons au cours de leur croissance, comme cela a été montré dans cette étude.

Différences entre mâles et femelles et sex-ratio

Les données recueillies sur les différences de structure en taille entre mâles et femelles sont plutôt contradictoires. Magnusson & Magnusson (1995) n'observent pas de différences entre les distributions en taille par sexe, mais Golovan & Pakhorukov (1975) et Magnusson *et al.* (1998) constatent que les femelles sont plus grandes que les mâles. Dans la présente étude, la tendance contraire a été observée : les femelles sont plus petites que les mâles. Golovan & Pakhorukov (1975) signalent un sex-ratio de 0.75 pour les poissons de l'Atlantique central, alors que dans la présente étude (Atlantique est), il est de 1.5.

Les différences de tailles des mâles et des femelles et du sex-ratio dans les données bibliographiques par rapport à celles de cette étude pourraient signifier que des stocks séparés existent dans les zones Atlantique central-dorsale de Reykjanes et Atlantique est comme le laissent supposer les structures en taille.

3.4.3.2. *Coryphaenoides rupestris*

Afin de pouvoir comparer les données de distributions en taille de *C. rupestris* (Tableau 38), les longueurs fournies par les différents auteurs ont été transformées en longueurs pré-anales (Lpa), en utilisant différentes clés. Les données de longueur totale (Lt) ont été converties par la clé établie dans le Tableau 17, p.64, et signalées par un astérisque (*); les longueurs pré-anus (L_{panus}) ont été transformées avec la clé fournie par Atkinson (1981):

$$Lpa = 1.063 \times L_{panus} - 0.38$$

elles sont signalées par le symbole ($^{\circ}$), enfin les longueurs de la tête ont été converties avec la clé de Gordon & Hunter (1994):

$$L_{tête} = 0.7387 \times Lpa + 0.2008$$

et sont signalées par le symbole ($^{\circ}$).

Différences temporelles et géographiques

Toutes les distributions établies à l'ouest de Iles Britanniques présentent des gammes de tailles similaires, entre 1 et 28 cm de longueur pré-anale (Tableau 38 p.112). Quelques exceptions sont à noter comme dans l'étude de Schoene (1983) dans laquelle la taille minimale des poissons est de 12.2 cm. La sélectivité des chaluts est probablement à mettre en cause pour expliquer les différences de taille minimale des poissons capturés. Cette raison peut également être invoquée dans la présente étude pour justifier la distribution en taille unimodale des poissons. Les petits individus ne sont pas accessibles aux chaluts professionnels.

Il est cependant possible de comparer le mode des grandes tailles. Les distributions établies dans la présente étude, dans celle de Dupouy *et al.* (1997) et de Kelly *et al.*, (1997) montrent un mode des grandes tailles identique entre 14 et 16 cm. Par contre dans les autres études réalisées à l'ouest des Iles Britanniques, Gordon & Hunter (1994), Schoene (1983), Ehrich (1983), Gordon (1978) et Bridger (1978), le mode des grandes tailles est plus élevé: entre 17 et 20 cm, soit jusqu'à 6 cm de plus en longueur pré-anale. Ces 2 groupes d'études correspondent en fait à 2 périodes d'échantillonnage: 1992-1997 pour les 3 premières et 1975-1992 pour les 5 suivantes. Il est très probable que cette diminution de la taille des *C. rupestris* soit en relation avec l'apparition de la pêche, qui a débuté à la fin des années 80.

Si l'on compare les gammes de taille et le mode des grands individus des distributions établies dans l'ouest des Iles Britanniques et dans les autres zones, il apparaît que dans le Skagerrak, la gamme de taille est légèrement inférieure (Bergstad, 1990). Il en est de même pour les poissons de la dorsale de Reykjanes (Magnusson *et al.*, 1998), et pour ceux de Davis Strait qui sont nettement plus petits (Atkinson & Bowering, 1987). Pechenik & Troyanovsky (1970) et Savvatimsky (1969) constatent que les *C. rupestris* d'Islande sont plus grands que ceux du nord-est du Newfoundland de 20 cm en longueur totale (soit une différence de 5.5 cm en Lpa). Il semble donc que plusieurs groupes de poissons ayant des tailles moyennes différentes existent dans différentes zones et pourraient constituer des stocks séparés dans l'Atlantique ouest, autour de l'Islande, à l'ouest des Iles Britanniques et en Norvège.

Une légère tendance à l'augmentation de la taille vers le nord a été constatée dans cette étude; les données sont cependant insuffisantes pour l'affirmer avec certitude. Des phénomènes similaires ont été montrés dans l'Atlantique nord-ouest: Atkinson & Power (1987), Parsons (1976) et Podrazhanskaya (1971) observent une diminution graduelle de la taille des poissons du nord vers le sud, mais d'autres auteurs comme Atkinson (1995) constatent dans la même zone une tendance contraire. Ce dernier conclut finalement qu'il existe très probablement des clines dans l'Atlantique du nord-ouest selon la profondeur et la latitude, mais que les résultats contradictoires seraient dus à des mouvements de migration saisonniers.

Eliassen (1983) suggère également la migration des petits poissons vers des zones de nourriceries pour expliquer les différences de distribution observées dans les fjords norvégiens. Les schémas de migrations sont particulièrement difficiles à mettre en évidence chez les poissons profonds qu'il n'est pas possible de marquer et il sera délicat de confirmer cette hypothèse.

Tableau 38. Rappel des données bibliographiques sur les distributions en taille de *Coryphaenoides rupestris*.

Auteurs	Zone	Date	Profondeurs (m)	Nature de la distribution	Modes en Lpa (cm)	Gamme de taille (cm)	Différence entre mâles et femelles et sex-ratio
présente étude	Ouest des Iles Britanniques	1995-1997	800-1 300	unimodale	14	4-27	$L_{\sigma} > L_{\sigma}^{**}$ 2.6
Dupouy <i>et al.</i> , 1997	Ouest des Iles Britanniques	1996	750 1 000 1 250 1 500 1 750	unimodale bimodale bimodale unimodale unimodale	15 5 et 14 6 et 15 12 15	1.5-24	$L_{\sigma} > L_{\sigma}^{**}$
Connolly & Kelly, 1996	Ouest des Iles Britanniques	1995	740-1 400	bimodale	4.9 et 14.5 ^o	0.7-27.3 ^o	
Kelly <i>et al.</i> , 1997	Ouest des Iles Britanniques	1992-1993	400-1 000 1 000-1 200	unimodale bimodale	14.5-16.6 ^o 6 et 14.5 ^o	1.7-25.1 ^o	
Gordon & Hunter, 1994	Ouest des Iles Britanniques	1975-1992	750 1 000 1 250 1 500 1 750	bimodale bimodale bimodale unimodale unimodale	2.4 et 17.3 ^o 5.1 et 18 ^o 7.2 et 18 ^o 11.2 ^o 15.3 ^o	1.1-24.1 ^o	$L_{\sigma} > L_{\sigma}^{**}$ 0.3-1.6
Schoene, 1983	Nord-ouest des Iles Britanniques	1983	800-850	unimodale	19.2	12.2-27.2	$L_{\sigma} > L_{\sigma}^{**}$ 0.98
Ehrich, 1983	Ouest des Iles Britanniques	1974-1980	500-1 300	bimodale	8.5 et 17	4.5-29.5	$L_{\sigma} > L_{\sigma}^{**}$
Gordon, 1978	Ouest des Iles Britanniques	1975-1977	667-887 958-1 064 1 237-1 273 1 432-1 495 1 741-1 809	unimodale bimodale bimodale unimodale unimodale	20.1* 4.5 et 19.4* 8.3 et 18.8* 9.7* 15.1*	2.2-25.8*	
Bridger, 1978	Ouest des Iles Britanniques	1973-1974	800-1200	unimodale	19-20*	3-28*	
Bergstad, 1990	Skagerrak Norvège	1987	400-450 500-650	unimodale bimodale	14-18 6-8 et 14-17	5-23	<2.3
Magnusson <i>et al.</i> , 1998	Dorsale de Reykjanes Islande	1993 1997	550-1 750	bimodale unimodale	8 et 12 ♂ 7 et 14 ♀ 11 ♂ et 12 ♀	3-25 3-21	
Atkinson & Bowering, 1987	Davis Strait Canada-Groenland	1986	400-1 100	unimodale	10.5	3-19.5	$L_{\sigma} > L_{\sigma}^{**}$

* , conversion des longueurs totales en longueurs pré-anales.

** , L_{σ} = taille des femelles et L_{σ} = taille des mâles.

^o , conversion des longueurs pré-anus en longueurs pré-anales.

^o , conversion des longueurs de la tête en longueurs pré-anales.

Différences bathymétriques

Dans cette étude la taille moyenne de *C. rupestris* diminue avec la profondeur entre les niveaux bathymétriques 800 et 1 200 m et la proportion des petits poissons augmente. Ehrlich (1983) observe le même phénomène entre 600 et 1 200 m. La taille moyenne passe de 18.4 à 15.1 cm, la proportion de petits poissons de 0 à 19 %, et la proportion de mâles qui sont plus petits de 38 à 61 % entre ces deux profondeurs.

Les données de Gordon (1978), Gordon & Hunter (1994) et de Dupouy *et al.* (1997) recueillies à l'ouest des Iles Britanniques, montrent que la distribution de *C. rupestris* en fonction de la profondeur est très complexe et qu'une tendance générale sur toute la gamme de profondeur n'est pas visible. Les petits poissons semblent vivre autour de 1 100 m ou près de la limite supérieure de la distribution (Bridger, 1978 ; Dupouy *et al.*, 1997 ; Magnusson & Magnusson, 1995 ; Maucorps & Fontaine, 1979). Les poissons de grande taille sont situés aux mêmes niveaux, et ceux de taille intermédiaire vivaient à de plus grandes profondeurs (Figure 57).

Dans l'Atlantique du nord-ouest, une tendance plus claire d'augmentation de la taille avec la profondeur a été montrée par Snelgrove & Haedrich (1985) dans le Newfoundland entre 200 et 2 300 m et par Atkinson & Bowering (1987) dans le Davis Strait entre 400 et 1 100 m.

Aucun facteur n'a été avancé pour expliquer cette distribution bathymétrique chez *C. rupestris*, mais des migrations verticales ontogéniques pourraient justifier cette répartition. Les juvéniles resteraient dans les eaux moins profondes où la nourriture est plus abondante. Les jeunes adultes migreraient vers de plus grandes profondeurs pour ne pas être en compétition trophique avec les adultes qui reviendraient dans des eaux moins profondes pour se reproduire. Les conditions pourraient y être plus favorables pour l'émission des gamètes et le transport des œufs et des larves.

Bergstad (1990), quant à lui, propose d'expliquer la structure bimodale du grenadier, et surtout la faible quantité de poissons de taille intermédiaire par une forte mortalité des juvéniles et une faible mortalité des individus plus âgés ce qui suppose alors une régulation densité-dépendance de la population.

Différences entre mâles et femelles et sex-ratio

Tous les auteurs cités dans le tableau récapitulatif constatent une distribution différentielle entre les mâles et les femelles. La croissance plus rapide des femelles, montrée dans cette étude, explique qu'elles atteignent des tailles plus grandes que les mâles.

Par contre la quasi absence de femelles de petites tailles induisant un fort déséquilibre du sex-ratio est plus difficilement explicable. Dans cette étude, il a été supposé que les femelles de petite taille sont moins accessibles aux engins de pêche de fond car elles pourraient vivre en pleine eau pendant la première partie de leur cycle vital contrairement aux mâles qui resteraient plutôt inféodés au fond. Cette supposition qui explique l'absence des petites femelles dans les captures reste cependant à vérifier. L'hypothèse d'une inversion sexuelle des mâles en femelles à partir d'une certaine taille a également été émise pour justifier le déficit de petites femelles ; cependant des femelles de petites tailles sont capturées même si c'est en faible quantité et d'autre part l'étude de la reproduction de *C. rupestris*, détaillée dans le chapitre suivant, n'a fourni aucun indice pour soutenir cette hypothèse.

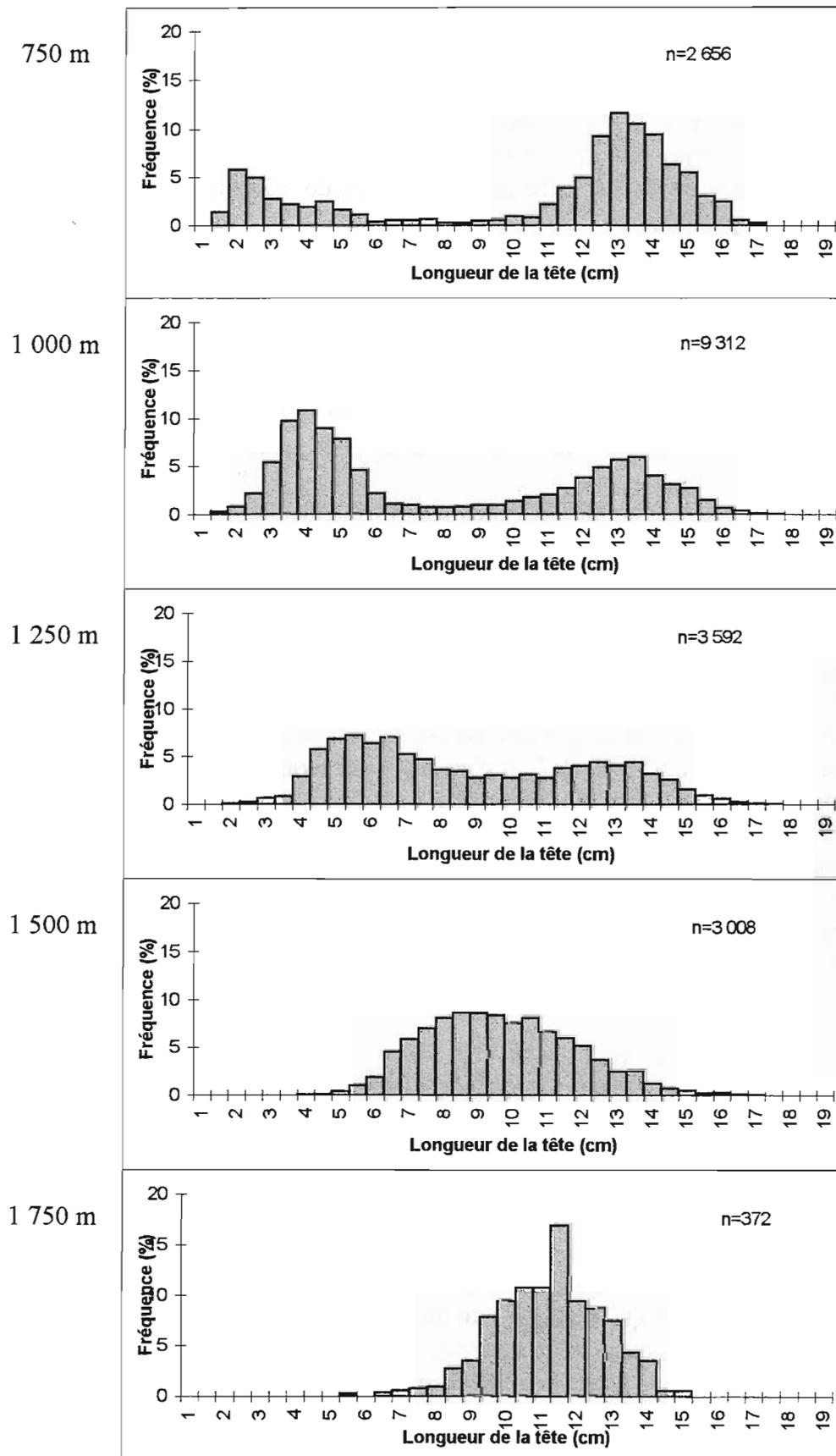


Figure 57. Distributions en taille de *Coryphaenoides rupestris* par gamme bathymétrique d'après Gordon & Hunter (1994).

Chez les individus matures Gordon (1978) montre, grâce à des échantillonnages réalisés sur une plus grande gamme de profondeur (600-1 800 m), la dominance des mâles sur les fonds au-dessus de 1 000 m et celle des femelles adultes sur les fonds en-dessous de 1 200 m. Gordon & Hunter (1994) observent aussi une augmentation de la proportion de femelle adultes avec la profondeur ; par contre Ehrich (1983) note le contraire. Dans l'Atlantique du nord-ouest, Atkinson (1995) attribue ces changements de sex-ratio à d'hypothétiques migrations saisonnières. D'après les auteurs il semble donc exister une ségrégation bathymétrique entre les poissons adultes des 2 sexes ; elle n'a pas pu être montrée dans cette étude dans laquelle la gamme de profondeurs explorée est plus étroite.

3.4.3.3. *Helicolenus dactylopterus*

Pour comparer les données des distributions en taille de *H. dactylopterus* (Tableau 39 p.116), les longueurs fournies par les différents auteurs ont été converties en longueur standard (Lst), en utilisant la clé établie dans le Tableau 17, p.64 et signalées par un astérisque (*).

Différences géographiques

La gamme de taille de *H. dactylopterus* apparaît identique dans tous les échantillons provenant de l'Atlantique (Tableau 39). Le mode des grands individus est également similaire pour toutes les distributions de l'Atlantique est ; par contre il est plus grand chez les poissons de l'Atlantique ouest. Des poissons beaucoup plus petits ont été capturés en mer du Nord. Heessen (1994) explique cette invasion de petits poissons dans la mer du Nord soit par un recrutement massif de la classe 1990 à l'ouest des Iles Britanniques, soit par un changement significatif des conditions hydrographiques qui aurait modifié le transport des larves. La présence de petits poissons en mer du Nord semble donc accidentelle alors que les poissons de cette espèce sont, de manière permanente, plus grands dans l'Atlantique ouest et plus petits en Méditerranée par rapport à ceux de l'Atlantique est. Deux groupes distincts apparaissent donc clairement : le groupe méditerranéen constitué de poissons de petite taille, et le groupe atlantique avec des individus plus grands en moyenne. L'ensemble atlantique peut être subdivisé en 2 sous-groupes : est et ouest. Dans sa revue systématique des Scorpaenidae de l'Atlantique, Eschmeyer (1969) distingue effectivement la population du nord-est de celle de l'ouest. En revanche, il regroupe les individus de l'Atlantique nord-est et de la Méditerranée dans la même population, ce que ne semble pas confirmer nos données. Dans le grand ensemble Atlantique-Méditerranée plusieurs groupes qui pourraient être isolés existent donc.

Différences bathymétriques

Une distribution bathymétrique différente des poissons selon la taille a pu être constatée dans cette étude. Les petits sont au niveau des 200 m et les grands à celui des 600 m. Kelly (1997) observe également une tendance à l'augmentation de la taille avec la profondeur, au moins entre 200 et 600 m dans la même zone d'étude. Ce phénomène d'augmentation de la taille avec la profondeur est aussi signalé en Méditerranée, associé à des différences de distribution en fonction de la saison (Papaconstantinou *et al.*, 1996 ; 1997). D'Onghia *et al.* (1992) évoquent la possibilité d'une migration ontogénique en profondeur. Les petits poissons étant recrutés vers 160 m, ils migreraient vers de plus grandes profondeurs en grandissant. Cette hypothèse expliquerait à la fois les différences bathymétriques et saisonnières observées.

Une augmentation de la taille, au moins dans les profondeurs de 200 à 600 m, semble être confirmée à l'ouest des Iles Britanniques. Cependant, la migration ontogénique des poissons mise en évidence en Méditerranée n'a pas pu être montrée en Atlantique nord-est.

Tableau 39. Rappel des données bibliographiques sur les distributions en taille de *Helicolenus dactylopterus*.

Auteurs	Zone	Date	Profondeurs (m)	Nature de la distribution	Modes en Lst (cm)	Gamme de taille (cm)	Différence entre mâles et femelles et sex-ratio
présente étude	Ouest des Iles Britanniques	1995-1997	200-800	unimodale	16	5.5-32.5	$L_{\sigma} < L_{\varnothing}$ ** 1.3
Connolly & Kelly, 1996	Ouest des Iles Britanniques	1995	740-1 400	unimodale	11.3	8.7-22.4	
Figueiredo, 1996	Portugal Atlantique	1994-1995	200-900	unimodale	15.6-19.9*	7-32.8*	
Merrett & Marshall, 1981	Afrique du nord ouest Atlantique		270-980	bimodale	2 et 14	2-34	
White <i>et al.</i> , 1998	Caroline du Nord, USA, Atlantique ouest	1994-1997	180-250	unimodale	24.2*	12.6-33.9*	$L_{\sigma} < L_{\varnothing}$ ** 1.7
Heessen, 1994	Mer du Nord	1991-1993	200	unimodale	2.7-8.7* selon les années	1-11.3*	
D'Onghia <i>et al.</i> , 1992	Mer Ionnienne Méditerranée	1985-1989	160-550	multimodale		1.9-23.4*	
D'Onghia <i>et al.</i> , 1994	Mer Ionnienne Méditerranée	1990-1993	100-700	multimodale		1.4-18.6*	$L_{\sigma} = L_{\varnothing}$ **
Tursi <i>et al.</i> , 1996	Mer Ionnienne Méditerranée	1996	250-750	bimodale	1 et 13*	1-19*	1
Tursi <i>et al.</i> , 1997	Mer Ionnienne Méditerranée	1996-1997	250-650	bimodale	1-5 et 13*	7.5-29.8*	1
Papaconstantinou <i>et al.</i> , 1996	Grèce Méditerranée	1996	200-500 >500	unimodale multimodale	9-11* 10.5, 15.6 et 18*	4.4-24.2* 8-27.6*	
Papaconstantinou <i>et al.</i> , 1997	Grèce Méditerranée	1996-1997	300-820	unimodale	11.3*	1.9-32.8*	

*, conversion des longueurs totales en longueurs standards.

**, L_{σ} =taille des femelles et L_{\varnothing} =taille des mâles.

Différences entre mâles et femelles et sex-ratio

Dans la présente étude, ainsi que dans celle de White *et al.* (1998), les femelles sont plus petites que les mâles et le sex-ratio est légèrement en faveur des mâles. En Méditerranée, D'Onghia *et al.* (1994) ne notent pas de différence entre les distributions des 2 sexes et Tursi *et al.* (1996 ; 1997) observent un sex-ratio équilibré. Par contre aux Canaries, Uiblein *et al.* (1996) constatent que le sex-ratio est légèrement en faveur des femelles qui représentent 57 % des poissons.

Les résultats sur la différence de taille entre mâles et femelles et sur le sex-ratio varient selon les études. Les écarts sont peu prononcés et aucune tendance claire n'est observée ; il est probable que ces différences soient liées à l'échantillonnage.

3.4.3.4. Autres espèces

Aphanopus carbo

La gamme de taille de *A. carbo* est la même dans toutes les zones d'échantillonnage (Tableau 40). Les variations observées sur la taille minimale peuvent être attribuées à la sélectivité des engins de pêche. La distribution des poissons à Madère rapportée par Gordon & Hunter (1994) en particulier a été établie à partir de captures à la palangre, ce qui explique la taille minimale élevée.

Le mode des distributions en taille est sensiblement le même pour les échantillons de l'ouest des Iles Britanniques, de l'Islande et de la dorsale de Reykjanes. Cependant, il semble avoir diminué entre les données plus anciennes de Bridger (1978), Ehrich (1983) et Gordon & Hunter (1994) et celles plus récentes de Connolly & Kelly (1996), Connolly *et al.* (1997) et de la présente étude, sans doute par un effet de la pêche ; cependant cette diminution n'est pas visible sur les données de Dupouy *et al.* (1997).

Le mode de la distribution en taille est plus élevé au Portugal et à Madère. Cette différence pourrait être expliquée par une migration de reproduction des individus. En effet, aucun *A. carbo* mature n'a été capturé à l'ouest des Iles Britanniques, alors que des femelles en maturation ou en post-ponte ont été observées au Portugal et des femelles en ponte capturées à Madère (Bordalo Machado *et al.*, 1998). Une autre hypothèse sur le cycle de vie de *A. carbo* a été rapportée par Gordon & Hunter (1994) pour expliquer l'absence de juvéniles dans les captures, également constatée par Bridger (1978) et Ehrich (1983) : les juvéniles de cette espèce seraient pélagiques.

Tableau 40. Rappel des données bibliographiques sur les distributions en taille de *Aphanopus carbo*.

Auteurs	Zone	Date	Profondeurs (m)	Nature de la distribution	Modes en Lt (cm)	Gamme de taille (cm)	Différence entre mâles et femelles et sex-ratio
présente étude	Ouest des Iles Britanniques	1996-1997	800-1 000	unimodale	94-97	68-124	sexes indéterminés
Connolly <i>et al.</i> , 1997	Ouest des Iles Britanniques	1993-1997		unimodale	95	37-119	
Dupouy <i>et al.</i> , 1997	Ouest des Iles Britanniques	1996	750-1 750	unimodale	97-102	69-120	
Connolly & Kelly, 1996	Ouest des Iles Britanniques	1995	740-1 400	unimodale	95	75-126	
Gordon & Hunter, 1994	Ouest des Iles Britanniques	1975-1992		unimodale	100	40-140	
Ehrich, 1983	Ouest des Iles Britanniques	1974-1980	500-1 300	unimodale	100	40-125	
Bridger, 1978	Ouest des Iles Britanniques	1973-1974	800-1 200	unimodale	95-100	70-124	
Magnusson & Magnusson, 1995	Islande et dorsale de Reykjanes	depuis 1976	500-1 100	unimodale	100 ♀ 94 ♂	36-115	$L_{\text{♀}} > L_{\text{♂}}$ **
Magnusson <i>et al.</i> , 1998	Dorsale de Reykjanes	1993-1997	550-1 750	unimodale	100-105 ♀ 95-100 ♂	69-125	$L_{\text{♀}} > L_{\text{♂}}$ **
Bordalo Machado <i>et al.</i> , 1998	Portugal	1984-1989			105-110	60-132	0.67
Gordon & Hunter, 1994	Madère			unimodale	115	95-140	

** , $L_{\text{♀}}$ = taille des femelles et $L_{\text{♂}}$ = taille des mâles.

L'échantillonnage réalisé au cours de la présente étude n'est pas suffisant pour observer des variations de la distribution en fonction de la profondeur ou de la zone géographique. Cependant, Ehrich (1983) et Gordon & Hunter (1994) n'ont pas constaté de changement de la structure en taille en fonction de la profondeur ou de la saison.

Lepidion eques

Toutes les mesures de longueurs trouvées dans la littérature (Tableau 41) sont des longueurs totales, sauf celles de Gordon & Swan (1993) qui sont des longueurs standards et pour lesquelles aucun facteur de conversion n'a été trouvé.

Tableau 41. Rappel des données bibliographiques sur les distributions en taille de *Lepidion eques*.

Auteurs	Zone	Date	Profondeurs (m)	Nature de la distribution	Modes en Lt (cm)	Gamme de taille (cm)	Différence entre mâles et femelles et sex-ratio
présente étude	Ouest des Iles Britanniques	1996-1997	1 000	bimodale	25-26 et 31	18-41	$L_q < L_\sigma$ ** 1.08
Gordon & Duncan, 1985a	Ouest des Iles Britanniques		500-1 250	unimodale	30	8-40	$L_q < L_\sigma$ ** 0.96
Dupouy <i>et al.</i> , 1997	Ouest des Iles Britanniques	1996	1 000-1 250	unimodale	27-30		$L_q > L_\sigma$ **
Connolly & Kelly, 1996	Ouest des Iles Britanniques	1995	740-1 400	multimodale	27, mode principal	12-37	
Gordon & Swan, 1993	Ouest des Iles Britanniques		500 750 1 000 1 250	bimodale unimodale unimodale unimodale	16 et 24* 26* 30* 28*	8-40*	
Magnusson & Magnusson, 1995	Islande et dorsale de Reykjanes	depuis 1976	500-1 100	unimodale	32-33	12-41	$L_q = L_\sigma$ **
Magnusson <i>et al.</i> , 1998	Dorsale de Reykjanes	1993-1997	550-1 750	unimodale	33-35	14-40	$L_q < L_\sigma$ ** 1.04
Piñeiro <i>et al.</i> , 1997	Espagne	1996		bimodale	25 et 33	13-44	

*, longueur standard, pas de facteur de conversion.

** , L_q =taille des femelles et L_σ =taille des mâles.

Les gammes de taille de *L. eques* sont identiques dans toutes les zones d'échantillonnage (Tableau 41). Seul le mode des grandes tailles des échantillons provenant de l'Islande, de la dorsale de Reykjanes et de l'Espagne semble plus élevé que celui des échantillons de l'ouest de Iles Britanniques.

Dans la présente étude, le nombre de poissons échantillonnés était insuffisant pour réaliser des distributions par profondeur. Mais Gordon & Swan (1993) et Magnusson & Magnusson (1995), observent que les poissons de petite taille sont plutôt dans les eaux moins profondes.

Comme pour *A. carbo*, Gordon & Duncan (1985a) émettent l'hypothèse d'une existence pélagique des poissons de taille inférieure à 8 cm qui ne sont pas capturés.

Trachyrincus murrayi

Afin de pouvoir comparer les données de distribution en taille de *T. murrayi* (Tableau 42), les longueurs fournies par les différents auteurs ont été converties en longueurs totales (Lt), en utilisant la clé établie dans le Tableau 17, p.64 ; elles sont signalées par un astérisque (*).

Tableau 42. Rappel des données bibliographiques sur les distributions en taille de *Trachyrincus murrayi*.

Auteurs	Zone	Date	Profondeurs (m)	Nature de la distribution	Modes en Lt (cm)	Gamme de taille (cm)	Différence entre mâles et femelles et sex-ratio
présente étude	Ouest des Iles Britanniques	1997	1 000-1 200	unimodale	35	19-47	$L_{\varphi} > L_{\sigma}$ ** 1.1
Dupouy <i>et al.</i> , 1997	Ouest des Iles Britanniques	1996	1 000-1 250	unimodale	33-36*	16-46*	$L_{\varphi} > L_{\sigma}$ **
Magnusson <i>et al.</i> , 1998	Dorsale de Reykjanes	1997	550-1 750	unimodale	41* ♀ 37* ♂	18-47*	$L_{\varphi} > L_{\sigma}$ **

*, conversion des longueurs pré-anales en longueurs totales.

** , L_{φ} =taille des femelles et L_{σ} =taille des mâles.

Dans les 3 études évoquées dans le Tableau 42, les gammes de taille observées sont similaires. Cependant le mode des poissons de la dorsale de Reykjanes paraît plus élevé, au moins pour les femelles. Ces dernières sont plus grandes que les mâles d'après les 3 auteurs.

Le manque de données sur cette espèce ne permet pas d'observer de tendance dans les distributions en taille en fonction de la profondeur ou la zone d'étude.

Des références sur la distribution en taille de *Caelorinchus labiatus* n'ont pas été trouvées pour permettre une comparaison avec les résultats de la présente étude.

3.4.4. La tendance "bigger-deeper"

Les résultats de la présente étude et leurs comparaisons avec ceux d'autres travaux montrent que *Alepocephalus bairdii* et *Coryphaenoides rupestris* présentent des schémas de migration ontogénique bathymétrique complexes. Par contre *Helicolenus dactylopterus* d'après cette étude et *Lepidion eques* d'après la bibliographie montrent une tendance à l'augmentation de la taille moyenne avec la profondeur. Cette tendance appelée communément "bigger-deeper" est un concept souvent invoqué pour décrire la répartition des cohortes d'une population à large distribution bathymétrique. La notion de "bigger-deeper" est une généralisation de la loi de Heincke (Heincke, 1913). Celui-ci a en effet constaté qu'en mer du Nord, les plies *Pleuronectes platessa* de grandes tailles se trouvaient dans les zones les plus profondes (Merrett & Haedrich, 1997). Plus tard, Middleton & Musick (1986), ont suggéré que, dans certains cas, le phénomène était mieux désigné sous le nom de "smaller-shallower", car des poissons de tailles moyenne et grande étaient observés à tous les niveaux bathymétriques alors que seuls les poissons de petite taille étaient dans les eaux les moins profondes.

Différentes études sur les poissons profonds confirment ou infirment l'existence de la tendance "bigger-deeper". D'après Gordon *et al.* (1996) les juvéniles des poissons profonds démersaux de l'Atlantique nord-est tendent à occuper des eaux moins profondes que les

adultes, mais qu'il existe aussi d'importantes exceptions. Merrett *et al.* (1991) constatent qu'au niveau spécifique une tendance "smaller-shallower" a été confirmée pour plusieurs espèces de poissons démersaux du Porcupine Sea Bight entre 2 230 et 4 787 m de profondeur. Macpherson & Duarte (1991) en testant au niveau spécifique les corrélations entre la taille des poissons et la profondeur montrent que 63 % des espèces présentent une corrélation positive en Atlantique du sud-est (Namibie) et 74 % dans le nord-ouest de la Méditerranée. La tendance semble donc générale même s'ils constatent des variations et quelques exceptions comme chez les raies et les Anguilliformes.

La tendance "bigger-deeper" n'est pas toujours confirmée sur toute la gamme de profondeur occupée par une espèce (Morales-Nin *et al.*, 1997). Le phénomène peut même s'inverser sous un certain seuil. Percy *et al.* (1982) infirment totalement la notion de "bigger-deeper" chez les poissons démersaux du nord-est Pacifique entre 400 et 5 180 m.

Il paraît donc difficile de généraliser la tendance "bigger-deeper" ou "smaller-shallower" à toutes les espèces comme le soulignent de nombreux auteurs dont Merrett *et al.* (1991), Snelgrove & Haedrich (1985) et Stefanescu *et al.* (1992) et comme cela a été montré dans la présente étude. Par contre, Uiblein *et al.* (1996) constatent, à défaut d'une tendance au niveau spécifique, que la taille moyenne de l'ensemble des poissons, toutes espèces confondues, augmente avec la profondeur dans les eaux des Canaries entre 70 et 1 100 m.

Il convient de rester prudent sur l'interprétation de tendances générales. En effet, d'après Merrett *et al.* (1991) la tendance "bigger-deeper" serait en fait un artefact d'échantillonnage. Les poissons de grande taille éviteraient plus facilement les petits et moyens engins de pêche utilisés aux niveaux moyens et supérieurs de la pente continentale. De plus, l'utilisation de différents engins de pêche donnent des images différentes de la tendance. Il paraît alors utile d'échantillonner la même zone avec plusieurs types d'engins pour éviter les artefacts (Gordon, 1986). Il semble également nécessaire de réaliser les échantillonnages dans une zone limitée, les individus d'une même espèce semblant avoir une répartition moins profonde dans le nord de leur distribution géographique (Gordon *et al.*, 1996)

Plusieurs hypothèses sont avancées pour expliquer la tendance "bigger-deeper" :

Pour les poissons profonds, la disponibilité en nourriture est un facteur très limitant c'est donc un paramètre déterminant dans la distribution bathymétrique des espèces. Provenant de la surface, la quantité de nourriture diminue progressivement avec la profondeur. Pour éviter une mortalité massive des juvéniles et assurer la réussite du recrutement, la meilleure stratégie semble donc que les petits individus restent dans la partie supérieure de la distribution bathymétrique de l'espèce. Les poissons de plus grande taille eux, par contre, migreraient vers des zones plus profondes généralement plus froides où leur métabolisme se ralentit. Si la quantité de nourriture y est plus faible, ces grands individus le compensent par une capacité de mise en réserve plus importante que chez les poissons de petite taille. De plus, leur grande taille leur permet d'explorer le fond sur de plus grandes distances à la recherche de nourriture.

Mauchline & Gordon (1984a) montrent que chez certains Macrouridae des différences bathymétriques de distributions en taille reflètent la répartition bathymétrique de leurs proies, suite à des changements ontogéniques de leur alimentation. Haedrich (1996) ajoute que les poissons de petite taille se nourrissent en haut de la pente continentale de petits animaux pélagiques qui réalisent des migrations verticales journalières. Les poissons plus grands se nourrissent de plus gros animaux en explorant le fond. Merrett & Marshall (1981) n'observent pas de tendance "bigger-deeper" chez les poissons profonds d'Afrique du nord-ouest ; son

absence confirme l'hypothèse d'une forte dépendance de la taille au facteur nourriture. Cette zone géographique est en effet caractérisée par une très forte production primaire de surface. La nourriture n'est alors plus un facteur limitant, et aucune stratification bathymétrique de la taille ne se met en place. La forte productivité de la zone favoriserait les espèces de poissons de petite taille qui n'ont pas besoin de faire de réserves de nourriture.

Macpherson & Duarte (1991) réfutent la thèse d'une dépendance de la structure en taille à l'approvisionnement en nourriture. Ils expliquent la tendance générale du "bigger-deeper" par des mouvements ontogéniques migratoires qui constitueraient un comportement hérité chez ces poissons. Les animaux de grande taille vivent dans des eaux plus profondes, plus froides, et de ce fait ont un métabolisme plus lent associé à une durée de vie plus longue et une plus grande allocation d'énergie à la reproduction. Stefanescu *et al.* (1992) par contre nient le caractère hérité de ces migrations ontogéniques. En effet, des espèces identiques qui présentent une tendance "bigger-deeper" en Atlantique ne le font pas en Méditerranée.

Il est probable que la tendance de la variation de la taille des poissons avec la profondeur est la résultante de plusieurs facteurs. Les facteurs biologiques comme la diminution de la quantité des ressources trophiques, des facteurs physiques tels que la diminution de la température, des migrations ontogéniques ou de reproduction sont à mettre en cause à divers degrés.

3.5. Conclusion

La comparaison des résultats de cette étude aux travaux qui existent déjà a mis en évidence les nombreux problèmes liés à la détermination de l'âge des poissons profonds. Pour en faire un outil fiable pour l'étude de la croissance des poissons, il est dans un premier temps nécessaire de standardiser le choix des pièces calcifiées à utiliser ; l'otolithe semble être la plus sûre (Bergstad, 1995). Il faut ensuite uniformiser les méthodes de préparation ; la technique des otolithes coupés apparaît comme la plus fiable dans cette étude et elle permet d'identifier plus précisément les zones sur les pièces calcifiées. L'identification et l'interprétation des zones de croissance doivent également être standardisées. Enfin il est nécessaire de valider les âges ainsi déterminés.

Il convient donc d'être prudent sur l'utilisation des âges actuellement déterminés chez les poissons profonds. Très peu ont fait l'objet de standardisation dans les méthodes de préparation et de lectures, et la validation n'a été réalisée que sur quelques espèces, souvent de manière incomplète.

S'il est donc difficile d'utiliser les lectures d'âge actuellement réalisées pour définir la croissance absolue des poissons profonds, les âges déterminés par un même lecteur, comme c'est le cas dans la présente étude, peuvent être employés à définir une croissance relative de ces espèces. Malgré des imprécisions sur la lecture de l'âge la comparaison approximative des paramètres de croissance établis par sexe ou pour des poissons de zones différentes reste valide.

Si les zones de croissance sont considérées comme annuelles chez les poissons profonds, les 3 espèces étudiées présentent alors une forte longévité avec respectivement pour A. bairdii, C. rupestris et H. dactylopterus des âges

maximums de 38, 54 et 43 ans. Les structures en âge de ces espèces sont unimodales avec un mode à des âges élevés pour *A. bairdii* et *C. rupestris* (15-19 et 18-22 ans) et un mode à des âges plus jeunes pour *H. dactylopterus* (5-6 ans). D'après ces structures, la mortalité totale de ces espèces est relativement faible (entre 0.19 et 0.30).

A partir des données de détermination de l'âge la croissance des 3 espèces a été calculée. Seuls les mâles et les femelles de *C. rupestris* présentent un croissance différente ; ces dernières grandissent plus vite. Pour les 3 espèces la croissance des poissons semble identique dans les différentes zones explorées au cours de cette étude. Il apparaît que les poissons d'une même classe d'âge présentent des tailles très variables qui peuvent être attribuées d'une part à des imprécisions dans la lecture d'âge mais aussi à des différences de croissance individuelles. En effet les dates de naissance des poissons d'une même année peuvent différer de plusieurs mois et par des phénomènes de compétition intra-spécifique certains s'alimentent mieux que d'autres. Malgré l'incertitude sur la détermination de l'âge, les croissances établies ont été comparé à celles présentées dans d'autres travaux sauf pour *A. bairdii* pour lequel aucune référence bibliographique n'a été trouvée. Pour *C. rupestris* il est possible qu'il existe une différence de croissance entre les poissons de l'ouest des Iles Britanniques et ceux de la Norvège ; aucune différence n'est apparente sur la croissance des poissons de cette espèce avant et après le début de la pêche. Une différence n'est pas apparente entre les croissances des *H. dactylopterus* provenant de l'Atlantique ouest et est, en revanche, la croissance des poissons des Açores paraît plus élevée que celle des individus de l'Atlantique est et de la Méditerranée.

L'étude des structures en taille a permis de révéler certaines caractéristiques des populations de poissons profonds.

D'après les données de cette étude qui sont confirmées et complétées par les données bibliographiques, les structures en taille établies en fonction de la profondeur permettent de constater que *A. bairdii* et *C. rupestris* effectuent des migrations ontogéniques bathymétriques complexes alors que *H. dactylopterus* et *L. eques* présenteraient une tendance à l'augmentation de la taille avec la profondeur. La règle du "bigger-deeper" ne peut donc pas être généralisée à toutes les espèces. Cette tendance s'applique plutôt à l'ensemble des poissons constituant un assemblage qu'aux espèces prises individuellement.

Dans les structures en taille l'absence des juvéniles de *A. carbo* ou des femelles de certaines tailles de *C. rupestris* et *A. bairdii* laissent supposer qu'une partie du cycle vital de ces espèces se fait en milieu pélagique. En effet toutes les phases du cycle vital des poissons profonds ne peuvent probablement pas être établies à partir d'échantillonnages réalisés à l'aide des chaluts de fond.

D'après les structures en taille et les paramètres de croissance connus, il semblerait que plusieurs groupes de poissons d'une même espèce existent dans l'Atlantique. Des stocks isolés de *A. bairdii*, *T. murrayi*, *L. eques* et *C. rupestris* vivraient autour de l'Islande et sur la dorsale de Reykjanes. Pour *C. rupestris* d'autres groupes seraient présents dans l'Atlantique ouest, à l'ouest des Iles Britanniques et en Norvège. Pour *H. dactylopterus*, il existerait un groupe méditerranéen, et deux autres groupes dans l'Atlantique est et ouest.

Enfin, pour les espèces pour lesquelles des données historiques étaient disponibles à l'ouest des Iles Britanniques, une diminution en taille du mode des distributions des poissons a été observée pour A. bairdii, C. rupestris et A. carbo depuis l'apparition de la pêche à la fin des années 80. Cet effet de la pêche déjà observé sur les espèces du plateau continental (Haedrich & Barnes, 1997) a également été montré chez quelques espèces de poissons profonds dans l'Atlantique du nord-ouest : Reinhardtius hippoglossoides et C. rupestris (Haedrich, 1995 ; Merrett & Haedrich, 1997 ; Savvatimsky, 1972).

Chapitre 4. Etude de la reproduction

4.1. Introduction

Pour décrire la reproduction d'une espèce, fonction essentielle à son maintien, il faut connaître, étudier si cela n'a pas déjà été fait, les caractères qui permettent de la définir ; ce sont en particulier pour les espèces ovulipares et ovipares qui font l'objet de cette étude :

- ◆ l'âge et la taille de première maturité,
- ◆ les modes de reproduction (ovuliparité, oviparité, viviparité...) et de fécondation,
- ◆ les cinétiques de l'ovogenèse et de la spermatogenèse,
- ◆ la période et le lieu d'émission des gamètes,
- ◆ le nombre et la taille des œufs.

La connaissance fondamentale de la biologie de la reproduction d'une espèce est un facteur clé pour comprendre la dynamique de sa population et préciser sa stratégie vitale (Bond, 1979).

Le milieu abyssal caractérisé par une grande homogénéité et des fluctuations faibles des facteurs physiques de l'environnement, notamment la température, est très souvent qualifié de stable. Pour certains (Orton, 1920 ; Thorson, 1950) les espèces qui y vivent n'auraient pas de cycle sexuel bien marqué, elles se reproduiraient d'une manière continue, les modalités de ponte des espèces auraient tendance à converger, leurs fécondités seraient faibles et ces espèces ne présenteraient pas ou peu de développement larvaire pélagique.

A cause des contraintes d'échantillonnage, les données recueillies sur la reproduction des poissons profonds sont le plus souvent partielles et les résultats obtenus sont parfois contradictoires. Les 3 études déjà réalisées sur la reproduction de *Alepocephalus bairdii* mentionnent des périodes de ponte différentes. Sur le même sujet celles menées sur *Coryphaenoides rupestris* aboutissent également à des résultats discordants bien qu'elles soient plus nombreuses. Enfin aucune étude sur la reproduction de *Helicolenus dactylopterus* dans l'Atlantique du nord-est n'avait été publiée au début de ce travail. De manière générale la cinétique de l'ovogenèse n'a pas été détaillée pour ces espèces, et si pour *A. bairdii* et *C. rupestris* des valeurs de la fécondité ont été estimées, alors que la nature déterminée ou indéterminée de celle-ci n'a pas été établie.

Pour contribuer à la connaissance de la reproduction de ces 3 espèces un suivi mensuel d'indice de maturité (rapport gonado-somatique), l'évolution des stades de maturité macroscopique et microscopique ainsi que l'étude de la cinétique de l'ovogenèse ont été réalisés pendant 2 années consécutives pour établir :

- ◆ la taille et l'âge à la première maturité,
- ◆ la période de ponte des femelles et d'émission des spermatozoïdes des mâles,
- ◆ la nature déterminée ou indéterminée de la fécondité et son évaluation quantitative.

4.2. Matériel et méthodes

4.2.1. Périodicité et type de prélèvements

Les prélèvements nécessaires à l'étude de la reproduction ont été effectués à bord des chalutiers professionnels au cours de campagnes trimestrielles d'échantillonnage réalisées de décembre 1995 à septembre 1997. En plus, de janvier 1996 à décembre 1997, des spécimens des 3 espèces de poissons étudiées ont été récupérés tous les mois auprès des marins-pêcheurs de plusieurs bateaux afin de réaliser un suivi plus complet et plus précis de la maturation des gonades. Enfin des prélèvements sous criée pour les deux espèces commercialisées (*Coryphaenoides rupestris* et *Helicolenus dactylopterus*) ont également permis de compléter les séries d'échantillons.

Pour chaque poisson échantillonné la longueur a été mesurée et les otolithes prélevés. Le sexe a été déterminé et le stade macroscopique de maturation évalué. Les gonades, le foie et le poisson ont été pesés pour l'établissement d'indices. Des échantillons de gonades ont également été prélevés pour réaliser une étude microscopique, une estimation de la fécondité et une mesure des diamètres ovocytaires.

4.2.2. Examen macroscopique

L'étude macroscopique des gonades permet d'évaluer rapidement l'état de maturation d'un grand nombre de poissons.

Tableau 43. Echelles macroscopiques de maturité sexuelle des femelles et des mâles de *Alepocephalus bairdii*.

Stade	Dénomination	<i>Alepocephalus bairdii</i> ♀	<i>Alepocephalus bairdii</i> ♂
I	Immature	Ovaires de section aplatie, de couleur grisée. Les lamelles ovariennes libres sont bien distinctes, elles sont fixées sur une membrane noire.	Testicules de petite taille, de section aplatie, de couleur noire. Deux paires de testicules sont disposées de chaque côté de la cavité abdominale, en positions antérieure et postérieure.
II	Début de maturation	Ovaires contenant de petites granulations transparentes.	Testicules de couleur blanche, les testicules antérieurs et postérieurs ne sont pas en contact.
III	Maturation	Ovaires arrondis et remplis d'ovocytes blancs de différentes tailles.	Testicules arrondis occupant une grande partie de la cavité abdominale, les testicules antérieurs et postérieurs sont pratiquement en contact.
IV	Mature	Ovaires arrondis, très développés. Les plus grands ovocytes de couleur jaune ou blanche atteignent 4 mm de diamètre.	Testicules arrondis, très développés, dont s'écoule du sperme après section. Les testicules antérieurs et postérieurs se recouvrent
V	Fin de ponte	Ovaires à section aplatie, de petits ovocytes restent visibles, quelques grands ovocytes résiduels sont encore présents.	

Des échelles macroscopiques de maturité sexuelle à 5 stades ont été établies pour les femelles des 3 espèces et à 4 stades pour les mâles de *A. bairdii* (Tableau 43 et Tableau 44). Les gonades des mâles de *C. rupestris* et de *H. dactylopterus* ne présentent pas d'aspects assez différents au cours de leur développement pour pouvoir établir des échelles précises de maturité. L'examen macroscopique des mâles de ces deux espèces ne sera donc pas considéré dans la présente étude. Chez les femelles de *H. dactylopterus* aucune distinction macroscopique n'a pu être établie de manière certaine entre les femelles en repos sexuel et les immatures : toutes ces femelles ont été classées dans le stade II repos sexuel.

Tableau 44. Echelles macroscopiques de maturité sexuelle des femelles de *Coryphaenoides rupestris* et de *Helicolenus dactylopterus*.

Stade	Dénomination	<i>Coryphaenoides rupestris</i> ♀	<i>Helicolenus dactylopterus</i> ♀
I	Immature	Ovaires de petite taille, de section ronde.	
II	Repos sexuel	Ovaires de couleur blanche, dans lesquels les ovocytes ne sont pas visibles mais dont le contenu n'apparaît pas homogène.	Ovaires de section ronde, de couleur rosée, couverts d'une membrane noire.
III	Maturation	Ovaires rosâtres légèrement vascularisés remplis de petits ovocytes blancs.	Ovaires dans lesquelles de petits ovocytes sont visibles.
IV	Mature	Ovaires de couleur jaune. Les ovocytes blanc - jaunâtre sont bien développés.	Ovaires remplis de gros ovocytes jaunes prêts à être pondus. Une épaisse gangue gélatineuse transparente entoure chaque ovaire.
V	Fin de ponte	Les ovaires sont vides, flasques, mais irrigués. Des ovocytes résiduels sont parfois présents.	La gangue gélatineuse a disparu, les ovaires sont flasques, tous les ovocytes ont été émis.

4.2.3. Rapports gonado- et hépato-somatique

Malgré l'utilisation de critères précis, l'estimation de la maturité sexuelle des poissons par l'examen macroscopique des gonades reste subjective (West, 1990). Il est parfois difficile de décider entre 2 stades : le développement des gonades est continu et il est souvent nécessaire de disposer en même temps de tous les stades de maturation pour pouvoir classer les poissons avec précision.

De façon complémentaire pour évaluer l'état de maturité des gonades le suivi d'indices de maturité à partir du poids des gonades et du poisson peut être réalisé. L'évolution dans le temps du RGS, rapport gonado-somatique, de l'ensemble des poissons permet de localiser la période à partir de laquelle les gonades commencent à se développer, le moment où la maturité est maximale et enfin la période d'émission des gamètes lorsque le RGS chute après avoir atteint son maximum.

Le RGS se calcule selon la formule :

$$\text{RGS (\%)} = \frac{\text{Poids des gonades (g)}}{\text{Poids du poisson éviscéré (g)}} \times 100$$

Un second indice peut être calculé, il s'agit du RHS, le rapport hépato-somatique. Plus indirectement lié à la maturation des gonades ce rapport permet d'évaluer l'état des réserves hépatiques au cours de l'année. Le développement des gonades demande un apport important d'énergie et les réserves du poisson sont donc susceptibles de varier dans le temps avec la maturation. Il est alors fréquent de voir évoluer le rapport hépato-somatique parallèlement au rapport gonado-somatique avec le plus souvent un léger décalage dans le temps, les réserves du poisson s'épuisant alors que les gonades atteignent leur plein développement. Ce raisonnement n'est pourtant pas valable pour les poissons dit "gras" qui stockent des réserves dans les tissus musculaires et dans la cavité abdominale : d'autres indices doivent alors être établis pour ces espèces (Baron, 1983). Dans la présente étude seul le RHS sera calculé pour estimer l'état des réserves des poissons échantillonnés :

$$\text{RHS (\%)} = \frac{\text{Poids du foie (g)}}{\text{Poids du poisson éviscéré (g)}} \times 100$$

Pour les deux indices choisis, le poisson est pesé éviscéré pour éviter d'introduire des biais dus à la variation du poids des gonades, du foie, du tractus digestif qui est plus ou moins plein selon les individus.

Lors des échantillonnages à bord des bateaux la balance disponible, d'une précision de 5 g seulement, ne permettait pas de réaliser les pesées nécessaires au calcul des indices. Les poissons examinés ont donc été conservés en cale réfrigérée et pesés au retour au laboratoire. Des prélèvements de gonades fraîches étant nécessaires pour l'étude microscopique et l'évaluation de la fécondité, les poids des échantillons de gonades ont dus être estimés.

Pour estimer le poids des échantillons de gonades prélevés pour l'étude microscopique des clés de conversion ont été établies. Sur des poissons frais des morceaux de gonades ont été prélevés, pesés à 0.01 g près, conservés dans des cassettes dans du fixateur de Bouin, utilisé pour l'histologie, pendant 3 jours puis à nouveau pesés après que le liquide se soit égoutté. Les échantillons de gonades fixés perdent du poids. Les équations de conversion ont été établies par espèce sur 8 *A. bairdii*, 10 *C. rupestris* et 10 *H. dactylopterus*.

<i>Alepocephalus bairdii</i>	gonade fraîche = -0.334 + 1.474×gonade fixée	(r=0.96)
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	gonade fraîche = -0.051 + 1.137×gonade fixée	(r=0.95)
<i>Helicolenus dactylopterus</i>	gonade fraîche = -0.104 + 1.313×gonade fixée	(r=0.98)

Pour estimer le poids des échantillons prélevés pour l'évaluation de la fécondité, les flacons contenant le Gilson, liquide de conservation, sont numérotés et pesés à 0.01 g près au laboratoire avant et après l'échantillonnage pour avoir le poids de l'échantillon de gonade prélevé.

Lors des échantillonnages au laboratoire et au retour des campagnes trimestrielles, les gonades ou les restes de gonades et les foies sont pesés à 0.01 g près ; les poissons éviscérés sont pesés au gramme près. Le poids des gonades des poissons ayant fait l'objet de prélèvements en mer est donc la somme du poids du reste des gonades, de l'échantillon prélevé pour l'histologie et du prélèvement pour la fécondité.

4.2.4. Examen microscopique

L'examen macroscopique et le calcul des RGS et RHS permettent d'avoir une première information générale sur le déroulement de la reproduction en localisant les périodes de maturation, de ponte et de repos sexuel de l'ensemble des poissons. Cependant ces techniques sont soumises à des biais et restent relativement peu précises (West, 1990) ; pour avoir une connaissance plus détaillée du déroulement de la vitellogenèse et de la période de reproduction, il est nécessaire de réaliser un examen microscopique des gonades.

4.2.4.1. Préparation des coupes histologiques

Pour chaque individu étudié, mâle ou femelle, une portion de gonade a été prélevée au centre de l'organe. Chez les femelles de *H. dactylopterus*, les ovaires ont une organisation particulière et une section transversale de la gonade a été prélevée de manière systématique. Chez les 2 autres espèces lorsque la taille de la gonade le permettait le même protocole a été réalisé. Les échantillons sont fixés dans du Bouin aqueux pendant 3 jours au minimum ; la fixation peut durer jusqu'à 3 semaines dans le cas des missions embarquées (Annexe 20). Ils sont ensuite déshydratés dans des bains successifs d'alcool de degrés croissants, de toluène, de paraffine (en étuve à 60°C) et moulés dans des blocs de paraffine (Annexe 20). Les pièces sont positionnées verticalement dans le moule afin que les coupes puissent ensuite être réalisées dans le sens transversal de la gonade.

Les blocs sont débités grossièrement afin de dégager la pièce de la paraffine pour obtenir une coupe transversale entière. Ils sont alors mis à tremper dans de l'eau pendant 4 à 5 heures au maximum. Cette phase réhydrate légèrement la pièce en surface et permet de réaliser des coupes d'ovocytes de grandes tailles (*A. bairdii*, *C. rupestris*) (Gabe, 1968). Le bloc est à nouveau coupé à 5 µm d'épaisseur et les rubans constitués sont collés sur des lames avec de l'albumine glycinée.

Après un séchage d'une nuit à 25°C les coupes sont réhydratées puis colorées. Une réaction histochimique à l'acide périodique-Schiff (APS) permet de mettre en évidence les glucides puis l'hématoxyline et le jaune de mars sont utilisés pour donner une coloration de fond. (Annexe 20).

Ainsi les ovaires de 454 *A. bairdii*, de 557 *C. rupestris*, de 565 *H. dactylopterus* et les testicules de 31 *A. bairdii*, de 60 *C. rupestris*, de 94 *H. dactylopterus* ont été examinés microscopiquement.

4.2.4.2. Observation et classification des ovaires

Des échelles microscopiques de maturité ovocytaire, inspirées de celle existante chez la limande *Limanda limanda* (Le Duff *et al.*, 1996) ont été établies pour les femelles de chaque espèce (Tableau 45, Planche 2, Planche 3 et Planche 4). A partir des coupes histologiques, les diamètres des ovocytes de chaque stade ont été mesurés en utilisant exclusivement les cellules où le noyau était visible. De 20 à 118 ovocytes par stade ont été mesurés pour *A. bairdii*, de 38 à 73 pour *C. rupestris*, de 36 à 75 pour *H. dactylopterus* (Tableau 45).

Les ovaires de *H. dactylopterus* présentent une organisation particulière : en coupe transversale les ovocytes apparaissent groupés par stade de manière concentrique autour d'un rachis, axe central de l'ovaire constituant l'assise des lamelles ovariennes, la lumière de l'ovaire se situant en périphérie. Les petits ovocytes de stade 1 sont situés immédiatement à la périphérie du rachis et les ovocytes hyalins de stade 6 à la périphérie de la gonade (Planche 4).

Tableau 45. Echelles microscopiques de maturité sexuelle et diamètres des ovocytes de *Alepocephalus bairdii* (A. b), *Coryphaenoides rupestris* (C. r) et *Helicolenus dactylopterus* (H. d).

Stade		Intervalle de taille (µm)	Caractères cytologiques
1	Ovocyte immature	A. b) 37-75 C. r) 24-47 H. d) 10-24	Noyau de grand diamètre, rapport nucléoplasmique élevé A. b) 2 à 7 nucléoles C. r) 3 à 4 nucléoles H. d) 1 nucléole très volumineux
2	Ovocyte immature en accroissement	A. b) 64-407 C. r) 38-221 H. d) 23-118	Noyau arrondi aux contours réguliers, cytoplasme homogène, rapport nucléoplasmique faible sauf pour H. d A. b) 7 à 21 nucléoles (12 en moyenne) C. r) 5 à 23 nucléoles (8 en moyenne) H. d) 2 à 12 nucléoles, rapport nucléoplasmique élevé
3	Ovocyte en vitellogenèse primaire	A. b) 416-718 C. r) 246-399 H. d) 105-211	Enveloppe nucléaire irrégulière présentant des évaginations où se logent les nucléoles, premières cellules folliculaires de la granulosa, présence de la <i>zona radiata</i> A. b) présence de grandes vacuoles en couronne à la périphérie du cytoplasme C. r) présence de 2 couronnes de vacuoles, autour du noyau et à la périphérie du cytoplasme H. d) présence d'une couronne de petites vacuoles à la périphérie du cytoplasme
4	Ovocyte en début de vitellogenèse secondaire	A. b) 740-1 724 C. r) 345-617 H. d) 157-296	Vacuoles nombreuses, cytoplasme visible autour du noyau et à la périphérie du cytoplasme, <i>zona radiata</i> épaisse A. b) présence de nombreuses petites granulations dans le cytoplasme C. r) cytoplasme visible entre les 2 couronnes
5	Ovocyte en fin de vitellogenèse secondaire	A. b) 1 860-3 128 C. r) 505-1 033 H. d) 234-463	Cytoplasme rempli d'inclusions vitellines, épaisseur maximale de la <i>zona radiata</i> A. b) absence des vacuoles périphériques en fin de stade C. r) H. d) vacuoles lipidiques regroupées et coalescence d'une partie des vacuoles
6	Ovocyte hyalin	A. b) 4 329* C. r) 1 965* H. d) 1 000*	Noyau situé près du pôle animal de la cellule, coalescence des globules, cytoplasme hyalin A. b) pas de globule lipidique C. r) H. d) présence d'un globule lipidique
FPO	Follicule post-ovulatoire		Cellules folliculaires de la granulosa présentant l'aspect d'une chaînette après expulsion de l'ovocyte [°]
Atrésie			Ovocytes en dégénérescence [°]

* , diamètre maximal observé sur des coupes.

°, seuls les FPO jeunes et les atrésies récentes de type α définies par (Hunter & Macewicz, 1985) sont comptabilisés.

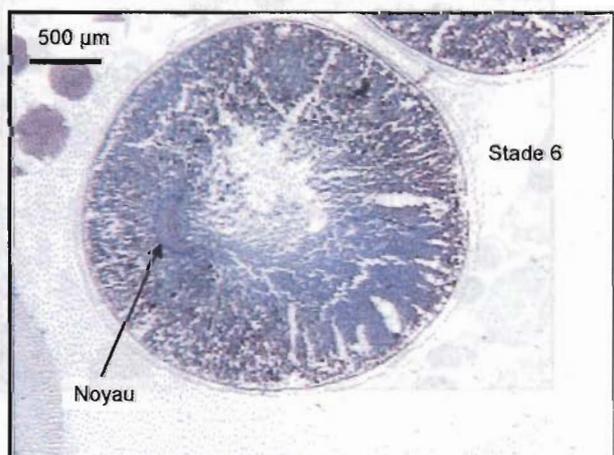
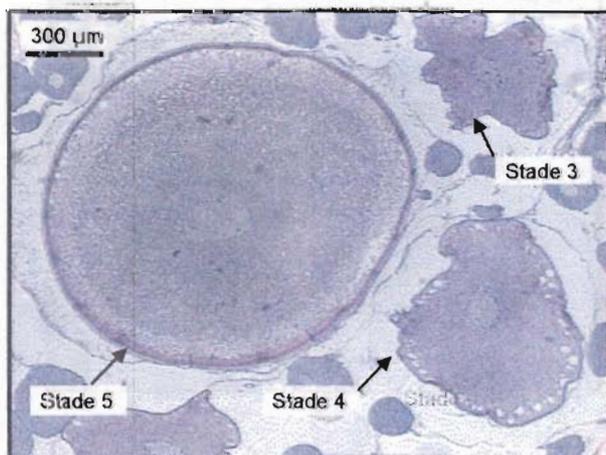
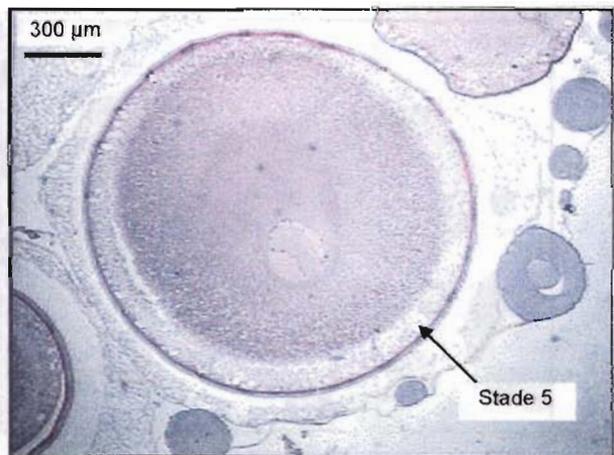
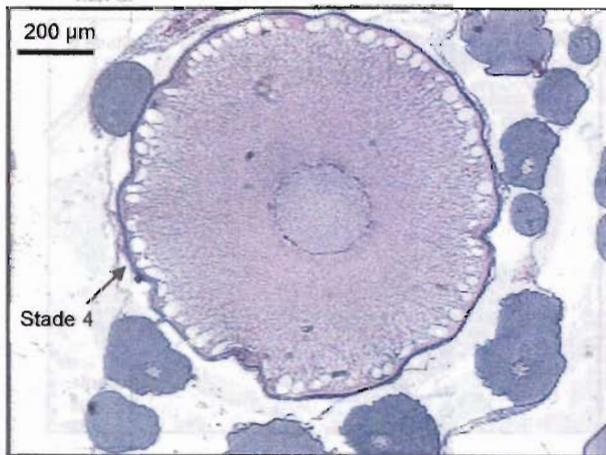
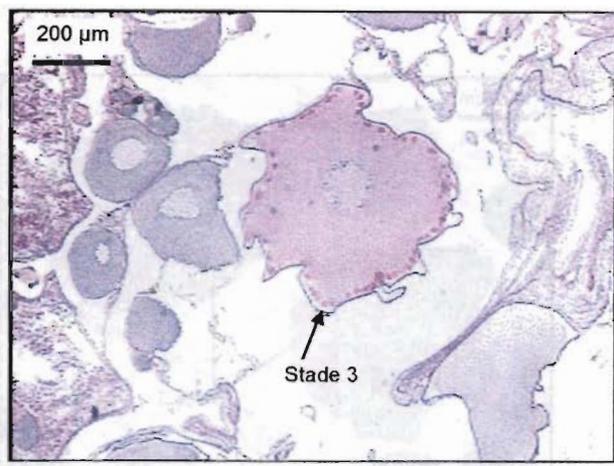
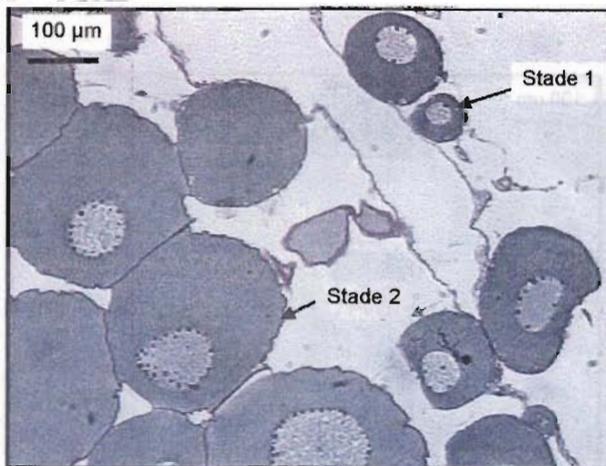


Planche 2. Les stades microscopiques de maturation des ovocytes de *Alepocephalus bairdii*. Planche 1. Le

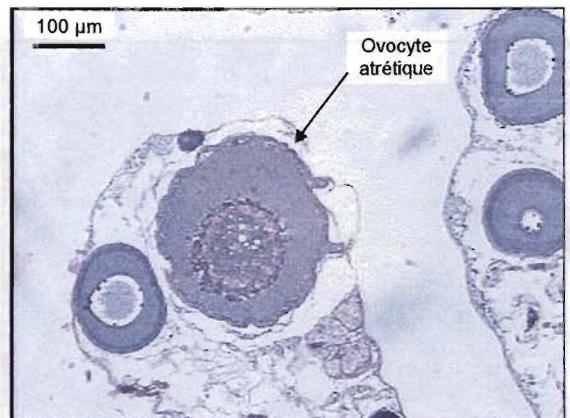
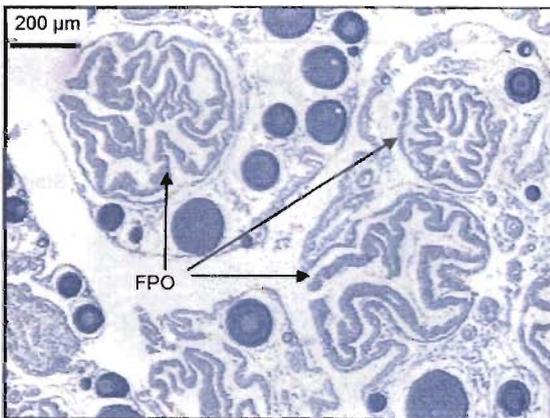
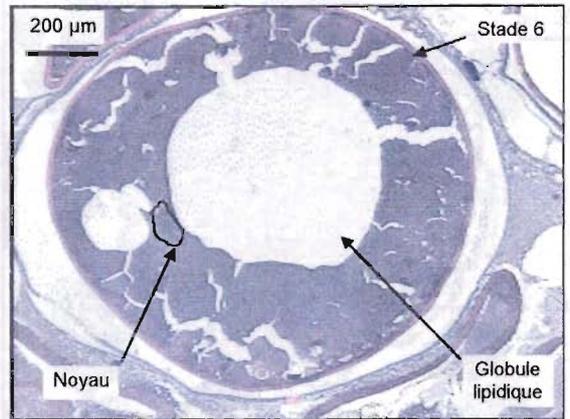
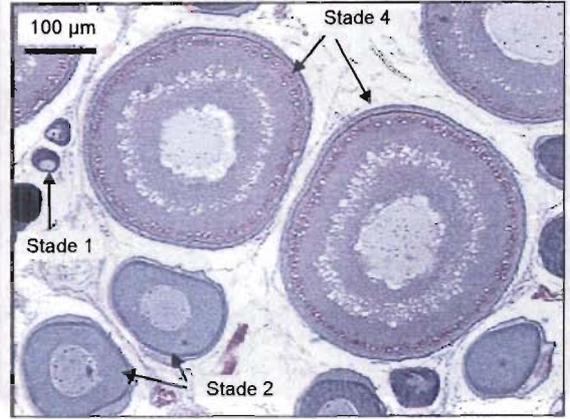
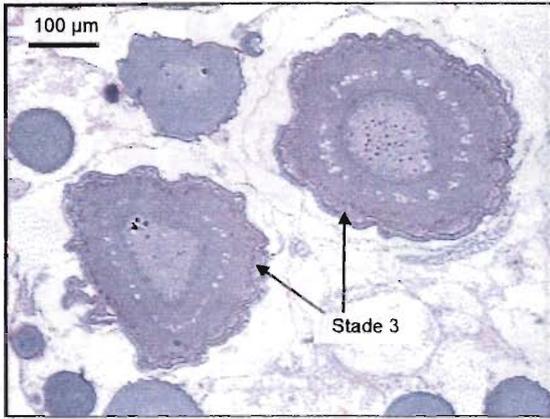


Planche 3. Les stades microscopiques de maturation des ovocytes de *Coryphaenoides rupestris* ; FPO = follicule post-ovulatoire.

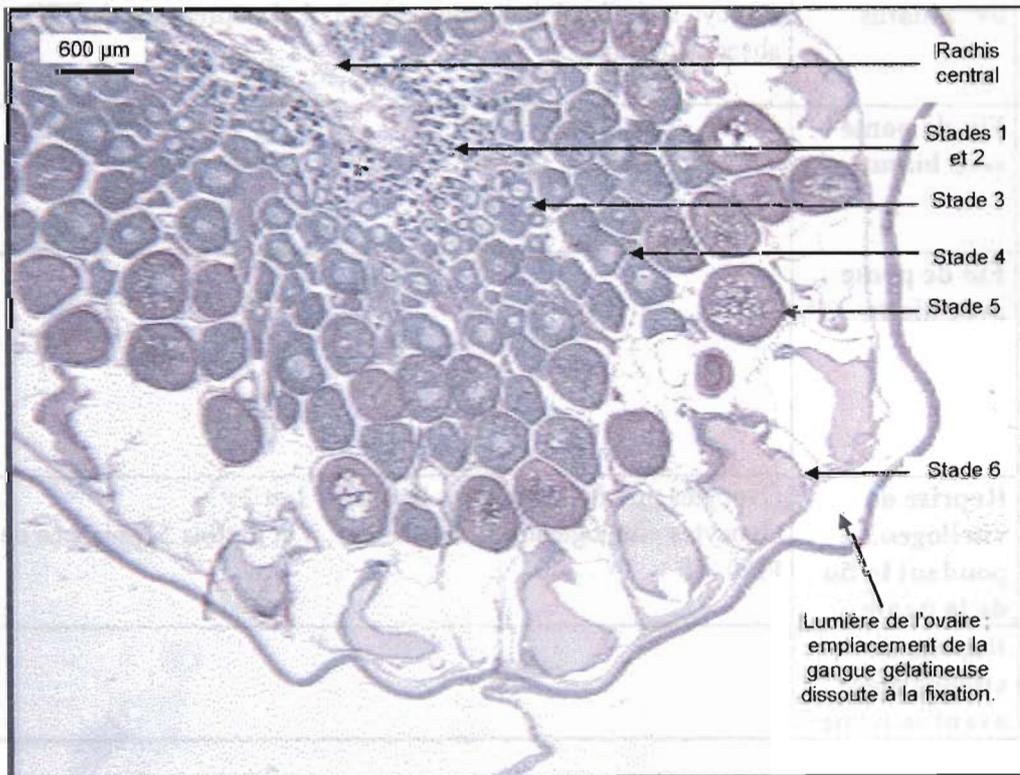
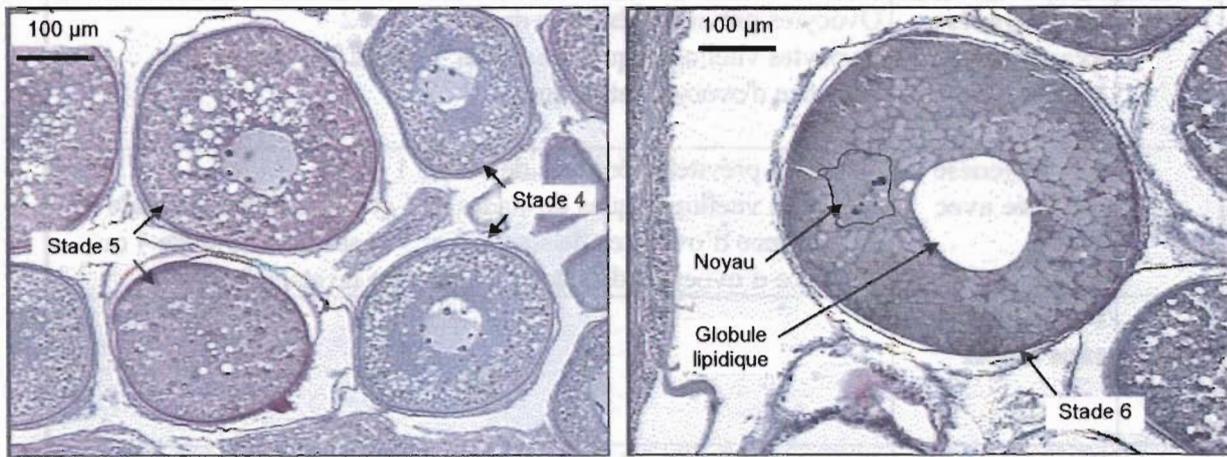
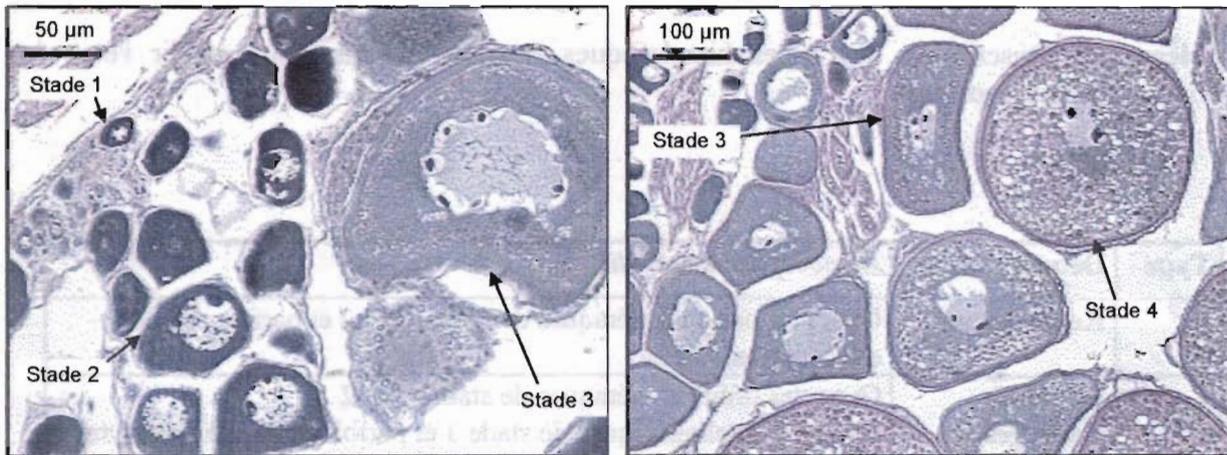


Planche 4. Les stades microscopiques de maturation des ovocytes de *Helicolenus dactylopterus*.

Tableau 46. Description des types histologiques ovariens définis pour établir l'état de *Helicolenus dactylopterus*.

Type	Dénomination	<i>Alepocephalus bairdii</i>
1	Repos sexuel	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 et parfois présence d'ovocytes atrétiques
2	Début de vitellogenèse	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques de stade 3 et parfois présence d'ovocytes atrétiques
3	Vitellogenèse avancée sans hiatus	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques de stades 3, 4, parfois 5 et parfois présence d'ovocytes atrétiques
4	Vitellogenèse avancée avec hiatus	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques de stades 3, 4 et 6 et absence de stade 5, ou présence d'ovocytes de stades 3 et 5 et absence de stade 4 ou présence d'ovocytes de stade 4 et absence de stade 3
5	Ponte partielle sans hiatus	
6	Ponte partielle avec hiatus	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques de stades 3, 4, 6 et présence de FPO, absence de stade 5
7	Fin de ponte sans hiatus	
8	Fin de ponte avec hiatus	
9	Reprise de vitellogenèse pendant la fin de la ponte	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques de stades 3, 4 et parfois 5, présence de FPO
10	Reprise de vitellogenèse avant la ponte	

maturation des femelles de *Alepocephalus bairdii*, *Coryphaenoides rupestris* et

Type	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	<i>Helicolenus dactylopterus</i>
1	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 et parfois présence d'ovocytes atrétiques	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 et parfois présence d'ovocytes atrétiques
2	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques de stade 3 et parfois présence d'ovocytes atrétiques	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques de stade 3 et parfois présence d'ovocytes atrétiques
3	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques de stades 3, 4 parfois 5 et parfois présence d'ovocytes atrétiques	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques de stades 3, 4, parfois 5 et 6 et parfois présence d'ovocytes atrétiques
4	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques de stades 4 ou 4 et 5 ou 5 ou 5 et 6 ou 6, absence de stade 3 et parfois présence d'ovocytes atrétiques	
5		Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques de stade 3, 4, 5 et parfois 6 et présence de FPO et parfois d'ovocytes atrétiques
6	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques de stades 5 ou 6 et présence de FPO, absence de stade 3 et 4 et parfois présence d'ovocytes atrétiques	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques de stades 4, 5 et parfois 6 et présence de FPO, absence de stade 3
7		Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques en faible nombre de stades 3, 4, 5 et parfois 6, et parfois présence de FPO et d'ovocytes atrétiques
8	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Présence de FPO et parfois d'ovocytes atrétiques	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Présence parfois importante d'ovocytes atrétiques, et soit absence complète d'ovocytes vitellogéniques soit absence d'un ou plusieurs stades d'ovocytes vitellogéniques, parfois présence de FPO
9	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques de stades 3 et FPO et parfois d'ovocytes de stade 6, parfois présence d'ovocytes atrétiques	
10	Ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 Ovocytes vitellogéniques de stades 3 et 5 ou 6	

Pour chaque femelle examinée, quand cela était possible, les stades d'au moins 600 ovocytes ont été identifiés, comptabilisés et la distribution des fréquences des stades ovocytaires a été calculée. A partir des distributions de fréquences des stades ovocytaires des femelles identifiées comme matures, 10 types histologiques ovariens ont été définis pour les 3 espèces afin de spécifier l'état de maturation général de chaque individu (Tableau 46).

4.2.4.3. Observation et classification des testicules

Des coupes histologiques des testicules ont également été réalisées et 4 stades de développement distingués chez les mâles (Tableau 47 et Planche 5). Les spermatogonies se présentent sous la forme de cellules avec un noyau et un cytoplasme visible, elles sont situées dans le tissu conjonctif. Elles se divisent ensuite en spermatocytes puis spermatides qui évoluent en spermatozoïdes. Les cellules à un même stade sont isolées dans des cystes.

Tableau 47. Tailles moyennes des cellules sexuelles mâles aux différents stades pour *Alepocephalus bairdii*, *Coryphaenoides rupestris* et *Helicolenus dactylopterus*.

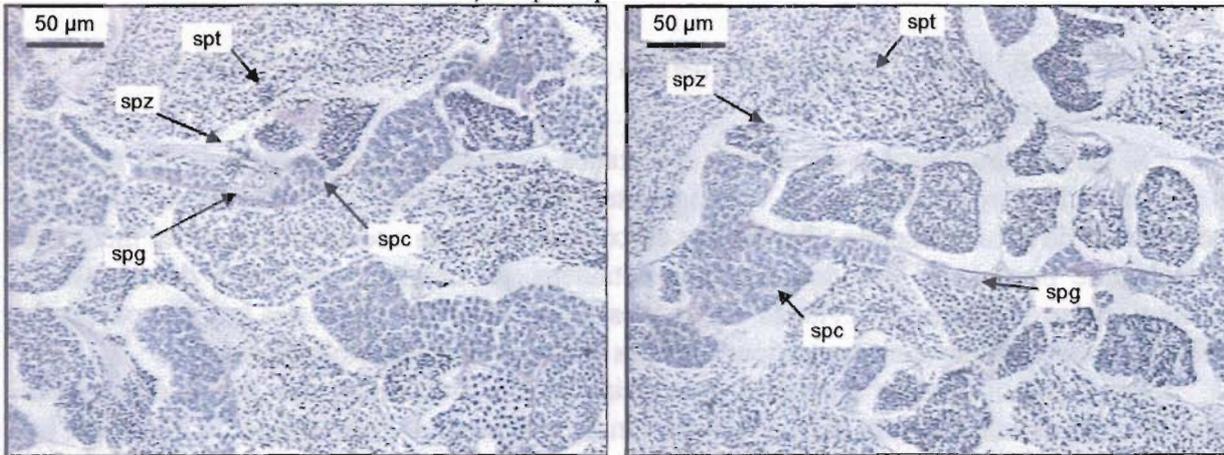
	<i>Alepocephalus bairdii</i>	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	<i>Helicolenus dactylopterus</i>
Spermatogonie	16.8 µm	10.3 µm	8.9 µm
Spermatocyte	4.0 µm	5.3 µm	5.2 µm
Spermatide	2 µm	2.5 µm	2.5 µm
Spermatozoïde	1.2 µm	1.4 µm	1.2 µm

Les cellules sexuelles mâles sont trop nombreuses pour être comptées ; une alternative pour les quantifier est d'évaluer l'aire occupée par les cellules de chaque stade de développement. Cependant ces surfaces ne sont pas identiques dans les différentes coupes réalisées sur un même testicule ; seule l'information présence-absence des différents stades est donc accessible chez les mâles. Ainsi pour chaque individu examiné, la présence ou l'absence des différents stades de développement des cellules sexuelles mâles est notée de même que la présence ou non de spermatozoïdes dans les spermiductes.

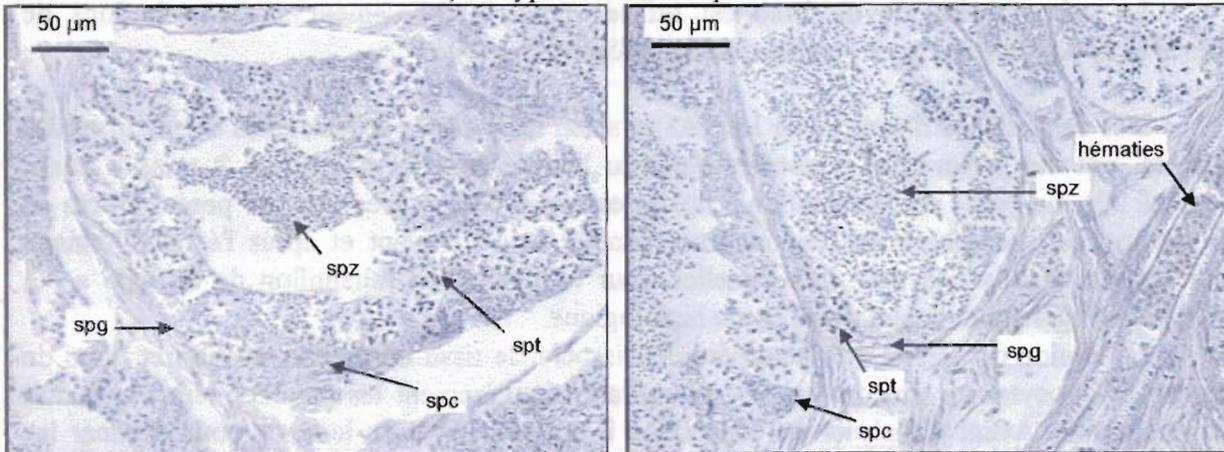
A partir de ces observations, chaque mâle a été classé dans un type qui caractérise son état de maturation général. Deux types ont été définis :

- ◆ Les mâles *en repos ou en maturation* sont caractérisés par la présence dans leurs testicules de spermatogonies et/ou de spermatocytes, et/ou de spermatides et/ou de spermatozoïdes en cystes.
- ◆ Les mâles *matures ou en cours d'émission* ont des spermatozoïdes dans les spermiductes.

A) *Alepocephalus bairdii*



B) *Coryphaenoides rupestris*



C) *Helicolenus dactylopterus*

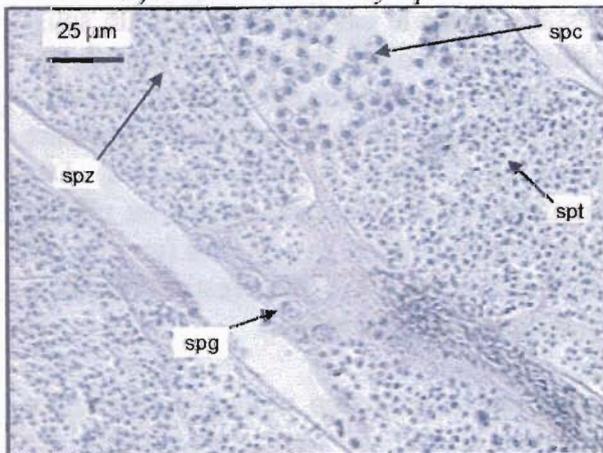


Planche 5. Les stades microscopiques de maturation des cellules sexuelles mâles de *Alepocephalus bairdii* (A), *Coryphaenoides rupestris* (B) et *Helicolenus dactylopterus* (C) ; spg = spermatogonie, spc = spermatocyte, spt = spermatide, spz = spermatozoïde.

4.2.5. Mesure des diamètres ovocytaires et estimation de la fécondité

Si les distributions des fréquences des stades ovocytaires permettent pour les femelles de connaître le déroulement de la vitellogenèse, l'échelle utilisée pour la classification des ovocytes est de nature discrète ; l'évolution en continu n'est pas accessible par cette méthode. La technique pour avoir des données plus détaillées, en continu, consiste à déterminer la distribution des diamètres ovocytaires. Ainsi, il est possible de distinguer des lots d'ovocytes de différentes tailles qui ne sont pas toujours révélés par les examens histologiques.

Les distributions des diamètres ovocytaires et des fréquences des stades ovocytaires permettent de définir la nature déterminée ou non de la fécondité. Pour estimer la fécondité, les ovocytes en vitellogenèse sont alors comptabilisés. Les techniques histologiques ne donnent que des informations semi-quantitatives et seul le comptage des ovocytes permet d'estimer la fécondité.

La même technique de base est utilisée pour l'établissement des distributions de diamètres ovocytaires et pour l'estimation de la fécondité.

Des échantillons d'ovaires de 1 à 145 g, selon les espèces et les stades de maturité des gonades, ont été prélevés et conservés dans du liquide de Gilson pendant 2 mois à 2 ans (Annexe 20). Le poids de l'échantillon a été déterminé à 0.01 g près soit par pesée directe au laboratoire, soit par pesée des flacons contenant le fixateur avant et après l'échantillonnage pour les campagnes à la mer. Les femelles pour lesquelles un échantillon de ce type a été prélevé font également l'objet d'une étude histologique.

Le liquide de Gilson a la propriété de dissocier le tissu conjonctif ovarien et donc de séparer les ovocytes les uns des autres ; en agitant régulièrement les piluliers, leur séparation est plus rapide. Avant d'analyser un échantillon il est nécessaire de le laver pour éliminer les particules de tissu conjonctif. Après le lavage les ovocytes de tous les échantillons ont été filtrés sur un tamis de 80 μm .

Pour les comptages des ovocytes d'un échantillon une dilution ou une fragmentation de l'effectif des ovocytes retenus sur le tamis est nécessaire. Dans le cas d'une dilution un sous-échantillon de 1 ml est prélevé à la pipette dans une colonne d'eau de 1 l dans laquelle les ovocytes sont répartis de manière homogène par agitation (ovocytes de *H. dactylopterus*). Dans le cas d'une fragmentation l'échantillon est divisé par moitié en plusieurs fois si nécessaire avec une cuve de Motoda (Motoda, 1959) (ovocytes de *A. bairdii* et de *C. rupestris*). Des sous-échantillons ont été prélevés et des fragmentations réalisées jusqu'à obtenir un effectif d'ovocytes d'environ 700 pour déterminer la distribution des diamètres ovocytaires (mesure par analyse d'image de 275 à 1 895 ovocytes par femelle) et d'environ 350 pour l'estimation de la fécondité (comptage par analyse d'image des ovocytes du lot qui sera pondé).

La préparation, les mesures et les comptages prenant beaucoup de temps un nombre limité des échantillons prélevés ont finalement été traités. Ils ont été choisis en fonction des caractéristiques histologiques des femelles pour établir des distributions de diamètre ovocytaires à différents stades de maturité et pour estimer la fécondité sur des femelles en fin de maturation (Tableau 48).

Tableau 48. Nombre de femelles échantillonnées pour l'établissement de distributions de diamètres ovocytaires et pour l'estimation de la fécondité.

	Nombre d'échantillons conservés dans le liquide de Gilson	Nombre d'échantillons choisis pour déterminer les distributions de diamètre ovocytaire	Nombre d'échantillons choisis pour estimer la fécondité
<i>Alepocephalus bairdii</i>	145	15	54
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	154	16	62
<i>Helicolenus dactylopterus</i>	61	17	8

4.2.6. Validations et calibrations

Homogénéité de la distribution des fréquences des stades ovocytaires dans les ovaires

L'échantillonnage aléatoire des gonades pour les études histologiques et l'établissement des distributions de fréquence des stades ovocytaires suppose que la répartition des ovocytes parvenus à différents stades de maturation est homogène dans toute la gonade et qu'un échantillon peut être prélevé dans n'importe quelle partie de celle-ci. Des tests ont été réalisés pour vérifier l'homogénéité de la répartition des ovocytes dans les ovaires.

Pour les 3 espèces étudiées des échantillons ont été prélevés dans plusieurs endroits des ovaires droit et gauche du même individu et traités pour l'histologie. Trois à 6 prélèvements ont été réalisés chez 6 femelles de *A. bairdii*, 4 de *C. rupestris* et 3 de *H. dactylopterus*.

Afin de comparer les fréquences des stades ovocytaires des différents échantillons de la même gonade, il a été nécessaire de transformer les résultats obtenus. Une valeur a été attribuée à chaque stade histologique : stade 1=10, stade 2=20, stade 3=30, stade 4=40, stade 5=50, stade 6=60, FPO=70 et Atrésie=80. Sont alors attribués à chaque échantillon autant de valeur 10 que la fréquence de stade 1 déterminée sur la coupe, autant de valeur 20 que la fréquence de stade 2 et ainsi de suite. Chaque fragment est donc caractérisé par 100 valeurs prenant les valeurs discrètes de 10 à 80.

Il est alors possible de comparer statistiquement les données ainsi réarrangées, par le test de rangs non paramétrique de Kruskal et Wallis (Tableau 49). Parmi les 13 individus examinés, un seul ne montre pas d'homogénéité dans la répartition des ovocytes des différents stades. Il sera donc considéré dans la suite de l'étude que la distribution des ovocytes dans les ovaires est homogène et qu'il est possible de comparer des distributions de fréquence des stades ovocytaires d'individus différents même si les échantillons de gonades n'ont pas été prélevés au même endroit.

Tableau 49. Tests de l'homogénéité des gonades de *Alepocephalus bairdii*, *Coryphaenoides rupestris* et *Helicolenus dactylopterus*.

Espèce	Numéro de l'individu	Nombre d'échantillons comparés dans l'ovaire	Test de Kruskall et Wallis
<i>Alepocephalus bairdii</i>	1	4	H=0.362 p=0.948
	3	4	H=0.436 p=0.933
	4	4	H=10.135 p=0.017*
	5	4	H=0.550 p=0.908
	8	4	H=0.067 p=0.995
	10	4	H=1.307 p=0.727
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	12	4	H=1.561 p=0.668
	17	4	H=1.594 p=0.661
	20	4	H=0.998 p=0.802
	31	3	H=5.389 p=0.068
<i>Helicolenus dactylopterus</i>	1	6	H=2.053 p=0.726
	2	6	H=10.527 p=0.062
	3	6	H=4.744 p=0.315

*, la différence entre les distributions de fréquence des stades ovocytaires des fragments est significative à 5%.

Rétraction des ovocytes aux fixateurs

Des mesures d'ovocytes ont été réalisées à la fois sur les coupes histologiques et sur des ovocytes conservés dans le liquide de Gilson. Le pouvoir rétractant des fixateurs est bien connu et l'utilisation de plusieurs produits à des fins différentes empêche la comparaison des mesures et ne donne pas une estimation réelle de la taille des ovocytes (Witthames & Greer Walker, 1987).

Des expériences de mesure de rétraction des ovocytes au fixateur de Bouin et au liquide de Gilson ont été réalisées pour les 3 espèces. Des ovocytes de différents diamètres ont été mesurés frais puis conservés dans les fixateurs et mesurés ensuite à des intervalles de temps espacés, pendant 38 jours à 2 mois. Le pourcentage de rétraction par rapport au diamètre initial a été calculé ; les ovocytes de *C. rupestris* ont été classés selon leur diamètre initial (Figure 58).

La rétraction des ovocytes est maximale dès le premier jour de fixation et au bout de 15 jours au plus tard, elle se stabilise. Selon le stade et le fixateur, les ovocytes peuvent perdre jusqu'à 35 % de leur diamètre initial. La rétraction au liquide de Gilson est plus forte que celle au fixateur de Bouin. Les diamètres mesurés après fixation au Bouin ou au Gilson représentent environ 75 % du diamètre des ovocytes frais.

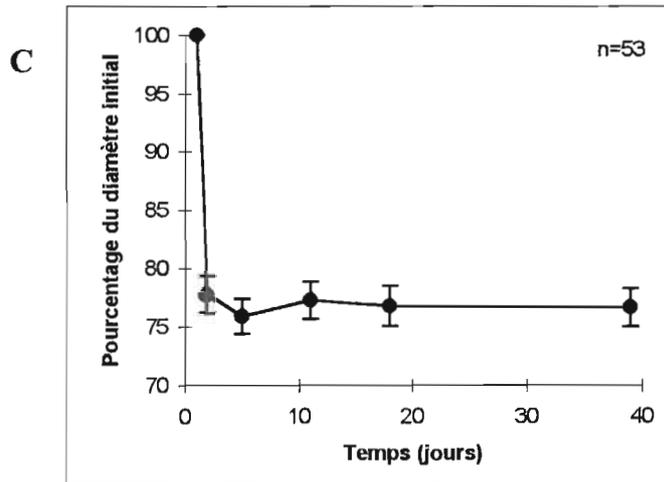
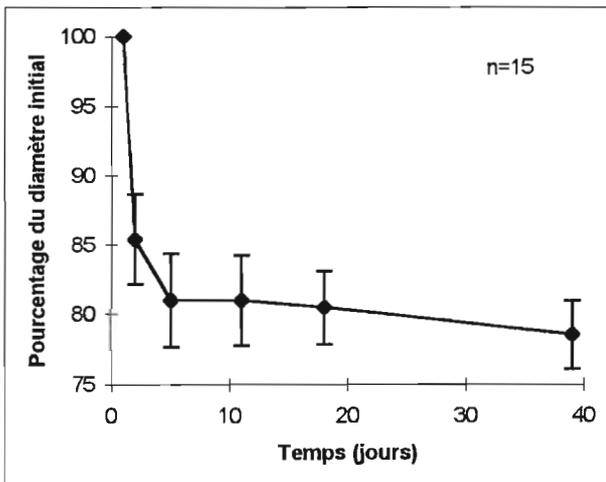
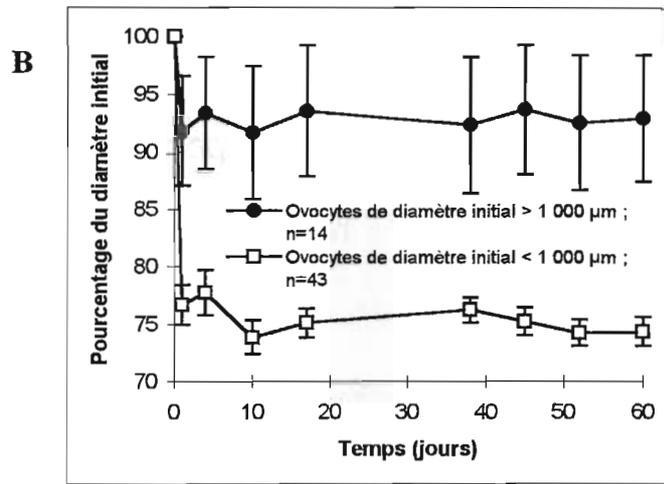
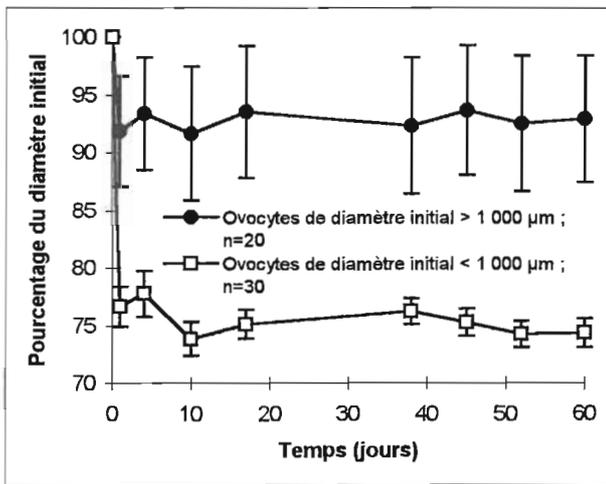
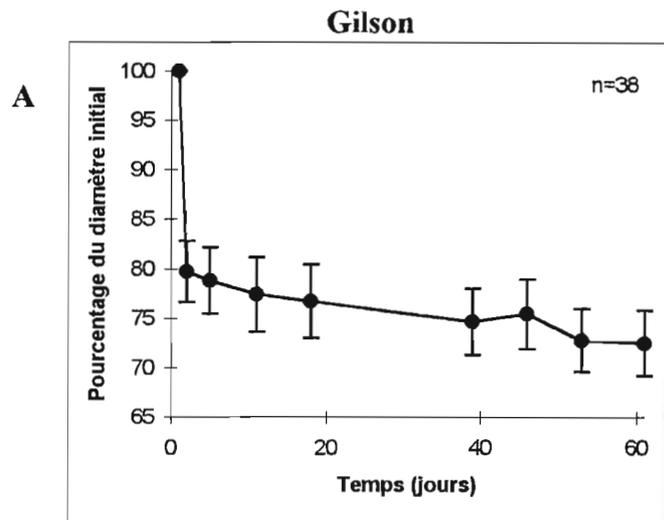
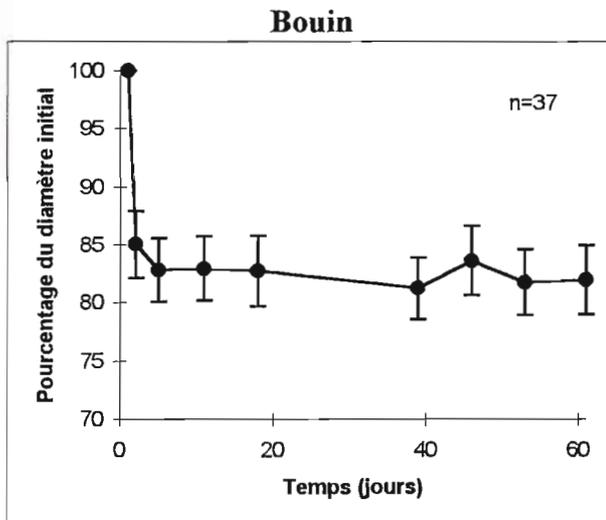


Figure 58. Rétraction au fixateur de Bouin et au liquide de Gilson des ovocytes de *Alepocephalus bairdii* (A), de *Coryphaenoides rupestris* (B) et de *Helicolenus dactylopterus* (C), moyenne \pm intervalle de confiance (95%).

4.2.7. La première maturité

L'état de développement sexuel (immature-mature) a été déterminé selon les espèces par un examen macroscopique et/ou microscopique des gonades. La L_{50} ou longueur à laquelle 50 % des poissons sont matures dans cette classe de taille a été retenue comme taille de première maturité. A partir de cette valeur l'âge de première maturité a été calculé d'après la courbe de croissance de l'espèce.

4.2.8. La période de ponte

La période de ponte d'une espèce peut-être déterminée par :

- ◆ un suivi mensuel de l'état de maturité macroscopique des ovaires,
- ◆ un suivi de l'évolution du poids des gonades,
- ◆ un suivi de la distribution mensuelle de l'état de maturité des femelles déterminé microscopiquement et exprimé graphiquement par une succession d'états caractéristiques pour une femelle type (Tableau 46).

4.2.9. La nature de la fécondité

La méthode d'évaluation du nombre d'ovocytes émis par une femelle dépend de la modalité de ponte de l'espèce et de la nature de sa fécondité. Elle est établie par l'étude de la vitellogenèse : la description détaillée des distributions des fréquences des stades microscopiques et des diamètres ovocytaires. Hunter & Macewicz (1985) distinguent 2 types de fécondité annuelle :

- ◆ La fécondité annuelle déterminée : un lot d'ovocytes vitellogéniques se forme avant le début des premières pontes. Il est isolé du lot d'ovocytes de réserve par un hiatus et aucun autre lot d'ovocytes prévitellogéniques n'entrera en vitellogenèse. La fécondité peut alors être estimée à partir de prélèvements ponctuels réalisés juste avant le début des pontes. Le nombre d'ovocytes destinés à être émis est déterminé à un moment précis du cycle.
- ◆ La fécondité annuelle indéterminée : des lots d'ovocytes entrent en vitellogenèse d'une manière successive même après le début des premières pontes. Les pontes sont sériées et la fécondité annuelle ne peut être évaluée que si la fécondité par lot et le nombre de lots produits

dans l'année sont connus. Le nombre d'ovocytes destinés à être émis n'est pas déterminé à un moment précis du cycle.

4.2.10. La fécondité et sa plasticité

Une fois la nature de la fécondité établie, l'effectif d'ovocytes susceptibles d'être émis peut-être évalué. La fécondité potentielle, annuelle ou par lot, est définie comme le nombre d'ovocytes entrés en vitellogenèse et susceptibles d'être pondus au cours d'une année ou d'une série de pontes. Certains ovocytes ne seront pas émis : ils entrent en atresie et seront résorbés ; il est nécessaire d'évaluer leur nombre pour estimer la fécondité réelle. La fécondité peut alors être rapportée à la longueur, le poids ou l'âge des femelles.

La plasticité de la fécondité en fonction de la taille et de l'âge a été estimée. Dans chaque classe de taille et d'âge le facteur multiplicateur existant entre les valeurs de fécondité prises 2 à 2 a été calculé selon la formule :

$$\text{Facteur multiplicateur} = \frac{\text{Valeur de fécondité 1}}{\text{Valeur de fécondité 2}}$$

avec (Valeur de fécondité 1) > (Valeur de fécondité 2)

La moyenne de ce facteur et son intervalle de confiance (95 %) par classes de taille ou d'âge donne une estimation de la plasticité de la fécondité.

4.3. Résultats

4.3.1. La reproduction de *Alepocephalus bairdii*

4.3.1.1. La première maturité

Chez les femelles

L'examen macroscopique ne permettant pas de distinguer les femelles immatures des femelles matures au repos, c'est à partir de l'observation microscopique des ovaires que l'état de maturité des femelles a été défini.

Ainsi sur les 448 femelles observées, 60 mesurant entre 29 et 66 cm de longueur standard (Lst) et âgées de 8 à 28 ans étaient immatures ; 388 mesurant de 48 à 93 cm et âgées de 10 à 38 ans étaient matures. La femelle mature la plus petite mesurait 48 cm et la femelle immature la plus grande 66 cm. La taille à laquelle 50 % des femelles sont matures a été estimée graphiquement à 55 cm (Figure 59), ce qui correspond à un âge de 15 ans d'après la clé taille - âge. Les ogives de maturité par classes de taille et d'âge utilisées pour évaluer la biomasse féconde ont été établies (Annexe 21).

Chez les mâles

Une échelle de maturité a pu être définie pour les mâles chez lesquels les individus matures et immatures sont identifiables macroscopiquement.

Sur les 908 mâles examinés 344 mesurant entre 19 et 77 cm (Lst) et âgés de 3 à 26 ans ont été identifiés comme immatures et 564 mesurant de 22 à 88 cm et âgés de 6 à 34 ans comme matures. Le mâle mature le plus petit mesurait 22 cm et le mâle immature le plus grand 77 cm. La taille à laquelle 50 % des mâles sont matures a été estimée graphiquement à 58 cm (Figure 60) soit un âge de 16 ans d'après la clé taille - âge. Les ogives de maturité par classes de taille et d'âge ont été calculées (Annexe 21).

Ainsi les mâles atteignent en moyenne leur première maturité plus tardivement que les femelles, respectivement 58 cm - 16 ans et 55 cm - 15 ans, et la gamme de tailles dans laquelle ils sont susceptibles d'acquérir leur maturité est plus large.

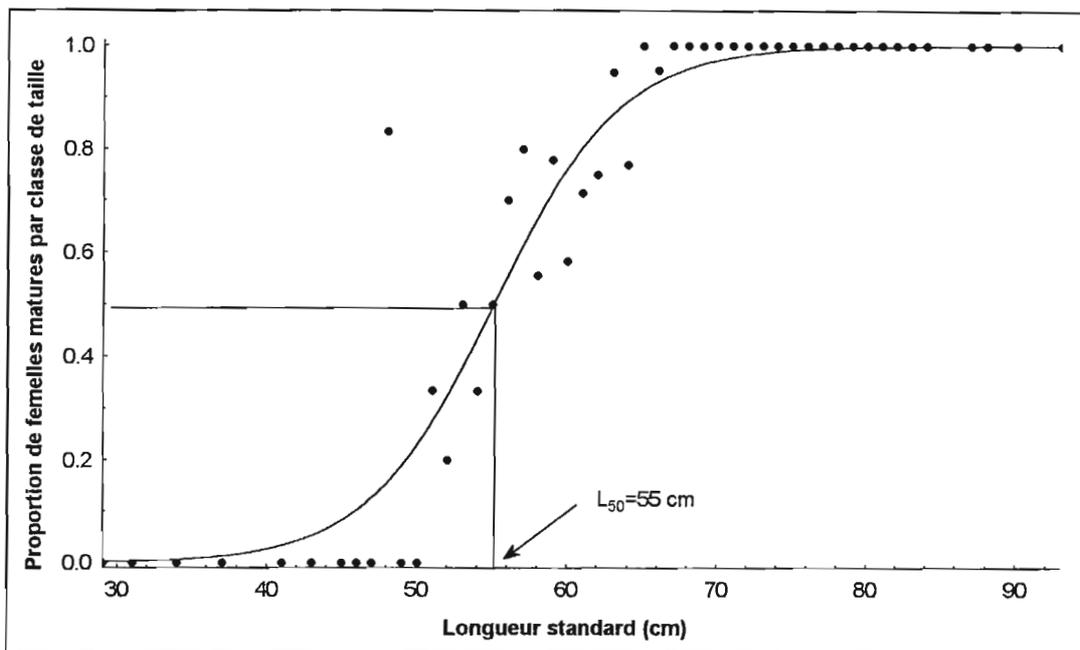


Figure 59. Taille de première maturité des femelles de *Alepocephalus bairdii*.

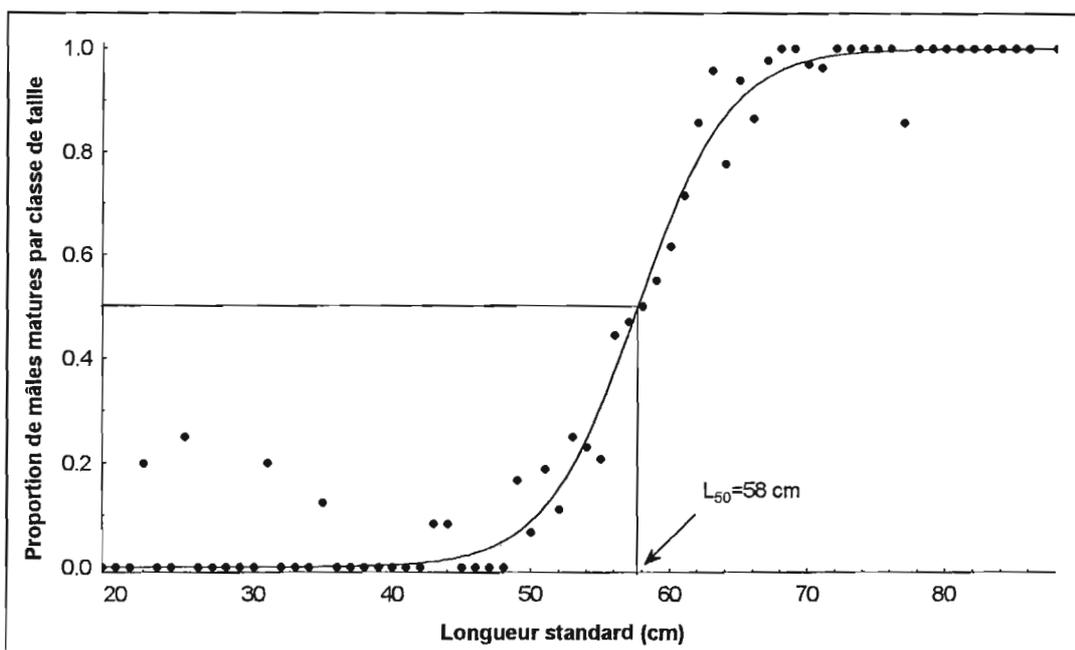


Figure 60. Taille de première maturité des mâles de *Alepocephalus bairdii*.

4.3.1.2. La période de ponte

4.3.1.2.1. L'évolution des stades macroscopiques de maturité

Chez les femelles

L'état de maturité de 972 femelles a été évalué macroscopiquement ; parmi celles-ci 279 étaient immatures (stade I) et 693 matures (258 en stade II, 316 en stade III, 102 en stade IV et 17 en stade V). L'évolution des fréquences des femelles matures de stade II à V a été suivie de décembre 1995 à décembre 1997 (Figure 61).

- Les femelles en début de maturation (stade II) ont été observées pendant les 2 années d'échantillonnage. Elles sont bien représentées dans les captures de mai à novembre-décembre.
- Les femelles en maturation (stade III), également capturées toute l'année sont observées en plus grand nombre de juin à décembre.
- Les femelles matures (stade IV), observées toute l'année, sont plus nombreuses en début et en fin d'année avec des pics d'abondance en avril 1996 et 1997.
- Les femelles en fin de ponte (stade V) ont été rarement capturées ; elles l'ont été en décembre 1995, mars, avril, juin 1996 et en avril et juillet 1997.

Chez les mâles

De décembre 1995 à décembre 1996 la maturité de 359 mâles a été examinée macroscopiquement : 79 étaient immatures (stade I) et 280 matures (100 en stade II, 131 en stade III et 49 en stade IV) (Figure 62).

- Les mâles en début de maturation (stade II) ont été observés en plus grand nombre à partir du mois de juillet et étaient présents jusqu'en décembre.
- Les mâles en maturation (stade III) ont été capturés toute l'année et majoritairement de décembre 1995 à janvier 1996, d'avril à juillet 1996 et de septembre à décembre 1996.
- Les mâles matures (stade IV) ont surtout été observés au premier semestre, de janvier à août en 1996 et en mai et juin en 1997.

L'observation macroscopique des gonades des A. bairdii des 2 sexes a mis en évidence l'absence de synchronisation dans la maturation sexuelle des individus. Mais la majorité des mâles et des femelles matures de stade IV susceptibles de se reproduire commencent à apparaître en fin d'année (décembre-janvier) et sont présents en grande quantité jusqu'en avril. Des femelles en ponte et des mâles en émission sont cependant observables pendant toute l'année.

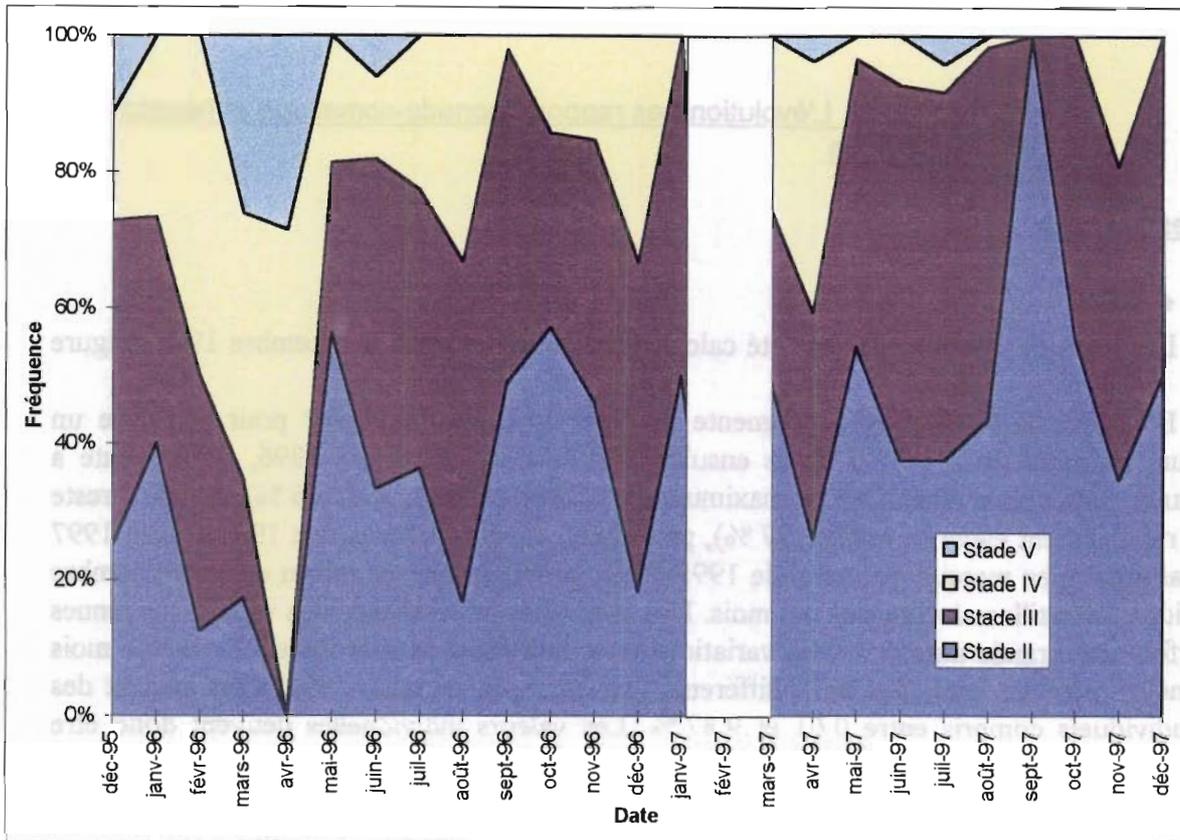


Figure 61. Répartition mensuelle des femelles matures de *Alepocephalus bairdii* à différents stades macroscopiques de maturité sexuelle ; Stade II = début de maturation, Stade III = maturation, Stade IV = mature, Stade V = fin de ponte.

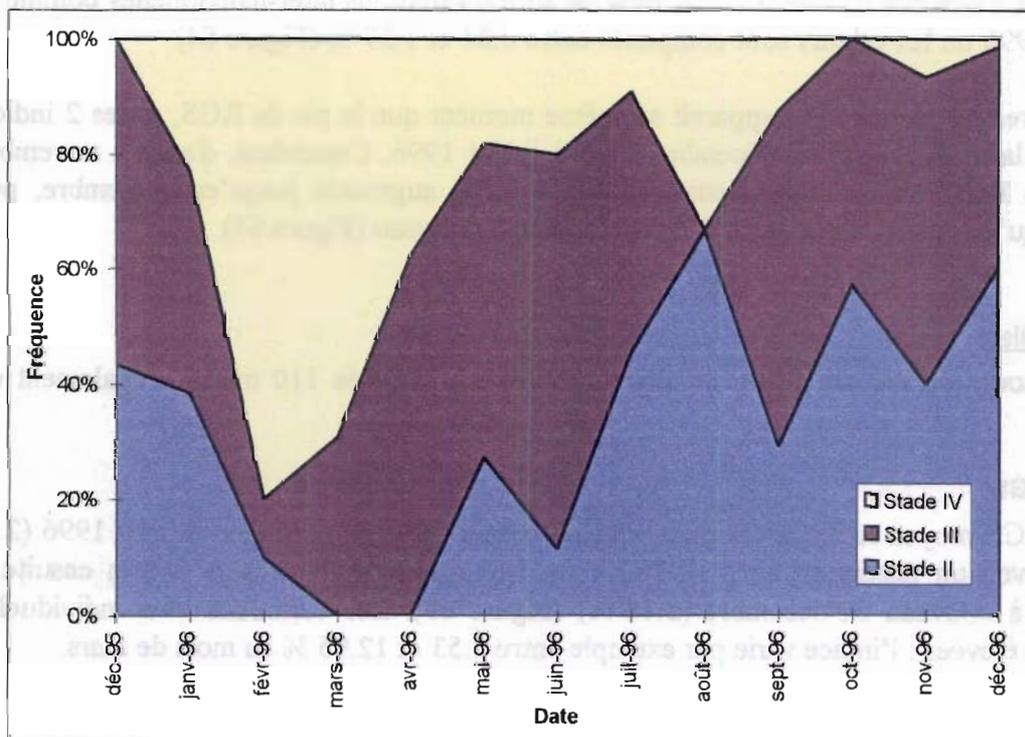


Figure 62. Répartition mensuelle des mâles matures de *Alepocephalus bairdii* à différents stades macroscopiques de maturité sexuelle ; Stade II = début de maturation, Stade III = maturation, Stade IV = mature.

4.3.1.2.2. L'évolution des rapports gonado-somatique et hépatosomatique

Chez les femelles

◆ RGS

Les RGS de 349 femelles ont été calculés de décembre 1995 à décembre 1997 (Figure 63).

En 1996, le RGS moyen augmente à partir du mois de janvier pour atteindre un maximum en mars (4.76 %) ; il chute ensuite. Dès le mois décembre 1996, il augmente à nouveau et atteint en janvier 1997 un maximum plus faible qu'en 1996 (3.66 %). L'indice reste encore relativement élevé en avril (2.27 %), puis chute. Le pic de décembre 1996 à avril 1997 n'est pas aussi bien marqué que celui de 1995-1996, probablement en raison du faible nombre d'individus échantillonnés pendant ces mois. Les intervalles de confiance des valeurs moyennes ont parfois une grande amplitude, les variations inter-individuelles sont fortes. Le même mois des femelles peuvent avoir des RGS différents, par exemple, en mars 1996, elles avaient des RGS individuels compris entre 0.61 et 9.87 %. Les valeurs individuelles peuvent donc être élevées alors que le RGS moyen est faible et inversement.

◆ RHS

Le RHS de 190 femelles a été suivi de décembre 1995 à janvier 1997, période au cours de laquelle 2 pics de RHS moyen ont été observés : l'un de février à avril (0.72 - 0.68 %), l'autre d'août à octobre (0.73 - 0.69 %) avec de fortes variations inter-individuelles comme en septembre 1996 où les valeurs sont comprises entre 0.21 et 1.37 % (Figure 64).

Le premier pic de RHS apparaît au même moment que le pic de RGS, et les 2 indices évoluent de la même façon de décembre 1995 à juillet 1996. Cependant, d'août à novembre, alors que le RGS reste à des valeurs faibles, le RHS augmente jusqu'en septembre, puis diminue jusqu'en janvier alors que le RGS augmente à nouveau (Figure 64).

Chez les mâles

Au cours de l'année 1996, le suivi des RGS et RHS de 110 mâles a également été réalisé.

◆ RGS

Le RGS moyen se maintient à des valeurs élevées de décembre 1995 à août 1996 (2.31 - 2.85 %) avec un maximum en avril (6.23 %). Les moyennes sont plus faibles ensuite et augmentent à nouveau en décembre (2.18 %) (Figure 65). Les variations inter-individuelles peuvent être élevées : l'indice varie par exemple entre 2.53 et 12.95 % au mois de mars.

◆ RHS

L'évolution du RHS moyen est en opposition avec celle du RGS (Figure 65). L'indice reste à des valeurs faibles de décembre 1995 à août 1996 puis il atteint des valeurs maximales en septembre et octobre (0.81 - 0.86 %) ; il diminue ensuite.

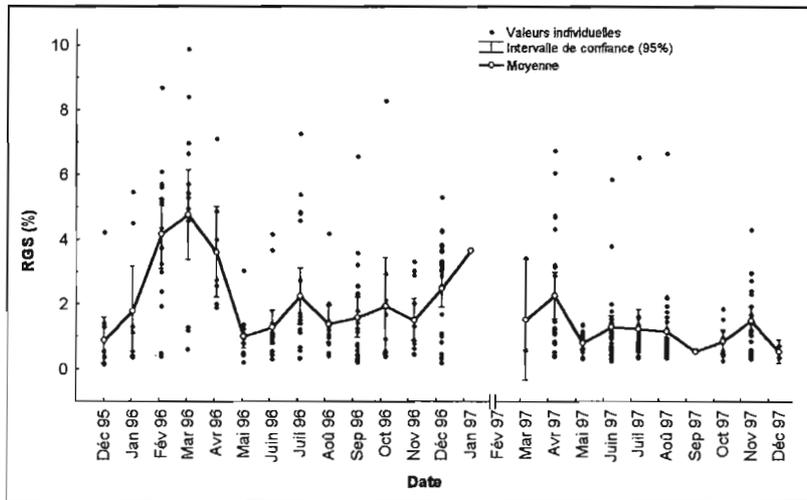


Figure 63. Evolutions des RGS moyens et individuels des femelles de *Alepocephalus bairdii*, de décembre 1995 à décembre 1997.

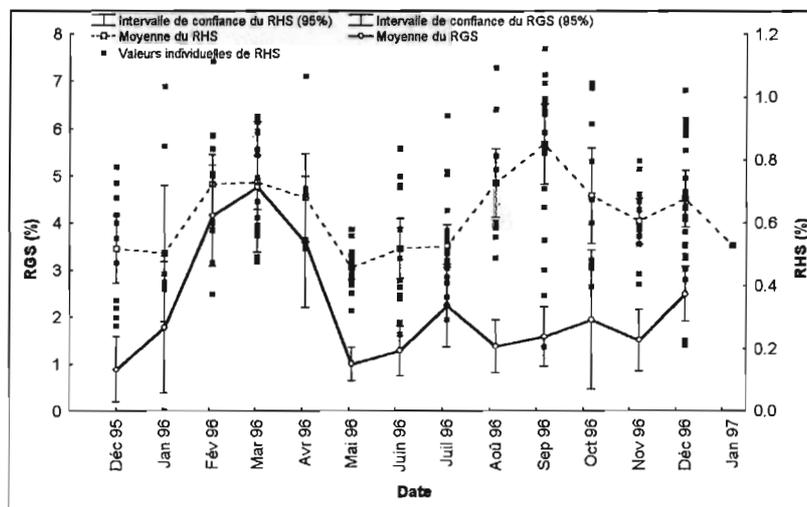


Figure 64. Evolutions des RGS et RHS moyens et des RHS individuels des femelles de *Alepocephalus bairdii*, de décembre 1995 à janvier 1997.

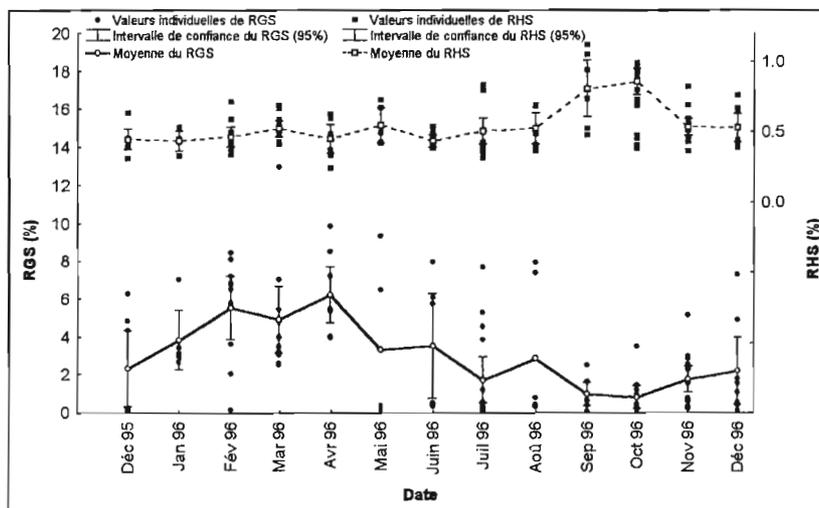


Figure 65. Evolutions des RGS et RHS moyens et individuels des mâles de *Alepocephalus bairdii* de décembre 1995 à décembre 1996.

Les pics des RGS moyens observés de janvier - février à avril - mai pour les mâles et les femelles laissent supposer que la ponte et l'émission des spermatozoïdes ont lieu en début d'année. Cependant les RGS individuels montrent que toute l'année des mâles et des femelles émettent leurs gamètes.

Le suivi du RHS chez les mâles et les femelles met en évidence qu'une mise en réserve a lieu dans le foie ; le décalage entre les pics de RGS et de RHS est de 6 mois. Chez les femelles une augmentation du RHS en phase avec celle du RGS a été notée : le stockage de réserves dans le foie semble donc en partie lié à la reproduction.

4.3.1.2.3. Les types histologiques et leurs périodes d'apparition

Chez les femelles

Les 388 femelles matures de *A. bairdii* présentent 6 types de distribution moyenne des fréquences des stades ovocytaires (Tableau 46 p.134 et Figure 66).

- Les femelles en repos sexuel (*type 1*) sont caractérisées par la présence dans leurs ovaires d'ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2.

Celles en maturation peuvent l'être par 3 types histologiques successifs : le *type 2* ou début de vitellogenèse, le *type 3* ou vitellogenèse avancée sans hiatus et le *type 4* ou vitellogenèse avancée avec hiatus.

- Le début de la vitellogenèse (*type 2*) est marqué par la présence d'ovocytes vitellogéniques de stade 3.
- Dans les *types 3* et *4* en vitellogenèse plus avancée, les ovocytes vitellogéniques de stades 4, 5 et 6 apparaissent successivement. Dans le *type 4* le hiatus n'est pas visible sur l'histogramme de la Figure 66 qui est une distribution moyenne.
- Les femelles en ponte partielle avec hiatus de *type 6* présentent à la fois dans leurs ovaires des follicules post-ovulatoires indiquant que la ponte a débuté et des ovocytes hyalins de stade 6 prêts à être émis.
- La reprise de vitellogenèse pendant la fin de la ponte (*type 9*) est caractérisée par la présence de follicules post-ovulatoires et d'ovocytes vitellogéniques de stades 3, 4 et 5.

La distribution mensuelle de décembre 1995 à décembre 1997 des différents types histologiques a permis de localiser la période de ponte de l'espèce (Tableau 50). Le nombre de prélèvements par mois est très inégal (de 2 à 40) et relativement faible en moyenne (15).

- Les 95 femelles en repos sexuel (*type 1*) ont été observées au cours des 2 années d'échantillonnage sauf en mars et avril 1996.
- Les femelles en début de vitellogenèse (*type 2*), peu nombreuses (9), étaient réparties de manière espacée de mars 1996 à mars 1997, et quelques unes étaient présentes en octobre et novembre 1997.
- Les femelles en vitellogenèse avancée sans hiatus (*type 3*), les plus nombreuses (217), étaient présentes tous les mois de l'année sauf en mars 1996.

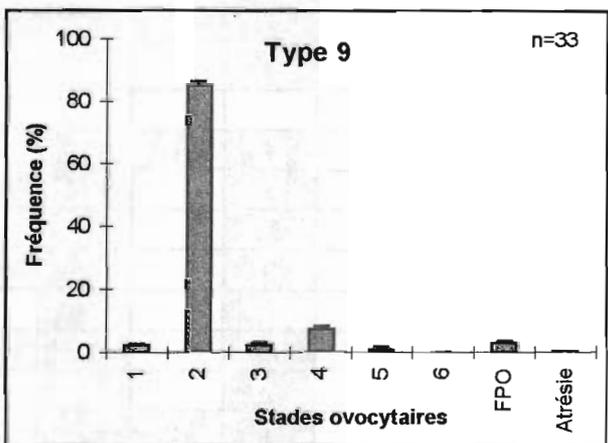
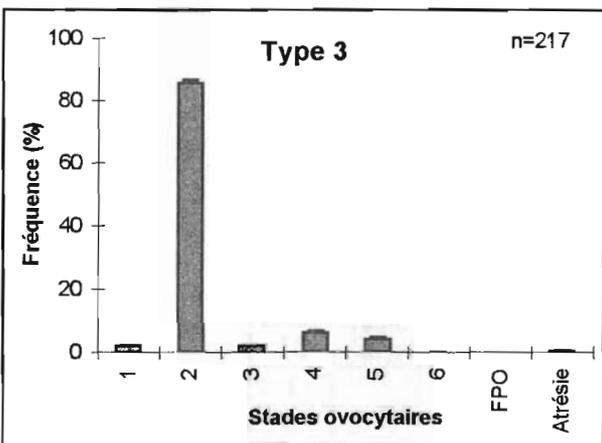
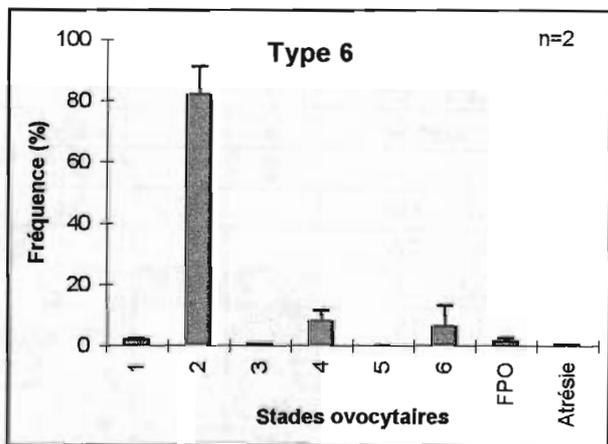
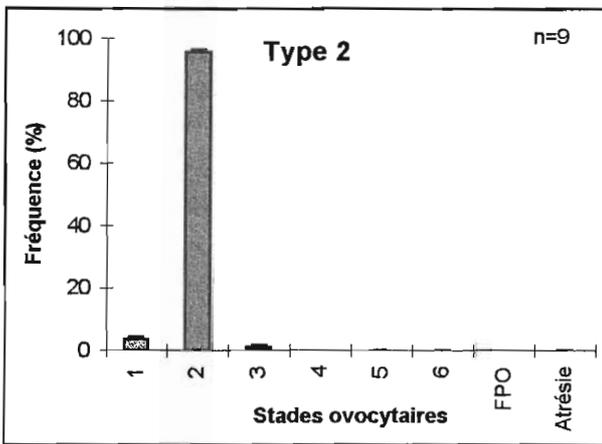
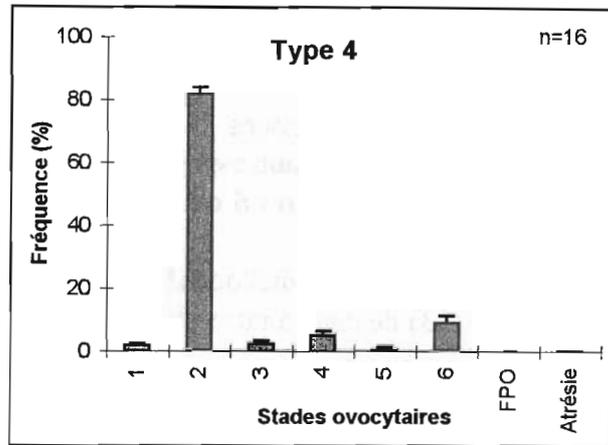
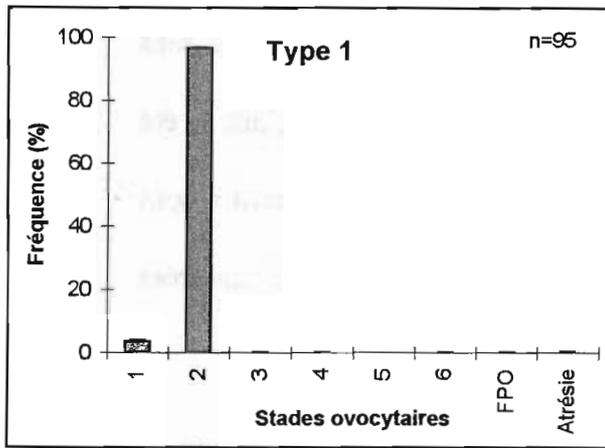


Figure 66. Types histologiques de distribution moyenne (+ intervalle de confiance à 95%) des fréquences des stades ovocytaires des femelles de *Alepocephalus bairdii* ; *type 1* = repos sexuel, *type 2* = début de vitellogenèse, *type 3* = vitellogenèse avancée sans hiatus, *type 4* = vitellogenèse avancée avec hiatus, *type 6* = ponte partielle avec hiatus, *type 9* = reprise de vitellogenèse pendant la fin de la ponte, n = nombre de poissons examinés.

- Les 16 femelles en vitellogenèse avancée sans hiatus (*type 4*) étaient réparties en 1996 de février à décembre et en 1997 d'avril à août avec au cours de ces périodes des mois sans échantillon.
- Seules 2 femelles sont classées dans le *type 6* : ponte partielle avec hiatus, l'une a été capturée en octobre 1996 et l'autre en juin 1997.
- Les 16 femelles de *type 4* ou *6* ont été observées de janvier à août 1996 et d'avril à août 1997.
- Les femelles en reprise de vitellogenèse pendant la fin de la ponte (*type 9*) ont été capturées en faible nombre (33) de mars à novembre 1996 et d'avril à novembre 1997.

Tableau 50. Distribution mensuelle des types histologiques présentés par les femelles de *Alepocephalus bairdii*.

Mois-année	Types							Total
	1	2	3	4	6	4 ou 6*	9	
Décembre 95	6		5					11
Janvier 96	3		4			1		8
Février 96	2		8	1		5		16
Mars 96		1	10	2		1	1	15
Avril 96				2		2	3	7
Mai 96	1	1	10				2	14
Juin 96	2		14	1				17
Juillet 96	4		13	1		3	1	22
Août 96	1	1	8			1	1	12
Septembre 96	5	1	15	2			1	24
Octobre 96	7		6		1			14
Novembre 96	4		7	1			1	13
Décembre 96	6	1	21	1				29
Janvier 97	1		1					2
Février 97								0
Mars 97	1	1	2					4
Avril 97	3		17	2		1	4	27
Mai 97	10		4				4	18
Juin 97	9		15	2	1		13	40
Juillet 97	9		14			1		24
Août 97	11		17	1		1	1	31
Septembre 97	2		1					3
Octobre 97	1	1	7					9
Novembre 97	6	2	17				1	26
Décembre 97	1		1					2
Total	95	9	217	16	2	16	33	388

*, des ovocytes de grandes tailles n'ont pas permis de réaliser des coupes histologiques pour ces femelles ; ils permettent de supposer qu'elles étaient de type 4 ou 6.

La présence de femelles en ponte dans une population permet de localiser avec certitude une période de ponte. Cependant, pour cette espèce, seules 2 femelles en ponte partielle avec hiatus (*type 6*) ont été capturées, en octobre 1996 et juin 1997.

En tenant compte des femelles qui avaient fini de pondre (*type 9*) et qui présentaient des follicules post-ovulatoires dans leurs ovaires, la période de ponte peut être située de mars à novembre en 1996 et d'avril à novembre en 1997.

Ceci est conforté par la capture de 16 femelles de *type 4* et de 16 autres de *type 4* ou *6*, capables de pondre, de janvier à décembre 1996 et d'avril à août 1997.

Il est cependant probable que des femelles pondent toute l'année puisque certaines en vitellogénèse avancée de *type 3* ont été observées de janvier à décembre.

Chez les mâles

Seuls 2 types ont été définis pour les mâles. Leur définition est basée sur la présence et l'absence des cellules sexuelles mâles aux différents stades de maturation.

Dans la distribution mensuelle des types histologiques des mâles de *A. bairdii*, le nombre d'échantillons par mois est très faible. Etant donné qu'aucun comptage précis ne peut être effectué sur les coupes histologiques de testicule, l'intérêt de ces observations est de confirmer les résultats obtenus dans l'étude des femelles.

De février à avril seuls des mâles matures ou prêts à émettre leurs gamètes ont été observés (Tableau 51) ; c'est probablement pendant cette période qu'a lieu l'événement majeur de reproduction. Le reste de l'année des mâles en repos ou en maturation et matures ont été capturés ; des émissions de gamètes ont donc lieu toute l'année.

Tableau 51. Distribution mensuelle des types histologiques présentés par les mâles de *Alepocephalus bairdii*.

Mois-année	En repos ou en maturation	Mature ou en cours d'émission	Total
Janvier 96			
Février 96		2	2
Mars 96		2	2
Avril 96		5	5
Mai 96	2	2	4
Juin 96	2		2
Juillet 96	3	2	5
Août 96			
Septembre 96	1	2	3
Octobre 96	2		2
Novembre 96		3	3
Décembre 96	2	1	3
Total	12	19	31

4.3.1.2.4. Conclusion sur la période de ponte

L'étude des stades macroscopiques, des RGS, des RHS et des types histologiques des A. bairdii des 2 sexes montre que les mâles et les femelles émettent pour la plupart leurs gamètes entre janvier et avril et ce pendant les 2 années étudiées. Cependant de grandes variations individuelles ont été observées : le développement sexuel est asynchrone et des poissons se reproduisent en dehors de cette période pendant toute l'année.

4.3.1.3. La nature de la fécondité

Les 6 types histologiques décrits précédemment chez les femelles, regroupent plusieurs "sous-types" dont les distributions diffèrent entre elles. L'examen détaillé de ces sous-types histologiques ainsi que celui des distributions des diamètres ovocytaires correspondant permet d'expliquer la manière dont se déroule la vitellogenèse et de définir la nature de la fécondité (Figure 67).

Type 1. Le repos sexuel est défini par une distribution ovocytaire ne présentant que des ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 ; 95 femelles sont de ce type (Figure 67A). Ces 2 stades ovocytaires sont présents chez toutes les femelles quel que soit leur état de maturité ; leur pourcentage varie entre 0.2 et 16.8 % (moyenne \pm intervalle de confiance : 2.5 ± 0.2 %) pour les ovocytes de stade 1 et entre 63.9 et 99.8 % (88.3 ± 0.8 %) pour les ovocytes de stade 2.

Type 2. Le début de la vitellogenèse observé chez 9 femelles est caractérisé par l'apparition d'ovocytes vitellogéniques de stade 3 (Figure 67B). Leur fréquence dans les ovaires varie de 0.2 à 2.7 % (1.1 ± 0.6 %) chez les femelles examinées.

Type 3. La vitellogenèse avancée sans hiatus peut présenter plusieurs aspects.

- Dans un premier temps, la distribution des fréquences des stades ovocytaires de 121 femelles comporte en plus des ovocytes précédemment observés, des ovocytes de stade 4 en début de vitellogenèse secondaire (Figure 67C). La fréquence de ces derniers est comprise entre 0.02 et 27.0 % (6.0 ± 0.5 %). La distribution correspondante des diamètres ovocytaires est bimodale, cependant les 2 lots ne sont pas isolés. Le premier lot présente un mode à 220 μm et s'étend de 100 à 910 μm ; il est constitué d'ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 et d'ovocytes vitellogéniques de stade 3. Le deuxième lot constitué d'ovocytes de stade 4 a un mode à 1 270 μm et s'étend de 910 à 1 570 μm .
- Dans un deuxième temps, aux ovocytes des 4 premiers stades déjà présents viennent s'ajouter ceux de stade 5 en fin de vitellogenèse secondaire (Figure 67D). Chez les 96 femelles qui présentent ce type de distribution, leur fréquence varie entre 0.3 et 24.3 % (3.8 ± 0.7 %). La distribution associée des diamètres ovocytaires est alors trimodale, avec des lots mieux identifiables : le premier présente un mode à 220 μm et est constitué d'ovocytes de stades 1, 2 et 3 dans les grandes tailles (880 μm) ; le second, d'ovocytes de stade 4, a un mode à 1 120 μm et le troisième, d'ovocytes de stade 5, présente un mode à 1 750 μm .
- Un hiatus de 1 100 μm apparaît alors dans la distribution des diamètres ovocytaires (Figure 67E), invisible dans celle correspondante des stades. Les ovocytes de stades 1, 2 et 3 présentent un mode à 220 μm alors que les ovocytes de stade 4 et 5 sont distribués respectivement de part et d'autre des modes 1 210 et 2 680 μm .

Type 4. Au cours de la vitellogenèse avancée, un hiatus apparaît dans la distribution des fréquences des stades ovocytaires entre les ovocytes de stades 4 et 6 (Figure 67F). Quatorze femelles présentent ce type de distribution où la fréquence des ovocytes de stade 6 varie de 1.8 à 15.8 % (8.6 ± 2.6 %). Le hiatus s'est élargi : il est désormais de 2 550 μm et les 3 lots d'ovocytes observés présentent des modes respectifs à 160, 1 120 et 3 910 μm .

Deux femelles présentent d'autres types de distribution de vitellogenèse avancée avec hiatus (Figure 67G et Figure 67H). L'une avec un hiatus entre les ovocytes prévitellogéniques de stades 1, 2 et les ovocytes vitellogéniques de stade 4 et l'autre entre les ovocytes vitellogéniques de stade 3 et 5. Leur faible nombre suggère un déroulement anormal de la vitellogenèse.

Type 6. La ponte partielle avec hiatus est définie par la présence dans les ovaires de follicules post-ovulatoires dont la fréquence peut varier de 1.0 à 2.0 % (1.5 ± 1.0 %) et par un hiatus entre les ovocytes de stades 4 et 6 (Figure 67I). Ce type de distribution a été observé chez 2 femelles qui présentaient également des ovocytes atrétiques. Le hiatus mesuré sur la distribution des diamètres ovocytaires est alors de 2 880 μm . Les 3 lots d'ovocytes présentent des modes à 100, 1 240 et 4 630 μm , le dernier lot n'étant plus constitué que par quelques ovocytes hyalins.

Type 9. Alors que l'absence d'ovocytes hyalins de stade 6 et la présence de follicules post-ovulatoires indiquent la fin de la ponte, les ovocytes vitellogéniques de stades 3 et 4 suggèrent une reprise immédiate de la vitellogenèse chez 28 femelles (Figure 67J). La distribution des diamètres ovocytaires est à nouveau bimodale avec des modes à 160 et 1 060 μm . Le lot d'ovocytes hyalins observé dans les distributions précédentes a été totalement émis.

Cinq autres femelles présentent une reprise de vitellogenèse plus avancée : des ovocytes de stade 5 sont déjà visibles alors que tous les follicules post-ovulatoires n'ont pas encore été résorbés (Figure 67K). La distribution des diamètres ovocytaires toujours bimodale (modes à 280 et 1 180 μm) présente un hiatus de 240 μm entre les 2 lots.

Chez les femelles matures, le recrutement d'ovocytes de stade 3 (en vitellogenèse primaire) est continu au cours de la vitellogenèse. Ils évoluent alors en ovocytes de stade 4 puis 5 lors de la vitellogenèse secondaire. Les ovocytes de stade 5 augmentent rapidement en taille et leur lot se détache de l'ensemble de ceux des autres ovocytes. Avec leur passage au stade 6 le hiatus observé s'accroît. Jusqu'à la fin de la ponte et l'émission de tous les ovocytes hyalins, les ovocytes de stade 4 restent bloqués en début de vitellogenèse secondaire et n'évoluent pas vers le stade 5. Par contre, dès la fin de la ponte, le lot d'ovocytes de stade 4 reprend son évolution.

L'atrésie chez *A. bairdii* touche des ovocytes à n'importe quel stade de développement. Sur les 372 femelles examinées, 114 présentaient un taux d'atrésie estimé de 0.1 à 9.4% des ovocytes totaux (1.1 ± 0.2 %), ce qui correspond à des taux de 0.6 à 100 % des ovocytes vitellogéniques (14.1 ± 4.1 %). Seules 37 femelles ont un taux d'atrésie des ovocytes totaux supérieur à 1 % dont 2 femelles avec un taux supérieur à 5 %. En terme de pourcentage d'atrésie par rapport au nombre d'ovocytes vitellogéniques, 39 femelles avaient un taux d'atrésie supérieur à 10 % dont 8 femelles avec un taux supérieur à 50 %.

Bien que le recrutement d'ovocytes de stade 3 soit continu, au cours de la vitellogénèse, un lot d'ovocytes se forme et s'isole de l'ensemble des autres. Une fécondité partielle ou par lot est donc déterminée dans la deuxième phase de la vitellogénèse. L'atrésie étant relativement anecdotique chez cette espèce, la fécondité potentielle peut être considérée égale à la fécondité par lot. Cependant, si au moins 2 lots d'ovocytes vitellogéniques sont visibles au même moment chez une femelle, le nombre total de lots produits n'est pas connu ; la fécondité annuelle reste donc indéterminée.

4.3.1.4. La fécondité

La fécondité partielle a été estimée à partir du lot d'ovocytes le plus avancé et isolé des autres, pour 54 femelles mesurant entre 63 et 88 cm (Lst). La fécondité absolue par lot varie selon les individus de 458 à 7 049, avec en moyenne 3 371 ovocytes par femelle (\pm intervalle de confiance \pm 365). Des corrélations significatives sont mises en évidence entre la fécondité absolue, la longueur standard et le poids du poisson éviscéré, mais pas avec son âge (Figure 68) ; en effet il n'existe pas de corrélation entre les âges et les tailles des femelles dont la fécondité a été établie, sans doute à cause de l'imprécision sur la détermination de l'âge. Le nombre d'ovocytes produits est donc directement lié à la taille et au poids des poissons, c'est à dire à leur condition physique, et non à leur âge. De manière générale la fécondité peut varier d'un facteur de 1.5 dans une même classe de taille ou d'âge ; ce facteur varie peu avec les classes considérées. Une femelle dont la fécondité est exceptionnellement faible (458 ovocytes) induit un facteur multiplicateur élevé dans la classe de taille 81-82 et dans la classe d'âge 20.

- fécondité = $74.35 \times \text{Lst} - 2\ 081$ (r = 0.34 et Pearson : p = 0.013)
- fécondité = $0.56 \times \text{poids} + 1\ 794$ (r = 0.34 et p = 0.011)
- fécondité = $-17.29 \times \text{âge} + 3\ 735$ (r = -0.05 et p = 0.723)

La fécondité relative par lot (pour 100 g de poisson éviscéré) est comprise dans une gamme allant de 10 à 219 ovocytes avec en moyenne 125 (\pm 12) ovocytes. Elle n'est pas corrélée significativement à la longueur, au poids ou l'âge de la femelle.

Si la fécondité par lot a pu être estimée dans cette étude, la fécondité totale annuelle ne l'a pas été ; les femelles étant asynchrones, le nombre de lots produits par chaque femelle n'a pas pu être déterminé.

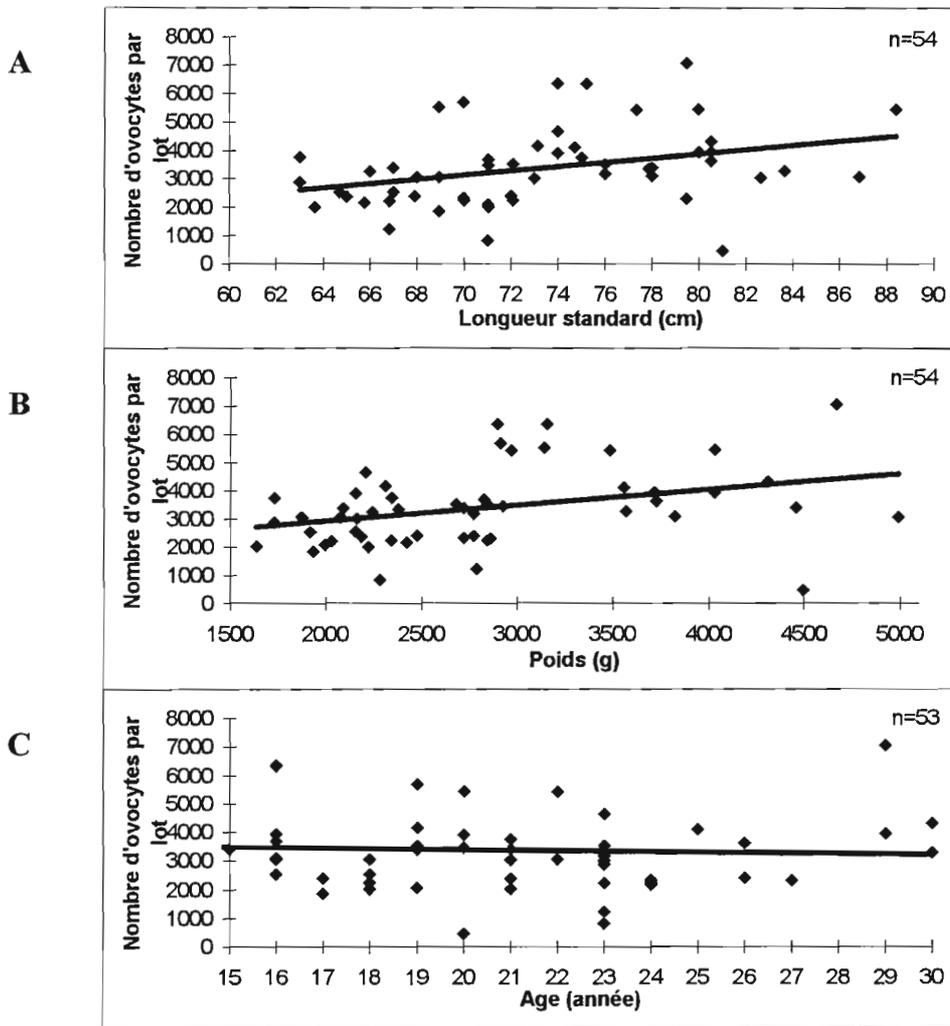


Figure 68. Relations entre la fécondité absolue et la longueur standard (A), le poids (B) et l'âge (C) de *Alepocephalus bairdii*.

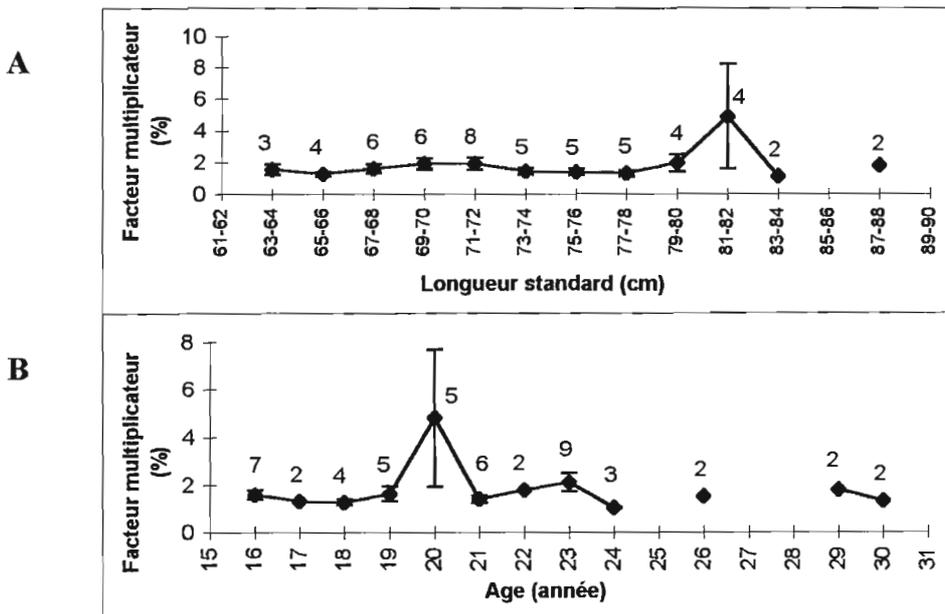


Figure 69. Plasticité de la fécondité de *Alepocephalus bairdii* par classes de taille (A) et par classes d'âge (B) ; 2-9 = nombre d'échantillons comparés, point = moyenne, barre = intervalle de confiance à 95%.

4.3.2. La reproduction de *Coryphaenoides rupestris*

4.3.2.1. La première maturité

Les examens macroscopique et microscopique des ovaires de 1 073 femelles de *C. rupestris* ont permis d'identifier 97 femelles immatures et 976 femelles matures.

Les femelles immatures avaient entre 3 et 26 ans et des tailles variant entre 5 et 16.5 cm (Lpa : longueur pré-anale) ; les femelles matures qui mesuraient entre 10 et 27 cm avaient entre 10 et 46 ans. Certaines femelles sont donc matures à partir de 10 cm alors que d'autres sont encore immatures à 16.5 cm. A 11.5 cm 50 % des femelles sont matures, c'est la taille qui sera retenue comme la L₅₀ de l'espèce. Elle correspond à un âge de 14 ans d'après la clé taille - âge (Figure 70). Les ogives de maturité par classes de taille et d'âge ont été calculées, elles permettent d'évaluer la biomasse féconde (Annexe 22).

4.3.2.2. La période de ponte

4.3.2.2.1. L'évolution des stades macroscopiques de maturité

L'échelle macroscopique définie a été utilisée pour classer 1 247 femelles en fonction de leur état de maturité : 106 étaient immatures (stade I) et 1 141 étaient matures (391 en stade II, 183 en stade III, 304 en stade IV et 263 en stade V) (Figure 71).

L'examen macroscopique des stades de maturité permet de cerner pour l'espèce les étapes principales du cycle sexuel.

- Les femelles au repos (stade II) sont présentes tout au long des 2 années de prélèvements dans de fortes proportions.
- Les femelles en maturation (stade III) apparaissent en décembre-janvier, culminent en nombre entre mars et mai puis sont moins nombreuses au second semestre.
- Des femelles matures de stade IV sont présentes dès le mois de février, mais leur nombre s'accroît à partir de mai et elles sont surtout bien représentées entre juin et octobre-novembre.
- Les femelles en fin de ponte (stade V) observées toute l'année, sont plus fréquentes pendant les derniers mois de l'année.

Ainsi chez C. rupestris, des femelles matures susceptibles de pondre sont observées de février à décembre, mais la majorité d'entre elles ne se reproduisent que dans les derniers mois de l'année.

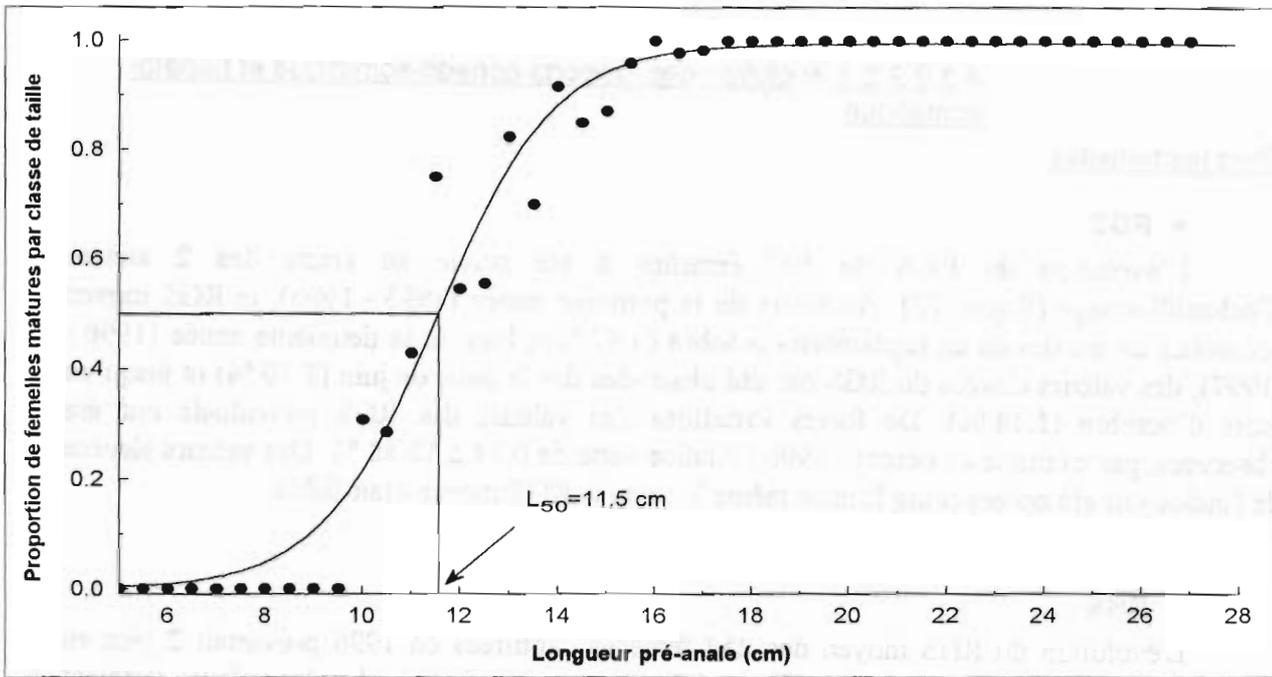


Figure 70. Taille de première maturité des femelles de *Coryphaenoides rupestris*.

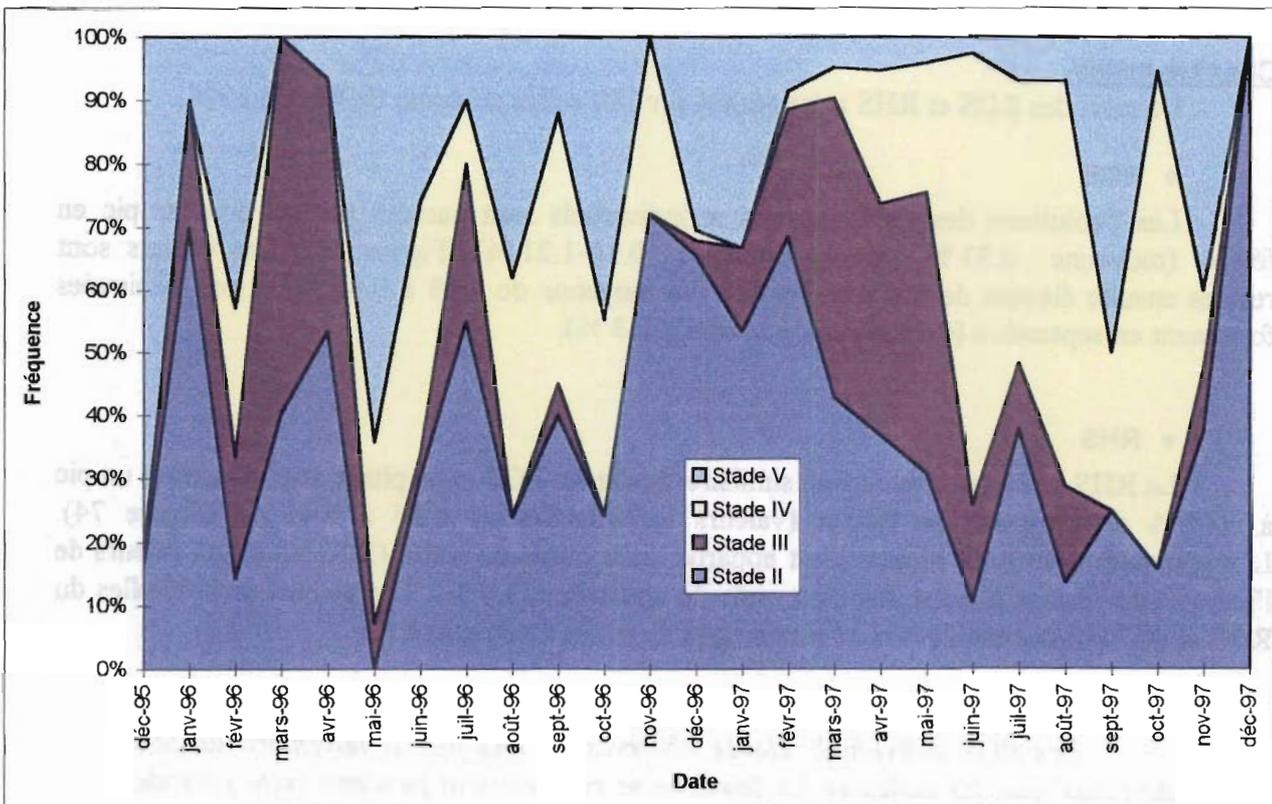


Figure 71. Répartition mensuelle des femelles matures de *Coryphaenoides rupestris* à différents stades macroscopiques de maturité sexuelle ; Stade II = début de maturation, Stade III = maturation, Stade IV = Mature, Stade V = Fin de ponte.

4.3.2.2. L'évolution des rapports gonado-somatique et hépatosomatique

Chez les femelles

◆ RGS

L'évolution du RGS de 507 femelles a été suivie au cours des 2 années d'échantillonnage (Figure 72). Au cours de la première année (1995 - 1996), le RGS moyen présentait un maximum en septembre - octobre (3.47 %) ; lors de la deuxième année (1996 - 1997), des valeurs élevées du RGS ont été observées dès le mois de juin (3.70 %) et jusqu'au mois d'octobre (5.14 %). De fortes variations des valeurs des RGS individuels ont été observées, par exemple en octobre 1996 : l'indice varie de 0.34 à 12.58 %. Des valeurs élevées de l'indice ont été notées toute l'année même lorsque le RGS moyen était faible.

◆ RHS

L'évolution du RHS moyen des 254 femelles capturées en 1996 présentait 2 pics en février (3.32 %) et en mai (3.59 %) (Figure 73), mais de juin à novembre les valeurs restaient élevées et de grande amplitude : de 0.68 à 9.08 % en septembre 1996. Les fortes valeurs de RHS (février, mai, août-septembre-octobre) sont apparues juste avant les fortes valeurs de RGS (avril, juin, septembre-octobre-novembre).

Chez les mâles

Le suivi des RGS et RHS a été réalisé sur 140 mâles au cours de l'année 1996.

◆ RGS

Les évolutions des RGS moyens et individuels sont passées par un premier pic en février (moyenne : 0.33 %, valeurs extrêmes : 0.10-1.21 %) (Figure 74). Les valeurs sont restées ensuite élevées de mai à novembre (en moyenne de 0.38 à 0.46 %) et ont diminuées fortement en septembre (0.18 %) et décembre (0.13 %).

◆ RHS

Le RHS a suivi une évolution similaire à celle du RGS et en phase avec elle, avec un pic à 4.47 % de moyenne en février (valeurs individuelles de 0.96 à 9.41 %) (Figure 74). L'augmentation du RHS moyen n'est apparue qu'au mois de juillet (2.75 %) et les valeurs de l'indice sont restées élevées jusqu'au mois de novembre (3.5 %). Les valeurs individuelles du RGS et du RHS étaient élevées en février puis de juillet à novembre.

Les RGS individuels élevés observés de mai-juin à novembre laissent supposer que les mâles et les femelles se reproduisent pendant cette période, cependant la majorité d'entre eux ne le font que de septembre-octobre à novembre-décembre. Les fortes variations inter-individuelles dans les valeurs des indices témoignent de développements sexuels asynchrones entre individus.

L'évolution simultanée ou avec un léger décalage des RGS et des RHS permet de penser qu'une partie des réserves du foie est consacrée à la production des gamètes.

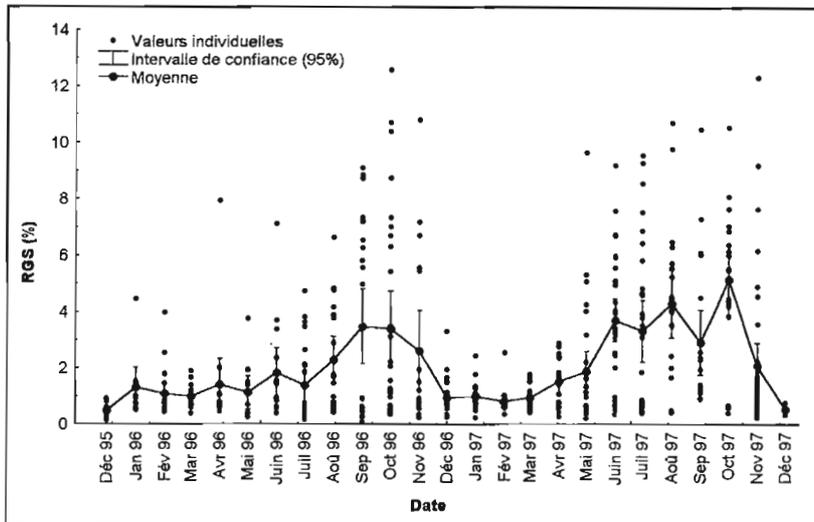


Figure 72. Evolutions des RGS moyens et individuels des femelles de *Coryphaenoides rupestris*, de décembre 1995 à décembre 1997.

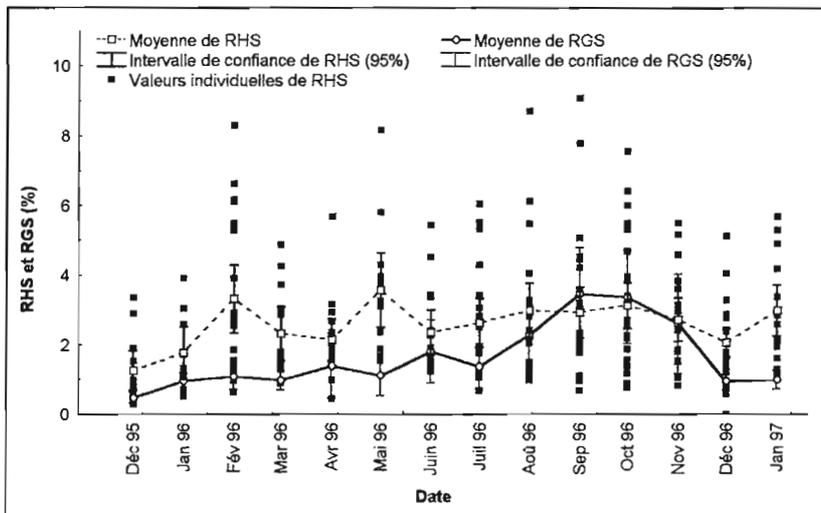


Figure 73. Evolutions des RGS et RHS moyens et des RHS individuels des femelles de *Coryphaenoides rupestris*, de décembre 1995 à janvier 1997.

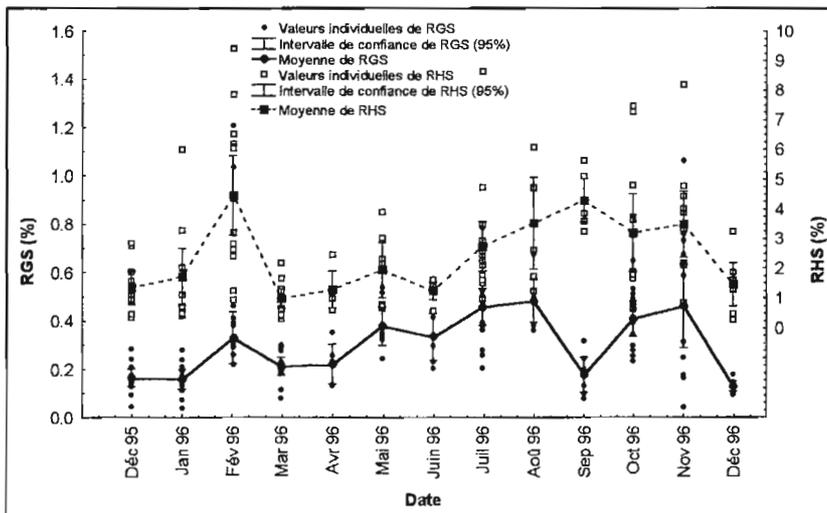


Figure 74. Evolutions des RGS et des RHS moyens et individuels des mâles de *Coryphaenoides rupestris* de décembre 1995 à décembre 1996.

4.3.2.2.3. Les types histologiques et leurs périodes d'apparition

Chez les femelles

Les 506 femelles adultes de *C. rupestris* examinées présentent 8 types histologiques (Figure 75 et Tableau 46 p.134).

- Le *type 1* caractérise une femelle au repos sexuel dont les ovaires ne contiennent que des ovocytes pré-vitellogéniques de stades 1 et 2.
- Les *types 2, 3, et 4* permettent de caractériser les états ovariens successifs d'une femelle en cours de maturation. Ce sont respectivement le début de vitellogenèse, la vitellogenèse avancée sans hiatus et la vitellogenèse avancée avec hiatus définies par l'apparition successive dans les ovaires d'ovocytes vitellogéniques de stades 3, 4, 5 et 6.
- Les *types 6 et 8*, ponte partielle avec hiatus et fin de ponte avec hiatus, caractérisent des femelles en cours ou en fin de ponte dont les ovaires contiennent des follicules post-ovulatoires.
- Enfin, les *types 9 et 10* décrivent la reprise de la vitellogenèse pendant la fin de la période de ponte et avant celle-ci : des ovocytes de stade 3 entrent en vitellogenèse alors que des ovocytes de stade 6, voire 5, sont toujours présents dans les ovaires.

En moyenne 20 femelles ont été examinées tous les mois de décembre 1995 à décembre 1997 (de 3 à 40) ; la distribution mensuelle des 8 types histologiques qu'elles pouvaient présenter a été établie pour localiser précisément la période de ponte (Tableau 52 p.166).

- 137 femelles en repos sexuel (*type 1*) et 125 en début de vitellogenèse (*type 2*) ont été observées au long des 2 années d'échantillonnage, excepté en janvier 1996 pour le *type 1* et en mars 1996 pour le *type 2*.
- Des femelles en vitellogenèse avancée sans hiatus (*type 3*), relativement peu nombreuses (32) ont été observées au cours de 2 longues périodes : décembre 1995 - avril 1996 et août 1996 - juin 1997.
- 161 femelles de *type 4* (vitellogenèse avancée avec hiatus) sont apparues de manière décalée dans le temps par rapport aux femelles de *type 3*. Elles n'ont été observées pendant les 2 années de l'étude qu'entre les mois de février et novembre inclus.
- 9 femelles en ponte partielle (*type 6*) ont été capturées en octobre - novembre 1996 et de mai à novembre 1997.
- C'est en fin ou en début d'année que 13 femelles en fin de ponte (*type 8*) ont été capturées : janvier, novembre et décembre 1996 et de septembre à novembre 1997.
- Il en est de même pour 15 femelles en reprise de vitellogenèse en fin de ponte (*type 9*) observées en janvier et octobre 1996, en septembre et novembre 1997 ; une femelle a été capturée en août 1996.
- 14 femelles en reprise de vitellogenèse avant la ponte (*type 10*) ont été observées pendant une plus grande période de l'année, de janvier à décembre 1996 et de mai à juillet 1997.

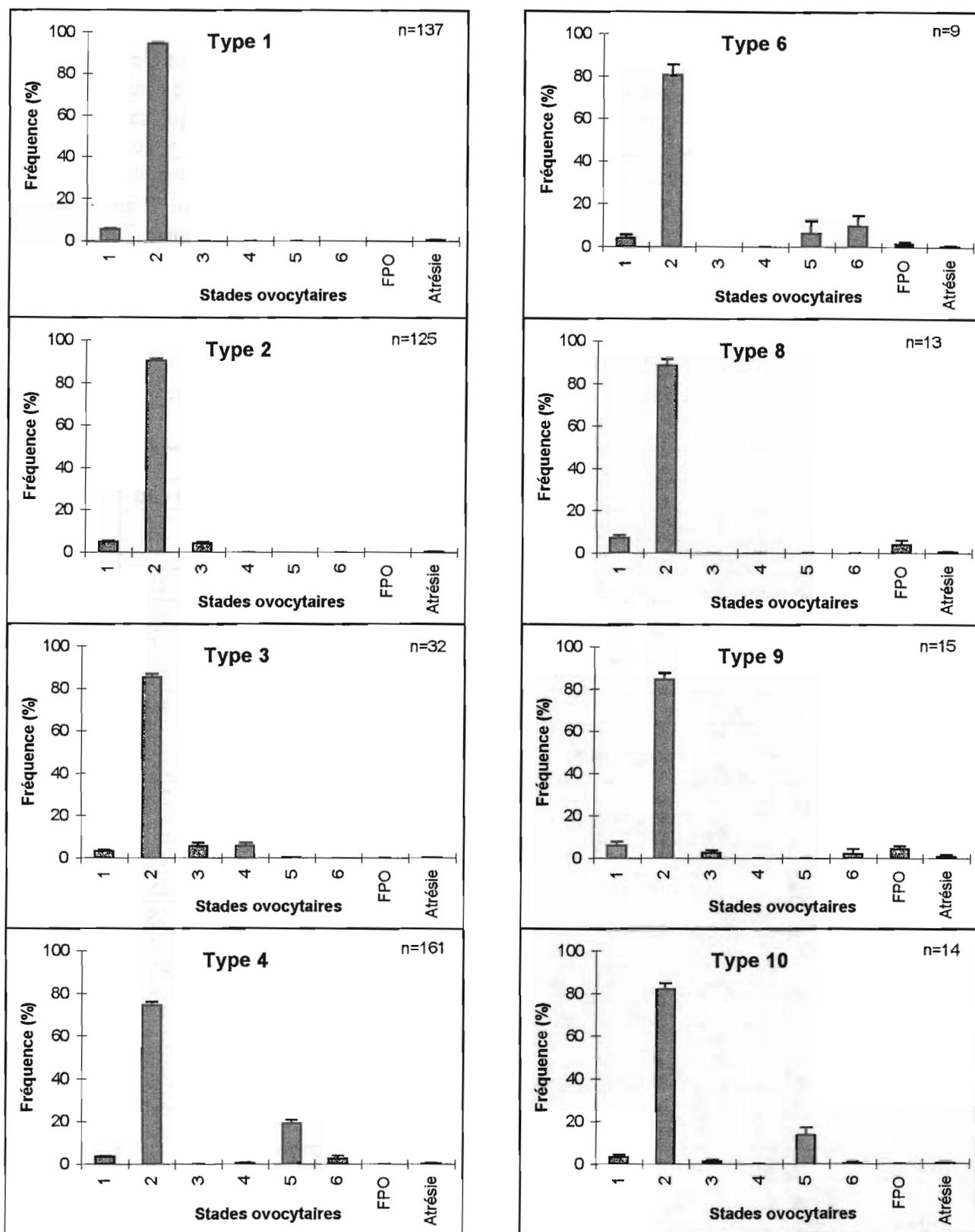


Figure 75. Types histologiques de distribution moyenne (+ intervalle de confiance à 95%) des fréquences des stades ovocytaires des femelles de *Coryphaenoides rupestris* ; type 1 = repos sexuel, type 2 = début de vitellogénèse, type 3 = vitellogénèse avancée sans hiatus, type 4 = vitellogénèse avancée avec hiatus, type 8 = fin de ponte avec hiatus, type 6 = ponte partielle avec hiatus, type 9 = reprise de vitellogénèse pendant la fin de la ponte, type 10 = reprise de vitellogénèse avant la ponte, n = nombre de poissons examinés.

La présence des femelles en ponte partielle de type 6 permet de définir avec certitude la période de ponte de l'espèce : elle était localisée en octobre et novembre en 1996, de mai à novembre en 1997. Cependant le nombre de ces femelles est très faible (9) ce qui explique sans doute la différence observée entre les 2 saisons et le manque de précision. De plus la période très courte observée en 1996 ne semble pas compatible avec la présence de février à novembre de femelles en vitellogenèse avancée avec hiatus (*type 4*). Les femelles semblent donc susceptibles de pondre de février à novembre, mais elles le feraient plutôt en fin d'année. De décembre à janvier aucune ponte n'a lieu (absence de femelles de *types 4* et *6*), mais cette période ne peut être considérée comme un repos puisque des femelles en vitellogenèse moins avancée de *types 2* et *3* y ont été observées.

Tableau 52. Distribution mensuelle des types histologiques présentés par les femelles *Coryphaenoides rupestris*.

Mois-année	Types								
	1	2	3	4	6	8	9	10	Total
Décembre 95	2	8	2						12
Janvier 96		4	2			1	2	1	10
Février 96	8	3	4	3				3	21
Mars 96	7			5					12
Avril 96	5	5	3	2					15
Mai 96	5	1		6					12
Juin 96	5	2		7				1	15
Juillet 96	12	1		6					19
Août 96	3	8	2	7			1		21
Septembre 96	10	5		9				2	26
Octobre 96	3	10	1	6	1		6	2	29
Novembre 96	4	8		2	2	1			17
Décembre 96	12	11	1			3		1	28
Janvier 97	6	8	1						15
Février 97	8	7	1	3					19
Mars 97	4	4	7	6					21
Avril 97	4	4	2	9					19
Mai 97	12	3		13	2			2	32
Juin 97	2	2	2	25	1				32
Juillet 97	7	6		13	1			2	29
Août 97	1	3		16					20
Septembre 97	6	5		5		2	2		20
Octobre 97	2	1		14	1	1			19
Novembre 97	8	14	4	4	1	5	4		40
Décembre 97	1	2							3
Total	137	125	32	161	9	13	15	14	506

Chez les mâles

En moyenne 5 mâles par mois ont été examinés microscopiquement et classés dans les 2 types histologiques définis (Tableau 53).

Des mâles matures ou prêts à émettre leurs gamètes ont été observés tous les mois sauf en décembre. Les individus en repos ou en maturation ont également été capturés tout au long de l'année y compris en décembre, mais ils étaient absents certains mois.

Les mâles peuvent donc émettre leur gamètes toutes l'année, cependant aucun individu mature ou en cours d'émission n'a été observé en décembre, ce qui confirme pour cette période l'arrêt de la reproduction déjà noté chez les femelles.

Tableau 53. Distribution mensuelle des types histologiques présentés par les mâles *Coryphaenoides rupestris*.

Mois-année	En repos ou en maturation	Mature ou en cours d'émission	Total
Janvier 96	3	2	5
Février 96	1	4	5
Mars 96		5	5
Avril 96	1	4	5
Mai 96	2	3	5
Juin 96	4	1	5
Juillet 96		5	5
Août 96	2	3	5
Septembre 96	4	1	5
Octobre 96	1	5	6
Novembre 96		4	4
Décembre 96	5		5
Total	24	36	60

4.3.2.2.4. Conclusion sur la période de ponte

Les 3 études réalisées afin de localiser la période de ponte de C. rupestris ont montré que les développements sexuels des mâles comme ceux des femelles sont asynchrones. La période de ponte est de ce fait très étendue : de février à novembre ; la reproduction a eu lieu pendant les mêmes périodes au cours des 2 années consécutives étudiées. Les femelles pondent en majorité à partir des mois de mai et juin jusqu'au mois de novembre. Il ne semble pas y avoir de repos simultané de l'ensemble des individus même si une période sans ponte a été identifiée en décembre et janvier.

4.3.2.3. La nature de la fécondité

Les 8 types histologiques représentés par des distributions moyennes de fréquence des stades ovocytaires regroupent parfois plusieurs "sous-types" dont la description détaillée ajoutée à celle des distributions des diamètres ovocytaires permet d'appréhender le mécanisme de la vitellogenèse et de définir la nature de la fécondité (Figure 76 p.169).

Type 1. Les femelles au repos (137) ne présentent dans leurs ovaires que des ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 (Figure 76A). Ils sont présents toute l'année dans les ovaires des femelles matures et immatures. La fréquence des ovocytes de stade 1 chez les femelles matures varie de 0,3 à 21,5 % selon les individus (moyenne \pm intervalle de confiance = 4,5 % \pm 0,2). Les ovocytes de stade 2 sont toujours présents dans de fortes proportions quelle que soit la femelle et son état de maturité : 28,8 - 99,0 % (85,3 % \pm 0,9). La distribution des diamètres ovocytaires est unimodale chez une femelle au repos avec un mode à 130 μm ; les ovocytes de stade 2 les plus avancés mesurent 310 μm .

Type 2. Le début de la vitellogenèse est marqué par le recrutement des ovocytes vitellogéniques de stade 3 dont la fréquence évolue entre 0,2 et 15,8 % (4,2 % \pm 0,6) chez les 125 femelles échantillonnées (Figure 76B). La distribution des diamètres ovocytaires est toujours unimodale avec le même mode que précédemment, mais elle s'étend vers de plus grands diamètres : les ovocytes de stades 3 atteignent 430 μm .

Type 3. Une partie des ovocytes vitellogéniques évolue en ovocytes de stade 4 alors qu'une autre reste au stade 3. Cette étape transitoire est visible chez 31 femelles (Figure 76C). Les diamètres ovocytaires sont alors distribués en 2 modes : le premier à 130 μm comprend les ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2, le second situé à 510 μm est constitué d'une majorité d'ovocytes de stade 4 ; les ovocytes de stade 3 font le lien entre les 2 modes.

Chez une femelle plus avancée dans la vitellogenèse, des ovocytes de stades 3, 4 et 5 sont observés simultanément (Figure 76D).

Type 4. Tous les ovocytes de stade 3 évoluent en ovocytes de stade 4 dont la fréquence varie entre 7,7 et 16,6 % (11,0 % \pm 3,8) chez les 4 femelles observées (Figure 76E). Un hiatus entre les ovocytes prévitellogéniques et les ovocytes vitellogéniques s'installe dès cette étape de la vitellogenèse et perdurera jusqu'à la fin du cycle sexuel. La distribution des diamètres ovocytaires présente 2 modes, situés à 130 et 490 μm , séparés par un hiatus de 40 μm .

- Une deuxième étape transitoire observée chez 5 femelles apparaît lorsque les ovocytes de stade 4 évoluent en ovocytes de stade 5 (Figure 76F).
- 138 femelles ne présentaient que des ovocytes vitellogéniques de stade 5, dont la fréquence variait de 3,9 à 69,5 % (21,6 % \pm 1,6) (Figure 76G). Les 2 modes mis en évidence sur les distributions de diamètres ovocytaires s'écartent bien que le hiatus entre les 2 lots d'ovocytes ne soit pas marqué. Le premier mode constitué d'ovocytes prévitellogéniques reste à des valeurs faibles (150 μm) alors que le deuxième tend vers de plus élevées (850 μm). Pour une

même distribution de fréquences des stades ovocytaires, une autre femelle présente une distribution des diamètres ovocytaires bimodale avec un hiatus prononcé de 620 μm et des modes à 150 et 1 170 μm (Figure 76G').

- Dans une troisième étape transitoire observée chez une seule femelle, les ovocytes de stade 5 s'hydratent et commencent à évoluer en ovocytes hyalins de stade 6 (Figure 76H).
- Juste avant la ponte, tous les ovocytes vitellogéniques s'hydratent ; la fréquence des ovocytes de stade 6 évolue entre 15,4 et 50,9 % ($29,3 \% \pm 6,0$) chez les 13 femelles observées (Figure 76I). La distribution trimodale des diamètres ovocytaires tend à montrer la formation d'au moins 2 lots parmi les ovocytes vitellogéniques de stade 6 dont les modes sont situés à 1 690 et 2 290 μm , l'autre mode étant celui des ovocytes prévitellogéniques.

Type 6. Le lot d'ovocytes hyalins est alors pondu en plusieurs fois : 6 femelles présentent à la fois des ovocytes de stade 6 et des follicules post-ovulatoires qui indiquent qu'une partie des ovocytes a été émise (Figure 76J). Des 2 lots d'ovocytes de stade 6, observés dans l'étape précédente, il n'en reste plus qu'un avec un mode à 1 450 μm , alors que le deuxième n'est plus représenté que par quelques ovocytes de 2 050 μm de diamètre.

Chez 3 autres femelles, les follicules post-ovulatoires sont observés en présence d'ovocytes de stade 5 confirmant ainsi que la ponte s'effectue en plusieurs fois (Figure 76K).

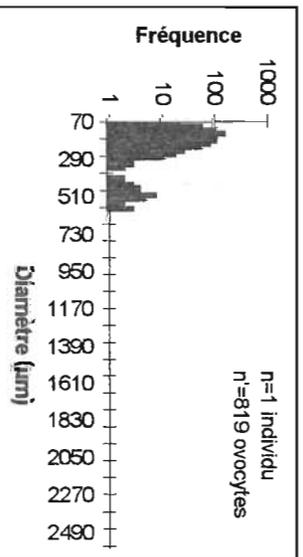
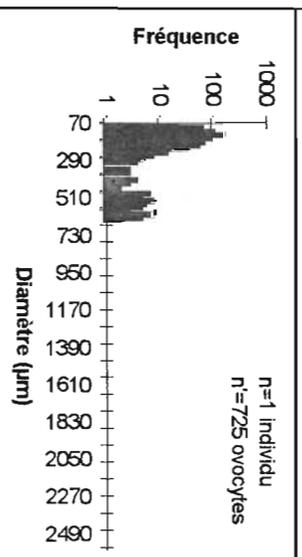
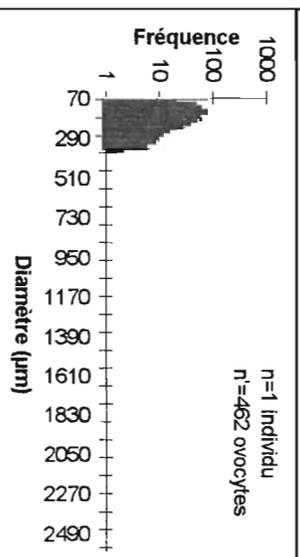
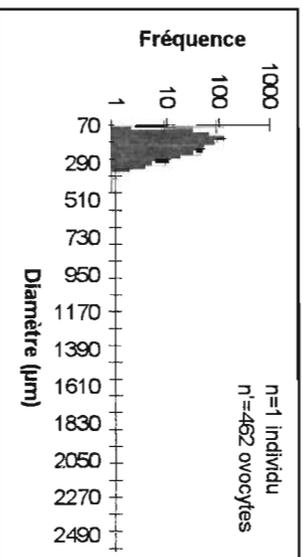
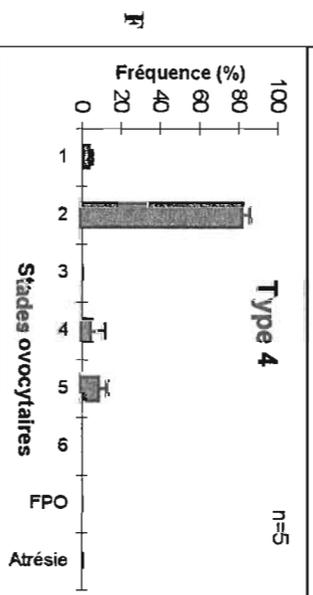
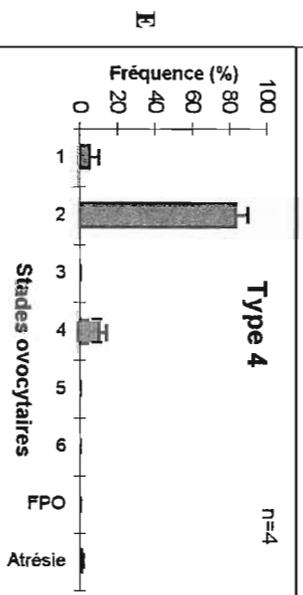
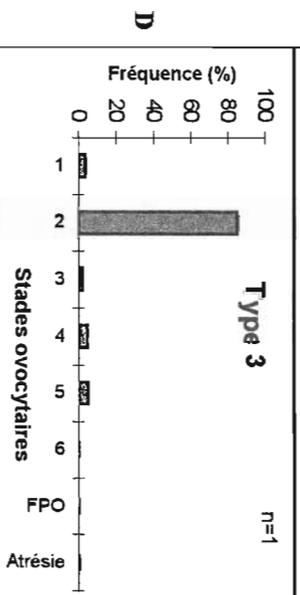
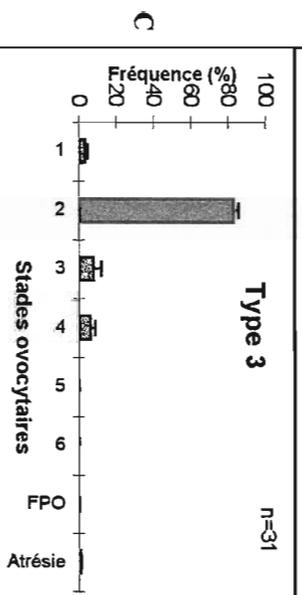
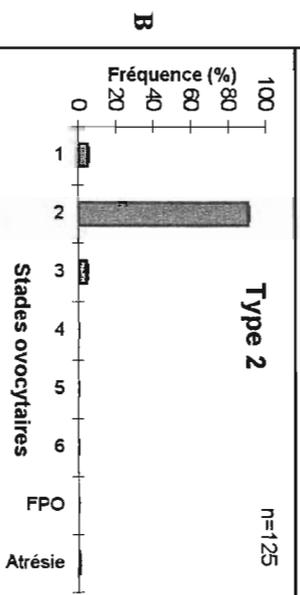
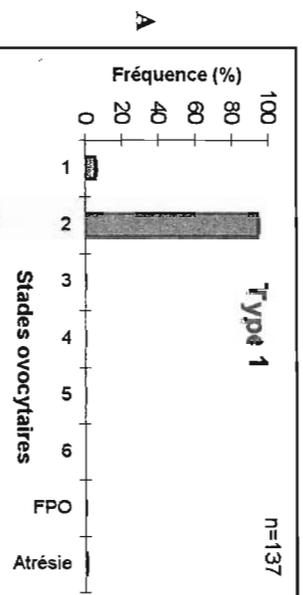
Type 8. La fin de la ponte est mise en évidence chez 13 femelles par l'absence totale d'ovocytes vitellogéniques et la présence de follicules post-ovulatoires dont la fréquence varie de 0,1 à 12,5 % ($4,0 \% \pm 2,1$) (Figure 76L).

Type 9. Un nouveau cycle de vitellogenèse reprend parfois dès la fin de la ponte : des follicules post-ovulatoires et des ovocytes vitellogéniques de stade 3 ont été observés simultanément chez 11 femelles (Figure 76M).

Cependant la vitellogenèse peut reprendre avant même la fin de la ponte alors que tous les ovocytes de stade 6 n'ont pas encore été émis ; ceci a été observé chez 4 femelles (Figure 76N). La distribution correspondante des diamètres ovocytaires est bimodale. Le mode des ovocytes les plus grands (1 370 μm) est constitué d'ovocytes de stade 6, alors que le mode des plus petits (150 μm) comprend à la fois des ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 et des ovocytes vitellogéniques de stade 3 qui atteignent 430 μm .

Type 10. La vitellogenèse peut redémarrer alors que la ponte n'a pas commencée : une femelle possédait à la fois dans ses ovaires des ovocytes de stades 3 et 6, sans qu'il y ait présence de follicules post-ovulatoires (Figure 76O).

Une nouvelle vitellogenèse peut aussi commencer alors que la précédente n'est pas encore terminée : des ovocytes de stades 3 et 5 ont été observés simultanément chez 13 femelles (Figure 76P). Le mode des ovocytes de stade 5 se situe à 1 430 μm alors que le mode des ovocytes plus petits situé à 190 μm est constitué d'ovocytes de stades 1, 2 et 3, ces derniers mesurant jusqu'à 390 μm .



Le recrutement des ovocytes vitellogéniques de stade 3 n'est pas continu pendant la vitellogenèse. Le lot d'ovocytes entrant en vitellogenèse évolue dans les grandes tailles en provoquant la formation d'un hiatus entre les ovocytes prévitellogéniques et vitellogéniques. Au moment de l'hydratation, ce lot unique semble se subdiviser en plusieurs lots qui seront pondus successivement. Une nouvelle vitellogenèse peut reprendre juste après la fin des pontes, pendant une ponte partielle ou même avant le début des pontes.

Des ovocytes atrétiques ont pu être observés chez 230 femelles de tous types (sur les 506 examinées). L'atrésie atteint en moyenne $0,8 \% \pm 0,2$ de l'ensemble des ovocytes (de 0,04 à 19,1 %) ce qui correspond à un taux moyen estimé de $42,3 \% \pm 5,7$ d'atrésie des ovocytes vitellogéniques (de 0,3 à 100 %). Cependant seules 51 femelles présentaient un taux d'ovocytes atrétiques supérieur à 1 % par rapport aux ovocytes totaux et parmi celles-ci, un taux supérieur à 5 % n'a été observé que chez 3 femelles. Le taux d'ovocytes atrétiques par rapport aux ovocytes vitellogéniques était supérieur à 10 % chez 127 femelles dont 88 avaient un taux supérieur à 50 %. Ces dernières étaient toutes en repos sexuel et dans ce cas l'atrésie touche les quelques ovocytes vitellogéniques qui n'ont pas été pondus.

La formation d'un lot isolé d'ovocytes vitellogéniques qui sera pondus en plusieurs fois indique clairement la nature déterminée de la fécondité partielle de C. rupestris. Les femelles présentant un taux d'atrésie important sont toutes en fin de ponte ou en repos sexuel, ces taux ne portent en fait que sur quelques ovocytes non pondus, il n'y a pas d'atrésie massive avant le début des pontes, tous les ovocytes entrant en vitellogenèse vont être pondus : la fécondité potentielle est donc égale à la somme des fécondités partielles. Cependant la reprise immédiate de la vitellogenèse, qui peut avoir lieu à n'importe quel moment de l'année, laisse supposer que plusieurs cycles de vitellogenèse ont lieu au cours desquels un seul lot est produit : la fécondité annuelle de C. rupestris est donc indéterminée.

4.3.2.4. La fécondité

La fécondité partielle ou fécondité par lot (ou par cycle de vitellogenèse) a été déterminée chez 62 femelles de 13 à 27 cm de longueur pré-anale, en comptant le nombre d'ovocytes présents dans le lot le plus avancé et isolé des ovocytes prévitellogéniques. La fécondité absolue par lot est en moyenne de 23 189 ovocytes ($\pm 4 066$) et varie de 2 489 à 68 780. La fécondité absolue est corrélée significativement avec la longueur, le poids et l'âge du poisson par les relations (Figure 77) :

- fécondité = $3 681.4 \times \text{longueur} - 46 543$ (r = 0.78 et Pearson : p = 0.000)
- fécondité = $28.54 \times \text{poids} - 2 187.3$ (r = 0.79 et Pearson : p = 0.000)
- fécondité = $618.61 \times \text{âge} + 4 760$ (r = 0.26 et Pearson : p = 0.048)

La fécondité relative par lot (pour 100 g de poisson éviscéré) est en moyenne de 2 532 ovocytes (± 255) et varie de 465 à 5 945 selon les femelles. Elle n'est pas significativement corrélée à la longueur, au poids et à l'âge du poisson.

Bien que la fécondité par lot ou par cycle ait été estimée, le nombre de cycles de vitellogenèse par an n'étant pas connu (au moins 2 lots), la fécondité annuelle n'a pas pu être évaluée.

En moyenne la fécondité par lot peut varier dans une même classe de taille d'un facteur de 1.6, le facteur multiplicateur moyen oscille entre 1.14 et 2.02 sauf dans la classe de taille 21 où il atteint la valeur particulièrement forte de 4.01 (Figure 78A). Si la classe d'âge 23 est exclue de l'analyse (facteur multiplicateur exceptionnellement fort de 18.6), des classes d'âge 18 à 30 la fécondité varie en moyenne d'un facteur 2.4 dans une même classe (Figure 78B). Au-delà de cet âge le facteur multiplicateur est plus élevé (4.0 en moyenne). D'autres échantillons seraient nécessaires pour affirmer que les écarts de fécondité entre individus augmentent chez les poissons les plus âgés.

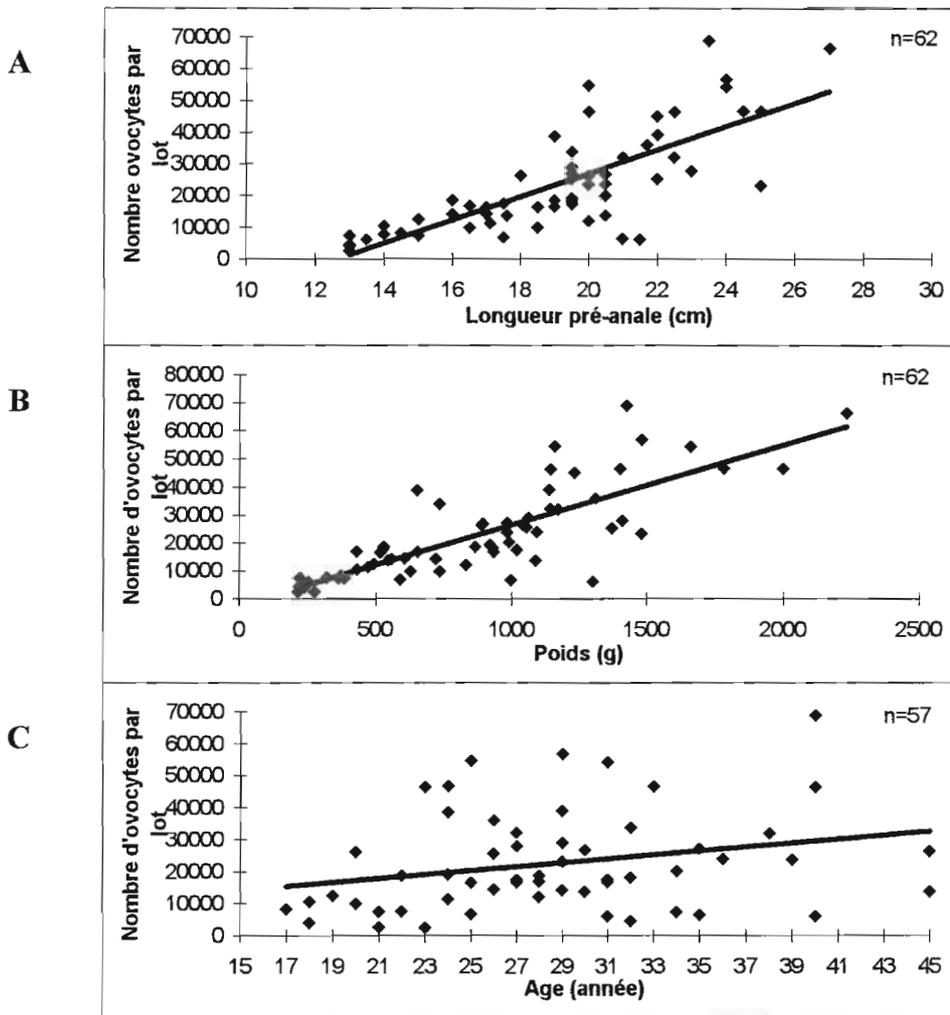


Figure 77. Relations entre la fécondité absolue et la longueur pré-anale (A), le poids (B) et l'âge (C) de *Coryphaenoides rupestris*.

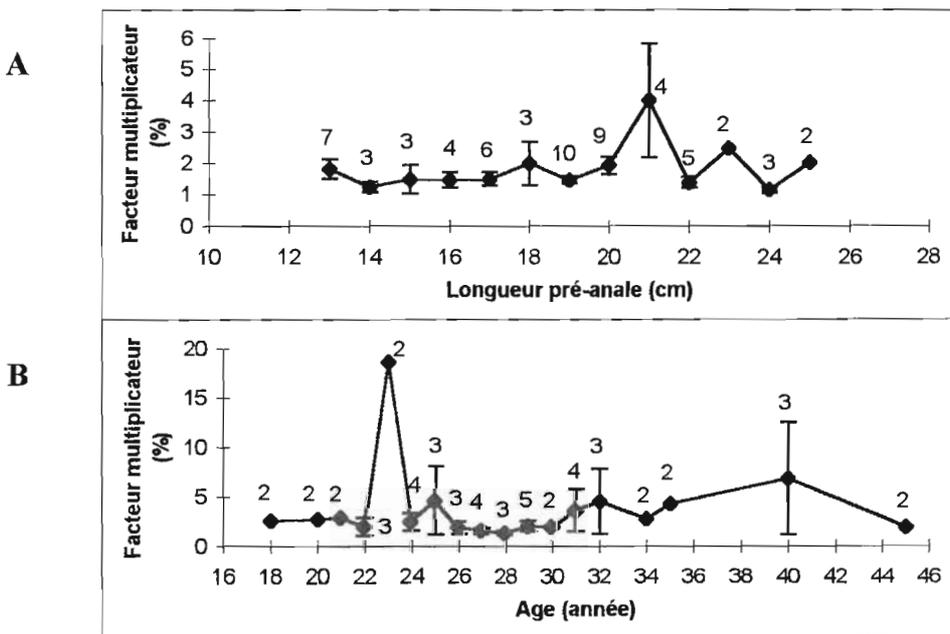


Figure 78. Plasticité de la fécondité de *Coryphaenoides rupestris* par classes de taille (A) et par classes d'âge (B) ; 2-10 = nombre d'échantillons comparés, point = moyenne, barre = intervalle de confiance (95%).

4.3.3. La reproduction de *Helicolenus dactylopterus*

4.3.3.1. La première maturité

L'examen macroscopique ne permet pas pour cette espèce de distinguer les femelles matures au repos des femelles immatures. Une étude histologique est donc nécessaire pour déterminer l'état de maturité des poissons. Les ovaires de 566 femelles mesurant entre 9 et 32 cm ont été examinés microscopiquement. Aucun critère histologique n'a permis de différencier les femelles immatures des matures au repos. Cependant la femelle la plus petite montrant des signes de vitellogenèse, indice de maturité, mesurait 13 cm et était âgée de 7 ans ; les femelles les plus jeunes en maturation avaient 5 ans et mesuraient entre 14 et 20 cm. Ce sont donc la longueur 13 cm et l'âge 5 ans qui seront retenus comme les paramètres de première maturité.

4.3.3.2. La période de ponte

4.3.3.2.1. L'évolution des stades macroscopiques de maturité

Au cours des 2 années d'échantillonnage, l'état de maturité de 1 258 femelles a été déterminé macroscopiquement. Les femelles immatures et les matures au repos n'étant pas identifiables, elles ont toutes été considérées comme matures (982 en stade II, 101 en stade III, 70 en stade IV et 105 en stade V).

Chez cette espèce l'apparition successive des femelles aux différents stades de maturité est particulièrement nette (Figure 79).

- Les femelles au repos (stade II), observées toute l'année, représentent la totalité des captures de juillet-août à décembre.
- Les femelles en maturation (stade III), sont présentes de janvier à juin (une mauvaise identification du stade explique la quasi absence de femelles de stade III en 1996).
- Les femelles matures (stade IV) sont observées à partir de février-mars jusqu'au mois de juin, mais leur nombre chute en mai.
- Les femelles en fin de ponte (stade V) apparaissent en mai ; après le mois de juillet elles ne sont plus capturées.

La présence de femelles matures de stade IV permet de limiter la période de ponte de l'espèce à 4 mois, de mars à juin, même si certaines parvenues à ce stade sont observées dès le mois de février et d'autres ont déjà fini de pondre en mai.

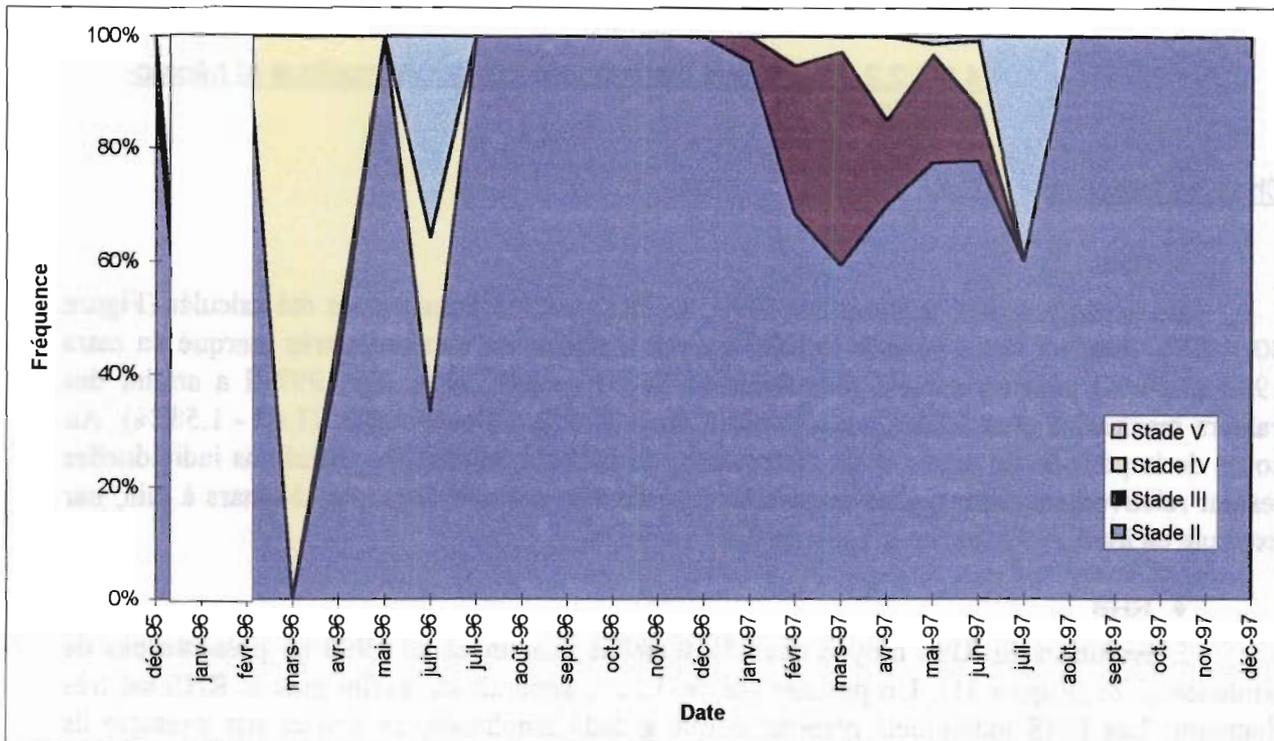


Figure 79. Répartition mensuelle des femelles matures de *Helicolenus dactylopterus* à différents stades macroscopiques de maturité sexuelle ; Stade II = début de maturation, Stade III = maturation, Stade IV = mature, Stade V = fin de ponte.

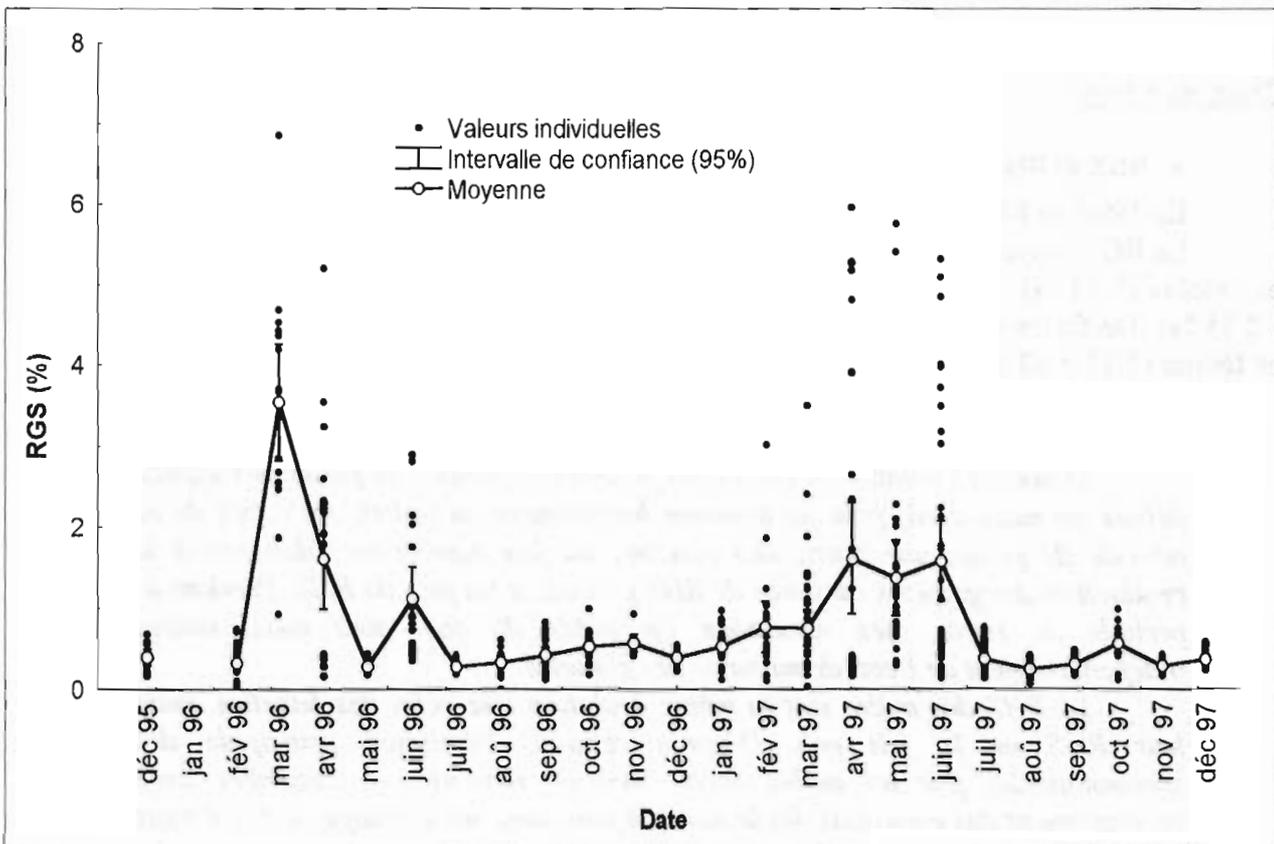


Figure 80. Evolutions des RGS moyens et individuels des femelles de *Helicolenus dactylopterus* de décembre 1995 à décembre 1997.

4.3.3.2. L'évolution des rapports gonado-somatique et hépatosomatique

Chez les femelles

◆ RGS

De décembre 1995 à décembre 1997, les RGS de 565 femelles ont été calculés (Figure 80 p.177). Pendant cette période le RGS moyen a atteint un maximum très marqué en mars 1996 (3.54 %) puis un second plus faible (1.13 %) en juin 1996. En 1997 il a atteint des valeurs maximales plus faibles, mais le pic a duré 3 mois : d'avril à juin (1.62 - 1.58 %). Au cours de la période de repos et de maturation, de juillet à janvier, les variations individuelles restent relativement faibles, elles augmentent pendant la période de ponte, de mars à juin, par exemple en avril 1997 l'indice a varié de 0.17 à 5.96 %.

◆ RHS

L'évolution du RHS moyen des 259 femelles examinées en 1996 ne présente pas de tendance nette (Figure 81). Un premier pic de 3.51% apparaît en février puis le RHS est très fluctuant. Les RHS individuels présentent une grande amplitude, en février par exemple ils varient entre 0.73 et 6.06 %.

En 1996 le premier pic des RHS moyens (février) est apparu un mois avant le pic des RGS (mars). Le RHS présente ensuite de fortes variations mensuelles alors que le RGS reste constant.

Chez les mâles

◆ RGS et RHS

En 1996, le RGS et le RHS ont également été calculés pour 111 mâles (Figure 82).

Le RGS moyen présente des valeurs plus élevées de juin à décembre avec un maximum en octobre (0.55 %). Le RHS moyen, a les valeurs les plus élevées entre février et juillet (2.98 - 2.35 %). De fortes variations individuelles sont observées au moment des pics, par exemple en février (1.33-5.03 %).

D'après l'évolution des RGS des femelles la période de ponte de l'espèce débute en mars-avril, pour se terminer brutalement en juillet. Au cours de la période de ponte, une partie des réserves du foie semble être destinée à la production des gamètes : les pics de RHS précèdent les pics de RGS. Pendant la période de repos, des variations du poids du foie sont aussi notées indépendamment de l'état de maturité des gonades.

Le RHS des mâles suit la même évolution que celui des femelles, mais leur RGS ne le fait pas. D'après celui-ci, l'émission principale des spermatozoïdes par les mâles aurait lieu de novembre à décembre avec probablement des émissions dès le mois de juin, avec un décalage de 5 à 6 mois par rapport à la période de ponte des femelles. L'examen microscopique des testicules est donc nécessaire pour localiser avec certitude la période d'émission des spermatozoïdes.

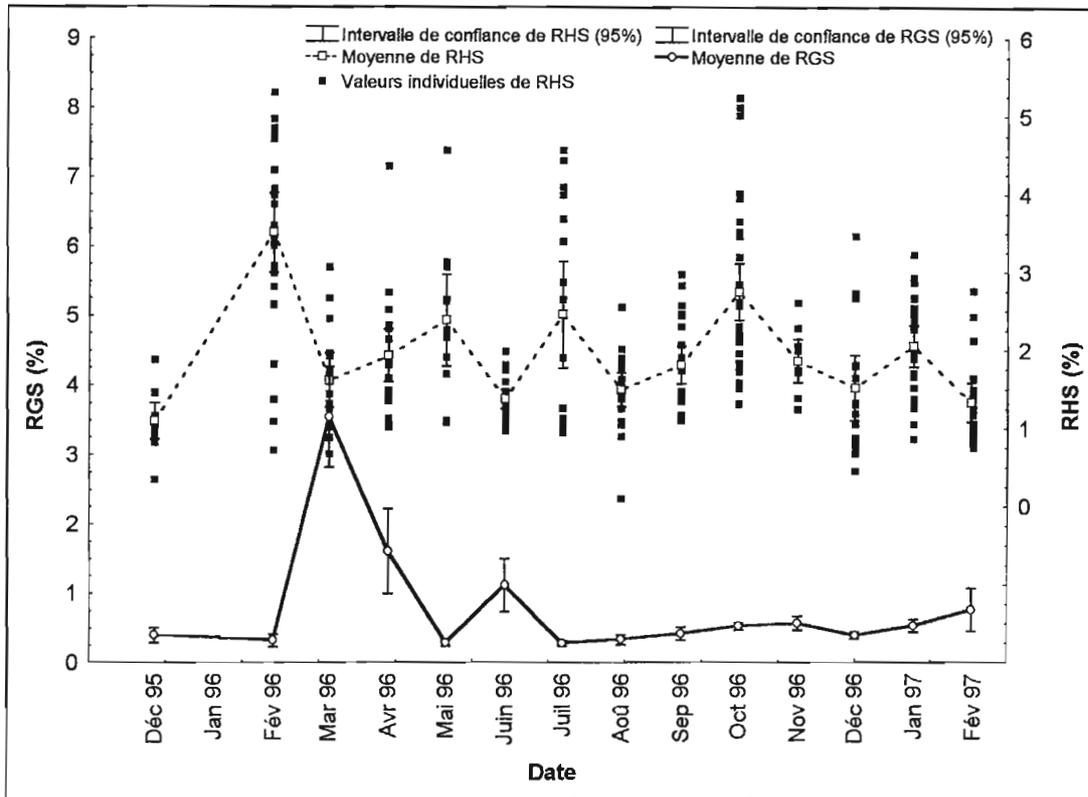


Figure 81. Evolutions des RGS et RHS moyens et des RHS individuels des femelles de *Helicolenus dactylopterus* de décembre 1995 à février 1997.

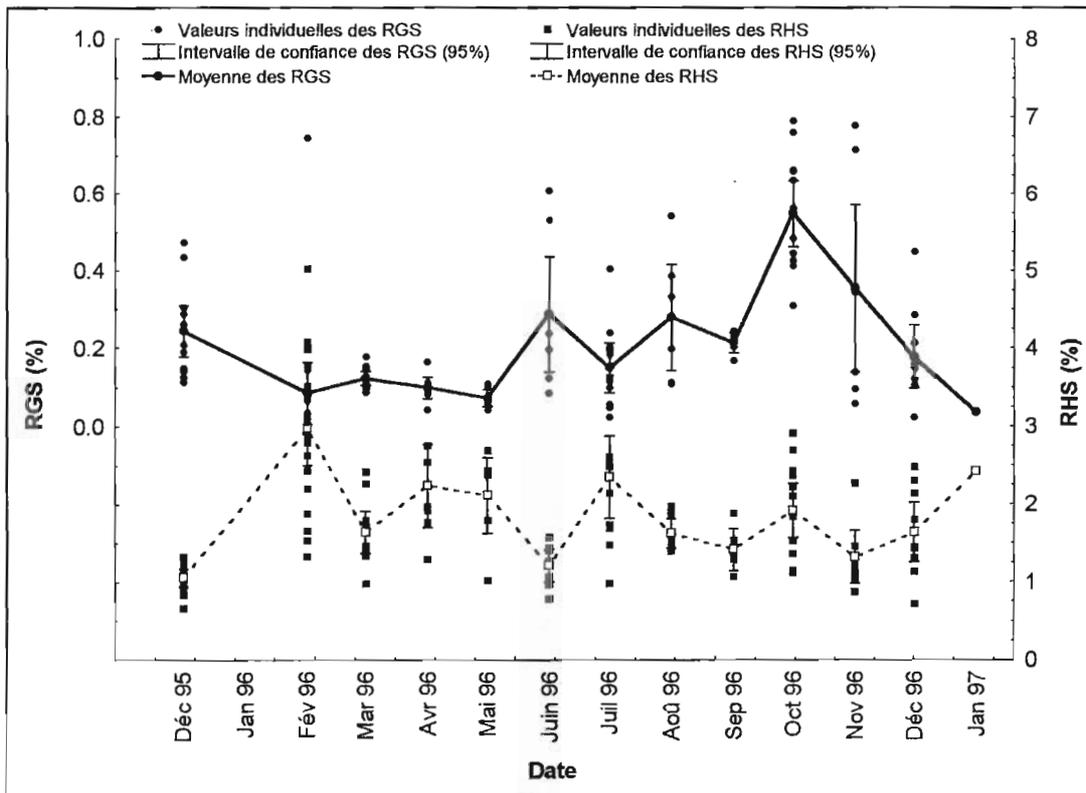


Figure 82. Evolutions des RGS et RHS moyens et individuels des mâles de *Helicolenus dactylopterus* de décembre 1995 à janvier 1997.

4.3.3.2.3. Les types histologiques et leurs périodes d'apparition

Chez les femelles

Les 529 femelles matures de *Helicolenus dactylopterus* présentent 7 types différents de distribution moyenne des fréquences des stades ovocytaires (Tableau 46 p.134 et Figure 83).

- Le *type 1* décrit l'état des ovaires d'une femelle en repos sexuel chez laquelle il n'y a que des ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2.
- Les *types 2* et *3* (début de vitellogenèse et vitellogenèse avancée sans hiatus) sont caractéristiques des femelles en maturation dans les ovaires desquelles des ovocytes de stades 3, 4, 5 et 6 peuvent être observés.
- Les femelles de *types 5* et *6* (ponte partielle sans et avec hiatus) ont commencé à pondre, des follicules post-ovulatoires sont présents dans leurs ovaires ; les distributions de fréquences de stades ovocytaires peuvent ou non présenter un hiatus de stade 3.
- Les *types 7* et *8* caractérisent les femelles en fin de ponte sans ou avec hiatus ; dans les 2 cas, le nombre d'ovocytes vitellogéniques est faible et des ovocytes atrétiques sont observés. Pour les femelles de *type 8*, fin de ponte avec hiatus, la discontinuité dans la distribution des fréquences des stades ovocytaires n'est pas visible car la figure présentée est une distribution moyenne.

Les 529 femelles examinées ont été classées mensuellement par type pour établir la période de ponte de l'espèce (de 9 à 39 femelles par mois, 22 en moyenne) (Tableau 54 p.182).

- Les 361 femelles en repos (*type 1*) ont été observées tout au long des 2 années d'échantillonnage, sauf en mars et juin 1996.
- Les 36 femelles en début de vitellogenèse (*type 2*) apparaissent sur des périodes plus courtes : de décembre 1995 à février 1996, de décembre 1996 à avril 1997 et de novembre à décembre 1997.

Les femelles des *types 3, 5, 6, 7* et *8* ont aussi été observées pendant des périodes courtes, décalées les unes par rapport aux autres.

- Les 37 femelles en vitellogenèse avancée sans hiatus (*type 3*), présentes en mars - avril 1996, ont été observées dès le mois de janvier et jusqu'au mois de juin en 1997.

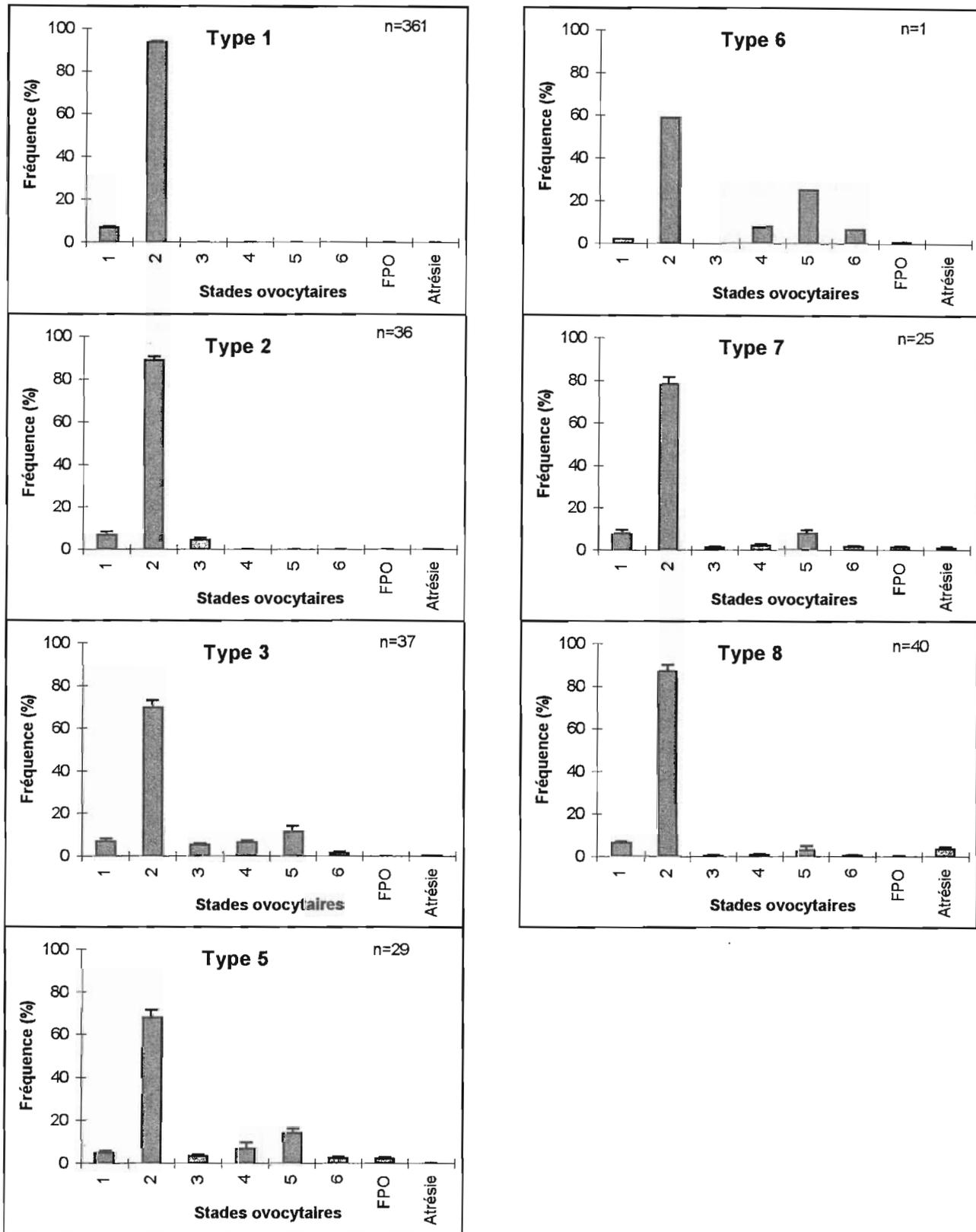


Figure 83. Types histologiques de distribution moyenne (+ intervalle de confiance à 95%) des fréquences des stades ovocytaires des femelles de *Helicolenus dactylopterus* ; *type 1* = repos sexuel, *type 2* = début de vitellogenèse, *type 3* = vitellogenèse avancée sans hiatus, *type 5* = ponte partielle sans hiatus, *type 6* = ponte partielle avec hiatus, *type 7* = fin de ponte sans hiatus, *type 8* = fin de ponte avec hiatus, n = nombre de poissons examinés.

- Les 29 femelles en ponte partielle sans hiatus (*type 5*) ont été capturées de mars à juin au cours des 2 années.
- Une femelle en ponte partielle avec hiatus (*type 6*) a été capturée en avril 1997.
- Les 25 femelles en fin de ponte sans hiatus (*type 7*), présentes dès le mois de mars jusqu'au mois de juin en 1996, n'apparaissent qu'en mai et juin en 1997.
- Les 40 femelles en fin de ponte avec hiatus (*type 8*) ont été capturées sur de plus longues périodes, d'avril à août en 1996 et d'avril à juin en 1997.

La présence de femelles en ponte partielle, avec hiatus ou non (types 5 et 6), permet de localiser la période de ponte de l'espèce entre mars et juin. Les dernières femelles en fin de ponte (types 7 et 8) observées en juillet et août 1996 avaient dans leurs ovaires un fort pourcentage d'atrésie.

Tableau 54. Distribution mensuelle des types histologiques présentés par les femelles de *Helicolenus dactylopterus*.

Mois-année	Type							Total
	1	2	3	5	6	7	8	
Décembre 95	9	2						11
Janvier 96								0
Février 96	11	1						12
Mars 96			9	5		1		15
Avril 96	1		2	1		4	11	19
Mai 96	11							11
Juin 96				4		5	9	18
Juillet 96	15						1	16
Août 96	15						4	19
Septembre 96	21							21
Octobre 96	31							31
Novembre 96	9							9
Décembre 96	15	1						16
Janvier 97	18	2	1					21
Février 97	6	7	6					19
Mars 97	11	8	14	1				34
Avril 97	18	1	3	7	1		2	32
Mai 97	6			1		11	11	29
Juin 97	20		2	10		4	2	38
Juillet 97	31							31
Août 97	39							39
Septembre 97	24							24
Octobre 97	15							15
Novembre 97	27	2						29
Décembre 97	8	12						20
Total	361	36	37	29	1	25	40	529

Chez les mâles

De décembre 1995 à janvier 1997, de 1 à 12 poissons par mois ont été classés dans les 2 types histologiques présentés par les mâles (Tableau 55).

Les mâles matures ou prêts à émettre leurs gamètes ont été capturés en décembre 1995, de février à mai et de août à décembre 1996. Leur nombre est maximum en décembre 1995 et en octobre 1996. Les poissons en repos ou en maturation ont été observés de février à 1996 à janvier 1997.

L'émission décalée des spermatozoïdes supposée par l'étude des RGS est confirmée par les observations histologiques. Le nombre maximum de mâles matures est observé en décembre 1995 et octobre 1996 soit environ 4 à 6 mois avant la ponte des femelles. Des mâles émettent cependant leur gamètes en même temps que les femelles. Le décalage entre les émissions des mâles et les pontes des femelles laisse supposer une insémination et une fécondation interne différée chez cette espèce. Ce phénomène a déjà été observé chez des espèces de la même famille.

Tableau 55. Distribution mensuelle des types histologiques présentés par les mâles de *Helicolenus dactylopterus*.

Mois-année	En repos ou en maturation	Mature ou en cours d'émission	Total
Décembre 95		10	10
Janvier 96			
Février 96	6	1	7
Mars 96	7	3	10
Avril 96	1	6	7
Mai 96	3	3	6
Juin 96	7		7
Juillet 96	9		9
Août 96	5	1	6
Septembre 96	4	2	6
Octobre 96	1	11	12
Novembre 96	2	4	6
Décembre 96	5	2	7
Janvier 97	1		1
Total	51	43	94

L'insémination interne

L'existence d'une insémination interne a été supposée chez cette espèce après avoir constaté un décalage entre les périodes d'émission des gamètes mâles et femelles. La présence de spermatozoïdes a alors été recherchée sur les coupes histologiques des ovaires qui ont donc fait l'objet d'un deuxième examen pour démontrer la fécondation interne.

Des capsules ressemblant à des vaisseaux sanguins et disposées régulièrement ont été remarquées chez certaines femelles à la base des lamelles ovariennes, à proximité du rachis de l'ovaire (chez *H. dactylopterus* la lumière de l'ovaire est périphérique et la croissance des lamelles ovariennes centrifuge). A un grossissement plus fort ces capsules se distinguent des vaisseaux sanguins par la présence de flagelles bien discernables derrière les cellules facilement identifiables comme étant des spermatozoïdes. Ces capsules de spermatozoïdes localisées dans les ovaires de *H. dactylopterus* confortent l'hypothèse de l'existence d'une insémination des femelles et expliquent le décalage observé dans la période d'émission des mâles et celle de ponte des femelles. La fécondation est différée au moment de l'ovulation.

Immédiatement après l'insémination des groupes de spermatozoïdes se constituent entre les lamelles ovariennes, à leur base (stade 1). En les entourant le tissu conjonctif ovarien forme des capsules qui selon la densité de leur contenu peuvent être classées en 2 autres stades :

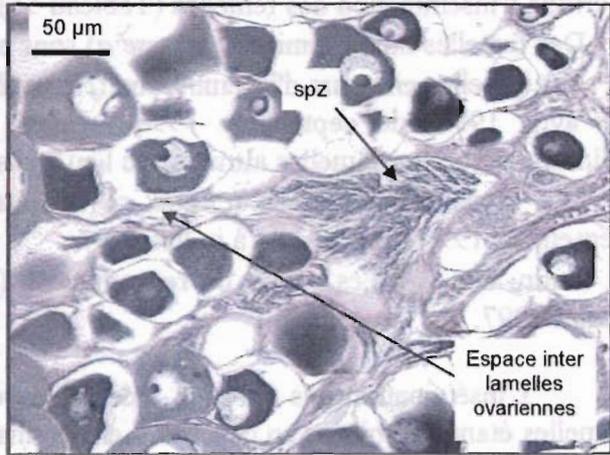
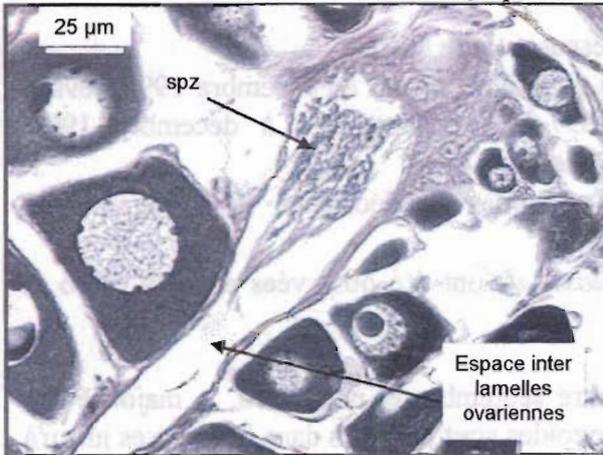
- Stade 1 : les capsules sont en cours de formation, elles ne sont pas fermées et se présentent sous la forme d'une accumulation de spermatozoïdes entre 2 lamelles ovariennes ; dans certains cas des spermatozoïdes sont visibles dans tous les espaces libres dans l'ovaire (Planche 6).
- Stade 2 : les capsules sont fermées, bien circulaires et contiennent de nombreux spermatozoïdes (Planche 6).
- Stade 3 : les capsules sont en partie vidées, elles ne contiennent plus que quelques spermatozoïdes (Planche 6).

Après l'insémination des femelles les spermatozoïdes se propagent donc dans la lumière de l'ovaire entre la paroi extérieure et les lamelles ovariennes. Ils pénètrent entre les lamelles et s'encapsulent à la base de celles-ci dans le tissu conjonctif interne du rachis de l'ovaire.

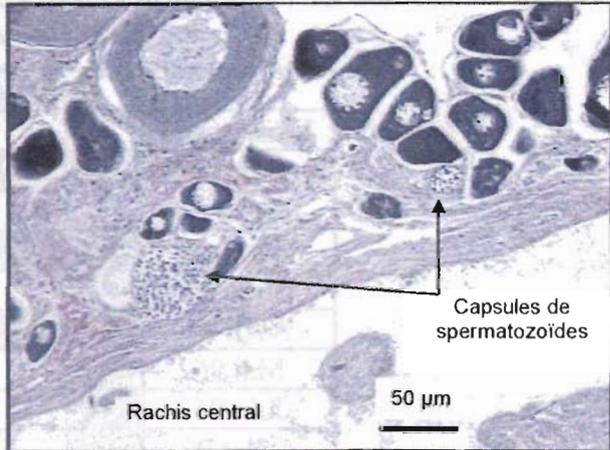
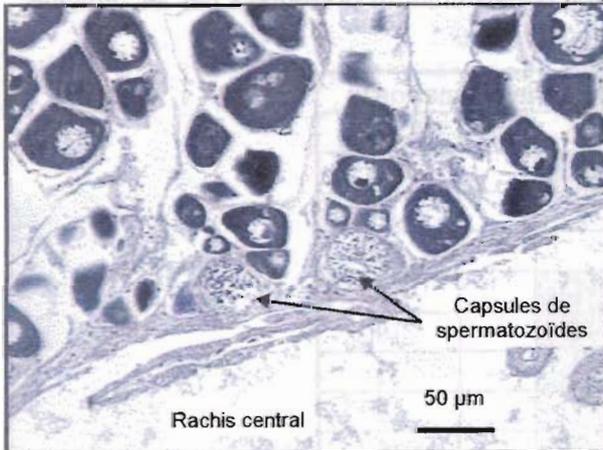
Afin de déterminer à quel moment s'effectue l'insémination et chez quelles femelles, la présence dans les ovaires des capsules de spermatozoïdes aux différents stades a été notée et chaque femelle examinée a été placée dans l'une des 4 classes définies ci-dessous :

- Chez les femelles non inséminées, de *classe a*, aucune capsule de spermatozoïdes n'est observable.
- Dans les ovaires de femelles en cours d'insémination, de *classe b*, la présence de capsules en formation (stade 1) et formées (stade 2) est notée ; chez certaines femelles des spermatozoïdes sont observés dans la lumière périphérique de l'ovaire.
- Chez les femelles inséminées, de *classe c*, seules des capsules formées (stade 2) sont présentes.
- Les femelles en fin de reproduction, de *classe d*, sont caractérisées par la présence dans leurs ovaires de capsules en partie vides (stade 3).

Stade 1 (capsule en cours de formation)



Stade 2 (capsule fermée)



Stade 3 (capsule en partie vidée)

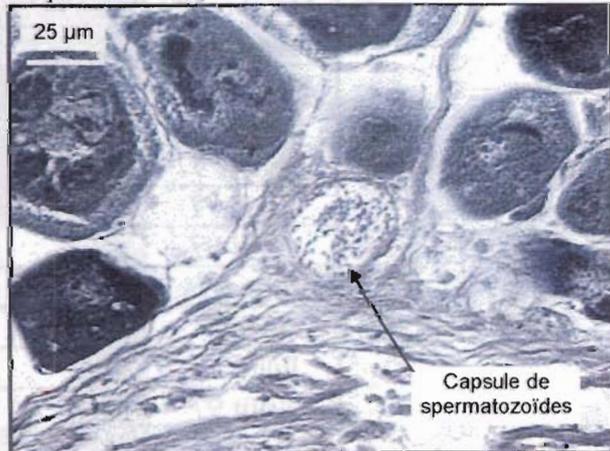
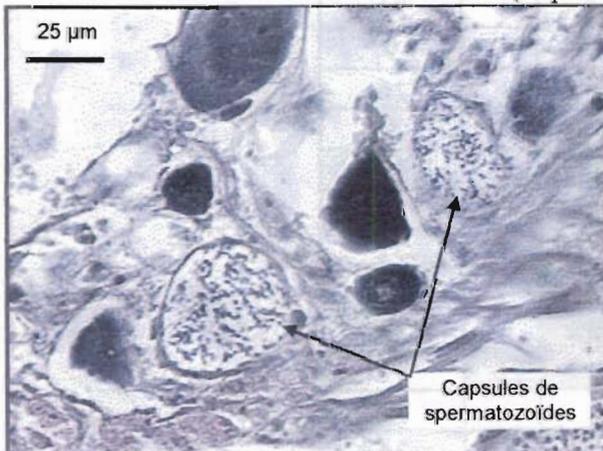


Planche 6. Capsules de stockage des spermatozoïdes dans les ovaires de *Helicolenus dactylopterus* ; spz = spermatozoïde.

La distribution mensuelle des femelles des différentes classes permet de localiser la période d'insémination des femelles (Tableau 56).

- Des femelles non inséminées (*classe a*) sont présentes toute l'année.
- Les femelles en cours d'insémination (*classe b*) ont été observées en décembre 1995, février et avril 1996, de septembre 1996 à mars 1997 et de septembre à décembre 1997. L'insémination des femelles aurait donc lieu à ces dates.
- Les femelles inséminées (*classe c*) ont été capturées en décembre 1995, de mars à septembre 1996 et de janvier à juillet 1997.
- Enfin, des femelles en fin de reproduction (*classe d*) ont été observées en août 1996 et juillet 1997.

L'insémination des femelles a donc lieu entre septembre et mars-avril, la majorité des femelles étant inséminées en octobre. Les spermatozoïdes sont présents dans les ovaires jusqu'à la fécondation ; les dernières capsules en résorption ont été observées en juillet-août.

Tableau 56. Distribution mensuelle des classes d'état d'insémination présentées par les femelles de *Helicolenus dactylopterus*.

Mois-année	Classe (état d'insémination)				Total
	a	b	c	d	
Décembre 95	9	1	1		11
Janvier 96					0
Février 96	11	1			12
Mars 96	1		14		15
Avril 96	11	6	2		19
Mai 96	9		2		11
Juin 96	1		17		18
Juillet 96	14		2		16
Août 96	9		1	9	19
Septembre 96	10	8	3		21
Octobre 96	3	28			31
Novembre 96	2	7			9
Décembre 96	15	1			16
Janvier 97	8	7	6		21
Février 97	8	8	3		19
Mars 97	23	6	5		34
Avril 97	19		13		32
Mai 97	15		14		29
Juin 97	29		9		38
Juillet 97	26		3	2	31
Août 97	39				39
Septembre 97	22	2			24
Octobre 97	6	9			15
Novembre 97	24	5			29
Décembre 97	18	2			20
Total	332	91	95	11	529

La distribution des classes identifiant l'état d'insémination des femelles en fonction des types d'état de maturation des ovaires permet de déterminer à quel stade de développement sexuel les femelles sont inséminées (Tableau 57).

La plupart des femelles non inséminées (*classe a*) sont en repos sexuel (*type 1*). Cependant, des femelles en maturation, matures et en fin de ponte (*types 2 à 8*) ne présentent pas non plus de capsules de spermatozoïdes dans leurs ovaires. L'insémination (*classe b*) se fait majoritairement chez les femelles en repos sexuel et en début de vitellogenèse (*types 1 et 2*). Les femelles inséminées (*classe c*) peuvent être de tout type, c'est-à-dire dans n'importe quel état de maturité. Les femelles en fin de reproduction (*classe d*) sont en repos sexuel (*type 1*) ou en fin de ponte avec hiatus (*type 8*).

Ce sont donc des femelles encore en repos sexuel ou en début de vitellogenèse qui sont préférentiellement inséminées.

Tableau 57. Distribution des classes histologiques des capsules de spermatozoïdes par type histologique des femelles de *Helicolenus dactylopterus*.

Type (état de maturation des ovaires)	Classe (état d'insémination)				Total
	a	b	c	d	
1	269	69	19	7	364
2	22	10	1		33
3	8	7	21		36
5	6	1	23		30
6			1		1
7	12	1	13		26
8	15	3	17	4	39
Total	332	91	95	11	529

4.3.3.2.4. Conclusion sur la période de ponte

D'après les analyses réalisées, la période de ponte de *H. dactylopterus* a été localisée sur quelques mois seulement. En effet, les femelles matures sont capturées à partir du mois de mars et jusqu'au mois de juin. Les mâles par contre mûrent plus tôt : à l'automne et pendant l'hiver précédant la période de ponte des femelles.

A partir du mois de septembre et jusqu'au mois de mars, avec un maximum en octobre, les mâles inséminent les femelles qui sont encore en repos sexuel ou en début de vitellogenèse. Pendant toute la saison de ponte, de mars à juin, les femelles conservent les spermatozoïdes encapsulés dans leurs ovaires. Il est probable qu'au moment de la ponte les spermatozoïdes sont libérés pour féconder les ovocytes hyalins. A la fin de la saison de ponte, les capsules de spermatozoïdes encore présentes dans les ovaires sont en partie vidées et seront sans doute résorbées au même titre que les ovocytes vitellogéniques non pondus qui entrent en atresie.

4.3.3.3. La nature de la fécondité

Les 7 types de l'état de maturation des ovaires peuvent regrouper plusieurs "sous-types" dont la description permet de comprendre le mécanisme de la vitellogenèse de l'espèce (Figure 84).

Type 1. Les femelles en repos sexuel (361 observations) sont caractérisées par la présence dans leurs ovaires d'ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 (Figure 84A). Présents quel que soit l'état de maturité des femelles, leur pourcentage varie de 0,5 à 30,1 % (moyenne \pm intervalle de confiance = $6,6 \pm 0,3$ %) pour les ovocytes de stade 1 et de 34,6 à 99,5 % ($88,6 \pm 0,9$ %) pour les ovocytes de stade 2. La distribution des diamètres ovocytaires d'une femelle au repos est unimodale. Le mode est situé à 70 μm et les ovocytes les plus gros mesurent 170 μm de diamètre.

Type 2. Le début de la vitellogenèse est déterminé par l'apparition d'ovocytes vitellogéniques de stade 3 (Figure 84B). Chez les femelles de *type 2* (36 observations), la fréquence de ceux-ci varie entre 0,2 et 17,0 % ($4,4 \pm 1,2$ %). La distribution des diamètres ovocytaires est toujours unimodale avec un mode à 70 μm , mais l'histogramme s'étend vers les grands diamètres où sont situés les ovocytes de stade 3 qui mesurent jusqu'à 270 μm .

Type 3. Six femelles en vitellogenèse avancée sans hiatus présentent, avec les ovocytes vitellogéniques de stade 3, des ovocytes de stade 4 dont la fréquence varie entre 0,8 et 13,0 % ($6,3 \pm 0,9$ %) (Figure 84C). L'unique mode de la distribution des diamètres ovocytaires est situé à 70 μm et le diagramme s'étend toujours plus vers les grandes valeurs ; les ovocytes de stades 4 atteignent des diamètres de 290 μm .

- A un stade plus avancé, les ovocytes vitellogéniques de stade 5 présents chez 17 femelles à des fréquences variant entre 0,4 et 44,8 % ($13,1 \pm 3,3$ %) apparaissent en plus des ovocytes des stades 3 et 4 (Figure 84D). Un deuxième mode semble se dessiner sur la distribution des diamètres ovocytaires ; le premier mode est toujours situé à 70 μm , le deuxième est à 370 μm . La dépression à 270 μm entre ces 2 modes n'est cependant pas très marquée. Les ovocytes de stade 5 atteignent des diamètres de 430 μm .

- Au cours d'une étape ultérieure (14 observations), les ovocytes hyalins (stade 6) sont observés dans les ovaires avec une fréquence qui varie entre 0,3 et 8,5 % ($3,5 \pm 1,3$ %) en même temps que des ovocytes des stades 1 à 5 (Figure 84E). La distribution des diamètres ovocytaires présente cette fois-ci 3 modes à 130, 390 et 610 μm . La dépression entre les 2 premiers est alors située à 370 μm , et un intervalle apparaît à 530 - 550 μm entre les 2 derniers. Les ovocytes les plus gros mesurent 630 μm .

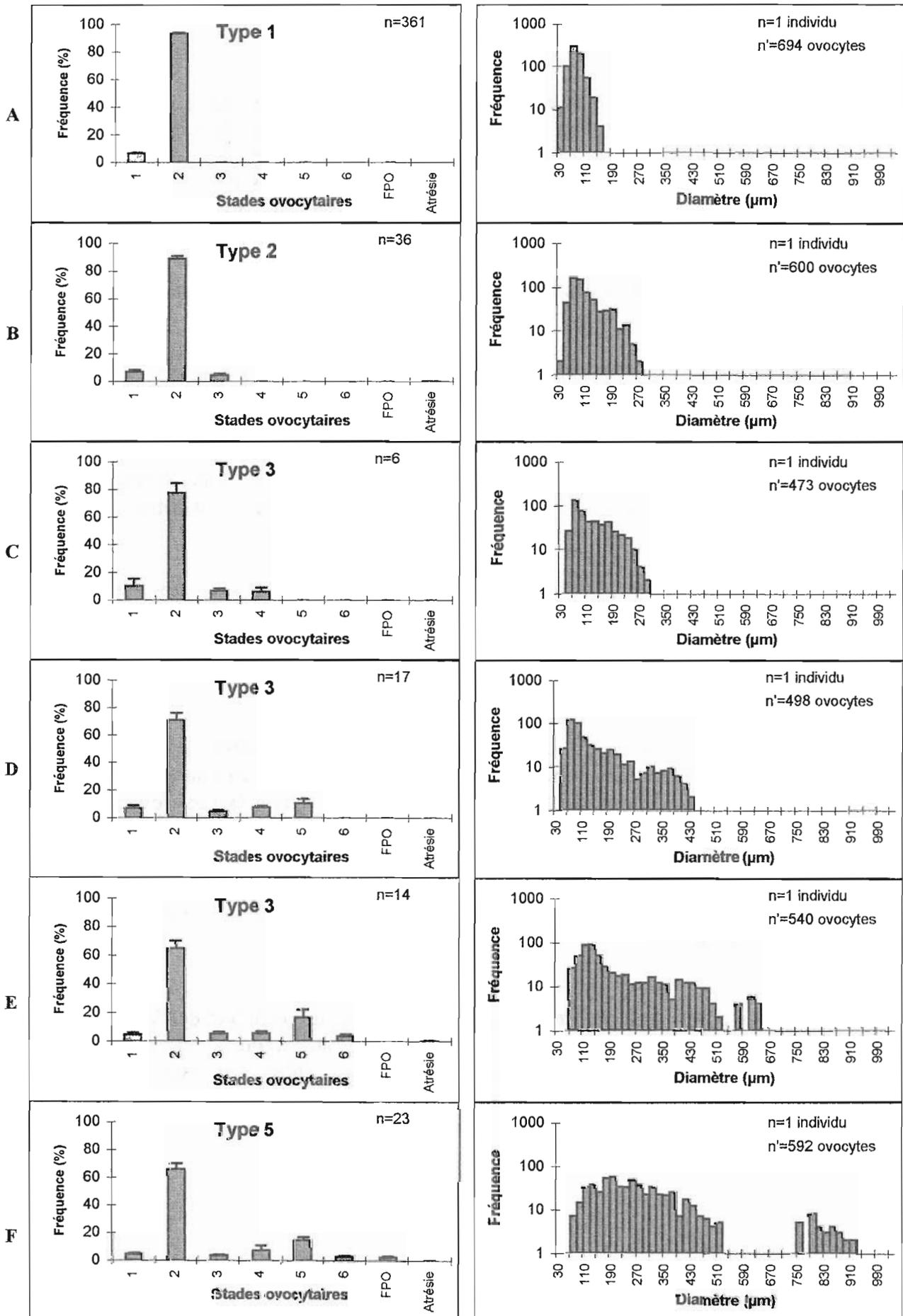
Type 5. Chez une femelle en ponte partielle sans hiatus (23 observations), avec les 6 stades ovocytaires déjà observés des follicules post-ovulatoires sont présents dans les ovaires à des taux variant entre 0,1 et 11,4 % ($2,0 \pm 0,8$ %) (Figure 84F). Trois modes peuvent être discernés dans la distribution des diamètres ovocytaires. Ils sont situés à 190, 410 et 790 μm , la dépression entre les 2 premiers est à 390 μm et l'intervalle de 530 à 730 μm entre les 2 derniers s'agrandit. Les ovocytes les plus grands du lot en cours de ponte mesurent 910 μm . Malgré la présence d'un hiatus dans la distribution des diamètres ovocytaires, le type défini d'après la distribution des fréquences des stades ovocytaires est nommé vitellogenèse avancée sans hiatus.

Chez 6 autres femelles du même type, le lot d'ovocytes de stade 6 a été pondu. Ils sont donc absents de la distribution des fréquences des stades ovocytaires alors que tous les autres stades sont encore présents, notamment les follicules post-ovulatoires garants de la ponte (Figure 84G). Sur la distribution des diamètres, le lot d'ovocytes le plus avancé a effectivement été émis, mais un autre lot semble se détacher avec un hiatus à 410 μm . Les 2 lots restants ont alors des modes à 130 et 490 μm et les plus gros ovocytes mesurent 530 μm de diamètre.

Type 6. Chez une femelle en ponte partielle avec hiatus (une observation) la distribution des stades ovocytaires est caractérisée par la présence de follicules post-ovulatoires et d'un hiatus entre les ovocytes prévitellogéniques de stades 1 et 2 et les ovocytes vitellogéniques de stades 4, 5 et 6 (Figure 84H). Le recrutement des ovocytes vitellogéniques est terminé.

Type 7. Quatre femelles en fin de ponte sans hiatus sont caractérisées par une distribution des fréquences des stades ovocytaires identique à une femelle en ponte partielle, mais avec des fréquences plus faibles des ovocytes vitellogéniques et la présence d'ovocytes atrétiques (Figure 84I). L'atrésie peut alors toucher 0,2 à 4,3 % des ovocytes totaux ($1,0 \pm 0,6$ %), soit 2,1 à 22,2 % des ovocytes vitellogéniques ($12,0 \pm 8,2$ %). La distribution des diamètres ovocytaires est déficitaire en ovocytes de plus de 190 μm , dont la fréquence est faible. Deux modes à 90 et 450 μm sont toujours visibles dans la distribution. Le deuxième lot est isolé du premier par un hiatus situé à 350 - 390 μm ; les plus grands ovocytes atteignent 490 μm .

Des femelles en ponte ayant dans leurs ovaires des ovocytes de stade 6 et des follicules post-ovulatoires peuvent montrer des signes de fin de ponte (21 observations) (Figure 84J). Les fréquences des ovocytes vitellogéniques de stades 3 et 4 sont faibles ; des ovocytes sont atrétiques.



Type 8. Dans la progression vers de la fin de la ponte, un hiatus apparaît dans la distribution des fréquences des stades ovocytaires entre les ovocytes prévitellogéniques et vitellogéniques de stades 4, 5 et 6 (9 observations) (Figure 84K). Le recrutement des ovocytes de stade 3 a cessé, et l'atrésie touche 8,1 à 78,1 % des ovocytes vitellogéniques ($24,7 \pm 16,9$ %).

- Chez d'autres femelles le hiatus s'agrandit (6 observations), les ovocytes vitellogéniques de stades 3 et 4 sont absents (Figure 84L). L'atrésie touche alors 36,8 à 72,7 % des ovocytes vitellogéniques ($56,7 \pm 11,6$ %).
- A un stade plus avancé, chez une femelle, il n'y a plus d'ovocytes de stade 5, il ne reste plus que des ovocytes de stade 6 et des ovocytes atrétiques qui représentent 77,8 % des ovocytes vitellogéniques (Figure 84M).
- Avant l'entrée des femelles en repos sexuel, tous les ovocytes vitellogéniques non émis ont été résorbés, l'atrésie touche alors 100 % des ovocytes vitellogéniques (20 observations) (Figure 84N).
- Au cours de la fin de la ponte, alors que les fréquences des ovocytes vitellogéniques de stades avancés (4, 5 et 6) diminuent de manière importante, des ovocytes en début de vitellogenèse (stade 3) peuvent être encore recrutés (Figure 84O). Ce phénomène observé chez 4 femelles n'est pas le signe d'un nouveau cycle de vitellogenèse, puisque ces ovocytes entrent directement en atrésie sans se développer.

Chez *H. dactylopterus* le recrutement des ovocytes de stade 3 est continu au cours de la vitellogenèse. Ces ovocytes évoluent ensuite en ovocytes de stade 4, 5 puis 6. Lors de l'hydratation un hiatus se forme entre les ovocytes de stade 6 et le reste des ovocytes. L'individualisation du lot qui va être pondu est donc très tardive au cours de la vitellogenèse. Le hiatus entre l'ensemble des ovocytes et les ovocytes hyalins s'agrandit lorsque l'émission des gamètes commence ; le lot est alors bien individualisé, mais déjà partiellement pondu. Le lot d'ovocytes de stade 6 étant émis, les ovocytes de stade 5 continuent leur évolution et seront à leur tour pondus. A la fin de la saison de ponte, le recrutement d'ovocytes en vitellogenèse primaire s'épuise ; les ovocytes entrés en vitellogenèse secondaire ne vont pas tous évoluer jusqu'au stade final de l'hydratation. En effet, une partie des ovocytes vitellogéniques restants vont entrer en atrésie et être résorbés ; la fécondité réelle est donc inférieure à la fécondité potentielle.

Le recrutement permanent d'ovocytes en vitellogenèse primaire (stade 3) pendant la période de ponte laisse supposer que la fécondité de H. dactylopterus est indéterminée. Cependant la formation d'un lot d'ovocytes qui s'individualise en fin de vitellogenèse permet d'évaluer une fécondité par lot. Peu de femelles présentant un lot d'ovocytes hyalins isolé sans follicules post-ovulatoire ont pu être observées. L'émission des ovocytes après l'isolement du lot d'ovocytes de stade 6 est rapide. Si une fécondité par lot peut être évaluée tardivement lors de la vitellogenèse, la fécondité annuelle est quant à elle indéterminée ; le nombre de lots d'ovocytes produits n'est pas connu.

4.3.3.4. La fécondité

Sur les 14 femelles présentant une distribution des fréquences des stades ovocytaires avec des ovocytes de stade 6 (hyalin) sans follicules post-ovulatoire, seules 8 mesurant entre 19 et 25 cm de longueur standard ont fait l'objet d'un prélèvement pour l'évaluation de la fécondité. La fécondité absolue par lot varie entre 1 212 et 20 504 ovocytes par femelle avec une moyenne de 7 729 (\pm 4 598). La fécondité absolue par lot est corrélée significativement avec le poids du poisson et son âge, mais de manière non significative avec sa longueur standard si le seuil de 5% est retenu, sans doute à cause du faible nombre d'échantillons (Figure 85) :

- fécondité = $2\,146.9 \times \text{Lst} - 39\,234$ (r=0.71 et Pearson : p = 0.05)
- fécondité = $49.28 \times \text{poids} - 7\,024$ (r=0.81 et p = 0.01)
- fécondité = $1\,444.5 \times \text{âge} - 7\,979.8$ (r=0.93 et p = 0.001)

La fécondité relative par lot dont les valeurs varient entre 421 et 4 836 ovocytes, pour 100 g de poisson éviscéré, est en moyenne de 2 376 (\pm 1 093) ovocytes. Elle n'est pas corrélée significativement à la longueur, au poids ou à l'âge du poisson.

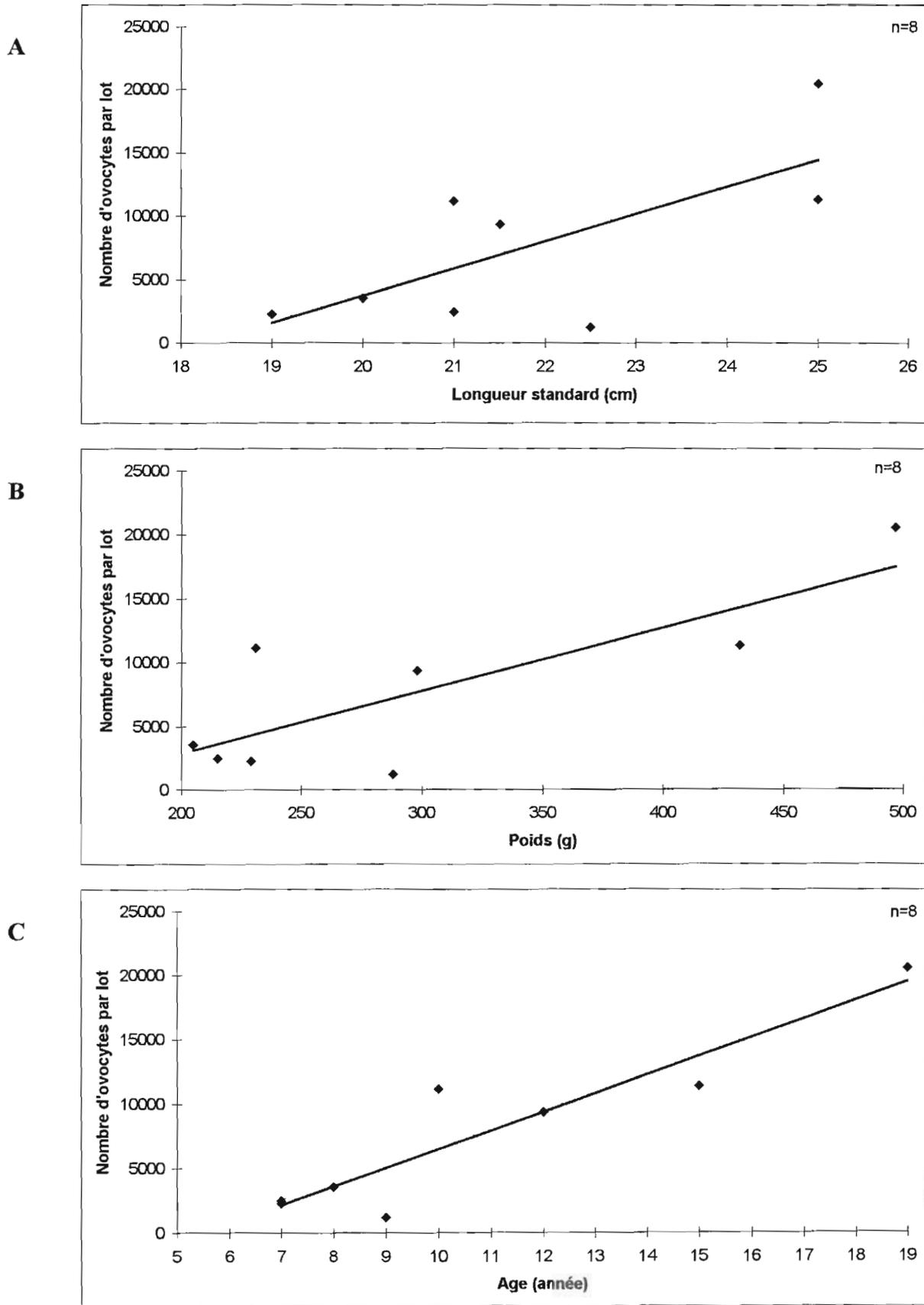


Figure 85. Relations entre la fécondité absolue et la longueur standard (A), le poids (B) et l'âge (C) de *Helicolenus dactylopterus*.

4.4. Discussion

4.4.1. *Alepocephalus bairdii*

Dans la présente étude, la première maturité des femelles a été établie à 55 cm (Lst) soit 15 ans et celle des mâles à 58 cm soit 16 ans. Aucune comparaison de ces résultats n'a pu être réalisée, très peu de données sur la reproduction de *A. bairdii* ont pu être trouvées dans la littérature et aucune sur la première maturité.

En ce qui concerne la période de ponte de cette espèce, aucune saison n'a pu être clairement définie dans cette étude même si la majorité des poissons se reproduisent de janvier à avril. Gordon & Hunter (1994) indiquent que *A. bairdii* se reproduit au printemps dans le chenal de Rockall, alors que Golovan & Pakhorukov (1975) signalent une ponte en hiver dans l'Atlantique central est. D'après Nazarov (1983) la ponte aurait également lieu en hiver dans l'Atlantique du nord-est, mais il signale que la période de ponte n'est pas limitée à cette saison. Selon Magnusson *et al.* (1998) une ponte massive a effectivement lieu sur la dorsale de Reykjanes avant le mois de mars, mais des pontes sont encore observées en juin et juillet.

Les femelles mûrent de manière asynchrone : des individus à tous les stades de maturation sont observés au même moment. Cependant dans la présente étude aucune femelle de grande taille en repos n'a été capturée ; cette absence a déjà été mentionnée par Nazarov (1983). Il n'observe aucune femelle en repos sexuel parmi les individus de 75 cm ou plus ; il les nomme des "repeat spawner" : ces femelles auraient déjà pondu plusieurs fois, alors que les femelles de taille inférieure à 75 cm seraient dans leur premier cycle de reproduction.

Dans la présente étude 95 femelles de 48 à 73 cm (Lst) étaient en repos (*type 1*) et 9 autres de 58 à 68 cm étaient en début de vitellogenèse (*type 2*) (Figure 86). L'absence de femelles de grandes tailles en repos sexuel ou en début de vitellogenèse pourrait être expliquée par une ségrégation géographique et/ou bathymétrique entre les femelles des différents stades de maturité, cela semble pourtant peu probable.

Une autre explication pourrait être le déroulement de deux cycles sexuels différents pour les femelles de petites et de grandes tailles (Figure 87). Seules les femelles de petites tailles présenteraient un repos sexuel suivi d'un début de vitellogenèse au cours des premiers cycles de reproduction. Elles passeraient ensuite dans le second cycle caractérisant les femelles plus grandes qui ne présenteraient plus de repos sexuel. Celles-ci pondraient donc des lots d'ovocytes successifs avec des périodes de blocage entre 2 lots, mais une production continue d'ovocytes vitellogéniques. D'après Nazarov (1983) il n'y a pas de retour au repos sexuel après la ponte et les ovocytes du lot suivant sont présents dans les ovaires. Cependant il suppose que ce second lot constitue la réserve d'ovocytes pour la période de reproduction de l'année suivante alors qu'il est probable que le développement et l'émission des lots d'ovocytes soient plus ou moins continus avec peut-être des périodes de blocage entre 2 lots.

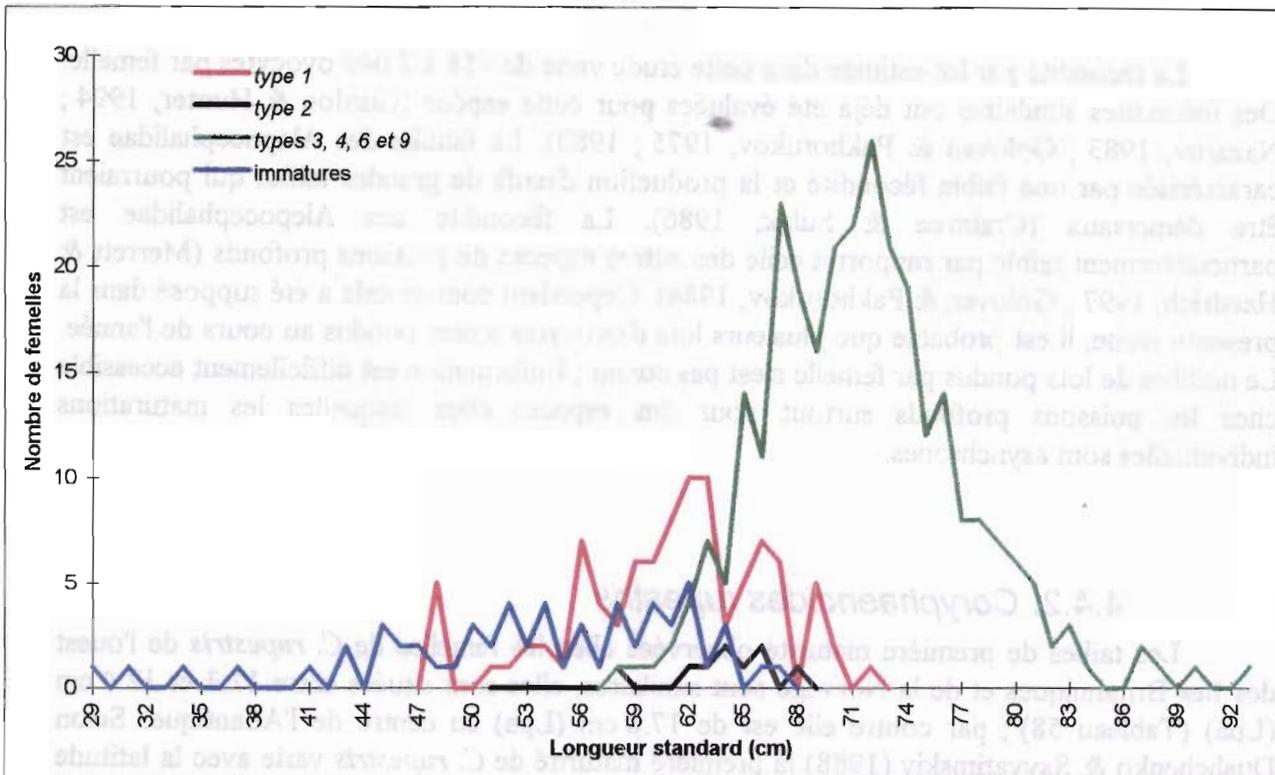


Figure 86. Distributions en taille des femelles de *Alepocephalus bairdii* immatures et matures de types 1, 2 et 3-4-6-9 ; *type 1* = repos sexuel, *type 2* = début de vitellogénèse, *type 3* = vitellogénèse avancée sans hiatus, *type 4* = vitellogénèse avancée avec hiatus, *type 6* = ponte partielle avec hiatus, *type 9* = reprise de vitellogénèse pendant la fin de la ponte.

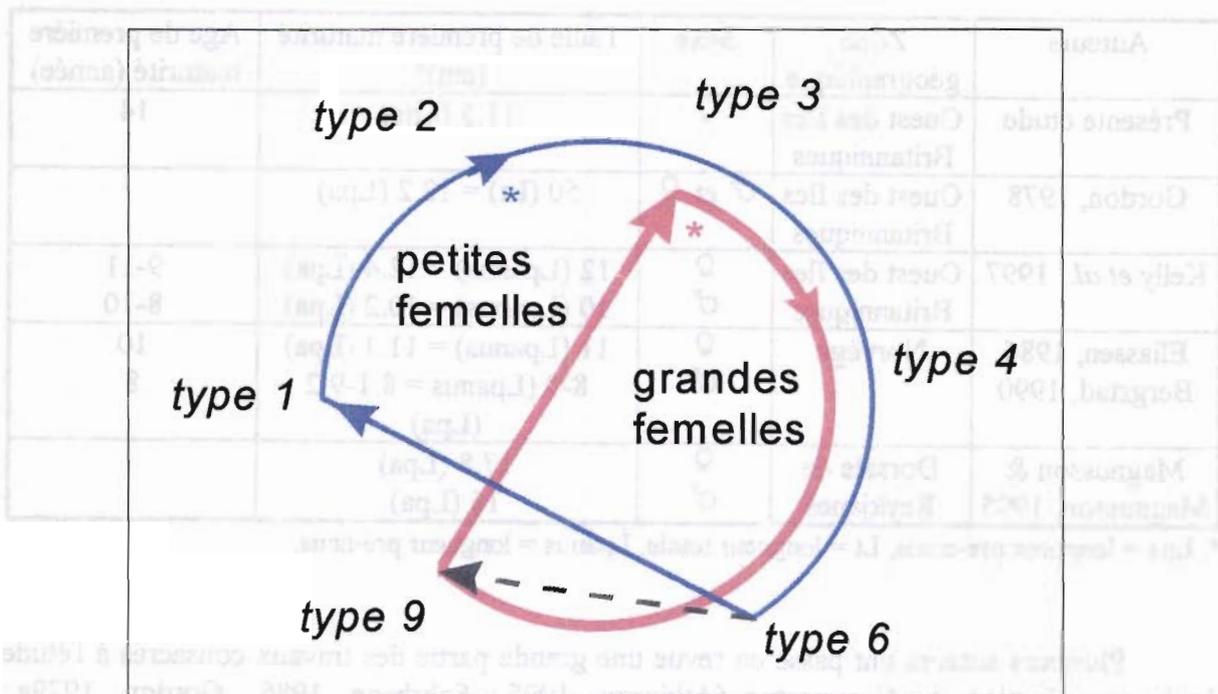


Figure 87. Schéma hypothétique des cycles sexuels des femelles matures de *Alepocephalus bairdii* de petites et grandes tailles ; *type 1* à *9* = voir légende de la figure 86, * = début des cycles, pointillés = transition entre les 2 cycles.

La fécondité par lot estimée dans cette étude varie de 458 à 7 049 ovocytes par femelle. Des fécondités similaires ont déjà été évaluées pour cette espèce (Gordon & Hunter, 1994 ; Nazarov, 1983 ; Golovan & Pakhorukov, 1975 ; 1980). La famille des Alepocephalidae est caractérisée par une faible fécondité et la production d'œufs de grandes tailles qui pourraient être démersaux (Crabtree & Sulak, 1986). La fécondité des Alepocephalidae est particulièrement faible par rapport à celle des autres espèces de poissons profonds (Merrett & Haedrich, 1997 ; Golovan & Pakhorukov, 1984). Cependant comme cela a été supposé dans la présente étude, il est probable que plusieurs lots d'ovocytes soient pondus au cours de l'année. Le nombre de lots pondus par femelle n'est pas connu ; l'information est difficilement accessible chez les poissons profonds surtout pour des espèces chez lesquelles les maturations individuelles sont asynchrones.

4.4.2. *Coryphaenoides rupestris*

Les tailles de première maturité observées chez les femelles de *C. rupestris* de l'ouest des Iles Britanniques et de la Norvège sont similaires, elles sont situées entre 11.3 et 12.4 cm (Lpa) (Tableau 58) ; par contre elle est de 17.8 cm (Lpa) au centre de l'Atlantique. Selon Dushchenko & Savvatimskiy (1988) la première maturité de *C. rupestris* varie avec la latitude et la température. La comparaison des âges de première maturité est difficile : des techniques différentes de détermination de l'âge ont été utilisées par les auteurs cités.

Tableau 58. Taille et âge de première maturité de *Coryphaenoides rupestris* établis par différents auteurs.

Auteurs	Zone géographique	Sexe	Taille de première maturité (cm)*	Age de première maturité (année)
Présente étude	Ouest des Iles Britanniques	♀	11.5 (Lpa)	14
Gordon, 1978	Ouest des Iles Britanniques	♂ et ♀	50 (Lt) = 12.2 (Lpa)	
Kelly <i>et al.</i> , 1997	Ouest des Iles Britanniques	♀	12 (Lpanus) = 12.4 (Lpa)	9-11
		♂	10 (Lpanus) = 10.2 (Lpa)	8-10
Eliassen, 1986 Bergstad, 1990	Norvège	♀	11 (Lpanus) = 11.3 (Lpa)	10
		♂	8-9 (Lpanus = 8.1-9.2 (Lpa)	8
Magnusson & Magnusson, 1995	Dorsale de Reykjanes	♀	17.8 (Lpa)	
		♂	15 (Lpa)	

*, Lpa = longueur pré-anale, Lt = longueur totale, Lpanus = longueur pré-anus.

Plusieurs auteurs ont passé en revue une grande partie des travaux consacrés à l'étude de la reproduction de *C. rupestris* (Atkinson, 1995 ; Sahrhage, 1986 ; Gordon, 1979a ; Alekseyev *et al.*, 1992). Malgré les nombreuses observations, la période de ponte de cette espèce reste incertaine car les travaux sont très souvent basés sur des données partielles et des techniques d'évaluation hétérogènes.

Dans l'étude présentée ici au cours des 2 années successives d'échantillonnages mensuels, des femelles en ponte ont été observées de février à novembre, mais elles seraient plus fréquentes en été et en automne (mai-novembre). Une forte activité de reproduction a également été signalée en été dans le Skagerrak et en automne dans l'Atlantique du Nord (Bergstad, 1990 ; Alekseyev, 1995). Andriyashev (1954), Bridger, (1978), Gordon, (1978) et Ehrich, (1983) concluent également qu'une forte proportion des femelles pond en automne. D'après Bergstad & Isaksen (1987) et Kelly *et al.* (1996) les pontes les plus importantes auraient lieu à la fin de l'automne, voire même en hiver. Par contre, Geistdoerfer (1979) observe une ponte massive au printemps dans l'Atlantique du Nord, à l'est et à l'ouest. Selon Marshall (1965) des pontes auraient également lieu au printemps en plus de celles observées en automne.

Les Macrouridae ont une longue période de ponte (Marshall, 1965). *C. rupestris* semble effectivement se reproduire pendant environ 10 mois de l'année mais une période de ponte majoritaire existe ; elle pourrait varier selon les aires géographiques (Atkinson, 1995).

Les femelles de *C. rupestris* se développent de manière asynchrone ; en effet des individus à tous les stades de maturation ont été observés au même moment pendant cette étude comme dans celles de Gordon (1978) et Ehrich (1983).

Gordon (1979a) conclut alors que la longue période de reproduction de cette espèce serait due au décalage de maturation entre les femelles : des individus différents pondent une seule fois à des moments différents. Les observations de la présente étude ont permis de préciser que les femelles qui se développent de manière asynchrone pondent à des moments différents, mais qu'une même femelle pouvait aussi pondre plusieurs fois au cours de la période de reproduction ; le nombre de ponte n'a pas pu être déterminé, mais il serait au moins de 2 comme le suppose également Kelly *et al.* (1997).

Pour expliquer la présence de femelles à différents stades de maturité au même moment Alekseyev (1995) émet l'hypothèse que 2 groupes de femelles coexistent. L'un est constitué des femelles qui vont pondre pendant la période de reproduction en cours, et l'autre des femelles qui ne pondront qu'au cours de la période de l'année suivante. Cet auteur suppose donc que les femelles *C. rupestris* auraient un cycle sexuel de 2 ans et les mâles un cycle de 1 an.

Il est difficile de trancher entre les différentes hypothèses émises tant que la durée du développement ovocytaire et les facteurs qui contrôlent la vitellogenèse ne sont pas connus. Cependant un cycle annuel semble très probable chez cette espèce ; la ponte a eu lieu aux mêmes moments lors des 2 années d'échantillonnage de cette étude.

La fécondité annuelle de *C. rupestris* a été définie comme indéterminée car bien que la fécondité par lot soit quantifiable, le nombre de lots d'ovocytes produits n'est pas connu. Dans la majorité des autres études sur la fécondité de *C. rupestris* un examen partiel du cycle de reproduction n'a pas permis aux auteurs d'aboutir à la même conclusion. Bien souvent la fécondité par lot a été évaluée et considérée comme égale à la fécondité annuelle alors qu'elle n'en représente qu'une partie.

Parmi les travaux de différents auteurs, la gamme de fécondité établie dans cette étude est la plus large, mais c'est aussi celle qui couvre la plus grande gamme de taille (Tableau 59 p.200).

La fécondité a également été évaluée chez d'autres espèces de Macrouridae (Tableau 60). Les détails sur la méthodologie utilisée pour évaluer la fécondité et la nature déterminée ou non de celle-ci ne sont en général pas précisés, mais les valeurs fournies ont été considérées

comparables à celles de *C. rupestris*. La fécondité des autres Macrouridae est du même ordre que celle de *C. rupestris* (entre 10 000 et 70 000 ovocytes) sauf pour *C. acrolepis* et *C. fasciatus* qui présentent une fécondité double (entre 22 000 et 120 000 ovocytes) et pour *C. armatus* qui a une fécondité beaucoup plus élevée (2 500 000 ovocytes). A quelques exceptions près chez les Gadiformes, ce sont les représentants de la famille des Macrouridae qui ont les fécondités les plus basses (Merrett & Haedrich, 1997).

Tableau 59. Fécondité absolue par lot de *Coryphaenoides rupestris*.

Auteurs	Gamme de taille en cm (Lpa)	Fécondité absolue par lot	Fécondité absolue par lot moyenne
Présente étude	13 - 27	2 489 - 68 780	23 189
Gordon, 1978	17.3 - 24.7*	10 792 - 63 358	32 364
Kelly <i>et al.</i> , 1996	15.1 - 22.4*	11 083 - 55 175	
Andriyashev, 1954			35 500
Alekseyev <i>et al.</i> , 1992	13.1 - 21.0*	8 700 - 56 200	

*, longueurs totales converties en longueurs pré-anales.

Tableau 60. Fécondité de quelques Macrouridae.

Auteurs	Zone géographique	Espèce	Fécondité
Stein & Percy, 1982	Oregon, USA	<i>Coryphaenoides acrolepis</i>	22 000-118 000
		<i>Coryphaenoides filifer</i>	9 000-51 000
		<i>Coryphaenoides armatus</i>	2 500 000
Lisovenko, 1980	Falkland Patagonie	<i>Coryphaenoides holotrachys</i>	13 000- 68 000
Alekseyeva <i>et al.</i> , 1993	Sud-ouest Atlantique	<i>Macrourus carinatus</i>	14 200-57 100
		<i>Macrourus whitsoni</i>	9 100-41 000
		<i>Coelorinchus fasciatus</i>	65 000-120 000
Eliassen & Falk-Petersen, 1985	Norvège	<i>Macrourus berglax</i>	2 000-71 000

4.4.3. *Helicolenus dactylopterus*

Comme chez d'autres auteurs (White *et al.*, 1998 ; Wyllie Echeverria, 1987), des difficultés ont été rencontrées pour différencier les femelles immatures des femelles matures en repos sexuel. La première maturité définie dans cette étude est donc celle de la plus petite femelle mature identifiée comme telle avec certitude.

Les tailles et âges de première maturité établies par différents auteurs sont très variables (Tableau 61). La taille de première maturité déterminée dans cette étude est plus faible que celles établies par les autres auteurs qui utilisent de manière générale la taille à laquelle 50% des individus sont matures. L'âge étant dépendant de la taille, les différences d'âge peuvent être expliquées en partie par les différences de tailles de première maturité observées et par des différences de techniques de détermination de l'âge.

Tableau 61. Taille et âge de première maturité de *Helicolenus dactylopterus* établis par différents auteurs.

Auteurs	Zone géographique	Sexe	Taille de première maturité (cm)*	Age de première maturité (année)
Présente étude	Atlantique nord-est	♀	13 (Lst)	5
Boutière, 1958	Méditerranée	♂ et ♀	18-23 (Lt) = 13.9-18.2 (Lst)	3-4
Mendoça <i>et al.</i> , 1998	Açores	♀ ♂	21.8 (Lt) = 17.2 (Lst) 28.1 (Lt) = 22.6 (Lst)	3 5
Merrett & Marshall, 1981	Afrique du nord-ouest	♀	13-18 (Lst)	
Kelly, 1997	Atlantique nord-est	♀	23 (Lt) = 18.2 (Lst)	12
White <i>et al.</i> , 1998	Atlantique ouest	♀	21.5-28.9 (Lt) = 16.9-23.3 (Lst)	10-15

*, Lst = longueur standard, Lt = longueur totale.

H. dactylopterus a une grande répartition géographique et sa période de ponte a été établie dans différentes zones occupées par cette espèce (Tableau 62). Un gradient apparaît dans la période de ponte en fonction de la latitude. Comme le souligne aussi Wheeler (1968), les poissons vivant au sud de l'aire de répartition de l'espèce pondent plutôt à la fin de l'automne et en hiver, alors que dans le nord ils pondent plus tard, à la fin de l'hiver et au printemps. Il est probable que ce décalage soit lié au gradient de la température de l'eau.

Tableau 62. Périodes de ponte de *Helicolenus dactylopterus* établies par différents auteurs.

Auteurs	Zone géographique	Saisons - mois												
		Hiver		Printemps			Eté			Automne				
		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
Kelly, 1997	Atlantique nord-est													
Présente étude	Atlantique nord-est													
Mendoça <i>et al.</i> , 1998	Açores													
Isidro, 1987b	Açores													
Figueiredo & Moreira, 1998	Portugal													
Pierano & Tunesi, 1986	Mer Ligure													
Petrakis <i>et al.</i> , 1998	Grèce													
Dieuzeide <i>et al.</i> , 1954	Méditerranée													
Bini, 1969	Italie													
Djabali <i>et al.</i> , 1993	Algérie													
White <i>et al.</i> , 1998	Caroline USA													

H. dactylopterus est-il vivipare ou ovipare ? Krefft (1961) a passé en revue l'avis de nombreux auteurs à ce sujet, il en a conclu que l'espèce occupe une position intermédiaire entre les *Scorpaena* ovipares et les *Sebastes* vivipares.

En effet, comme cela a été montré au cours de cette étude et par White *et al.* (1998) et Isidro (1987b), la fécondation est intra-ovarienne chez cette espèce comme chez des espèces voisines telles que *H. lengerichi* (Golovan' *et al.*, 1991 ; Lisovenko, 1978) et *H. dactylopterus lahillei* (Sanchez & Acha, 1988). Dans cette étude et celle de Isidro (1987b), aucun stade de développement embryonnaire n'a été noté dans les ovaires, l'espèce serait ovipare. Krefft (1961) et White *et al.* (1998) ont observés des embryons qui atteignent un stade proche des *blastula*.

Les œufs ou les embryons se développeraient dans la matrice de gélatine qui entoure l'ovaire et qui serait expulsée dans le milieu. Sa flottabilité lui permettrait de remonter dans des eaux moins profondes vers des couches trophiques plus riches et le manchon de gélatine serait dissous pour libérer les œufs, larves ou embryons qui poursuivent alors leur développement (Golovan' *et al.*, 1991). Le stade de développement auquel les œufs ou les embryons sont expulsés reste à vérifier et à préciser.

Chez cette espèce, la vitellogenèse est continue, il est donc probable qu'après l'expulsion d'un premier lot d'œufs ou d'embryons dans la matrice de gélatine, une nouvelle gangue soit sécrétée par la gonade pour l'émission du lot d'ovocytes suivant.

Les spermatozoïdes qui sont conservés ou non dans des structures intra-ovariennes bien identifiées pendant plusieurs mois seraient "réactivés" par un changement de pH du fluide ovarien qui intensifierait l'activité des spermatozoïdes et la fécondation (Sorokin, 1961).

Chez les Sebastidae du genre *Sebastes* la viviparité a été démontrée avec certitude (Sanchez & Acha, 1988 ; Wyllie Echeverria, 1987 ; Bowers, 1992). L'insémination des femelles s'effectue de manière générale aux mois d'août à octobre, selon les espèces la fécondation des ovocytes a lieu 1 à 5 mois après ; la gestation durerait 30 à 40 jours avant que les larves ne soient libérées. Chez certaines espèces, une deuxième gestation débiterait juste après la première (Moser, 1967 ; Westrheim, 1975).

La période d'insémination des femelles est relativement constante pour l'ensemble des espèces des genres *Helicolenus* et *Sebastes*, la période de ponte est en revanche plus variable dans le temps. Wyllie Echeverria (1987) en étudiant 34 espèces de *Sebastes* suppose qu'il existe une certaine flexibilité dans la détermination de la période de ponte d'une même espèce afin d'assurer le succès de la reproduction et de l'optimiser.

La fécondité est très difficile à évaluer chez cette espèce, le lot d'ovocytes qui va être pondu ne s'isole que juste avant la ponte et la période pendant laquelle il est possible d'estimer la fécondité est très courte. Seules quelques femelles à ce stade de maturité ont pu être échantillonnées : leur fécondité par lot était de 1 212 à 20 504 ovocytes. Aucune autre étude n'a été réalisée pour tenter d'évaluer la fécondité de *H. dactylopterus*. Chez une autre espèce du même genre : *H. lengerichi*, Golovan' *et al.* (1991) estiment en moyenne que 2 000 à 5 000 ovocytes de plus de 0.9 mm sont présents dans les ovaires des femelles et que 2 à 3 autres lots de la même importance pourraient être pondus pendant la saison.

L'évaluation de la fécondité annuelle ne peut passer que par l'estimation de la fécondité par lot et par la détermination du nombre de lots produits moins les ovocytes atrétiques qui sont observés chez cette espèce à la fin de la période de ponte.

4.4.4. La reproduction chez les poissons profonds

4.4.4.1. La période de ponte et la fécondité

D'après la bibliographie les poissons profonds peuvent avoir des périodes de ponte longues qui durent plus de 6 mois (voire toute l'année) ou courtes d'une durée inférieure à 6 mois.

Dans la première catégorie ont été classées, entre autres, *Hoplostethus mediterraneus* (D'Onghia *et al.*, 1998), *Alepocephalus rostratus* (Morales-Nin *et al.*, 1996), *Lepidion eques* (Magnusson, 1998), *Reinhardtius hippoglossoides* (Junquera & Zamarro, 1994), *Nezumia aequalis* (Carrasson & Matallanas, 1989), *Argentina silus* (Magnusson, 1996 ; 1988), *Notacanthus bonapartei* et *Polyacantonus rissoanus* (Gordon, 1996).

Dans la seconde se trouvent *Hoplostethus atlanticus* (Du Buit, 1995 ; Thomsen, 1998 ; Pankhurst *et al.*, 1987), *Pseudocyttus maculatus* et *Alloctus sp.* (Pankhurst *et al.*, 1987), *Mora moro* et *Lepidion eques* (Gordon & Duncan, 1985a). Un doute persiste cependant pour les 2 dernières espèces, il est probable qu'un échantillonnage limité dans le temps n'ait pas permis de définir complètement la période de ponte comme le montre le résultat contradictoire de Magnusson (1998) pour *Lepidion eques*.

Les espèces profondes ont pour la plupart une période de ponte très longue (Magnusson *et al.*, 1998 ; Magnusson & Magnusson, 1995). Des femelles matures sont observées pendant une grande partie de l'année, mais une majorité pond à un moment privilégié comme cela a été montré dans cette étude pour *Alepocephalus bairdii* et *Coryphaenoides rupestris*.

Hoplostethus atlanticus fait exception à la règle : l'espèce pond pendant un mois environ. *Helicolenus dactylopterus*, étudié dans ce travail, a également une période de ponte courte. Sa distribution bathymétrique est plus proche de la surface que celle des autres espèces considérées ici. Elle est susceptible de recevoir des signaux périodiques de l'environnement assez forts pour synchroniser la ponte.

La fécondité est très variable chez les poissons profonds : elle oscille entre quelques douzaines et quelques millions d'ovocytes. Trois classes de fécondité peuvent être définies :

- ◆ fécondité inférieure à quelques milliers d'ovocytes,
- ◆ fécondité variant entre quelques dizaines et quelques centaines de milliers,
- ◆ fécondité supérieure à quelques millions d'ovocytes.

Dans la première classe se trouvent de nombreux Alepocephalidae dont *A. bairdii* ainsi que des Halosauridae (Golovan & Pakhorukov, 1984) et un Notacanthidae *Polyacantonus rissoanus* (Gordon, 1996). Dans la seconde entre la majeure partie des espèces étudiées jusqu'à présent : *Coryphaenoides rupestris*, *Helicolenus dactylopterus*, *Hoplostethus atlanticus* (Berréhar & Du Buit, *in press* ; Pankhurst & Conroy, 1987 ; Lyle *et al.*, 1989), *Hoplostethus mediterraneus* (Gordon & Duncan, 1987a), *Lepidion eques* (Gordon & Duncan, 1985a), *Reinhardtius hippoglossoides* (Gundersen *et al.*, 1998 ; Ronneberg *et al.*, 1998 ; Lear, 1970 ; Bowering, 1980 ; D'yakov, 1982), *Synaphobranchus kaupi* (Merrett & Domanski, 1985), *Argentina silus* (Mazhirina, 1991), *Notacanthus bonapartei* (Gordon, 1996), *Coryphaenoides mediterraneus*, *Caelorinchus labiatus* (Golovan & Pakhorukov, 1984). Très peu d'espèces profondes ont jusqu'à présent été classées dans la troisième classe avec une fécondité de plusieurs millions d'ovocytes : *Mora moro* (Gordon & Duncan, 1985a) et *Coryphaenoides armatus* (Stein & Percy, 1982).

Il convient cependant d'être prudent sur les valeurs de fécondité fournies. En effet le plus souvent elles sont basées sur le dénombrement des seuls ovocytes mûrs au moment de

l'échantillonnage, et la nature de la fécondité a rarement été précisée au préalable. Ces espèces ayant en majorité une période de ponte longue, il est probable que les individus pondent plusieurs fois au cours de la même période de ponte comme cela a été supposé à partir des résultats de la présente étude. La fécondité annuelle serait donc supérieure à celle déterminée par les auteurs.

Seule la fécondité des Alepocephalidae peut être réellement considérée comme faible ; c'est aussi dans cette famille que sont observées de très gros œufs, jusqu'à 4.5 mm pour *Alepocephalus bairdii* d'après les mesures relevées au cours de la présente étude.

La modalité de reproduction suivie par la majorité des espèces profondes semble donc être la production de lots d'effectifs moyens d'ovocytes, plusieurs fois pendant la longue période de ponte. Ceci augmente la fécondité annuelle (Burt *et al.*, 1988) et pour ces espèces qui vivent dans un milieu où la ressource trophique est limitée, les besoins énergétiques élevés nécessaires à la reproduction sont ainsi répartis sur une longue période de temps.

4.4.4.2. Le déterminisme de la fécondité

Les individus d'une même espèce semblent pondre en séries pendant la période de ponte ; le nombre de séries n'a pu être déterminé.

Tyler & Sumpter (1996) soulignent que le nombre et la taille des œufs produits sont caractéristiques pour une espèce. La fécondité d'une espèce est déterminée génétiquement ; elle peut être modulée par les facteurs génétiques intra-spécifiques, l'âge, la taille les conditions environnementales ou la nutrition. La densité de population, la température, l'approvisionnement en nourriture, le stress sont aussi des sources de variation (Bagenal, 1973).

La disponibilité en nourriture est évoquée par de nombreux auteurs comme un facteur majeur du déterminisme de la fécondité. Hempel (1965) a montré que la fécondité d'un poisson gras est plus élevée que celle d'un poisson maigre de la même espèce. Nazarov (1983) suggère ce même facteur pour soutenir la thèse d'une ponte annuelle unique chez *Alepocephalus bairdii*. Ce poisson ne possède en effet pas de réserve apparente, et ne pourrait selon cet auteur mener à terme la vitellogenèse de plusieurs lots d'ovocytes. La fécondité de l'espèce serait donc fortement dépendante de l'approvisionnement en nourriture tout comme celle de *Coryphaenoides rupestris* (Alekseyev *et al.*, 1992), espèce pour laquelle Alekseyev (1995) émet l'hypothèse d'un cycle de reproduction de 2 ans et suppose que pendant l'année de non-reproduction, les femelles constituent des réserves dans le foie pour assurer la production des ovocytes de l'année suivante.

La fécondité dépend non seulement de la quantité de nourriture, mais également du moment où elle est disponible ; il existe effectivement des périodes où les besoins énergétiques sont critiques pour le bon déroulement de la vitellogenèse (Tyler & Sumpter, 1996).

La variabilité dans la production des œufs est un élément important dans le processus de dynamique des populations ; elle semble être liée à l'histoire de la nutrition des femelles et donc à l'abondance de la population (Rothschild, 1986). En effet, si la densité de la population est faible, la nourriture disponible pour les femelles est plus abondante ; ainsi le nombre et la qualité des œufs produits sont plus élevés.

Dans la présente étude, aucune donnée sur la disponibilité en nourriture n'a été acquise ; ce paramètre est très difficilement quantifiable en milieu profond. Il est probable qu'il soit primordial et que de lui dépend le nombre de lots d'ovocytes produits par les femelles. Chez *Coryphaenoides rupestris* qui peut présenter plusieurs vitellogenèses successives et non une

vitellogenèse continue comme *Alepocephalus bairdii* et *Helicolenus dactylopterus*, la reprise d'un nouveau cycle a été observée avant et immédiatement après la ponte du lot d'ovocytes précédents, et après une période non définie au cours de ce travail. Il est très probable alors que cette reprise de vitellogenèse soit inféodée à l'apport de nourriture ou aux réserves déjà emmagasinées par les femelles.

4.4.4.3. Les facteurs cycliques

Les 3 espèces étudiées ont des cycles de reproduction différents. Celui de *Helicolenus dactylopterus* est court et bien localisé sur quelques mois de l'année. Ceux de *Alepocephalus bairdii* et de *Coryphaenoides rupestris* sont longs mais des périodes de ponte majeures sont identifiables au même moment d'une année sur l'autre. L'étude de la croissance et la détermination de l'âge de ces espèces a également montré que des phénomènes cycliques existaient et induisaient des marques régulières sur les pièces calcifiées des poissons profonds. Il existe donc des facteurs cycliques qui influencent la reproduction et la croissance des poissons profonds.

Deux types de facteurs intervenant à des échelles de temps différentes sont à considérer :

- ◆ les facteurs cycliques à périodicité longue de l'ordre de plusieurs mois ou années qui peuvent constituer des signaux forts et parfois de courte durée qui provoquent la mise en route des processus cycliques tels que la reproduction,
- ◆ les facteurs cycliques à plus courte période de l'ordre du jour ou de la semaine qui constituent des signaux réguliers pour des processus continus tels que la croissance.

Dans les eaux moins profondes les facteurs qui peuvent avoir une action sur les cycles biologiques sont la photopériode, les variations de température et la disponibilité en nourriture. Dans les eaux profondes, en milieu tempéré, la lumière ne serait plus perceptible à 600-700 m et les variations de température deviennent très faibles à partir de 250 m (Gordon, 1979a ; Idyll, 1976 ; Carney *et al.*, 1983).

Helicolenus dactylopterus a une distribution bathymétrique située entre 150 et 800 m environ dans l'Atlantique nord-est ; il est très probable qu'une grande partie de la population vive à des profondeurs où les variations de l'intensité lumineuse sont encore perceptibles. Pour cette espèce ce signal quotidien qui varie aussi selon les saisons pourrait induire une croissance régulière et bien marquée et une synchronisation des individus qui mûrent et pondent au même moment.

La synchronisation dans le développement sexuel des poissons, la courte durée de la période de ponte et les marques bien nettes sur les pièces calcifiées ne sont pas perceptibles chez les 2 autres espèces étudiées *Alepocephalus bairdii* et *Coryphaenoides rupestris*. Elles sont distribuées dans des niveaux plus profonds (respectivement à partir de 1 000 et 800 m), où la lumière n'est plus perceptible. D'autres facteurs sont donc responsables des marques régulières observées sur les otolithes et de la présence d'une période de ponte privilégiée de ces espèces.

Un facteur cyclique important pour la synchronisation des rythmes est la disponibilité en nourriture (McCave, 1975). Provenant de la surface, en milieu tempéré, les quantités de ressource trophique varient au cours de l'année ; par l'intermédiaire du flux passif ou actif vers le fond elles peuvent donc induire un rythme chez les poissons. En milieu tropical où les

variations de la production de surface ont une amplitude plus faible, il est probable que l'approvisionnement en nourriture ne constitue pas un signal cyclique assez fort pour être perceptible au fond, mais peu d'études ont été réalisées sur ce sujet (Gordon, 1979a).

Les comportements d'alimentation peuvent donc induire des rythmes à périodicité plus ou moins longue. Ainsi certaines espèces comme *Beryx sp.* effectuent des migrations verticales journalières pour se nourrir (Hareide & Garnes, 1998), d'autres poissons se nourrissent de proies pélagiques qui effectuent des migrations verticales. Des rythmes à plus grande échelle de l'approvisionnement en nourriture existent également. En effet les regroupements ponctuels de reproducteurs de merlans bleus *Micromessistius poutassou* en mars-avril contribuent à l'alimentation des nécrophages de la faune profonde du chenal de Rockall (Mauchline & Gordon, 1984b) et constituent donc un signal saisonnier régulier tout comme la chute de quantités massives de carbone organique particulière à la fin du printemps dans la mer de Barents qui est probablement le stimulus provoquant le début de la gamétogenèse des éponges profondes (2 300 m) (Witte, 1996). D'autres auteurs supposent également que les variations quantitatives ou qualitatives de la ressource trophique constituent un facteur cyclique susceptible d'induire un rythme dans la croissance ou la reproduction, cependant cela reste difficile à prouver (Massuti *et al.*, 1995 ; Bergstad, 1990). Par exemple des changements d'alimentation ont été observés chez *Coryphaenoides rupestris* et *Nezumia aequalis* au cours de l'année mais leur nature saisonnière ou opportuniste n'a pas pu être déterminée (Mauchline & Gordon, 1984a).

Un autre facteur cyclique qui a été mis en évidence récemment est le rythme des marées. En effet, en observant l'arrivée des poissons vers un appât déposé sur le fond entre 2 000 et 4 700 m de profondeur, Guennegan & Rannou (1979) et Desbruyères *et al.* (1985) ont montré dans le Golfe de Gascogne que les poissons allaient et venaient selon le rythme des marées. D'après Zaferman (1992) *C. rupestris* se détache du fond également en fonction des marées. Les changements de directions des courants de marée sont donc perceptibles par les poissons et impriment un rythme semi-journalier. Il est probable que des variations à plus long terme de la force de ces courants pourraient également constituer des signaux à l'échelle annuelle pour la synchronisation de la reproduction par exemple.

Les variations de l'intensité lumineuse (jusqu'à une certaine profondeur), de la disponibilité en nourriture ou des courants de marée constituent des signaux cycliques qui pourraient être perceptibles par les poissons profonds. Ils seraient, comme les poissons antarctiques, sensibles à des microvariations des caractéristiques du milieu (Geistdoerfer, 1982b ; Hureau, 1970 ; Hureau *et al.*, 1979). Tous ces facteurs externes sont des *stimuli* qui modifient l'équilibre endocrinien et déclenchent des rythmes endogènes qui agissent sur la croissance ou la reproduction (Motais, 1960).

4.4.4.4. Les modalités de reproduction

Deux grandes modalités de reproduction ont été observées chez les poissons pour assurer le maintien des populations et le succès du recrutement (Mead *et al.*, 1964). Elles sont basées sur l'importance de la fécondité, la taille des œufs (qui a une influence directe sur les premiers stades de développement et sur le taux de survie larvaire (Hempel, 1965)) et sur la nature du milieu où les œufs se développent.

◆ L'une des modalités est la production d'un grand nombre d'œufs de taille relativement petite qui se développent dans des milieux trophiques riches pour que les larves puissent se nourrir

facilement ; ce sont en général des œufs et des larves pélagiques évoluant des les couches d'eaux de surface.

♦ L'autre moyen d'optimiser la reproduction est de produire un plus faible nombre d'œufs qui possèdent de grandes réserves de vitellus permettant à la larve d'éclore à un stade de développement avancé et donc moins vulnérable. Ces œufs et ces larves sont en général démersaux.

Des 3 espèces étudiées ici, *Alepocephalus bairdii* peut être classé dans la seconde catégorie : ses œufs sont de grande taille (jusqu'à 4.5 mm) et sa fécondité par lot n'est que de quelques milliers d'ovocytes. On ne possède aucune information sur le milieu où se développent les œufs et les larves de cette espèce. D'après Markle (1979) *Xenodermichthys copei*, un autre Alepocephalidae également caractérisé par une faible fécondité et la production d'ovocytes de grande taille, a des œufs démersaux. Ce pourrait être aussi le cas pour *A. bairdii*.

Les 2 autres espèces étudiées : *Coryphaenoides rupestris* et *Helicolenus dactylopterus* appartiendraient plutôt aux espèces développant la première modalité de reproduction évoquée plus haut. Elles produisent en effet des œufs de tailles moyenne et petite (2 mm pour la première et 1 mm pour la seconde) ; leur fécondité par lot est de quelques dizaines de milliers d'ovocytes. Ces fécondités paraissent modestes pour des œufs qui pourraient avoir un développement pélagique. Plusieurs auteurs supposent effectivement que les œufs de *C. rupestris* auraient un développement pélagique (Marshall, 1965 ; Geistdoerfer, 1978-1979 ; Grigor'ev & Serebryakov, 1983 ; Grigor'ev & Serebryakov, 1981 ; Merrett, 1978 ; Bergstad & Gordon, 1994). Cependant ce ne sont que des fécondités par lot, la fécondité annuelle est sans doute au moins 2 fois supérieure pour *C. rupestris* et plusieurs fois pour *H. dactylopterus*. Cette dernière espèce présente de plus une insémination intra-ovarienne ce qui augmente le taux de réussite de la fécondation par rapport à une espèce dont les gamètes se rencontrent dans le milieu extérieur.

Les 3 espèces étudiées présentent des modalités de reproduction bien différentes. Il a été dit souvent que les stratégies vitales des organismes en général sont adaptées aux spécificités du milieu dans lequel ils vivent. Chez les poissons profonds toutes les espèces ne présentent pas les mêmes modalités de reproduction, ce qui fait dire à Crabtree & Sulak (1986) que les stratégies suivies ne sont pas toujours adaptées aux conditions de vie des espèces, mais peuvent faire partie d'éléments hérités. Ainsi ils rapprochent la modalité de reproduction des Alepocephalidae (œufs de grande taille en faible nombre) de celle des Salmonidae, une famille proche, ce serait donc un caractère hérité. Il existe autant de modalités de reproduction chez les poissons profonds que chez les poissons du plateau continental (Geistdoerfer, 1984).

4.5. Conclusion

Les 3 espèces étudiées qui ont des longévités élevées présentent des maturités tardives. A. bairdii acquiert sa maturité vers 55 cm de longueur standard soit 15 ans pour les femelles et 58 cm soit 16 ans pour les mâles. Les femelles de C. rupestris sont matures à partir de 11.5 cm de longueur pré-anale c'est-à-dire vers 14 ans. Les femelles de H. dactylopterus ont une maturité moins tardive puisqu'elles peuvent se reproduire à partir de 13 cm de longueur standard soit 3-4 ans.

TROISIEME PARTIE
LA PECHE PROFONDE

Chapitre 5. La pêche française de poissons profonds

5.1. Introduction

La pêche française de poissons profonds est relativement récente : les premiers débarquements conséquents ont débuté en 1989. Une pêche nouvelle est caractérisée par une première phase de prospection des sites les plus avantageux et de la rentabilité de la pêche. L'équipement nécessaire à la poursuite de l'exploitation et à l'amélioration des rendements est ensuite acquis par un nombre croissant de bateaux. Enfin, en fonction de la rentabilité le nombre de bateaux diminuera, augmentera ou se stabilisera.

Une pêche est donc en constante évolution : les professionnels adaptent leurs stratégies de pêche. Le nombre de bateaux, l'effort de pêche, les quantités débarquées fluctuent de manière plus ou moins importante en fonction notamment de la situation économique, des techniques de pêche, de l'équipement, de l'abondance de l'ensemble des stocks de poissons, des conditions environnementales...

Dix ans après le début de l'exploitation des poissons profonds par la flottille française à l'ouest des Iles Britanniques, la pêche et son évolution depuis 1989 peuvent être décrits par :

- ◆ les bateaux constituant la flottille, leur identification et leur dénombrement,
- ◆ les quantités de poissons profonds débarqués et leur importance par rapport aux débarquements totaux des ports,
- ◆ l'effort de pêche déployé par la flottille.

A partir de ces 2 derniers descripteurs, le calcul des captures par unité d'effort (CPUE) permet d'avoir un indice d'abondance relative du stock exploité. Il repose sur une hypothèse de proportionnalité entre les CPUE et l'abondance du stock ; il est applicable si les mêmes engins et les mêmes techniques de pêche sont utilisés, si le poisson est distribué de manière aléatoire et si la vulnérabilité du poisson à l'engin est constante (King, 1995). L'examen des CPUE ainsi que celui des structures en taille de 2 espèces débarquées, le grenadier *Coryphaenoides rupestris* et l'empereur *Hoplostethus atlanticus*, permettront d'observer l'évolution de l'abondance des stocks, des tailles et des poids moyens de quelques espèces depuis le début de l'exploitation.

5.2. Matériel et méthodes

5.2.1. Les statistiques de pêche et la notion de temps de pêche pertinent

Les statistiques françaises de pêche sont compilées à partir des données figurant dans les carnets de bord européen (EU log-book), remplis tous les jours par les professionnels. Le tonnage débarqué de chaque espèce et le temps de pêche par carré statistique défini par le CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer), par engin de pêche et par bateau sont structurés sous forme de séquences de pêche (carré statistique \times engin) dans des bases de données.

De manière générale, le temps d'une marée est divisé entre la pêche des espèces profondes et celle des espèces classiques du plateau. En effet les chalutiers qui pratiquent la pêche profonde font des marées longues, d'environ 15 jours, leur permettant de couvrir de larges zones. La pente continentale sur laquelle ils travaillent est relativement escarpée, la distance entre les fonds de 200 m du plateau continental et les fonds de 1 000 m de la pente continentale est faible et certains carrés statistiques couvrent les 2 types de fond. Ainsi ils peuvent passer au cours de la même marée d'une zone à l'autre sans perdre de temps. Les proportions respectives des 2 types d'espèces (profondes et néritiques) dans les débarquements d'un même bateau varient d'une marée à l'autre selon l'époque de l'année, les conditions météorologiques, le marché... Il existe notamment une forte interaction entre cette pêcherie et celle du lieu noir *Pollachius virens*, surtout en hiver et au printemps (Daniel, 1992).

Une même séquence de pêche peut donc à la fois comptabiliser des espèces profondes et des espèces néritiques. La mauvaise précision géographique des carrés statistiques impose alors l'affectation *a posteriori* des séquences de pêche vers la pêcherie profonde ou vers la pêcherie du plateau afin d'estimer un temps de pêche pertinent et les captures correspondantes (Biseau, 1996 ; 1998). Une séquence de pêche est dite "ciblée sur une espèce" lorsque le tonnage de celle-ci dépasse un certain seuil par rapport au tonnage total de poissons capturés au cours de la séquence de pêche. La durée totale de celle-ci est ainsi attribuée à la recherche de cette espèce : c'est le temps de pêche pertinent sur l'espèce.

5.2.2. Les bateaux

Les bateaux ayant une activité dans la pêcherie profonde ont été identifiés à partir des statistiques de pêche de 1989 à 1997 dans les carrés statistiques CIEM V, VI et VII où se situe cette pêcherie.

Parmi tous les bateaux fréquentant ces zones, seuls ceux dont au moins une marée ciblait les espèces profondes ont été retenus. Leurs temps de pêche annuel total et pertinent (ciblé sur les espèces profondes) ont été déterminés. Le seuil de 50 % pour calculer le temps de pêche pertinent a été choisi car il porte sur l'ensemble des espèces profondes et non pas sur une seule.

Les bateaux ayant réalisé au moins une marée sur les espèces profondes seront qualifiés de bateaux participants, et les bateaux dont le temps de pêche pertinent représente au moins 50 % du temps de pêche annuel seront définis comme les bateaux spécialisés.

Les espèces profondes prises en compte dans cette extraction et qui seront désignées sous le nom : "ensemble des espèces", sont les suivantes :

Coryphaenoides rupestris (grenadier),
Hoplostethus atlanticus (empereur),
Aphanopus carbo (sabre),
Centroscymnus coelolepis et *Centrophorus squamosus* (siki),
Molva dypterygia dypterygia (lingue bleue), qui sera nommée *Molva dypterygia* par la suite,
Brosme brosme (brosme),
Reinhardtius hippoglossoides (flétan noir),
Chimaera sp., *Hydrolagus sp.*, *Harriotta sp.*, *Rhinochimaera sp.* (chimères),
Phycis blennoides (Phycidae),
Sebastes sp. (sebastes),
Beryx sp. (béryx),
Alepocephalus bairdii (cassigné),
Argentina silus (argentine),
Epigonus telescopus (cardinal).

5.2.3. Les quantités débarquées

Les quantités totales débarquées sous criée par année, de 1989 à 1997, dans les secteurs CIEM V, VI, VII, et par port ont été extraites des bases de données des statistiques de pêche. Elles sont fournies pour le grenadier, la langue bleue, l'empereur, le sabre, le siki, le cassigné (*A. bairdii*), pour l'ensemble des espèces profondes, et pour toutes les espèces débarquées par port afin de calculer le pourcentage que représentent les espèces profondes dans les débarquements totaux des ports.

5.2.4. L'effort de pêche et les captures par unité d'effort (CPUE)

L'effort de pêche et les CPUE (Captures Par Unité d'Effort) ont été calculés pour les principales espèces de poissons profonds et pour l'ensemble de ces espèces, annuellement de 1989 à 1997, par sous-divisions statistiques dans les carrés CIEM V, VI et VII et par port en 1997.

L'effort exprimé en heures de pêche est calculé avec un seuil de 10 % si une seule espèce est considérée, et de 50 % pour l'ensemble des espèces profondes ; le tonnage correspondant est extrait des bases de données pour permettre le calcul des CPUE selon la formule ci-dessous :

$$CPUE = \frac{\text{Captures}}{\text{Effort}} = \frac{\text{Tonnage de l'espèce pour les marées pertinentes (tonnes)}}{\text{Temps de pêche pertinent pour l'espèce (heures)}}$$

5.2.5. Les structures en taille des espèces débarquées

Deux espèces font l'objet d'échantillonnages sous criée :

- l'échantillonnage des structures en taille du grenadier *Coryphaenoides rupestris* a été réalisé sous la criée de Lorient une fois par mois depuis 1990, à raison d'une caisse de 40 à 50 kg à

chaque fois. La longueur pré-anale des poissons est mesurée au demi centimètre inférieur et la clé taille-poids, établie dans cette étude, est appliquée pour calculer le poids moyen des captures.

- l'échantillonnage de l'empereur *Hoplostethus atlanticus* est effectué chez les mareyeurs de Boulogne-sur-mer depuis 1991 ; 3 à 4 fois par an, la longueur totale de plus d'une centaine de poissons est mesurée au centimètre inférieur. La relation taille-poids : Poids = $0.0118 \times \text{Longueur totale}^{3.080}$, calculée à partir des débarquements français permet d'en calculer le poids moyen (Anonyme, 1992).

5.3. Résultats

5.3.1. La flottille et son évolution entre 1989 et 1997

Le nombre de bateaux participants oscille de 39 à 58 entre 1989 et 1997. Il était de 41 en 1989, augmente d'une quinzaine d'unités en 1992 puis diminue en 1996 ; il est de 49 en 1997 (Figure 88 p.216). Le nombre de bateaux spécialisés évolue entre 6 et 23. De 1989 à 1991 il augmente progressivement avec le développement de la pêcherie, il double en 1992 et se stabilise depuis cette date à environ une vingtaine d'unités. La proportion de bateaux spécialisés parmi les bateaux participants a augmentée de 1989 à 1992 ; depuis elle est de 40 % environ.

Le nombre de bateaux ayant participé à la pêche profonde entre 1989 et 1997 est de 2 à Fécamp, 4 au Guilvinec, 11 à Douarnenez, 13 à Boulogne, 24 à Lorient et 32 à Concarneau.

A Fécamp une unité participe tous les ans à la pêche profonde depuis 1989 et c'est un bateau spécialisé (Figure 89 p.216). Au Guilvinec, entre 1992 et 1995, 1 à 4 bateaux ont participé à la pêche profonde ; ces petites unités étaient majoritairement spécialisées et ciblaient l'empereur *Hoplostethus atlanticus*. A Douarnenez, de 2 à 8 unités par an ont participé à la pêcherie de 1989 à 1997 sans qu'aucune ne soit spécialisée. A Boulogne, 7 à 11 bateaux par an participaient à la pêche de 1989 à 1997 ; leur nombre est relativement stable et 5 à 7 d'entre eux sont spécialisés. A Lorient le nombre de bateaux participants diminue de 20 en 1989 à 10 en 1997, par contre les unités se spécialisent de plus en plus ; aucun bateau n'était spécialisé en 1990, ils sont jusqu'à 13 en 1992, et leur nombre est stabilisé à 9 depuis 1994. Concarneau participait relativement peu à la pêcherie à ses débuts : 4 à 5 unités y travaillent seulement en 1989 et 1990. En revanche, depuis 1992 c'est le port qui compte le plus grand nombre de bateaux participants avec un maximum de 26 navires en 1997. Parmi ces bateaux, peu sont spécialisés : il y en avait 2 en 1993. Depuis 1995 leur nombre augmente régulièrement jusqu'à 6 unités en 1997. Boulogne, Lorient et Concarneau sont donc les ports d'attache des bateaux qui pratiquent le plus la pêche profonde.

En 1997 les 9 bateaux boulonnais, dont 5 spécialisés, étaient des industriels mesurant entre 45 et 55 m équipés de chaluts allemands (Annexe 23 et Annexe 24). La flottille lorientaise était constituée de 9 industriels de 45 à 55 m, tous spécialisés, et d'un semi-industriel de 35-40 m ; ils utilisaient des chaluts de type 38.5 m et 42.7 m. A Concarneau la flottille était composée de 2 industriels de 35-40 m dont un spécialisé et de 24 semi-industriels de 30-35 m dont 5 spécialisés ; ils travaillaient avec des chaluts 35 m et cascadeur 30 m. Les caractéristiques des bateaux d'un même port sont très homogènes. Les bateaux spécialisés ne présentent pas de traits fondamentalement différents des bateaux participants ; ce sont les plus performants, les plus grands et les plus puissants. Les bateaux les plus récents sont rattachés à Concarneau et les plus vieux à Boulogne.

L'évolution du nombre de bateaux par port reflète en particulier les mutations de la pêche bretonne qui ont eu lieu au début des années 90 (Couliou, 1997 ; Couliou & Piriou, 1997) et le redéploiement de l'effort de pêche sur les espèces profondes suite à la chute d'abondance des espèces du plateau (Anonyme 1993 ; Fournet, 1997). Par exemple, de 1992 à 1995 s'est développée au Guilvinec une pêche ciblée sur l'empereur *Hoplostethus atlanticus* qui a impliqué la transformation et l'adaptation de 4 unités. Les investissements réalisés, dans l'espoir de remplacer la lotte *Lophius sp.*, dont les prises étaient alors en diminution (Fournet, 1997), par l'empereur (espèce à forte valeur marchande) ne se sont pas avérés rentables puisque les fortes captures de cette espèce ont rapidement diminué.

Les armements concarnois ont énormément investi pour le renouvellement de leurs flottilles entre 1981 et 1985 (Fournet, 1997). Leurs bateaux ciblant au début les espèces dites nobles comme le merlu *Merluccius merluccius* et la lotte, ont redéployé leur effort sur les espèces de grands fonds au début des années 90, d'abord comme activité complémentaire puis en tant que spécialité. Les industriels boulonnais sont présents dès le début de la pêche, les lorientais un peu plus tard. Ils se sont spécialisés, passant facilement de la pêche semi-profonde ciblée sur la lingue bleue depuis le début des années 70, à la pêche profonde sur le grenadier *Coryphaenoides rupestris* et l'empereur (Fournet, 1997).

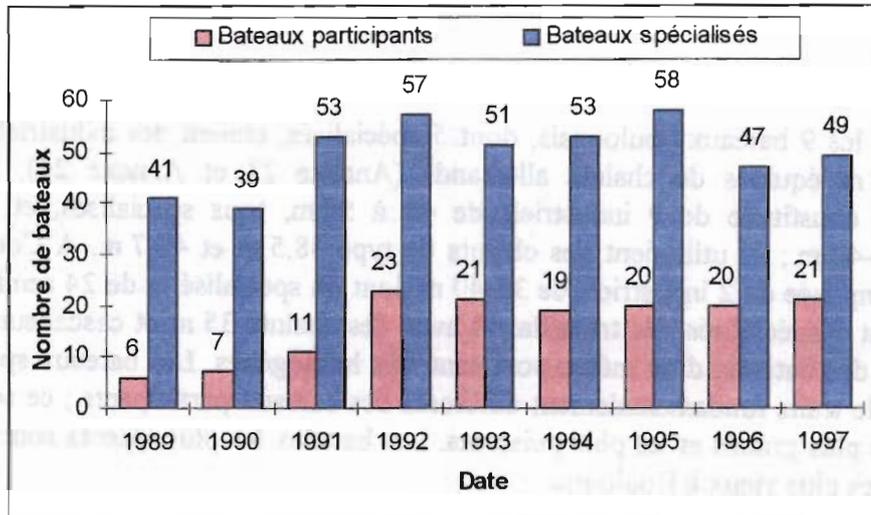


Figure 88. Nombre de bateaux français ayant pratiqué la pêche profonde de 1989 à 1997.

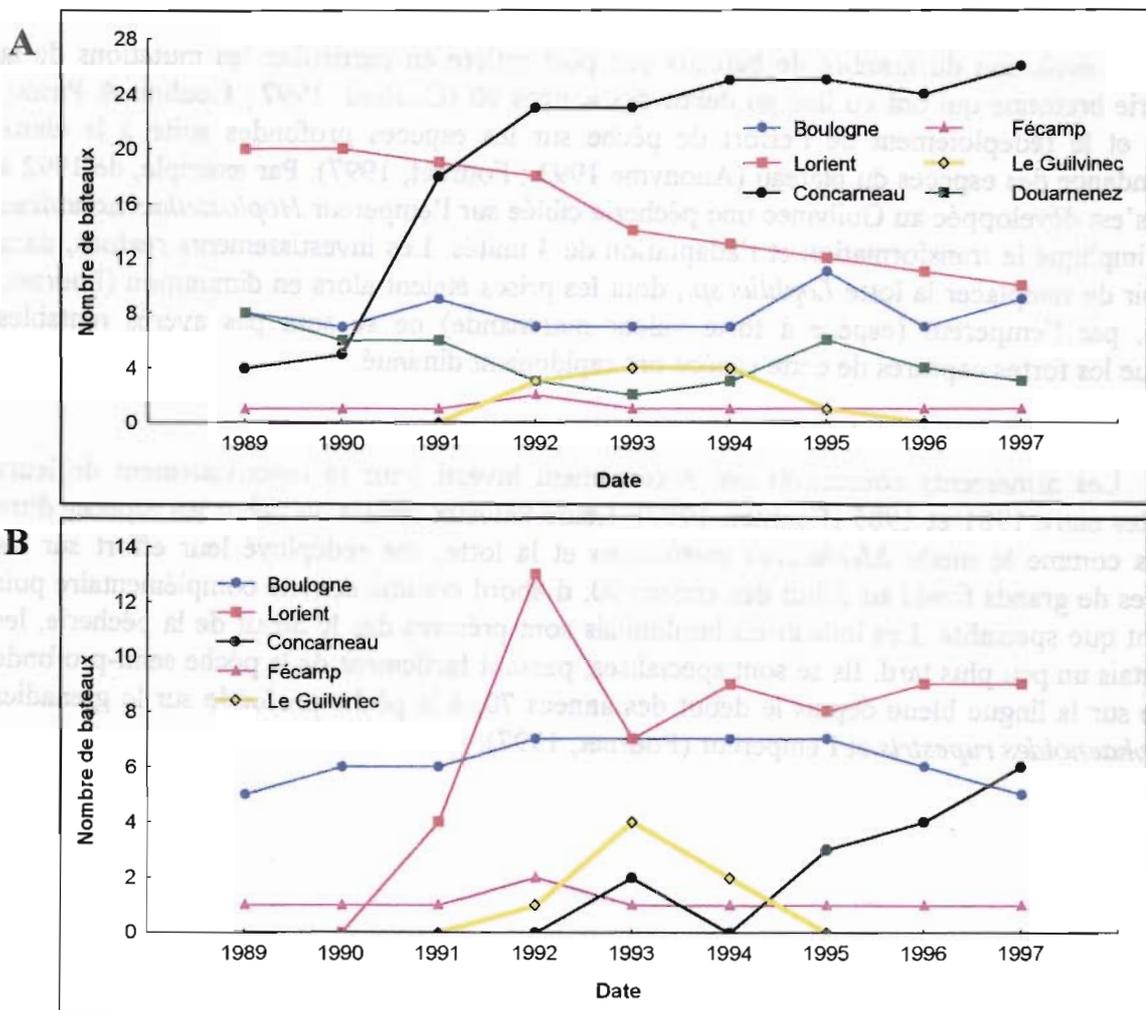


Figure 89. Nombres de bateaux par ports d'attache ayant pratiqué la pêche profonde de 1989 à 1997 : bateaux participants (A), et bateaux spécialisés (B).

5.3.2. Les quantités débarquées

Depuis 1995, la quantité de poissons profonds débarqués s'est stabilisée à environ 19 500 t, après avoir augmentée de 1989 à 1991 puis diminuée jusqu'en 1994 (Figure 90 et Tableau 63 p.218).

De 1991 à 1995 les quantités de grenadier étaient supérieures à 8 000 t ; elles sont de 7 400 t en 1997. Les quantités de lingue bleue qui diminuent depuis 1988 (Lorance & Dupouy, 1998) continuent à chuter jusqu'à 2 800 t en 1994 ; elles augmentent à nouveau depuis. Les débarquements d'empereur d'un maximum de 4 000 t en 1992, sont stabilisés à 1 000 t depuis 1995. Les quantités de sabre relativement stables de 1992 à 1996 avec 3 500 t diminuent en 1997 à 2 800 t. Les débarquements de siki en augmentation depuis le début de l'exploitation sont d'environ 2 800 t en 1997. Une cinquantaine de tonnes de *A. bairdii* ont été débarquées fin 1991 et début 1992 pour un essai de commercialisation sous le nom de cassigné, mais sans succès.

Les débarquements de poissons profonds représentent entre 20 et 35 % des débarquements totaux du port de Boulogne de 1989 à 1997 ; relativement stables, leurs fluctuations ne montrent pas de tendance claire (Figure 91 p.219). Pour les ports de Lorient et de Concarneau ce pourcentage augmente progressivement depuis le début de la pêcherie de 15 à 40 % pour Lorient et de 2 à 25 % pour Concarneau. De plus, d'après les statistiques de pêche européennes, les débarquements français de grenadier provenant des zones CIEM V, VI et VII représentaient entre 91 et 99 % des débarquements totaux de grenadier dans ces zones entre 1989 et 1994 (ICES, 1996).

L'évolution des débarquements totaux de poissons profonds suit celle des pourcentages sauf pour le port de Lorient (Figure 92 p.219). Les débarquements d'espèces profondes y descendent à un minimum de 4 500 t en 1995 et remontent depuis. En 1997, les débarquements sont de 6 000 t à Lorient et Concarneau et proches de 7 000 t à Boulogne.

Dans les 3 ports le grenadier est l'espèce la plus abondante, ensuite, avec des pourcentages équivalents, ce sont la lingue bleue, le sabre et le siki puis en plus faible quantité l'empereur et les autres espèces profondes (Figure 93 p.219). Les diagrammes de Concarneau et Lorient ont des profils similaires par contre pour Boulogne, le plus faible pourcentage de grenadier est réparti sur l'empereur et sur les autres espèces.

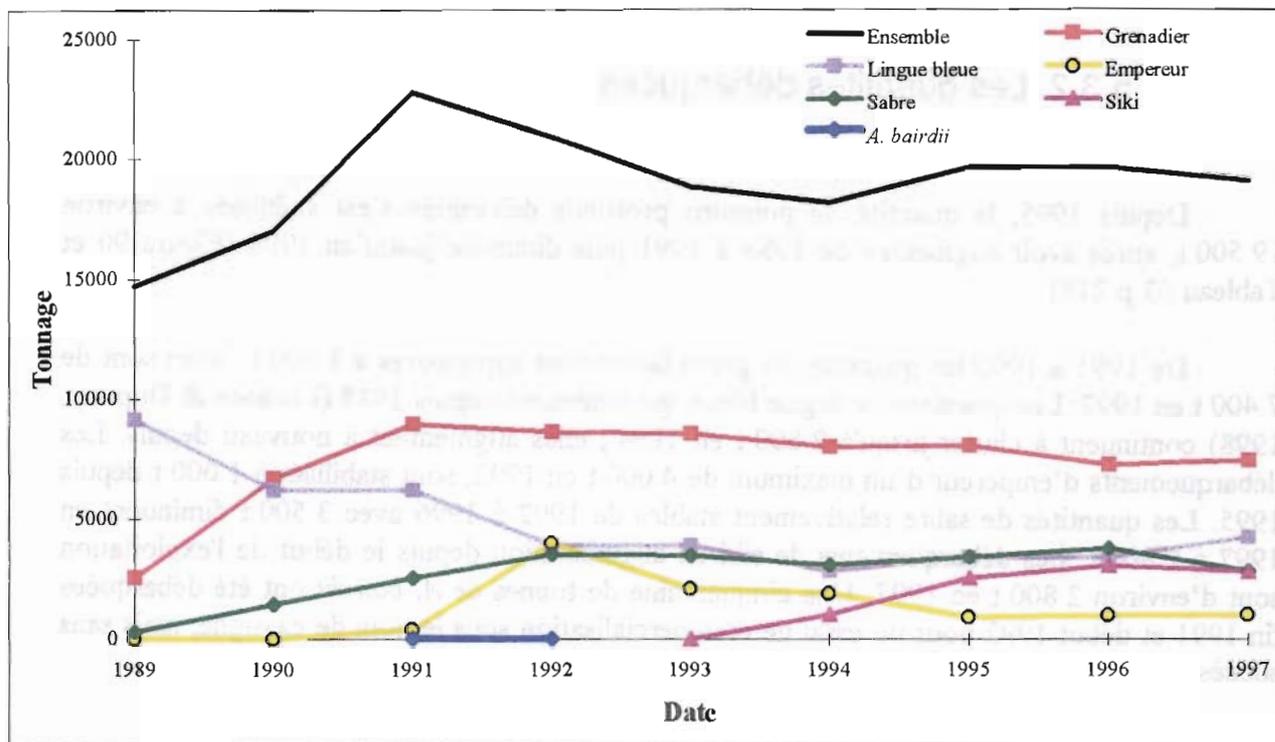


Figure 90. Evolutions des débarquements français de poissons profonds de 1989 à 1997.

Année	Ensemble des espèces profondes (t)	Grenadier (t)	Lingue bleue (t)	Empereur (t)	Sabre (t)	Siki (t)	<i>A. bairdii</i> (t)
1989	14 698	2 556	9 148	8	308		
1990	17 011	6 706	6 211	11	1 451		
1991	22 809	8 956	6 226	390	2 536		31
1992	20 943	8 631	3 948	3 989	3 532		17
1993	18 853	8 549	3 909	2 097	3 487	6	
1994	18 200	8 033	2 850	1 901	3 094	1 017	
1995	19 673	8 066	3 442	905	3 432	2 537	
1996	19 652	7 277	3 403	997	3 778	3 069	
1997	19 103	7 448	4 277	1 031	2 852	2 806	

Tableau 63. Tonnages de poissons profonds débarqués en France de 1989 à 1997.

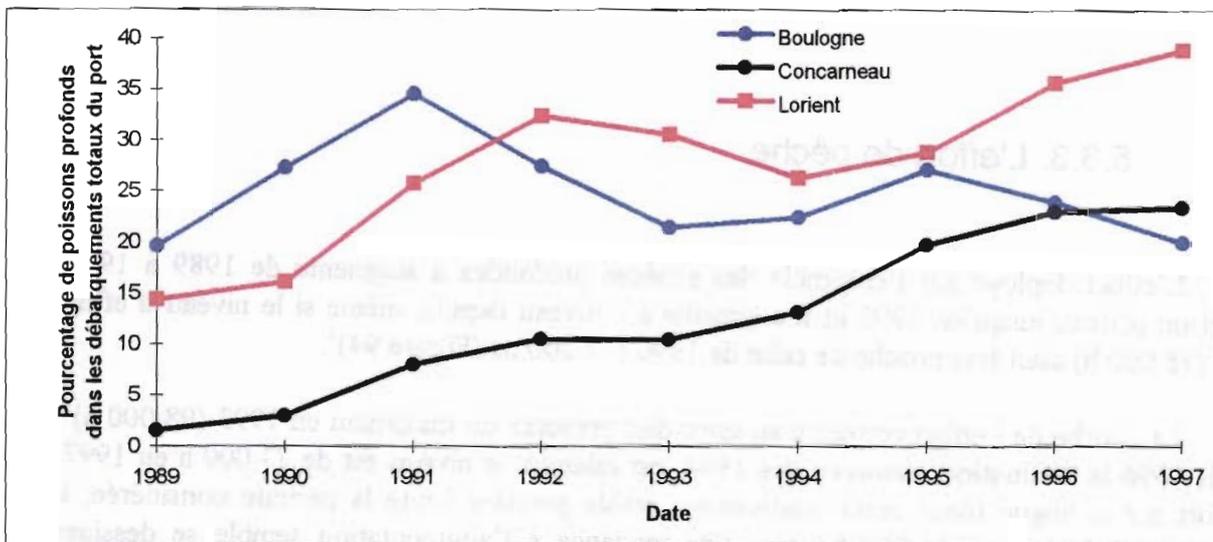


Figure 91. Evolution de l'importance des espèces profondes dans les débarquements totaux des ports de Boulogne, Concarneau et Lorient de 1989 à 1997.

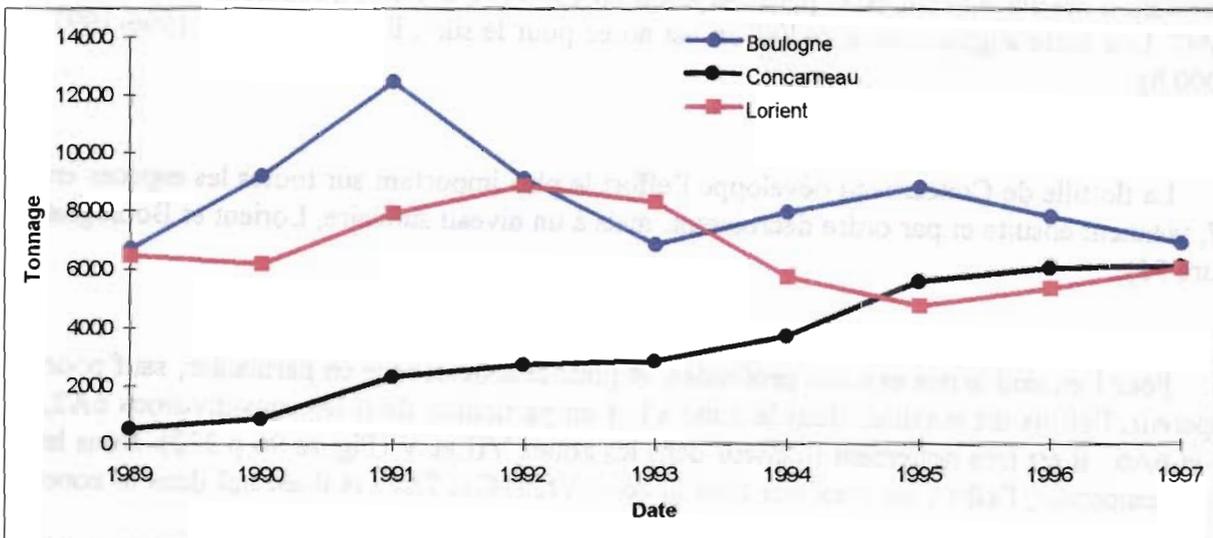


Figure 92. Evolution du tonnage de l'ensemble des poissons profonds débarqués dans les ports de Boulogne, Concarneau et Lorient de 1989 à 1997.

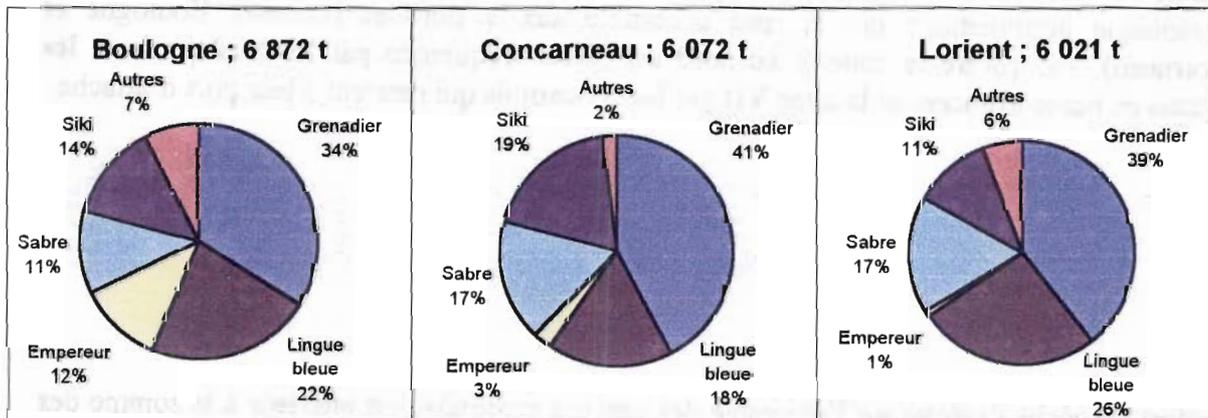


Figure 93. Pourcentages des principales espèces profondes par rapport à l'ensemble de ces espèces dans les ports de Boulogne, Concarneau et Lorient en 1997.

5.3.3. L'effort de pêche

L'effort déployé sur l'ensemble des espèces profondes a augmenté de 1989 à 1992, atteint un plateau jusqu'en 1995 et a augmenté à nouveau depuis, même si le niveau d'effort 1997 (78 000 h) était très proche de celui de 1996 (77 000 h) (Figure 94)¹.

La courbe de l'effort consacré au grenadier présente un maximum en 1993 (98 000 h) ; depuis 1996 la diminution, amorcée dès 1994, est ralentie, le niveau est de 73 000 h en 1997. L'effort sur la lingue bleue reste relativement stable pendant toute la période considérée, il fluctue entre 26 000 et 41 000 heures ; une tendance à l'augmentation semble se dessiner depuis 1994. L'effort sur l'empereur a été maximal de 1992 à 1994 (25 000 h) ; il s'est stabilisé à un faible niveau depuis 1995 (7 000 h). L'effort sur le sabre est en constante augmentation depuis le début de la pêcherie jusqu'en 1996 (52 000 h) ; il redescend à 37 000 h en 1997. Une forte augmentation de l'effort est notée pour le siki ; il se stabilise en 1996-1997 (49 000 h).

La flottille de Concarneau développe l'effort le plus important sur toutes les espèces en 1997, viennent ensuite et par ordre décroissant, mais à un niveau similaire, Lorient et Boulogne (Figure 95).

Pour l'ensemble des espèces profondes, et pour chaque espèce en particulier, sauf pour l'empereur, l'effort est maximal dans la zone VI et en particulier dans les sous-divisions 6A2, 6A5 et 6A6 ; il est très nettement inférieur dans les zones VII et V (Figure 96 p.222). Dans le cas de l'empereur, l'effort est maximal dans la zone VII (7C1, 7K1) et il est nul dans la zone V.

L'important effort de pêche déployé dans la zone VI peut être expliqué à la fois par une tradition de pêche qui existe sur le plateau dans cette zone et aussi par sa position géographique intermédiaire qui la rend accessible aux 3 flottilles (Lorient, Boulogne et Concarneau). Par contre la zone V au nord est plutôt fréquentée par les boulonnais et les lorientais en bases avancées et la zone VII par les concarnois qui rentrent à leur port d'attache.

¹ L'effort de pêche déployé sur l'ensemble des espèces profondes est inférieur à la somme des efforts sur les différentes espèces car lors de la ventilation par espèce, une même heure d'effort peut être comptabilisée à la fois pour plusieurs espèces, de plus, le seuil de calcul est élevé à 50 % pour l'ensemble des espèces alors qu'il est de 10 % pour les espèces considérées individuellement.

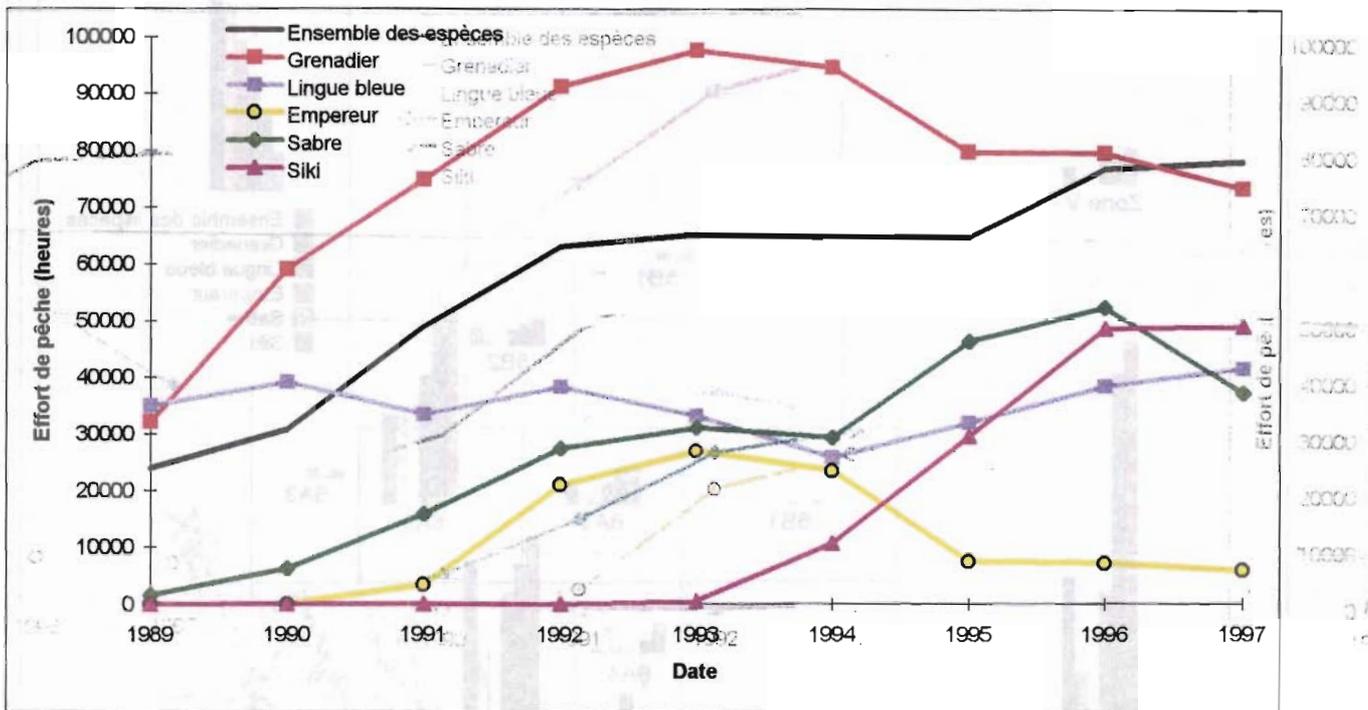


Figure 94. Evolution de l'effort de pêche de 1989 à 1997 pour l'ensemble des espèces profondes et pour les 5 espèces principales.

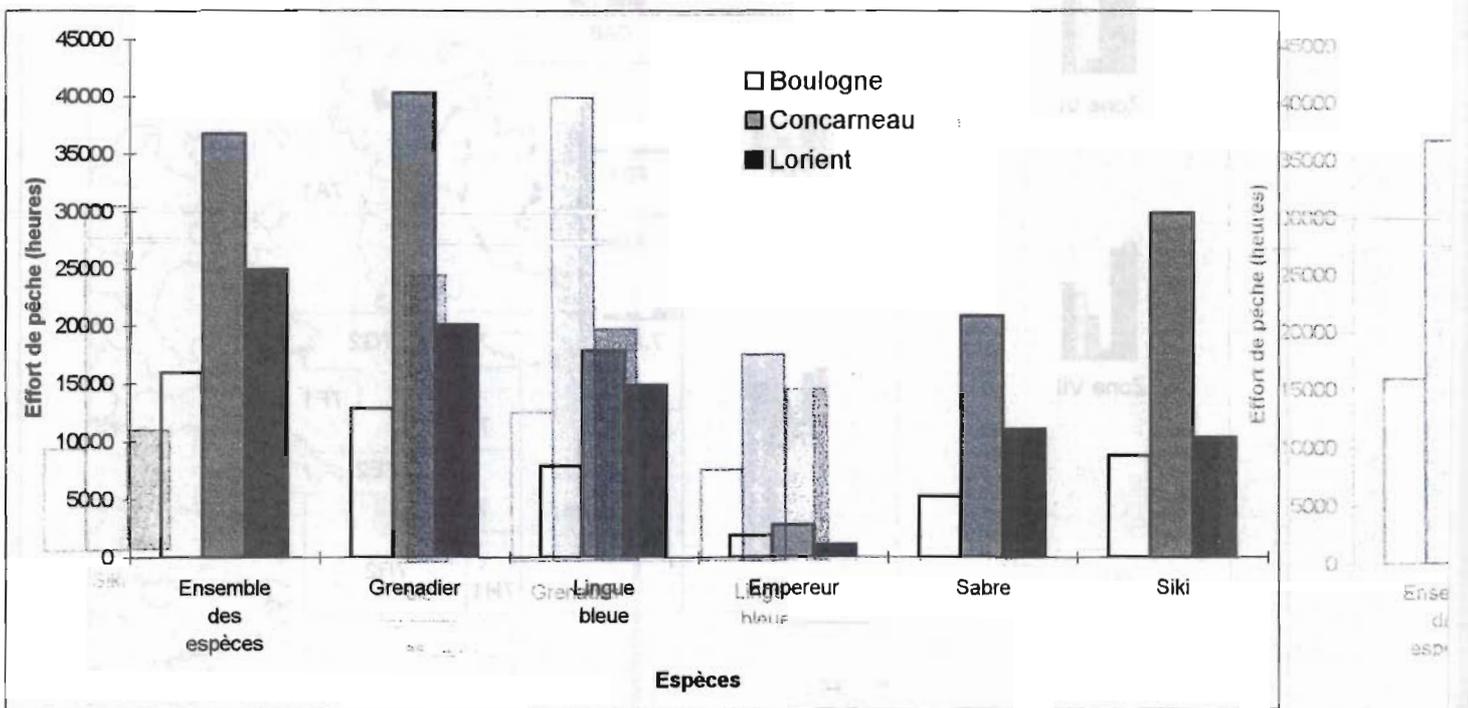


Figure 95. Efforts de pêche développés en 1997 par les flottilles de Boulogne, Concarneau et Lorient sur l'ensemble des espèces profondes et sur les 5 espèces principales.

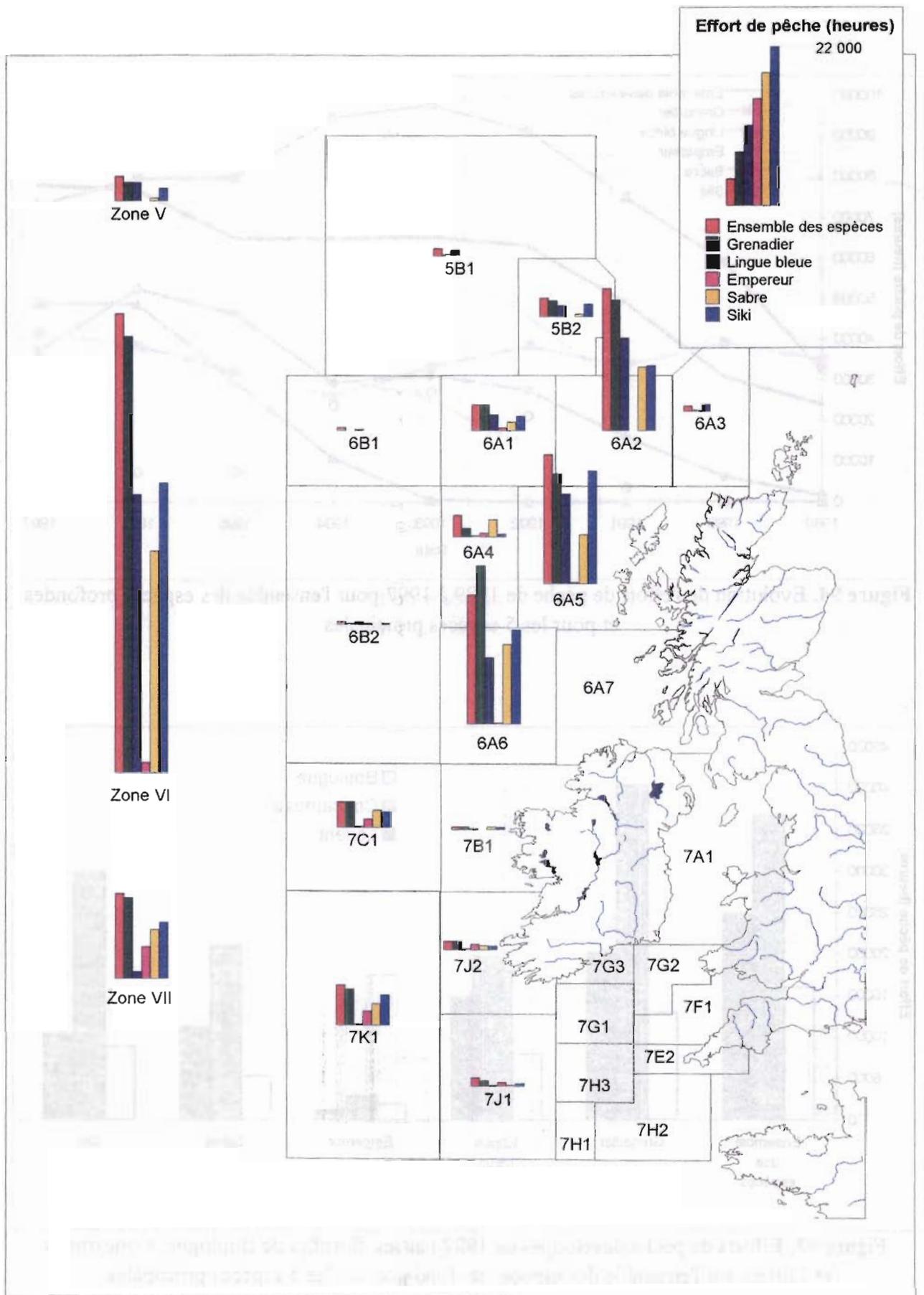


Figure 96. Distribution de l'effort de pêche par carré statistique et sous-divisions CIEM pour l'ensemble des espèces profondes et pour les 5 espèces principales en 1997.

5.3.4. Les captures par unité d'effort (CPUE)

Les CPUE de l'ensemble des espèces profondes, supérieures à 400 kg/h au début de la pêche, chutent brutalement à 260 kg/h en 1992 ; depuis 1993 elles se sont stabilisées entre 210 et 250 kg/h (Figure 97 p.224).

Pour chaque espèce prise individuellement, les CPUE augmentent au cours de la deuxième année de leur exploitation, ensuite elles ont tendance à diminuer.

- ◆ Les CPUE du grenadier sont relativement stables : elles oscillent entre 80 et 110 kg/h.
- ◆ La lingue bleue est une espèce exploitée depuis le début des années 70 (Moguedet, 1988) ; son rendement était en déclin depuis 1985 (Lorance & Dupouy, 1998). En 1989 les CPUE sont de 250 kg/h, elles continuent à diminuer jusqu'en 1992 et depuis elles se stabilisent autour de 90 kg/h.
- ◆ L'empereur débarqué depuis 1991 présente une évolution atypique par rapport aux autres espèces profondes. Les CPUE atteignent un maximum de 180 kg/h en 1992, puis elles diminuent à 70 kg/h en 1993 et 1994 ; depuis 1995 elles augmentent à nouveau jusqu'à 160 kg/h en 1997.
- ◆ En ce qui concerne le sabre, après l'augmentation de la deuxième année d'exploitation, les CPUE diminuent à 100 kg/h et depuis 1995 elles se stabilisent autour de 60 kg/h.
- ◆ Le siki qui n'est débarqué que depuis 1993 présente des CPUE de 90 kg/h en 1994 qui diminuent depuis jusqu'à 43 kg/h en 1997.

Quelles que soient les espèces considérées, les CPUE les plus faibles sont obtenues par la flottille de Concarneau qui est la moins spécialisée et les plus fortes par celle de Boulogne, flottille la plus spécialisée ; Lorient occupe une position intermédiaire (Figure 98 p.224). Les proportions des CPUE entre les 3 ports restent les mêmes (Boulogne : 1, Lorient : 0.5, Concarneau : 0.3) pour l'ensemble des espèces et pour chacune d'entre elles sauf pour l'empereur. Pour celui-ci le rendement est nettement plus fort pour la flottille de Boulogne.

Les CPUE sont maximales dans la zone V sauf pour l'empereur qui n'y est pas pêché (Figure 99 p.225). Pour cette espèce, le rendement est meilleur dans la zone VII, en particulier dans la sous-division 7K1. Pour la lingue bleue, le rendement dans la zone VI apparaît plus faible que dans la V, cependant par sous-divisions, de fortes valeurs sont observées dans le 6B1 et le 6B2. Pour cette espèce des chalutages ont lieu sur de fortes concentrations de poissons au moment de la reproduction hivernale de février à avril (Moguedet, 1988). Pour les autres espèces les rendements sont équivalents dans les zones VI et VII.

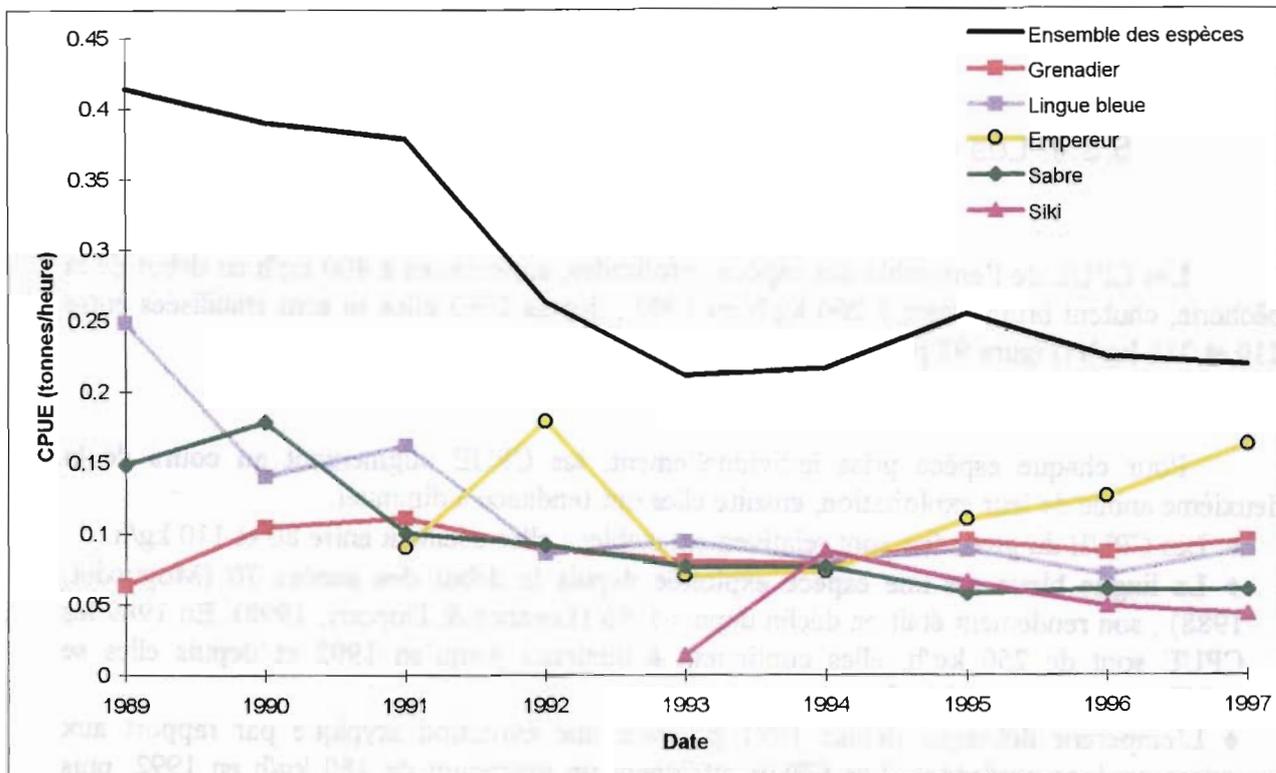


Figure 97. Evolution des CPUE de 1989 à 1997 pour l'ensemble des espèces profondes et pour les 5 espèces principales.

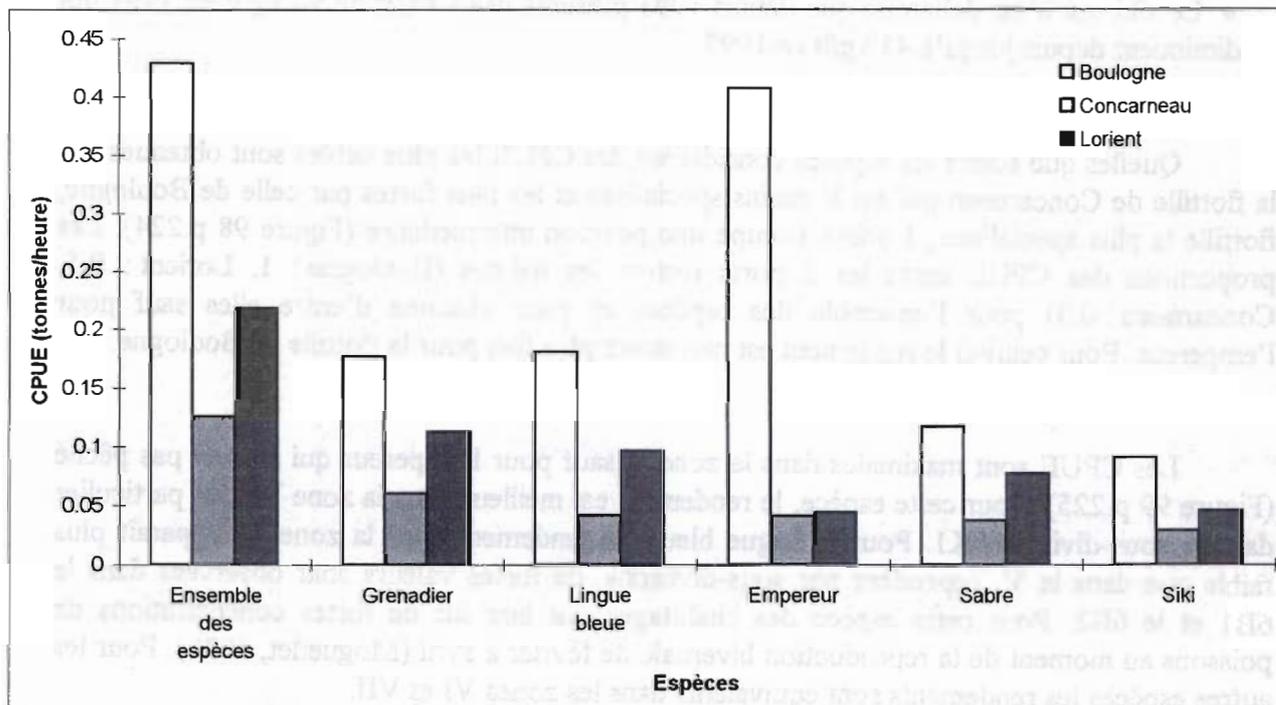


Figure 98. CPUE de l'ensemble des espèces profondes et des 5 espèces principales par les flottilles de Boulogne, Concarneau et Lorient en 1997.

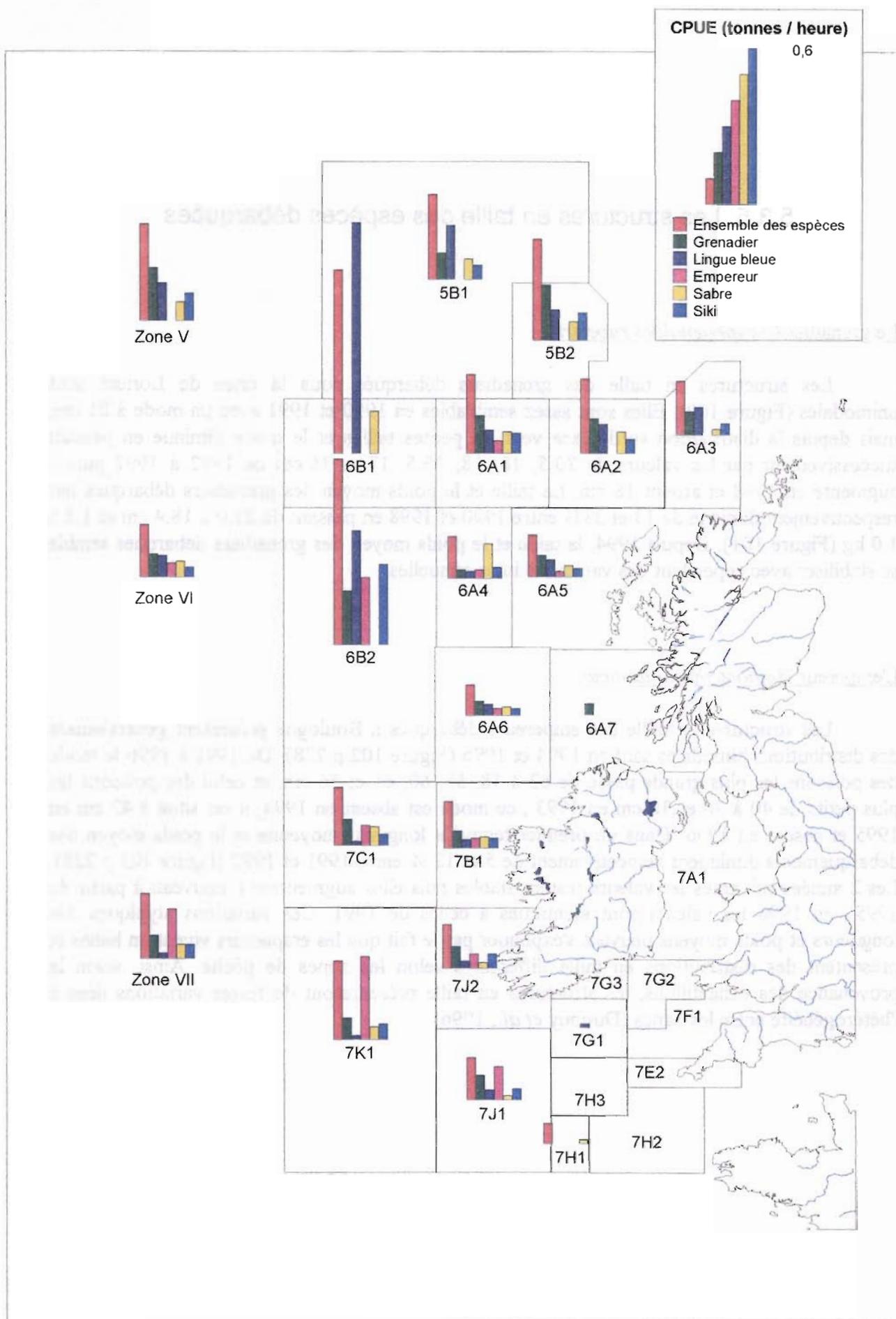


Figure 99. Distribution des CPUE par sous-divisions CIEM pour l'ensemble des espèces profondes et pour les 5 espèces principales en 1997.

5.3.5. Les structures en taille des espèces débarquées

Le grenadier *Coryphaenoides rupestris*

Les structures en taille des grenadiers débarqués sous la criée de Lorient sont unimodales (Figure 100). Elles sont assez semblables en 1990 et 1991 avec un mode à 21 cm, mais depuis la distribution se déplace vers les petites tailles et le mode diminue en passant successivement par les valeurs de 20.5, 18, 18, 16.5, 17 et 16 cm de 1992 à 1997 puis il augmente en 1998 et atteint 18 cm. La taille et le poids moyen des grenadiers débarqués ont respectivement diminué de 13 et 33% entre 1990 et 1998 en passant de 21.0 à 18.4 cm et 1.5 à 1.0 kg (Figure 101). Depuis 1994, la taille et le poids moyen des grenadiers débarqués semble se stabiliser avec cependant des variations inter-annuelles.

L'empereur *Hoplostethus atlanticus*

Les structures en taille des empereurs débarqués à Boulogne présentent généralement des distributions bimodales sauf en 1994 et 1996 (Figure 102 p.228). De 1991 à 1996 le mode des poissons les plus grands passe de 62 à 58, 58, 60, 61 et 56 cm, et celui des poissons les plus petits de 40 à 36 et 38 cm en 1993 ; ce mode est absent en 1994, il est situé à 42 cm en 1995 et absent en 1996. Dans un premier temps la longueur moyenne et le poids moyen des débarquements diminuent respectivement de 5 et 12 % entre 1991 et 1992 (Figure 103 p.228). Les 2 années suivantes les valeurs restent stables puis elles augmentent à nouveau à partir de 1995 ; en 1996 les valeurs sont identiques à celles de 1991. Ces variations atypiques des longueurs et poids moyens peuvent s'expliquer par le fait que les empereurs vivent en bancs et présentent des distributions en taille différentes selon les zones de pêche. Ainsi, selon la provenance des échantillons, les structures en taille présenteront de fortes variations liées à l'hétérogénéité entre les bancs (Dupouy *et al.*, 1996).

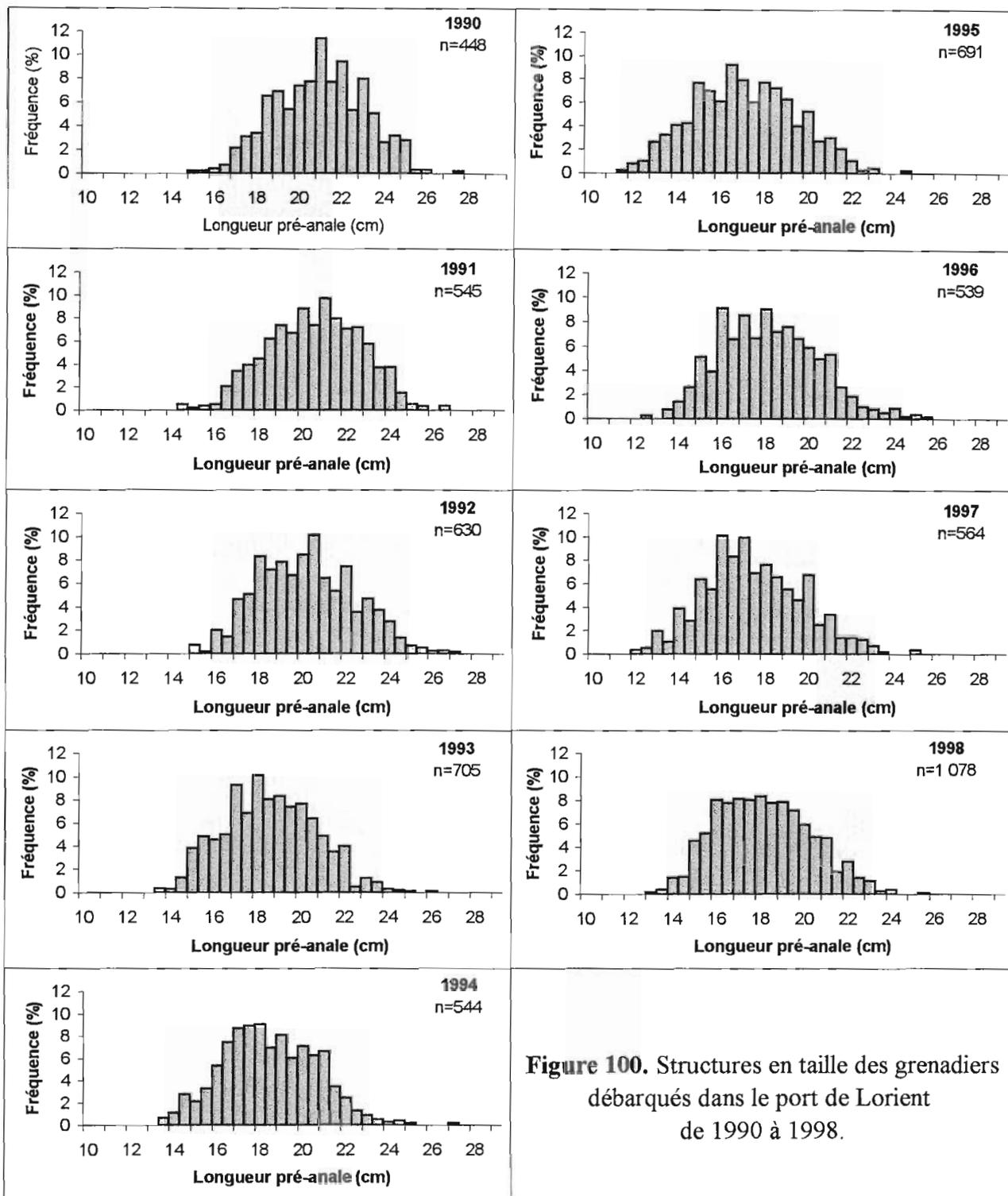


Figure 100. Structures en taille des grenadiers débarqués dans le port de Lorient de 1990 à 1998.

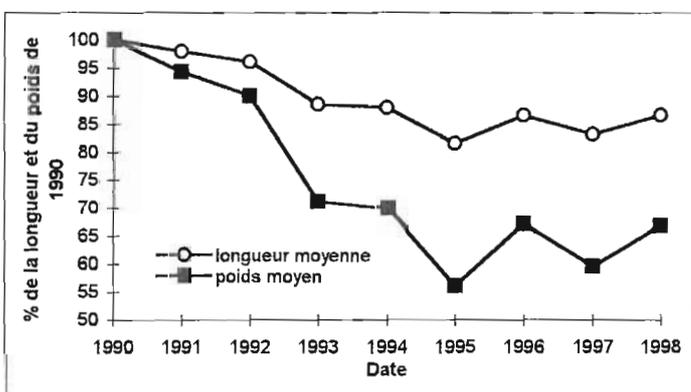


Figure 101. Evolution relative de la longueur et du poids moyens des grenadiers débarqués à Lorient de 1990 à 1998, en pourcentage de la longueur et du poids de référence de 1990.

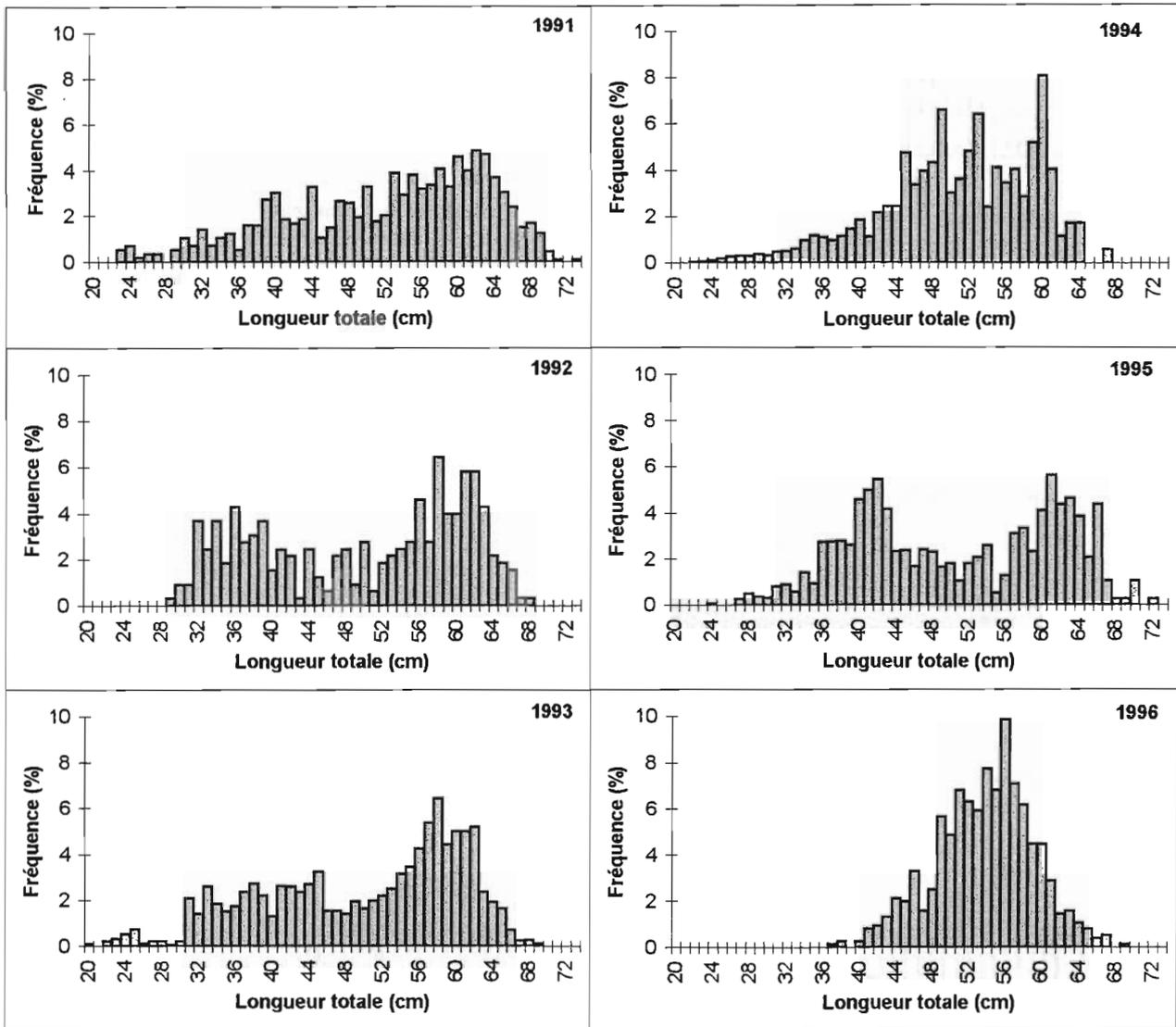


Figure 102. Structures en taille des empereurs débarqués dans le port de Boulogne de 1991 à 1996.

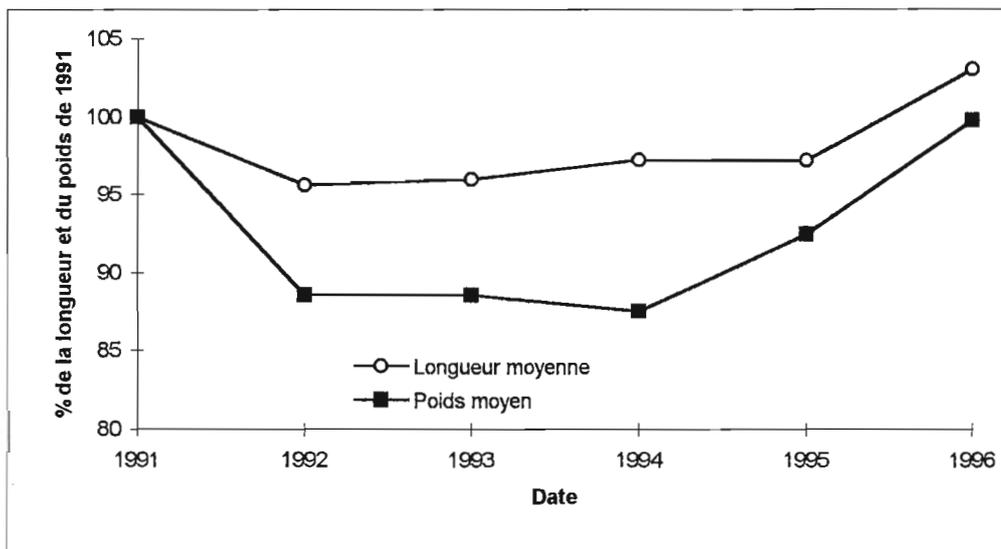


Figure 103. Evolution relative de la longueur et du poids moyens des empereurs débarqués à Lorient de 1990 à 1998, en pourcentage de la longueur et du poids de référence de 1991.

5.4. Discussion

5.4.1. Les données statistiques

Des incertitudes peuvent exister sur les données statistiques recueillies et utilisées en halieutique. Des problèmes d'identification des espèces sont apparues lors des premiers débarquements de poissons profonds qui ont parfois été mal répertoriés. Par exemple l'empereur a pu être classé avec le béryx, espèce exploitée avant l'empereur et de la même couleur rouge. Les nouvelles espèces, rapportées en petites quantités, sont souvent enregistrées sous la catégorie poissons divers (Lorance & Dupouy, 1998) et M.-H. Du Buit signale que le siki est débarqué à Concarneau depuis 1990, mais il n'a reçu de code statistique qu'en 1994, d'où son apparition tardive dans les données officielles (Dupouy *et al.*, 1996). D'ailleurs sous cette appellation sont classées 2 espèces de requins ce qui empêche un suivi statistique spécifique.

L'utilisation des sous-divisions CIEM pour le traitement des données n'est pas adaptée à l'analyse des pêches profondes. En effet la pêche traditionnelle sur le plateau et la pêche profonde peuvent se côtoyer en raison de l'escarpement de la pente et ces espèces sont réparties selon la profondeur plutôt que selon la zone. C'est ce problème qui a amené les halieutes à définir un temps de pêche pertinent pour mieux cerner les données relatives à la pêche profonde. Si la définition choisie est imparfaite, elle est certainement moins mauvaise que les anciennes qui consistaient à prendre en compte toute la durée de la marée si un kilogramme de poisson ciblé était déclaré (Biseau, 1996 ; Biseau, 1998). Des informations traits par traits permettraient de calculer l'effort effectif et non plus un effort estimé (Laurec & Le Guen, 1981). Cela implique bien entendu une quantité de travail très importante pour la saisie des données et une étroite collaboration avec les professionnels qui sont parfois réticents à divulguer les positions des zones qu'ils ont prospectées.

Le calcul des CPUE est directement lié à l'estimation du temps de pêche et au seuil choisi pour calculer celui-ci. Et si les CPUE calculées avec un temps de pêche pertinent sont plus proches de la réalité, la définition du seuil pour le calcul de l'effort donne matière à discussion (Biseau, 1996). En effet selon les espèces, un seuil donné permettra une plus ou moins forte discrimination de l'effort dirigé et des tonnages associés. Dans notre étude le seuil de 50 % choisi pour l'ensemble des espèces profondes permet selon les années d'estimer un effort dirigé portant sur 68 à 89 % des débarquements totaux ; pour les espèces prises une à une le seuil est abaissé à 10 % ce qui donne un effort dirigé sur 79 à 96 % du tonnage total de grenadier, 73 à 95 % pour la lingue bleue, 79 à 95 % pour l'empereur, 63 à 85 % pour le sabre et 78 à 91 % pour le siki selon les années. Le pourcentage de débarquements pris en compte pour un seuil fixe varie donc selon les années. Biseau (1996) suggère d'utiliser un seuil fixe afin de suivre l'évolution de l'abondance relative des espèces cibles, mais un seuil ajusté (par exemple pour prendre en compte 90 % des débarquements) pour le suivi de séries de CPUE. Une étude détaillée pourrait également permettre d'ajuster le seuil à chaque espèce pour obtenir des CPUE plus précises (Biseau, 1998).

Les CPUE peuvent être utilisées comme un indice d'abondance, mais l'utilisation d'un effort dirigé peut entraîner un biais dans l'estimation des tendances de l'abondance des espèces (Biseau, 1998). Des informations précises sont également nécessaires sur le mode de répartition des espèces (en concentration ou dispersé...) pour une bonne interprétation des données. Ainsi Lorance & Dupouy (1998) proposent de corriger les CPUE par un modèle multiplicatif pour obtenir des indices d'abondance annuelle à partir des CPUE par zone et par mois et d'un facteur mensuel (Gavaris, 1980 ; Laurec & Fonteneau, 1978) pour des espèces présentant des variations mensuelles des captures comme la lingue bleue (Laurec & Le Gall,

1975). Ils estiment également qu'il est nécessaire d'analyser les tendances des CPUE par flottille et par zone de pêche.

Les échantillonnages des structures en taille des espèces débarquées sous criée sont également imparfaits. Le manque de personnel limite en effet l'échantillonnage à un seul port pour les espèces profondes (Lorient pour le grenadier et Boulogne pour l'empereur) et à un ou 2 bateaux par mois.

5.4.2. L'évolution des CPUE et des structures en taille

De manière générale les CPUE des espèces profondes ont diminué par rapport à leur valeur maximale qui intervient le plus souvent 1 à 2 ans après le début de leur exploitation. Cette valeur maximale est expliquée par une plus grande efficacité de la stratégie de pêche appliquée : les engins et les bateaux ont été adaptés et les zones de forte abondance des poissons localisées par les professionnels au début de l'exploitation.

Après ces modifications majeures, les CPUE peuvent être considérées comme des indices d'abondance plus fiables. Une diminution des CPUE et donc de l'abondance des stocks, déjà notée par Lorance & Dupouy (1998), est observée pour la lingue bleue, le sabre et le siki. Pour 2 de ces espèces une stabilisation est notée : depuis 1992 pour la lingue bleue et depuis 1995 pour le sabre. Pour le grenadier, l'abondance semble relativement stable depuis le début de la pêcherie. La stabilisation des CPUE des espèces profondes amènerait à conclure à un maintien de leur abondance et donc peut-être à un équilibre de la pêcherie.

Des études irlandaises menées dans les mêmes zones, par Connolly & Kelly (1996), ont également mis en évidence une diminution des taux de captures entre 1993 et 1995 pour le grenadier (de 204 à 48.8 kg/h), le sabre (de 18 à 14 kg/h) et *Phycis blennoides* (de 9 à 3 kg/h). Ultérieurement la diminution des rendements de siki a aussi été montrée entre 1995 et 1996 (de 161 à 38 kg/h pour *C. coelolepis* et de 20 à 13 kg/h pour *C. squamosus* sur le banc de Porcupine).

En comparant les rendements horaires des captures d'espèces profondes avec des données antérieures au début de la pêcherie, collectées de 1973 à 1980 par Bridger (1978), et Ehrich (1983), Lorance (1998) montre une baisse globale de ces rendements qui touche les requins et l'empereur *Hoplostethus atlanticus* dans des proportions plus fortes que le grenadier *Coryphaenoides rupestris*.

Le cas de l'empereur est à considérer à part. Les CPUE de cette espèce ne peuvent en aucun cas être un indice de l'abondance du stock ; en effet l'empereur vit en agrégats et n'est pas dispersé comme le grenadier, le sabre ou le siki. L'évolution des CPUE le concernant ne peut donner d'indice que sur la densité des agrégats exploités (Lorance & Dupouy, 1998 ; ICES, 1998). En Nouvelle-Zélande où la pêcherie sur l'empereur a débuté en 1981 (Tracey *et al.*, 1990), le même problème se pose (Clark & King, 1989). Cependant en associant les résultats de plusieurs évaluations de l'abondance estimées par des méthodes différentes Clark (1995 ; 1996) conclut à une diminution de l'abondance de cette espèce depuis le développement de la pêcherie.

Les diminutions de la taille et du poids moyens du grenadier peuvent être expliquées par 2 phénomènes. Des variations aléatoires peuvent être induites par la technique de tri du poisson appliquée à bord : il n'existe pas de taille minimale pour le grenadier, et selon les captures la taille de tri va varier. L'autre facteur en cause est un effet direct de la pêche qui prélève préférentiellement les grands individus provoquant ainsi un déplacement de la taille moyenne et donc du poids vers les petites valeurs. Pour l'empereur les variations de taille et de

poids moyen ne peuvent pas donner un indice général sur l'ensemble du stock. Ces poissons vivants en bancs, seul le suivi d'un ou de plusieurs bancs bien identifiés et localisés permettrait d'observer l'évolution réelle de la taille et du poids.

5.5. Conclusion

La flottille française de pêche profonde est constituée d'une cinquantaine de bateaux industriels et semi-industriels dont 20 sont spécialisés dans cette pêche ; ils proviennent principalement des ports de Boulogne, Lorient et Concarneau. Avec un tonnage annuel total supérieur à 19 000 t au cours de ces dernières années, le grenadier totalisant 7 500 t, l'ensemble des espèces profondes peut représenter jusqu'à 40 % des espèces débarquées dans les ports participant à cette pêcherie. L'effort total développé par la flottille s'élevait à 78 000 heures en 1997, il est en augmentation et est surtout déployé dans la zone VI du CIEM.

Les captures par unité d'effort (CPUE) des poissons profonds ont diminuées depuis le début de l'exploitation reflétant une diminution de l'abondance des stocks dont la biomasse accumulée décroît suite aux ponctions de la pêche. Si les CPUE du siki continuent à chuter, celles du grenadier, du sabre et de la lingue bleue se stabilisent depuis quelques années. Le suivi sur les prochaines années permettra ou non de confirmer cette tendance. Un autre effet de la pêche a pu être observé sur les structures en taille du grenadier ainsi que sur la taille moyenne et le poids moyen de cette espèce qui diminuent depuis le début de la mise en place de la pêcherie.

Ces effets prévisibles dans le cas de l'exploitation d'un nouveau stock n'ont pas été observés sur les empereurs qui montrent d'ailleurs une augmentation de leurs CPUE contrairement à ce qui a été observé pour les autres espèces. Le fait que les poissons de cette espèce vivent en bancs ne permet pas d'utiliser les CPUE comme indice d'abondance ; de plus le suivi de la taille des débarquements nécessiterait pour être significatif un échantillonnage sur le même banc de poissons.

Cette étude semble indiquer une stabilisation des rendements de la pêche profonde, cependant la prospection d'autres zones de pêche et l'utilisation de nouveaux engins n'excluent pas une nouvelle évolution de la pêcherie. Si son déplacement vers de plus grandes profondeurs ne paraît pas être une solution pour augmenter les rendements, le maximum de biomasse étant localisé entre 800 et 1 500 m de profondeur (Gordon, 1986 ; Merrett & Haedrich, 1997 ; Haedrich & Rowe, 1977), l'emploi d'autres techniques de pêche comme la palangre permettrait d'exploiter les zones difficilement chalutables (mont sous-marins, fonds de roches, de coraux). Cette technique développée dans plusieurs pays, connaît des succès variables (Hareide, 1995 ; Iglesias & Paz, 1995 ; Jorgensen, 1995 ; Martins & Ferreira, 1995 ; Olsen, 1995 ; Connolly & Kelly, 1996 ; Des Clers et al., 1996).

Chapitre 6. Etude des rejets de la pêche profonde

6.1. Introduction

Comme dans la plupart des pêcheries seules quelques espèces sont ciblées par la pêche profonde et les espèces non commerciales ou les poissons de trop petites tailles sont rejetés. Ils ne survivent pas et ils entrent donc en partie dans la mortalité induite par la pêche. L'estimation des rejets des captures commerciales paraît donc nécessaire pour compléter les données recueillies sur les débarquements, dans le cadre de la gestion des stocks halieutiques et des évaluations annuelles utilisées pour l'établissement des quotas de pêche (Anonyme, 1991 ; 1995). Les rejets constituent un gaspillage économique et écologique de la ressource et pour élaborer des remèdes, des études localisées sont nécessaires pour expliciter la variabilité et les causes de ces rejets en déterminant le plus précisément possible les espèces rejetées, leurs tailles, leurs quantités (Pouvreau *et al.*, 1992 ; Saila, 1983).

Aucune étude n'a été réalisée sur les rejets de poissons profonds de la pêcherie, presque exclusivement française, de l'Atlantique nord-est depuis le début de l'exploitation en 1989. En même temps que ce travail réalisé sur des bateaux français, quelques études ont été engagées sur cette même pêcherie sur des bateaux irlandais (Connolly & Kelly, 1996), français et écossais (Newton, 1997).

La présente étude est la première sur les rejets de la pêche profonde française de l'Atlantique nord-est. Un échantillonnage trimestriel pendant 2 ans a permis d'examiner les rejets de 55 traits de chaluts effectués entre 800 et 1 200 m de 49 à 59°N.

Les espèces rejetées, leur quantités, les espèces les plus fréquentes et les taux de rejets ont été déterminés par l'analyse des captures totales. Les tendances dans les nombres d'espèces, les taux de rejets, les espèces et les quantités rejetées ont été observées selon la profondeur et l'aire géographique, une étude temporelle n'a pu être menée. Les structures en taille des espèces les plus fréquemment rejetées ont été établies et des extrapolations à la flottille ont été réalisées par 2 techniques différentes pour évaluer les quantités, totales et par espèce, rejetées annuellement par la pêche aux poissons profonds.

6.2. Matériel et méthodes

6.2.1. Les quantités de poissons rejetés et débarqués

Le nombre et le poids des poissons rejetés et débarqués ont été relevés dans 55 traits de chaluts réalisés au cours de 8 marées sur des chalutiers professionnels de Concarneau (paragraphe 1.2.1. p.10 ; Figure 1 p.12 et Annexe 2A). Les méthodes d'identification et le dénombrement des espèces sont précisés dans le paragraphe 1.2.1.4 p.14. Les nombres de caisses des espèces débarquées sont convertis en poids (une caisse équivalent à 50 kg) ainsi que les nombres de poissons des espèces rejetées. Pour cela plusieurs paniers contenant un nombre connu de poissons des espèces rejetées les plus abondantes ont été pesés à bord des bateaux avec un peson de 50 kg et une précision de 1 à 2 kg (Tableau 64 p.234). Le poids des espèces en trop petit nombre et/ou de trop petite taille n'a pas pu être estimé.

Tableau 64. Conversion du nombre de poissons en poids pour les espèces rejetées les plus abondantes.

Espèce	Panier	Poids (kg)	Nombre de poissons
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	1	37	100
<i>Alepocephalus bairdii</i>	1	48	15
<i>Deania calcea</i>	1	39	12
<i>Lepidion eques</i>	1	37	100
<i>Alepocephalus rostratus</i>	1	48	48
<i>Caelorinchus labiatus</i>	1	37	150
<i>Trachyrincus murrayi</i>	1	37	150
<i>Halargyreus johnsonii</i>	1	37	150
Requins divers	1	39	24

6.2.2. Les taux de rejet

Le taux de rejet total ou par espèce a été calculé en poids à partir des quantités des traits échantillonnés (aucune élévation à la marée n'a été effectuée) :

$$\text{Taux de rejet} = \frac{\text{quantité rejetée}}{\text{quantité rejetée} + \text{quantité débarquée}}$$

La durée des traits examinés a été standardisée à 4 heures pour permettre de comparer les captures. La proportion d'une espèce dans les rejets ou les débarquements a été calculée en poids.

6.2.3. Les structures en taille

Les structures en taille de plusieurs espèces rejetées ont été échantillonnées :

- *Alepocephalus bairdii* est un Alepocephalidae entièrement rejeté, 26 à 621 poissons par marée ont été pris au hasard et mesurés (longueur standard, Lst),
- *Helicolenus dactylopterus* est un Sebastidae dont les grands individus sont débarqués et les petits rejetés, mais au cours des échantillonnages réalisés ils ont tous été rejetés. Onze échantillonnages de 18 à 811 poissons ont été réalisés pour cette espèce,
- *Trachyrincus murrayi* qui est un Macrouridae totalement rejeté, a fait l'objet de 2 échantillonnages de 166 et 199 poissons,
- *Lepidion eques*, un petit Moridae entièrement rejeté a été échantillonné 2 fois (111 et 156 poissons),
- *Caelorinchus labiatus*, un autre Macrouridae totalement rejeté a été échantillonné 1 fois (169 individus),
- *Coryphaenoides rupestris* le grenadier (Macrouridae) est une espèce à la fois débarquée et rejetée. Lors de sous-échantillonnages, 1 à 2 paniers de poissons de taille commerciale et 1/2 à 1 panier de poissons de taille inférieure pris au hasard ont été mesurés (longueur pré-anale, Lpa). Les quantités totales de grenadiers débarqués et rejetés ont été estimées ; le

rapport entre les 2 a permis d'ajuster les proportions des sous-échantillons pour établir les structures en taille.

6.2.4. L'extrapolation à la flottille des quantités rejetées

Différentes techniques ont été développées pour estimer les quantités totales de rejets (Hillis, 1981 ; Pope *et al.*, 1991). Dans cette étude, deux approches sont envisagées pour extrapoler les rejets à la flottille entière :

- L'une consiste à extrapoler les quantités rejetées à partir des quantités totales débarquées annuellement. Cette méthode est basée sur l'hypothèse d'une proportionnalité entre les quantités rejetées et les quantités d'une espèce de référence représentative de la pêcherie dont les débarquements sont connus. Les proportions rejets-débarquements établies au cours de l'échantillonnage sont appliquées aux quantités totales débarquées par la flottille.
- Dans l'autre méthode les quantités de poissons capturées sont considérées proportionnelles au temps de pêche et le facteur de proportionnalité établi au cours des échantillonnages est appliqué au temps de pêche annuel.

6.2.4.1. Extrapolation à partir des quantités débarquées

Détermination de l'espèce de référence

Le grenadier est d'après l'étude sur les peuplements l'espèce la plus abondante, c'est la seule espèce qui est à la fois débarquée et rejetée ; elle a donc été choisie comme référence pour l'extrapolation des quantités rejetées de grenadier et des autres espèces.

Vérification de la proportionnalité entre les quantités rejetées et débarquées

La proportionnalité entre les quantités débarquées de grenadiers et les quantités des espèces rejetées a été établie pour l'ensemble des échantillons (54 traits : 1 trait au cours duquel aucun grenadier n'a été débarqué n'a pas été pris en compte), par zones bathymétriques et géographiques (Tableau 65 p.236).

Le rapport "grenadiers rejetés/grenadiers débarqués" varie de 0.01 à 1.02 (moyenne de 0.30). Il augmente avec la profondeur de 0.23 à 800 m à 0.43 à 1 200 m. Aucune tendance n'est notable selon la latitude dans les différentes zones échantillonnées.

Le rapport "*A. bairdii* rejetés/grenadiers débarqués" varie de 0.00 à 20.64 (moyenne de 2.12) et le rapport "autres espèces rejetées/grenadiers débarqués" varie de 0.19 à 21.88 (moyenne de 3.10). Une augmentation des rapports est également notée avec la profondeur. Les rapports varient avec la zone géographique sans qu'aucune tendance soit notable selon la latitude. Le rapport "*A. bairdii* rejetés/grenadiers débarqués" est particulièrement élevé dans la zone WPB.

La proportionnalité entre les quantités rejetées et débarquées des espèces est variable entre les traits échantillonnés ; une augmentation du rapport avec la profondeur a notamment été observée. Cependant l'hypothèse de proportionnalité entre les quantités débarquées et rejetées sera acceptée et la moyenne générale utilisée pour extrapoler les quantités rejetées à la flottille.

Tableau 65. Rapports entre les quantités rejetées de grenadiers, de *Alepocephalus bairdii*, et des autres espèces et les quantités débarquées de grenadiers (moyenne \pm intervalle de confiance à 95 %), pour l'ensemble des données, par niveau bathymétrique, par zone géographique à 1 000 m et par année.

	Nombre de traits	Rapport "grenadiers rejetés/grenadiers débarqués"	Rapport " <i>A. bairdii</i> rejetés/grenadiers débarqués"	Rapport "autres espèces rejetées/grenadiers débarqués"
Ensemble des échantillons	54	0.30 \pm 0.06	2.12 \pm 0.91	0.7 \pm 0.14
		0.01 (min) 1.02 (max)	0.00 (min) 20.64 (max)	0.03 (min) 2.03 (max)
800 m	15	0.23 \pm 0.08	0.15 \pm 0.17	0.52 \pm 0.26
1000 m	26	0.27 \pm 0.07	2.39 \pm 1.51	0.73 \pm 0.20
1200 m	13	0.43 \pm 0.14	3.84 \pm 1.80	0.77 \pm 0.28
PSB - (1000 m)	2	0.29 \pm 0.08	2.96 \pm 0.47	1.45 \pm 1.12
WPB - (1000 m)	2	0.21 \pm 0.32	12.86 \pm 15.25	0.74 \pm 0.27
RT - (1000 m)	15	0.34 \pm 0.10	1.38 \pm 0.51	0.78 \pm 0.26
H - (1000 m)	7	0.13 \pm 0.04	1.42 \pm 0.76	0.42 \pm 0.22
1995 (1 trimestre)	7	0.43 \pm 0.15	1.00 \pm 0.92	1.27 \pm 0.38
1996 (4 trimestres)	28	0.32 \pm 0.07	2.57 \pm 1.64	0.69 \pm 0.17
1997 (3 trimestres)	19	0.21 \pm 0.07	1.87 \pm 0.70	0.46 \pm 0.16

6.2.4.2. Extrapolation à partir du temps de pêche

Les quantités capturées sont considérées comme proportionnelles au temps de pêche ; pour valider cette hypothèse, la production réelle de grenadiers débarqués sous criée a été comparée à son estimation à partir des quantités échantillonnées pendant un temps de pêche connu et du temps de pêche total de la flottille. Le temps total réel consacré à la pêche profonde n'est pas disponible, la meilleure approximation de celui-ci est le temps de pêche dirigé sur une espèce ou un groupe d'espèces.

L'estimation de la production a été effectuée trimestriellement avec un temps de pêche dirigé sur le grenadier calculé pour un seuil de 10 %. Parmi les 55 traits échantillonnés, 3 ont été supprimés car le grenadier y représentait moins de 10 % des débarquements. La quantité estimée de grenadiers débarqués trimestriellement est calculée à partir de la quantité de grenadiers échantillonnés, du temps de pêche trimestriel dirigé et du temps de pêche échantillonné (Tableau 66).

L'échantillonnage réalisé au dernier trimestre 1995 surestime les quantités réelles de grenadiers débarqués de +52 %, il ne peut donc être considéré comme représentatif ; l'année 1995 ne sera pas prise en compte dans cette étude.

En 1996, les quantités de grenadiers débarqués sont successivement sur- et sous-estimées : +24 %, -67 %, -12 %, +48 % au cours des 4 trimestres. Ces différences s'annulent si l'année est considérée dans son entier ; l'écart entre les quantités estimées et les quantités réelles débarquées n'est plus que de -3 %. Pour l'année 1996 l'échantillonnage est donc validé, mais les données ne pourront pas être traitées trimestriellement.

En 1997 les débarquements de grenadiers sont toujours sous-estimés avec des écarts variables : -66 %, -32 % et -8 % pour les 3 premiers trimestres. Le mauvais résultat du

premier trimestre s'explique par le fait qu'un seul trait a pu être échantillonné et dans de mauvaises conditions météorologiques. Le cumul sur l'année donne un écart de -28 % entre les quantités estimées et réelles, l'échantillonnage réalisé en 1997 n'est pas représentatif, et l'extrapolation ne pourra pas se faire pour cette année.

Tableau 66. Validation de l'échantillonnage trimestriel et annuel des rejets pour une extrapolation des quantités à partir du temps de pêche.

Année	Trimestre	Temps de pêche échantillonné (h)	Temps de pêche de la flottille (h)	Quantité de grenadiers échantillonnés (t)	Quantité de grenadiers estimée (t)	Quantité réelle de grenadiers débarqués sous criée (t)	Pourcentage d'erreur entre les quantités estimées et réelles
1995	4	27.5	22847	3.75	3116	2050	+52%
1996	1	19.34	13782	1.95	1390	1120	+24%
1996	2	20.25	17404	0.65	559	1689	-67%
1996	3	40.23	25574	2.962	1883	2149	-12%
1996	4	27.76	22899	3.5	2887	1953	+48%
1996	total	107.58	79659	9.062	6719	6911	-3%
1997	1	4	13182	0.1	330	982	-66%
1997	2	34.34	17530	2.5	1276	1871	-32%
1997	3	30.41	22502	2.85	2109	2285	-8%
1997	total	68.75	53214	5.45	3715	5138	-28%

6.3. Résultats

6.3.1. Les espèces rejetées, débarquées et les taux de rejets globaux

Au cours des 8 campagnes effectuées, 9 espèces ou groupes d'espèces ont été identifiés dans les débarquements (5 représentent individuellement plus de 1 % des captures) et 46 dans les rejets (6 représentent plus de 1 % des captures). En moyenne, par trait de 4 heures, 15 espèces sont capturées (de 7 à 20) dont 4 débarquées (de 1 à 6) et 13 rejetées (de 6 à 18).

Le taux de rejet total pour l'ensemble des traits cumulés est de 52.4 %, il est en moyenne de 48.5 % (± 21.1 %, intervalle de confiance à 95 %) pour un trait et varie de 2.4 à 82.4 % selon les traits (Tableau 67). Seules 4 espèces font à la fois l'objet de débarquements et de rejets. La plus importante est le grenadier *C. rupestris* avec un taux de rejet de 23 % ; le sabre *A. carbo*, la loche *M. moro* et la lingue bleue *M. dypterygia* ont été rejetés en trop petit nombre pour être pesés. Les grenadiers rejetés sont des individus de petite taille alors que pour les autres espèces, ce sont des animaux blessés ou abîmés. Les 5 autres espèces débarquées le sont à 100 % (*H. atlanticus*, *T. c. echinata*, *L. piscatorius*, *R. batis*, siki) et les 42 autres espèces sont entièrement rejetées. Les rejets concernent donc principalement des espèces non commercialisées.

Les débarquements sont constitués à 47 % de grenadiers, 17 % de sabres, 10 % d'empereurs et 16 % de sikis, les autres espèces débarquées le sont à des pourcentages faibles (Figure 104). Les 2 espèces principalement rejetées sont *A. bairdii* (61 %) et le grenadier (13 %), viennent ensuite des requins, de petits Macrouridae, des chimères et de nombreuses autres espèces en faibles quantités.

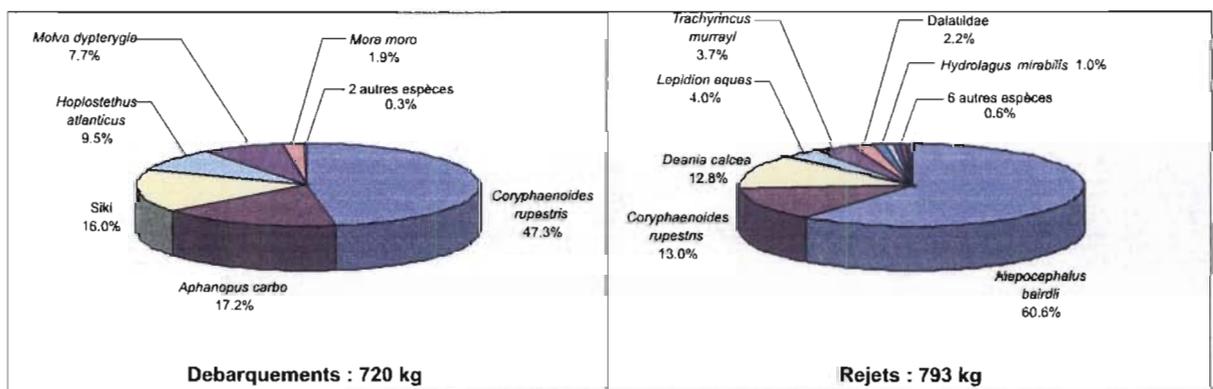


Figure 104. Pourcentages en poids des espèces de poissons débarqués et rejetés pour l'ensemble des campagnes de pêche.

Tableau 67. Taux de rejets et quantités débarquées et rejetées, en poids moyens (pour 4 h de chalutage) sur l'ensemble des traits examinés.

	Débarquement (kg/4h)	Rejet (kg/4h)	Taux de rejet (%)
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	340.6	103.5	23.3
<i>Aphanopus carbo</i>	123.7	*	**
Siki	115.5		
<i>Hoplostethus atlanticus</i>	68.8		
<i>Molva dypterygia</i>	55.6	*	**
<i>Mora moro</i>	13.9	*	**
<i>Lophius piscatorius</i>	1.8		
<i>Trachyscorpia cristulata echinata</i>	0.2		
<i>Raja batis</i>	*		
<i>Alepocephalus bairdii</i>		480.7	100
<i>Deania calcea</i>		101.8	100
<i>Lepidion eques</i>		31.9	100
<i>Trachyrincus murrayi</i>		29.0	100
Dalatiidae		17.4	100
<i>Hydrolagus mirabilis</i>		8.3	100
<i>Hydrolagus affinis</i>		6.3	100
<i>Caelorinchus labiatus</i>		4.9	100
<i>Alepocephalus rostratus</i>		4.7	100
<i>Rhinochimaera atlantica</i>		2.6	100
<i>Halargyreus johnsonii</i>		1.2	100
<i>Harriotta raleighana</i>		0.5	100
<i>Cottunculus thomsonii</i>		*	100
<i>Neocyttus helgae</i>		*	100
<i>Notacanthus chemnitzii</i>		*	100
<i>Notacanthus bonapartei</i>		*	100
<i>Nezumia aequalis</i>		*	100
<i>Bathygadus melanobranchus</i>		*	100
<i>Coryphaenoides guentheri</i>		*	100
<i>Nesiarchus nasutus</i>		*	100
<i>Molva molva</i>		*	100
<i>Rouleina sp.</i>		*	100
<i>Lycodes sp.</i>		*	100
<i>Bathypterois dubius</i>		*	100
<i>Borostomias sp.</i>		*	100
<i>Xenodermichthys copei</i>		*	100
<i>Phycis blennoides</i>		*	100
<i>Synaphobranchus kaupii</i>		*	100
<i>Helicolenus dactylopterus</i>		*	100
<i>Gaidropsarus vulgaris</i>		*	100
<i>Epigonus telescopus</i>		*	100
<i>Argentina silus</i>		*	100
<i>Antimora rostrata</i>		*	100
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>		*	100
<i>Argyropelecus sp.</i>		*	100
<i>Spectrunculus grandis</i>		*	100
<i>Oxynotus paradoxus</i>		*	100
<i>Pseudotriakis microdon</i>		*	100
<i>Apristurus sp.</i>		*	100
Rajidae		*	100
<i>Hexanchus griseus</i>		*	100
<i>Dalatias licha</i>		*	100
Total	720	793	52.4

*, quantité de poissons trop faible pour être pesée à bord.

** , taux de rejet positif mais faible, le poids de rejets n'a pas pu être évalué.

6.3.2. Les quantités rejetées et débarquées selon les zones

La composition et le taux des rejets sont susceptibles de varier avec la profondeur et la zone géographique, la composition en espèces des peuplements et les structures en taille de certaines espèces variant selon ces 2 facteurs.

6.3.2.1. Selon la zone bathymétrique

Le nombre d'espèces débarquées diminue quand la profondeur augmente (Tableau 68) ; cela est dû à la disparition de certaines espèces comme *Molva dypterygia* dont la limite inférieure de distribution bathymétrique est localisée vers 1 000 m (Whitehead *et al.*, 1984). En revanche le nombre d'espèces rejetées varie peu.

Le taux de rejet total augmente avec la profondeur : de 28.5 % à 800 m il passe à 56.1 % à 1 000 m et à 66.5 % à 1 200 m. Celui du grenadier stable à 800 et 1 000 m (21 %), augmente aussi vers 1 200 m (31 %), à cette profondeur les structures en taille montrent qu'il y a plus de poissons de petite taille dans les captures ; ils sont tous rejetés.

Tableau 68. Nombre d'espèces rejetées et débarquées, nombre de traits échantillonnés et taux de rejet par niveau bathymétrique.

Profondeur	Nombre d'espèces débarquées	Nombre d'espèces rejetées	Nombre de traits examinés	Taux de rejet total (%)	Taux de rejet de grenadiers (%)
800 m	8	30	15	28.5	21.9
1 000 m	7	35	27	56.1	21.3
1 200 m	4	32	13	66.5	30.9

Le poids de poissons débarqués par trait moyen diminue quand la profondeur augmente (de 861 à 680 puis 623 kg de 800 à 1 000 et 1 200 m), par contre le poids de poissons rejetés augmente (343, 869 et 1 235 kg) (Tableau 69 p.242 et Figure 105).

La fréquence des grenadiers dans les débarquements varie entre 42 et 52 % selon la profondeur ; la proportion de sabres diminue progressivement quand la profondeur augmente (28, 14 et 5 % de 800 à 1 000 et 1 200 m) alors que celle du siki et de l'empereur augmente (respectivement 10, 16, 29 % et 0, 12, 19 %). La proportion de *A. bairdii* dans les rejets augmente avec la profondeur (11, 63 et 77 %) alors que celle de *D. calcea* diminue (42, 13 et 1 %) ainsi que celle du grenadier, mais dans une moindre mesure (29, 11 et 10 %). Les remplacements d'espèces d'une profondeur à l'autre s'expliquent par les préférences bathymétriques des espèces.

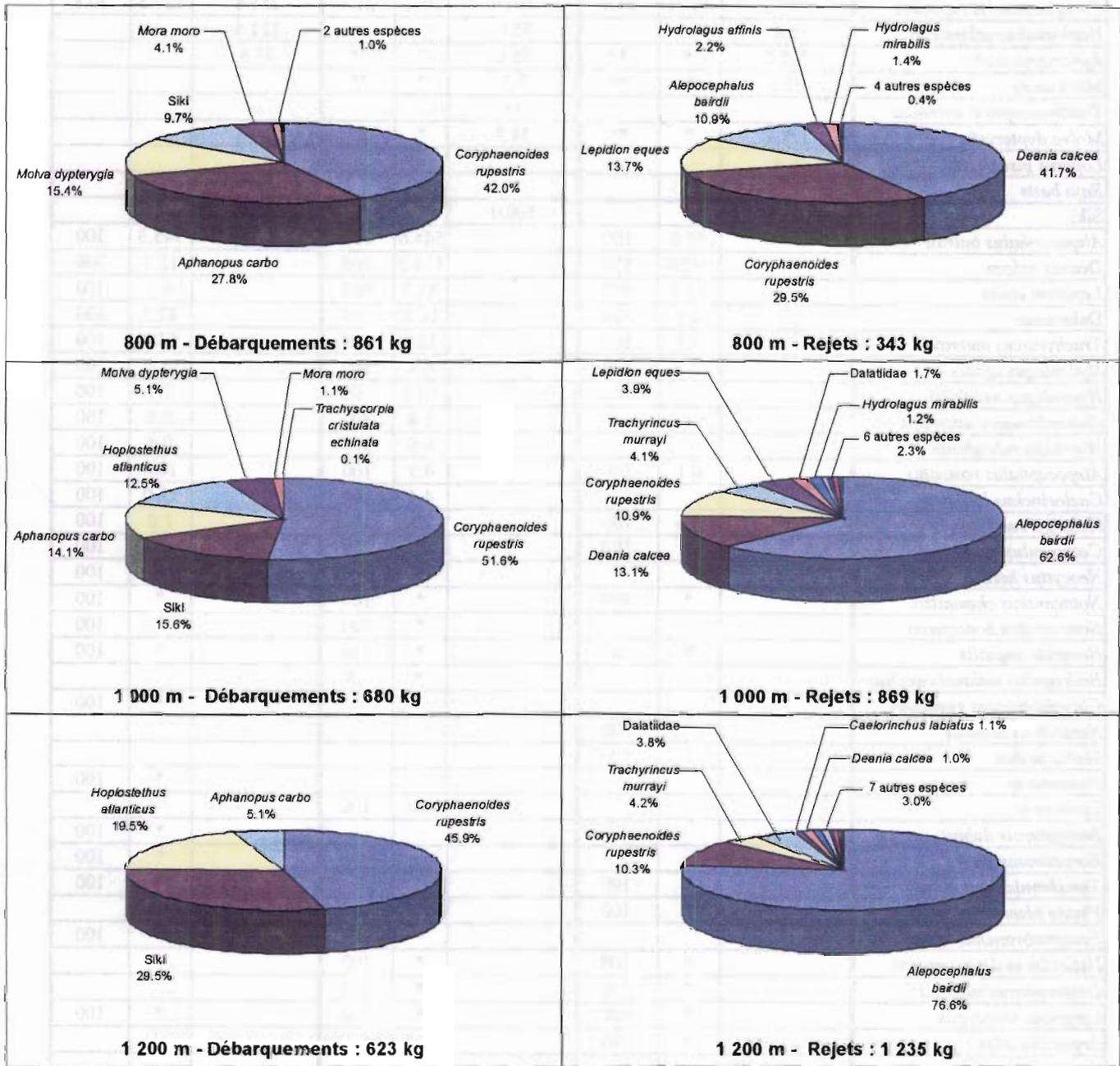


Figure 105. Pourcentages en poids des espèces de poissons débarqués et rejetés par niveau bathymétrique.

Tableau 69. Taux de rejets et quantités débarquées et rejetées, en poids moyen (pour 4 h de chalutage) par niveau bathymétrique.

	800 m			1 000 m			1 200 m		
	Débarquement	Rejet	Taux de rejet	Débarquement	Rejet	Taux de rejet	Débarquement	Rejet	Taux de rejet
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	361.2	101.1	21.9	350.9	95.1	21.3	285.8	127.5	30.8
<i>Hoplostethus atlanticus</i>	2.6			85.0			121.6		
<i>Aphanopus carbo</i>	238.7	*	**	95.6	*	**	31.8		
<i>Mora moro</i>	35.5	*	**	7.3	*	**			
<i>Trachyscorpia c. echinata</i>				0.4					
<i>Molva dypterygia</i>	132.2	*	**	34.7	*	**			
<i>Lophius piscatorius</i>	6.4								
<i>Raja batis</i>	*								
Siki	83.9			106.0			183.8		
<i>Alepocephalus bairdii</i>		37.4	100		544.6	100		945.3	100
<i>Deania calcea</i>		143.0	100		114.3	100		12.7	100
<i>Lepidion eques</i>		47.1	100		33.8	100		6.1	100
Dalatiidae		0.9	100		14.8	100		47.0	100
<i>Trachyrincus murrayi</i>		0.3	100		35.9	100		52.0	100
<i>Hydrolagus affinis</i>		7.5	100		6.4	100		4.2	100
<i>Hydrolagus mirabilis</i>		4.9	100		10.5	100		7.7	100
<i>Rhinochimaera atlantica</i>					2.4	100		6.5	100
<i>Harriotta raleighana</i>					0.6	100		0.8	100
<i>Alepocephalus rostratus</i>		0.1	100		4.9	100		10.8	100
<i>Caelorinchus labiatus</i>					4.4	100		13.0	100
<i>Halargyreus johnsonii</i>		0.6	100		1.6	100		1.0	100
<i>Cottunculus thomsonii</i>		*	100		*	100		*	100
<i>Neocyttus helgae</i>					*	100		*	100
<i>Notacanthus chemnitzii</i>		*	100		*	100		*	100
<i>Notacanthus bonapartei</i>					*	100		*	100
<i>Nezumia aequalis</i>		*	100		*	100		*	100
<i>Bathygadus melanobranchus</i>					*	100			
<i>Coryphaenoides guentheri</i>								*	100
<i>Nesarchius nasutus</i>		*	100						
<i>Molva molva</i>		*	100						
<i>Rouleina sp</i>								*	100
<i>Lycodes sp.</i>					*	100			
<i>Bathypterois dubius</i>								*	100
<i>Borostomias sp.</i>								*	100
<i>Xenodermichthys copei</i>		*	100					*	100
<i>Phycis blennoides</i>		*	100		*	100			
<i>Synaphobranchus kaupi</i>					*	100		*	100
<i>Helicolenus dactylopterus</i>		*	100		*	100			
<i>Gaidropsarus vulgaris</i>		*	100		*	100			
<i>Epigonus telescopus</i>		*	100		*	100		*	100
<i>Argentina silus</i>		*	100						
<i>Antimora rostrata</i>					*	100			
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>		*	100		*	100		*	100
<i>Argyropelecus sp.</i>					*	100		*	100
<i>Spectrunculus grandis</i>								*	100
<i>Oxynotus paradoxus</i>		*	100		*	100			
<i>Pseudotriakis microdon</i>								*	100
<i>Apristurus sp.</i>		*	100		*	100		*	100
Rajidae		*	100		*	100		*	100
<i>Hexanchus griseus</i>		*	100						
<i>Dalatias licha</i>		*	100		*	100		*	100
Total	861	343	28.5	680	869	56.1	623	1 235	66.5

*, quantité de poissons trop faible pour être pesée ; **, taux de rejet positif mais faible

6.3.2.2. Selon la zone géographique

Dans la gamme bathymétrique des 1 000 m les 5 aires géographiques définies ont été explorées, mais de manière inégale : un trait examiné dans P49, 2 dans PSB, 2 dans WPB, 15 dans RT et 7 dans H. Le nombre d'espèces débarquées varie entre 2 et 6 selon la zone géographique considérée (Tableau 70). Le nombre d'espèces rejetées est de 15-17 dans les régions les plus au sud (P49, PSB et WPB) où peu de traits ont été examinés et de 27-28 au nord (RT et H). Aucune tendance dans le nombre d'espèces rejetées et débarquées ne semble se dessiner selon le gradient sud-nord.

Le taux de rejet total est plus fort dans les zones P49 et WPB (64 et 76 %) que dans les autres aires géographiques les plus fréquentées par la pêche et où le taux est de 48 % environ (Tableau 71 p.245 et Figure 106 p.244). Le taux de rejet de grenadiers de 100 % dans P49 est dû à la nature particulière du trait ciblé sur l'empereur. Il est nettement plus fort dans RT (26 %) que dans H (11 %), les taux sont intermédiaires dans les zones plus au sud PSB et WPB. La différence entre les 2 zones nord RT et H peut en partie être expliquée par une grande taille moyenne des grenadiers dans la zone H la plus au nord.

Tableau 70. Nombre d'espèces rejetées et débarquées, nombre de traits échantillonnés et taux de rejet par zone géographique au niveau bathymétrique 1 000 m.

Zone géographique*	Nombre d'espèces débarquées	Nombre d'espèces rejetées	Nombre de traits examinés	Taux de rejet total (%)	Taux de rejet de grenadiers (%)
P49	2	15	1	63.7	100
PSB	5	15	2	46.7	22.2
WPB	6	17	2	76.2	17.0
RT	6	27	15	51.2	26.3
H	4	28	7	48.3	11.4

* , abréviations et localisation des zones géographiques dans la Figure 1 p.12.

Les quantités de poissons débarquées sont moins importantes dans les zones situées au sud (P49, PSB et WPB), elles sont inférieures à 400 kg/4h dans ces aires les moins fréquentées par la pêche ; elles sont plus fortes dans RT (800 kg) et intermédiaires dans H (600 kg). Les quantités rejetées sont d'environ 800 kg/4h sauf dans la zone la plus au sud P49 où elles sont plus faibles (500 kg) et dans WPB où elles sont beaucoup plus fortes (1 300 kg).

Du sud vers le nord l'empereur a de moins en moins d'importance dans les débarquements : dans la zone la plus au sud P49 cette espèce représentait 61 % des débarquements (un seul trait examiné, ciblé sur l'empereur), sa proportion diminue progressivement, elle est de 15 % dans RT et est nulle dans H la zone la plus au nord. Inversement la proportion de grenadiers augmente : nulle dans P49, elle représente 77 % des débarquements dans H. Les autres espèces principales sont le siki et le sabre. La zone WPB est un peu particulière, 3 espèces sont majoritaires dans les débarquements : le siki (30 %), l'empereur (30 %) et le grenadier (24 %).

A. bairdii est l'espèce la plus fréquente dans les rejets, elle représente toujours plus de 50 % et jusqu'à 93 % dans la zone WPB où les rejets sont particulièrement élevés (1 309 kg). Le plus souvent la deuxième espèce est le requin savate *Deania calcea* et la troisième le grenadier, sauf dans la zone la plus au nord, H, où le grenadier est deuxième et *D. calcea* quatrième seulement, *T. murrayi* occupe la troisième place ; dans la zone la plus au sud, P49, où le grenadier est très peu présent, la troisième espèce rejetée est *Halargyreus johnsonii*. Aucun gradient latitudinal n'est perceptible dans la composition des rejets.

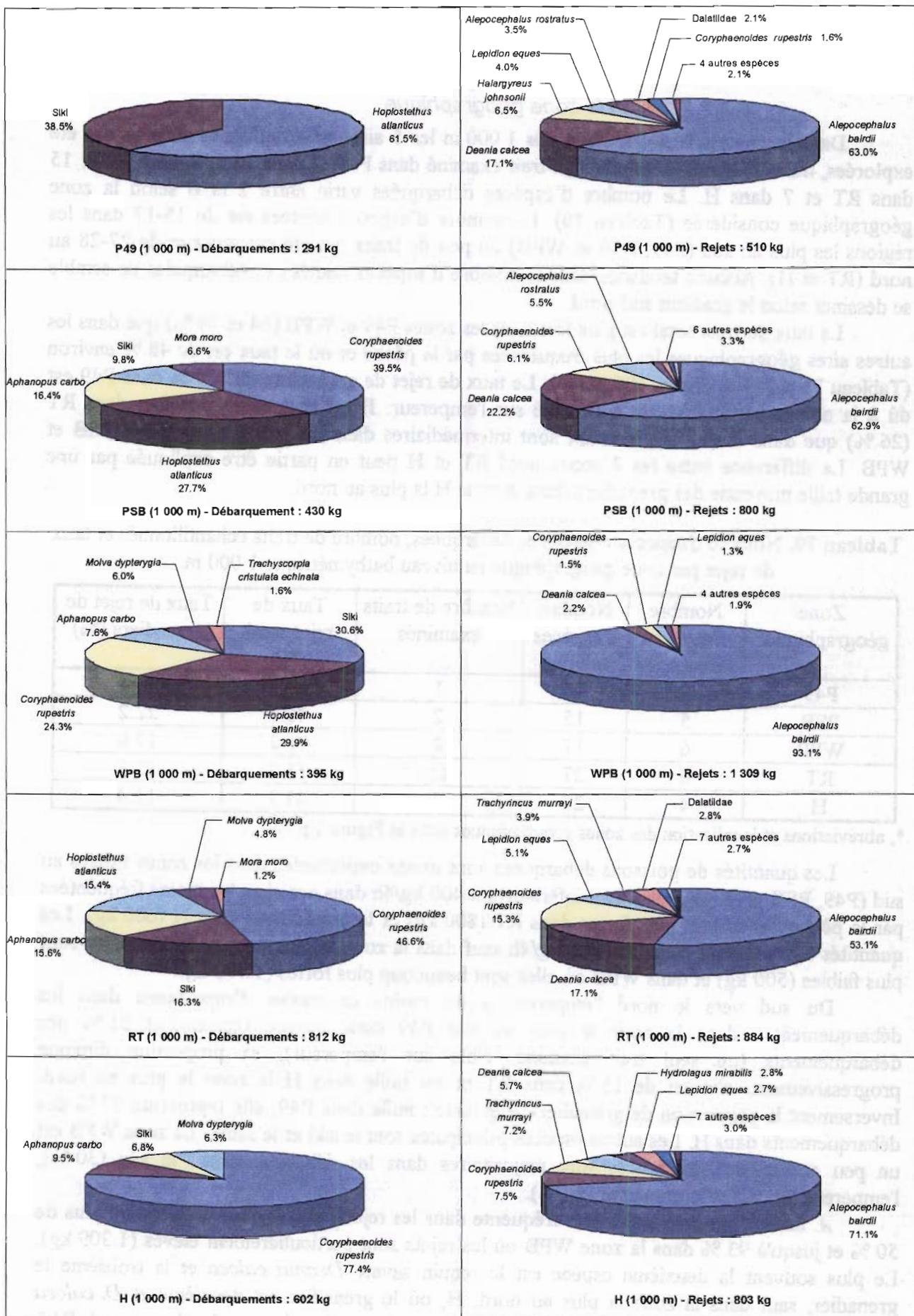


Figure 106. Pourcentages en poids des espèces de poissons débarqués et rejetés par zone géographique au niveau bathymétrique des 1 000 m.

Tableau 71. Taux de rejets et quantités débarquées et rejetées, en poids moyen (pour 4 h de chalutage) par zone géographique au niveau bathymétrique des 1 000 m.

	P49°			PSB°			WPB°			RT°			H°		
	débarquement	rejet	taux de rejet												
<i>Coryphaenoides rupestris</i>		8.3	100	169.9	48.6	22.2	95.8	19.6	17.0	378.8	135.2	26.3	465.3	60.1	11.4
<i>Hoplostethus atlanticus</i>	178.8			119.1			118.1			125.5					
Siki	111.7			42.1			120.9			132.1			40.8		
<i>Aphanopus carbo</i>				70.7			30.0			127.0	*	**	57.4		
<i>Mora moro</i>		*	**	28.6						9.6	*	**			
<i>Trachyscorpia c. echinata</i>							6.5								
<i>Molva dypterygia</i>							23.5			39.3			38.0	*	**
<i>Alepocephalus bairdii</i>		321.8	100		503.3	100		1219	100		469.8	100		571.2	100
<i>Deania calcea</i>		87.2	100		177.5	100		28.5	100		150.7	100		45.5	100
<i>Lepidion eques</i>		20.7	100		9.4	100		17.1	100		45.3	100		21.7	100
Dalatiidae		10.9	100		1.9	100		*	100		24.9	100		4.1	100
<i>Hydrolagus affinis</i>		1.9	100		4.5	100		2.5	100		4.9	100		12.5	100
<i>Hydrolagus mirabilis</i>		2.6	100		1.3	100		1.1	100		8.2	100		22.6	100
<i>Rhinochimaera atlantica</i>					2.5	100		11.3	100		1.8	100		1.4	100
<i>Harriotta raleighana</i>								*	100		0.9	100		0.5	100
<i>Alepocephalus rostratus</i>		17.7	100		44.3	100		*	100		1.5	100		0.9	100
<i>Trachyrincus murrayi</i>		6.1	100		6.5	100		10.0	100		34.6	100		57.8	100
<i>Caelorinchus labiatus</i>		0.3	100								5.6	100		4.1	100
<i>Halargyreus johnsonii</i>		33.1	100		*	100		*	100		0.5	100		0.7	100
<i>Cottunculus thomsonii</i>		*	100		*	100		*	100		*	100		*	100
<i>Neocyttus helgae</i>								*	100		*	100		*	100
<i>Notacanthus chemnitzii</i>											*	100		*	100
<i>Notacanthus bonapartei</i>											*	100		*	100
<i>Nezumia aequalis</i>					*	100		*	100		*	100		*	100
<i>Bathygadus melanobranchus</i>											*	100			
<i>Coryphaenoides guentheri</i>															
<i>Nesarchius nasutus</i>															
<i>Molva molva</i>															
<i>Rouleina sp</i>															
<i>Lycodes sp.</i>														*	100
<i>Bathypterois dubius</i>															
<i>Borostomias sp.</i>															
<i>Xenodermichthys copei</i>															
<i>Phycis blennoides</i>								*	100		*	100			
<i>Synaphobranchus kaupi</i>											*	100			
<i>Helicolenus dactylopterus</i>														*	100
<i>Gaidropsarus vulgaris</i>														*	100
<i>Epigonus telescopus</i>														*	100
<i>Argentina silus</i>														*	100
<i>Antimora rostrata</i>														*	100
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>											*	100		*	100
<i>Argyropelecus sp.</i>														*	100
<i>Spectrunculus grandis</i>															
<i>Oxynotus paradoxus</i>		*	100					*	100						
<i>Pseudotriakis microdon</i>															
<i>Apristurus sp.</i>		*	100		*	100		*	100		*	100		*	100
Rajidae					*	100					*	100		*	100
<i>Hexanchus griseus</i>															
<i>Dalatias licha</i>								*	100		*	100			
total	291	510	63.7	430	800	65.0	395	1309	76.8	812	884	52.1	602	803	57.2

°, abréviations et localisation des zones géographiques dans la Figure 1 p.12.

*, quantité de poissons trop faible pour être pesée à bord.

**, taux de rejet positif mais faible, le poids de rejets n'a pas pu être évalué.

6.3.3. Les structures en taille des espèces rejetées

La seule espèce à la fois rejetée et débarquée est le grenadier *Coryphaenoides rupestris*. La taille des poissons rejetés varie entre 4 et 19 cm (Lpa) et leur taille moyenne est de 12.8 cm (Figure 107). Les poissons débarqués font entre 10.5 et 27 cm avec une taille moyenne de 17.9 cm. Les rejets sont constitués principalement de mâles et les débarquements de femelles. La taille de rejet des grenadiers n'est pas fixe ; elle varie avec la composition en taille des captures, les quantités capturées et les critères de tri du poisson. Les structures en taille des rejets et des débarquements sont donc susceptibles de varier sans que cela soit dû à un phénomène biologique.

Alepocephalus bairdii, *Helicolenus dactylopterus*, *Lepidion eques*, *Trachyrincus murrayi* et *Caelorinchus labiatus* sont des espèces totalement rejetées (paragraphe 3.3.4. p 86, Figures 46, 52 et 53). La distribution en taille de *A. bairdii* est plurimodale, les poissons font entre 6 et 88 cm de longueur standard, le mode majoritaire est à 67 cm. Les *H. dactylopterus* mesurent entre 5.5 et 32.5 cm de longueur standard ; leur distribution est unimodale (16 cm). La structure en taille de *L. eques* est bimodale (25-26 et 31 cm) : les poissons font entre 18 et 41 cm de longueur totale. Les *T. murrayi* ont une distribution unimodale (35 cm), ils mesurent entre 19 et 47 cm de longueur totale. Les *C. labiatus* font entre 20 et 38 cm de longueur totale ; leur distribution est plurimodale et le mode le plus important est à 31 cm.

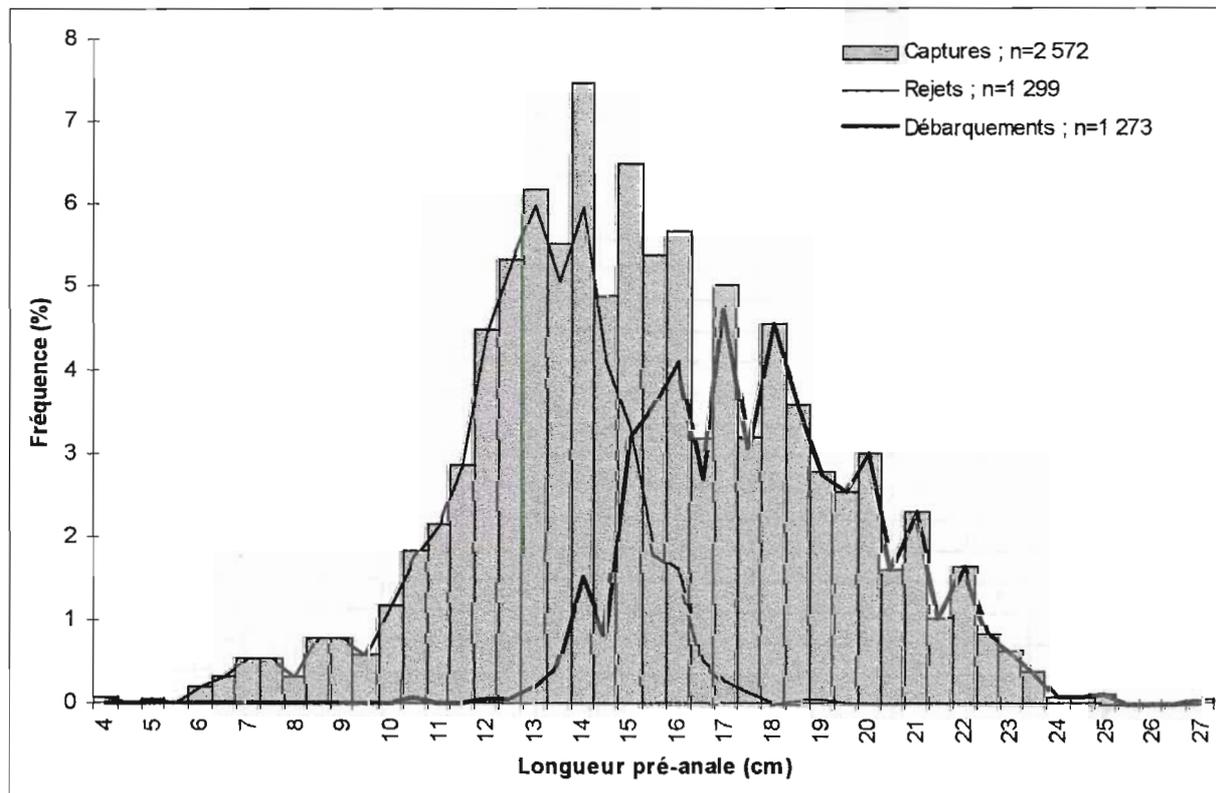


Figure 107. Structures en taille des grenadiers capturés, rejetés et débarqués.

6.3.4. Extrapolation des quantités rejetées à la flottille

Extrapolation à partir des quantités débarquées

Les rejets totaux de la pêcherie de poissons profonds estimés à partir des débarquements annuels de grenadiers s'élevaient à 17 528 t en 1996 et à 17 423 t en 1997. Ils sont légèrement inférieurs aux débarquements totaux de l'ensemble des espèces profondes qui étaient de 19 652 t en 1996 et de 19 103 t en 1997 (Tableau 72). Les rejets de grenadiers étaient plus importants en 1996 (2 278 t) qu'en 1997 (1 564 t) alors que les quantités débarquées étaient similaires (\approx 7 300 t). Par contre les rejets de *A. bairdii* étaient plus faibles en 1996 (11 216 t) qu'en 1997 (12 859 t).

Tableau 72. Quantités annuelles des espèces rejetées estimées à partir des quantités de poissons échantillonnés et de la production annuelle de grenadiers en 1996 et 1997.

		1996 (tonnes)	1997 (tonnes)	
Echantillon	Grenadier débarqué	9.06	5.45	
	Grenadier rejeté	2.84	1.17	
	Grenadier capturé	11.90	6.62	
	<i>A. bairdii</i> rejeté	13.97	9.62	
	Autres espèces rejetées	5.02	2.24	
Production annuelle	Grenadier débarqué	7 277	7 287	
	Toutes les espèces profondes	19 652	19 103	
Estimation annuelle	Grenadier rejeté	2 278	1 564	
	Grenadier capturé	9 555	8 851	
	<i>A. bairdii</i> rejeté	11 216	12 859	
	Autres espèces rejetées, total	4 034	3 000	
	Autres espèces rejetées, détail	<i>Deania calcea</i>	1 690	873
		<i>Lepidion eques</i>	630	539
		<i>Trachyrincus murrayi</i>	597	890
		<i>Divers requins</i>	522	30
		<i>Alepocephalus rostratus</i>	157	16
		<i>Hydrolagus affinis</i>	136	93
		<i>Hydrolagus mirabilis</i>	106	318
		<i>Rhinochimaera atlantica</i>	87	32
		<i>Caelorinchus labiatus</i>	71	152
		<i>Halargyreus johnsonii</i>	34	27
<i>Hariotta raleighana</i>	4	29		
Toutes les espèces rejetées	17 528	17 423		

Extrapolation à partir du temps de pêche

Les rejets totaux de la flottille profonde estimés à partir du temps de pêche en 1996 étaient de 16 163 t, le grenadier rejeté atteignait 2 101 t et les rejets de *A. bairdii* étaient de 10 343 t (Tableau 73). Les quantités rejetées totales et par espèce calculées avec un temps de pêche dirigé sont inférieures de 7.7 % à celles estimées par la méthode des quantités débarquées, ce qui correspond à l'écart entre les quantités réelles de grenadiers et pour un temps de pêche dirigé.

Tableau 73. Quantités annuelles des espèces rejetées, estimées à partir des quantités de poissons échantillonnés et du temps de pêche annuel dirigé sur le grenadier en 1996.

		1996 (tonnes)	
Echantillon	Grenadier débarqué	9.06	
	Grenadier rejeté	2.84	
	Grenadier capturé	11.90	
	<i>A. bairdii</i> rejeté	13.97	
	Autres espèces rejetées	5.02	
	Temps de pêche dirigé sur le grenadier (h)	107.58	
Production annuelle	Grenadier débarqué dirigé	6 911	
	Grenadier débarqué total	7 277	
	Toutes les espèces profondes	19 652	
	Temps de pêche dirigé sur le grenadier (h)	79 659	
Estimation annuelle	Grenadier débarqué	6 719	
	Grenadier rejeté	2 101	
	Grenadier capturé	8 820	
	<i>A. bairdii</i> rejeté	10 343	
	Autres espèces rejetées, total	3 720	
	Autres espèces rejetées, détail	<i>Deania calcea</i>	1 558
		<i>Lepidion eques</i>	581
		<i>Trachyrincus murrayi</i>	551
		<i>Divers requins</i>	482
		<i>Alepocephalus rostratus</i>	145
		<i>Hydrolagus affinis</i>	126
		<i>Hydrolagus mirabilis</i>	98
		<i>Rhinochimaera atlantica</i>	80
		<i>Caelorinchus labiatus</i>	65
<i>Halargyreus johnsonii</i>		31	
<i>Hariotta raleighana</i>	3		
Toutes les espèces rejetées	16 163		

6.4. Discussion

6.4.1. La stratégie d'échantillonnage

L'estimation des taux de rejets et des quantités rejetées est fortement dépendante de la qualité et de la représentativité de l'échantillonnage. Son amélioration permettrait d'augmenter la précision des estimations des quantités totales rejetées par la pêcherie. De nombreuses contraintes rendent difficiles la mise en place de plans d'échantillonnages optimaux (Anonyme, 1995). Bien qu'un effet port (même habitudes de pêche pour les bateaux d'un même port) ait été montré dans la composition des rejets des chalutiers (Pouvreau *et al.*, 1992 ; Morizur *et al.*, 1996), dans cette étude, les échantillonnages ont été réalisés sur 2 bateaux seulement, du même type (sister-ship) et provenant du même port. Les flottilles des 3 principaux ports de pêche profonde française sont différentes et une stratification de l'échantillonnage par port semble donc être nécessaire. Dans leur étude sur les rejets de la pêche profonde les écossais utilisent déjà ce type de stratification (Newton, 1997). Les bateaux d'une même flottille ont des caractéristiques assez homogènes et il ne semble pas indispensable d'en réaliser une typologie poussée comme cela est fait pour les flottilles artisanales ou mixtes (Decamps & Leaute, 1991 ; Perronnet, 1991).

Une stratification par port permettrait également de tenir compte de l'effet engin de pêche. Les bateaux d'un même port ont tendance à utiliser les mêmes chaluts, mais ils sont différents selon les ports, or la sélectivité des engins entraîne des différences dans la composition et les taux de rejet (Connolly & Kelly, 1996).

Une stratification par profondeur s'avère également nécessaire, ce facteur est prépondérant dans la détermination de la composition des rejets et de leurs taux. L'extrapolation à la flottille des quantités rejetées devrait cependant être accompagnée par une estimation des quantités débarquées par niveau bathymétrique, informations qui n'est pas disponible dans les statistiques de pêche, mais serait plus satisfaisante que la stratification par zone CIEM et par trimestre actuellement utilisée.

6.4.2. L'estimation des poids et nombres des poissons

L'estimation des poids et des nombres de poissons rejetés et débarqués peuvent également être améliorés. La précision du nombre de caisses d'espèces débarquées estimé par les professionnels reste faible car les poissons ne sont pas effectivement mis en caisse et l'estimation varie d'une personne à l'autre.

L'estimation du poids des espèces rejetées est imprécise. L'utilisation systématique d'une balance anti-roulis ou, pour les espèces dont les structures en taille sont échantillonnées, la conversion du nombre de poissons en poids par des clés taille-poids paraît mieux adaptée.

6.4.3. Composition spécifique, quantités et taux de rejets

En même temps que débutait cette étude une autre évaluation des rejets a été réalisée sur les poissons profonds dans la même zone (RT et H) et aux mêmes profondeurs (700-1 400 m) (Connolly & Kelly, 1996). L'utilisation de techniques de pêche et de procédures d'échantillonnage différentes expliquent sans doute les fortes dissemblances avec les résultats de la présente étude. En effet dans l'étude irlandaise les rejets sont dominés par les requins puis le grenadier et *A. bairdii* dont les quantités sont anormalement faibles. Les taux de rejets sont inférieurs aux nôtres : 31.7 % pour les rejets totaux et 12.4 % pour le grenadier.

Les taux et les quantités de rejets varient selon la profondeur et la zone géographique en relation avec des différences de composition spécifique des peuplements et de structures en taille de certaines espèces. Une augmentation du taux de rejet avec la profondeur est notamment observée comme en Méditerranée (Tursi *et al.*, 1997 ; Papaconstantinou *et al.*, 1997). Ces auteurs constatent également des variations des taux de rejet selon les zones, les saisons et les années, mais comme dans cette étude aucune tendance claire ne se dessine ; l'examen d'échantillons supplémentaires serait nécessaire.

6.4.4. L'extrapolation des quantités rejetées

La première technique d'extrapolation utilisée dans cette étude est basée sur l'hypothèse d'une proportionnalité entre les quantités des différentes espèces, mais les proportions sont variables selon les traits échantillonnés, les profondeurs et les zones. Connolly & Kelly (1996) trouvent dans leur étude sur les rejets des proportions différentes des nôtres : 0.01 pour le rapport "*A. bairdii* rejetés/grenadiers débarqués" (contre 2.12 dans la présente étude), 0.14 pour "grenadiers rejetés/débarqués" (0.3) par contre, pour le dernier rapport, les valeurs sont assez similaires : 0.78 pour le ratio "autres espèces rejetées/grenadiers débarqués". Une forte variation des rapports entre les quantités d'espèces existe, il dépend des interactions entre elles, mais ces relations sont mal connues ; le rapport calculé reste le plus adéquat pour extrapoler les quantités rejetées.

Dans la deuxième technique d'extrapolation, les calculs sont basés sur le temps de pêche ; la proportionnalité entre celui-ci et les quantités pêchées est discutable et l'estimation du temps de pêche réel est problématique. Les statistiques de pêche ne sont pas suffisamment précises pour déterminer l'effort de pêche réel et l'échantillonnage n'est pas vraiment représentatif au niveau trimestriel. Cette technique apparaît moins fiable que la première car elle multiplie les approximations ; pour les espèces non débarquées, un temps de pêche dirigé sur une espèce cible doit être pris comme référence ; la proportionnalité entre les espèces rejetées et l'espèce cible doit être admise.

En utilisant la première technique d'extrapolation Connolly & Kelly (1996) estiment les rejets totaux d'espèces profondes en 1995 dans la sous-région CIEM VI à 7 530 t sur une base de 8 000 t de grenadiers débarqués. Le faible taux de rejet de *A. bairdii* dans leurs échantillons peut expliquer la différence avec nos résultats. Une autre étude menée en 1996 conduit à une estimation des rejets totaux de 16 783 t (Kelly *et al.*, 1997) qui est très proche des valeurs estimées dans la présente étude.

6.4.5. Les effets du chalutage

Dans ce chapitre seules les populations de poissons ont été évoquées mais des éléments de la faune benthique sont aussi ramenés dans le chalut comme des fragments de coraux (*Enallopsammia rostrata*, *Desmophyllum cristagalli*, *Solenosmilia variabilis*...), des Crustacés (*Chaecon affinis*, *Geryon pongipes*, *Nephropsis atlantica*, *Pasiphaea multidentata*, *Neolithodes grimaldi*...), des Pycnogonides (*Colossendeis proboscidae*...), des Echinodermes (*Porania pulvillus*, *Solaster squamatus*, *Gorgonocephalus sp.*...), des Mollusques (*Neptunea antiqua*...) ou des éponges. Le chalutage en raclant les fonds vaseux perturbe fortement le milieu et détruit en partie l'habitat comme les coraux profonds ; le benthos est donc particulièrement touché. Contrairement au milieu côtier pour lequel dans des sédiments stables la perturbation liée à la pêche n'est plus perceptible après 6 mois (Kaiser *et al.*, 1998), la recolonisation du sédiment après la perturbation peut s'avérer très lente dans le milieu profond

(Grassle, 1977). Ainsi pour les animaux se nourrissant principalement de benthos la destruction des organismes benthiques compromet leur survie dans les zones perturbées. De plus, les animaux blessés ou morts suite au chalutage lui-même (Connolly & Kelly, 1996 ; Jones, 1992), ou les animaux morts rejetés par la pêche et qui retombent au fond en quantités non négligeables attirent les poissons charognards. La diminution des quantités de benthos disponibles et la présence de nombreux charognards peuvent à long terme provoquer une modification de l'organisation des peuplements par un changement dans la nature des ressources et du réseau trophique (Gage & Tyler, 1991).

6.4.6. La minimisation des rejets, mesure de gestion de la pêche profonde

Une dissemblance majeure existe entre les rejets de la pêche profonde et ceux de la pêche sur le plateau continental. Pour la plupart des espèces du plateau les poissons de grande taille sont débarqués, ceux de petite taille rejetés et les espèces entièrement rejetées comme le chinchard *Trachurus trachurus* ou *Callionymus sp.* ne sont pas majoritaires (Pouvreau et al., 1992). Une augmentation de la taille des mailles peut alors permettre une diminution des rejets. Dans les rejets de la pêche profonde les espèces entièrement rejetées constituent la plus grande part, elles sont parfois de grande taille (plus de 60 cm pour *A. bairdii*) et seuls les petits grenadiers sont rejetés. L'augmentation du maillage ne permettrait qu'à une petite partie des poissons de s'échapper, de plus une telle décision pourrait s'avérer être une fausse mesure pour la minimisation des rejets (Kelly *et al.*, 1998). Aucune donnée n'est disponible sur la survie des poissons qui s'échappent à travers les mailles du chalut (Connolly & Kelly, 1996), mais les poissons profonds ont une peau fragile et il est probable qu'ils n'en sortent pas indemnes et que très peu y survivent (Anonyme, 1995). Les rejets sont donc sous-estimés lorsque seuls les poissons remontés sont comptabilisés.

Une mesure qui pourrait être efficace pour minimiser les rejets serait une valorisation des espèces rejetées. Des essais de débarquements de *A. bairdii*, qui peut représenter jusqu'à 70 % du poids des rejets, ont été réalisés en France fin 1991-début 1992, mais ils ne se sont pas avérés concluants. Quelques essais de transformation montrent que la chair de cette espèce serait difficilement acceptable pour la consommation humaine (Gordon & Hunter, 1994). Des études plus poussées de valorisation et de commercialisation sont nécessaires avec la collaboration des professionnels de la pêche et du mareyage ; de telles études ont déjà été réalisées en Islande pour la commercialisation des poissons profonds (Thorsteinsson & Valdimarsson, 1995).

6.5. Conclusion

Dans les 55 traits échantillonnés 8 espèces dont le sabre A. carbo, l'empereur H. atlanticus, les sikis sont totalement débarquées sauf les animaux blessés, une seule espèce est à la fois débarquée et rejetée : le grenadier C. rupestris qui a un taux de rejet de 23 %, et 42 espèces sont rejetées à 100 % dont les plus fréquentes sont A. bairdii, D. calcea, L. eques, T. murrayi, C. labiatus et divers requins. Pour l'ensemble des espèces les rejets représentent 52.4 % du poids des captures.

Quand la profondeur augmente la quantité et le nombre d'espèces débarquées diminuent, par contre la quantité des rejets augmente à cause de

A. bairdii et malgré la diminution des quantités de *D. calcea* et de grenadiers. Le taux de rejet total passe de 28 % à 800 m à 56 % à 1 000 m et à 66 % à 1 200 m, le taux de rejet de grenadiers augmente surtout à 1 200 m. Le nombre d'espèces, les quantités, les taux de rejets et les espèces varient en fonction des aires géographiques sans qu'une tendance générale puisse être définie selon un gradient latitudinal. Les taux de rejets sont plus faibles dans les zones les plus fréquentées par la pêche (Porcupine Sea Bight, Rockall Trough, Hébrides). C'est donc dans ces zones et aux profondeurs les plus faibles que les rejets sont minimums. Les variations des taux de rejets, des quantités et des espèces rejetées selon les profondeurs et les zones sont en relation avec les différences de composition spécifique des peuplements, des abondances et des structures en taille des espèces.

Les petits grenadiers peuvent être rejetés jusqu'à une taille de 19 cm (Lpa), en moyenne ils font 12.8 cm, mais certains sont débarqués dès qu'ils ont atteint une longueur de 10.5 cm ; pour cette espèce la taille des rejets n'est pas fixe, aucune réglementation n'existe. Les autres espèces sont rejetées entièrement quelle que soit leur taille, elles ne sont pas commercialisées. C'est donc la valorisation de ces espèces qui semble le meilleur remède pour diminuer les taux de rejets. Une augmentation du maillage ne paraît pas efficace car le taux de survie des poissons qui s'échappent du chalut, bien qu'il ne soit pas connu, peut être supposé très faible en raison de la fragilité de ces espèces.

En 1996 et 1997 les débarquements de poissons profonds atteignaient environ 19 500 t et les quantités totales de rejets ont été estimées grossièrement à 17 500 t dont 11 200 t de *A. bairdii* en 1996, 12 800 t en 1997 et 2 300 t de grenadiers en 1996, 1 500 t en 1997. Des 2 techniques d'extrapolation utilisées, celle qui est basée sur une hypothèse de proportionnalité entre les quantités débarquées et rejetées semble être plus fiable que celle qui suppose une proportionnalité entre la durée de pêche et les quantités rejetées. Ces évaluations pourraient être améliorées d'une part en augmentant la précision des pesées effectuées et surtout en réalisant un échantillonnage stratifié des rejets notamment par port et par profondeur.

Chapitre 7. Evaluation des stocks

7.1. Introduction

L'évaluation des stocks de poissons est l'étape préliminaire à l'aménagement de la pêche et à la gestion des stocks. Un diagnostic de l'état de la ressource peut être porté en estimant la situation ponctuelle du stock par des méthodes d'analyse de cohortes (ou VPA, virtual population analysis). L'évolution du stock sous différentes conditions d'exploitation peut alors être simulé en utilisant des analyses de rendement par recrue pour établir un pronostic sur l'évolution de la ressource. L'analyse de cohortes et le rendement par recrue sont complémentaires puisque la deuxième méthode est en général fondée sur les conclusions de la première (Sparre *et al.*, 1989).

La VPA est utilisée lorsqu'une série complète de données de captures par âge est disponible sur plusieurs années. Dans cette étude les captures de 2 années seulement sont disponibles, il est alors possible de réaliser une analyse de pseudo-cohorte sous l'hypothèse d'équilibre (recrutement et mortalité constants). Ce type d'analyse permet d'étudier l'effet d'une pêche sur un ensemble de classes d'âge en estimant les effectifs du stock et la mortalité par pêche (F) par classe d'âge. C'est une méthode rétrospective basée sur des données historiques. Les analyses de rendement par recrue permettent d'évaluer le potentiel de production d'un stock sous de nouveaux régimes d'exploitation et de déterminer celui qui optimisera la production. A partir des résultats d'analyses de cohortes, des évaluations année par année peuvent être réalisées ; c'est une méthode prédictive. A partir des résultats d'analyses de pseudo-cohorte c'est la production à long terme qui peut être estimée, une fois que les hypothèses d'équilibre sont de nouveau satisfaites après l'instauration du nouveau régime d'exploitation.

Dans l'Atlantique du nord-est la pêche aux poissons profonds est récente (depuis 1989) et elle constitue une ressource importante pour certains ports français (40 % des quantités débarquées à Lorient en 1997). Aucune réglementation n'existe encore pour contrôler l'exploitation de ces espèces et la chute, après une dizaine d'années d'exploitation des stocks de grenadiers *Coryphaenoides rupestris* dans l'Atlantique du nord-ouest (Haedrich *et al.*, 1998) et d'empereurs *Hoplostethus atlanticus* en Nouvelle-Zélande (Clarck, 1998) incite à la prudence. Un bilan sur l'abondance et le potentiel de production des stocks de poissons profonds de l'Atlantique du nord-est paraît nécessaire. Cette étude constitue l'un des premiers essais dans ce domaine. De plus pour l'espèce cible de la pêche française, le grenadier, des échantillonnages de captures totales ont permis de prendre en compte les rejets pour les évaluations.

Les données nécessaires aux analyses de pseudo-cohortes et de rendement par recrue ne sont disponibles que pour le grenadier et *A. bairdii* ; en effet les données statistiques pour l'extrapolation annuelle des quantités de *Helicolenus dactylopterus* ne sont pas suffisamment précises : cette espèce est souvent mélangée à d'autres sous la criée et les proportions de rejets et de débarquements sont difficiles à évaluer. Afin d'obtenir des ordres de grandeur de la mortalité par pêche, de la biomasse et de l'abondance des stocks de grenadiers et de *A. bairdii*, des analyses de pseudo-cohortes ont été réalisées à partir des données disponibles pour ces 2 espèces. Puis, pour évaluer leur niveau d'exploitation, des analyses de rendement par recrue

ont été effectuées. Pour le grenadier les captures totales (rejets + débarquements) seront traitées d'une part et les débarquements seuls d'autre part afin de mettre en évidence le rôle des rejets dans l'estimation des stocks. Dans l'hypothèse d'une future commercialisation, *A. bairdii* sera considéré comme une espèce totalement débarquée.

7.2. Matériel et méthodes

7.2.1. Analyse de pseudo-cohorte

7.2.1.1. Principe général de l'analyse de cohortes (VPA) et définition de la pseudo-cohorte

A partir des captures d'une espèce la VPA permet d'estimer l'abondance et la biomasse de la population qui devait se trouver en mer pour permettre de produire ces captures (Beverton & Holt, 1956 ; Jones, 1961 ; Murphy, 1965 ; Gulland, 1965 ; Tomlinson, 1970 ; Mesnil, 1980). Les résultats fournis par ce type d'analyses sont les effectifs du stock et les mortalités par pêche, par classe d'âge.

L'analyse de cohortes implique le suivi des effectifs aux âges d'une ou de plusieurs vraies cohortes (ensemble des individus nés au terme de la même saison de reproduction). Des données historiques sur autant d'années que de classes d'âge doivent donc être disponibles. La durée de vie des espèces profondes atteint fréquemment 25 ans et pour le grenadier des données sur les débarquements ne sont disponibles que depuis 1990 et des données de captures (rejets + débarquements) n'ont été recueillies qu'en 1996 et 1997. L'analyse sera donc réalisée sur une pseudo-cohorte : les effectifs des différentes classes d'âge observées au cours d'une année sont considérés comme représentatifs des effectifs d'une cohorte au cours de son existence.

La pseudo-cohorte est une estimation de la cohorte réelle, avec deux hypothèses fortes : la stabilité, d'une année sur l'autre, du recrutement et de la mortalité aux différents âges ; le stock (recrutement) et la pêcherie (mortalité par pêche) doivent être à l'équilibre. Une pseudo-cohorte moyenne sur les années 1996 et 1997 a été calculée pour atténuer les incertitudes liées à l'échantillonnage et les effets des fluctuations modérées aléatoires du recrutement ou du régime d'exploitation (Chevaillier & Laurec, 1990).

Puisque l'exploitation des poissons profonds ne s'est développée que depuis 1989, les poissons ayant plus de 9 ans en 1998 ont subi une forte variation de la mortalité par pêche. Dans cette étude les effets de non-équilibre dus à la variation de l'effort de pêche sont corrigés en considérant une hypothèse de constance de la capturabilité plutôt que de la mortalité par pêche. Un tel modèle a été développé par Santarelli Chaurand (1985), Laurec & Santarelli-Chaurand (1986) et Bertignac (1987).

7.2.1.2. Méthode de calcul

A partir de l'effectif des captures de la dernière classe d'âge ($C_{(t, t+1)}$), l'effectif initial du stock de cette classe d'âge (N_t) est calculé à l'aide de l'équation de capture avec une hypothèse sur la mortalité naturelle (M) et sur la mortalité par pêche (F) qui dans le cas de la dernière classe d'âge est le F terminal (F_T), avec la mortalité totale $Z=F+M$.

$$\text{Equation de capture : } C_{(t, t+1)} = N_t \times \frac{F}{Z} \times [1 - e^{-Z \times (t+1-t)}]$$

A partir de l'effectif calculé de la population (N_t), de l'équation de capture et de l'équation de survie, l'effectif du stock de la classe d'âge précédente et la mortalité par pêche (F) instantanée appliquée à cette classe d'âge sont calculés.

$$\text{Equation de survie : } N_{(t+1)} = N_{(t)} \times e^{-Z \times (t+1-t)}$$

Par itérations successives, les estimations des mortalités par pêche et des effectifs du stock total et par classe d'âge sont obtenus ainsi que la biomasse du stock à partir de la clé âge-poids. Les calculs sont détaillés entre autres dans Bertignac (1987), Moguedet (1988) et Sparre *et al.* (1989).

7.2.1.3. Etude de sensibilité des résultats

Pour examiner les conséquences des variations des paramètres d'entrée de l'analyse (recrutement R , mortalité par pêche terminale F_T , mortalité naturelle M) sur le vecteur de mortalité par pêche F , une étude de la sensibilité a été réalisée (Laurec, 1986). Le coefficient de sensibilité β de F à M , par exemple, est calculé à partir de l'équation (Moguedet, 1988) :

$$\frac{\delta F}{F} = \beta \times \frac{\delta M}{M} \quad \text{soit} \quad F + \delta F = F \times \left(1 + \beta \times \frac{\delta M}{M}\right)$$

Un changement relatif de 1 % de M induit une variation relative de β % de F . Les coefficients de sensibilité jouent donc un rôle multiplicatif (Mesnil, 1988).

Les analyses de pseudo-cohorte et les études de sensibilité sont effectuées à l'aide du logiciel SIMUCOM7 de l'IFREMER, dérivé du logiciel SIMUCO (Mesnil, 1988), modifié par P. Lorance.

7.2.1.4. Données d'entrée de l'analyse de pseudo-cohorte

Structures annuelles en âges

Les structures en taille échantillonnées sont extrapolées à l'année en fonction du poids de l'échantillon déterminé par la clé taille-poids et de la production annuelle. D'après les statistiques de pêche les débarquements de grenadiers étaient de 7 277 t en 1996 et de 7 287 t en 1997, les captures totales de cette espèce ont été estimées à 9 555 et 8 851 t et celles de *A. bairdii* à 11 216 et 12 859 t. La structure en taille annuelle moyenne sur 1996 et 1997 est calculée et transformée en structure en âges avec la clé taille-âge.

◆ Grenadier

Si l'on considère que les grenadiers de l'ouest des Iles Britanniques constituent un stock unitaire, les captures françaises reflètent l'ensemble du stock puisque la France assure 99 % de la production de grenadier dans cette zone (Dupouy & Kergoat, 1992).

Une analyse de pseudo-cohorte sur l'ensemble des captures a été réalisée pour estimer la mortalité par pêche et l'effectif du stock par classe d'âge (analyse 1). Une seconde analyse sur les seuls débarquements sera effectuée pour estimer l'erreur commise sur l'évaluation des stocks lorsque les rejets ne sont pas pris en compte (analyse 2).

Les captures d'individus d'âge inférieur à 10 ans sont faibles (Figure 108A). Ces classes d'âge sont exclues de l'analyse 1 (grenadiers capturés) pour ne pas risquer de diminuer la précision et la cohérence de l'estimation, d'ailleurs leur mortalité par pêche était très faible comparée à la mortalité naturelle (résultats d'analyses préliminaires). Le nombre de poissons dans les classes d'âge supérieures à 38 ans est également faible ; l'incertitude sur la détermination de l'âge des vieux individus étant plus forte, et leur contribution à la capture erratique, tous les individus d'âge supérieur ou égal à l'âge 38 sont regroupés dans le groupe d'âge 38+.

Dans l'analyse 2, grenadiers débarqués, (Figure 108B) la même gamme de classes d'âge est prise en considération (10-38+) pour en comparer les résultats avec ceux de l'analyse 1.

◆ *A. bairdii*

Trente-six classes ont été recensées pour *A. bairdii*, les classes 3 à 30 seront considérées comme des âges vrais et les classes 31 à 38 entreront dans le groupe 31+, leur participation aux captures étant faible (Figure 109).

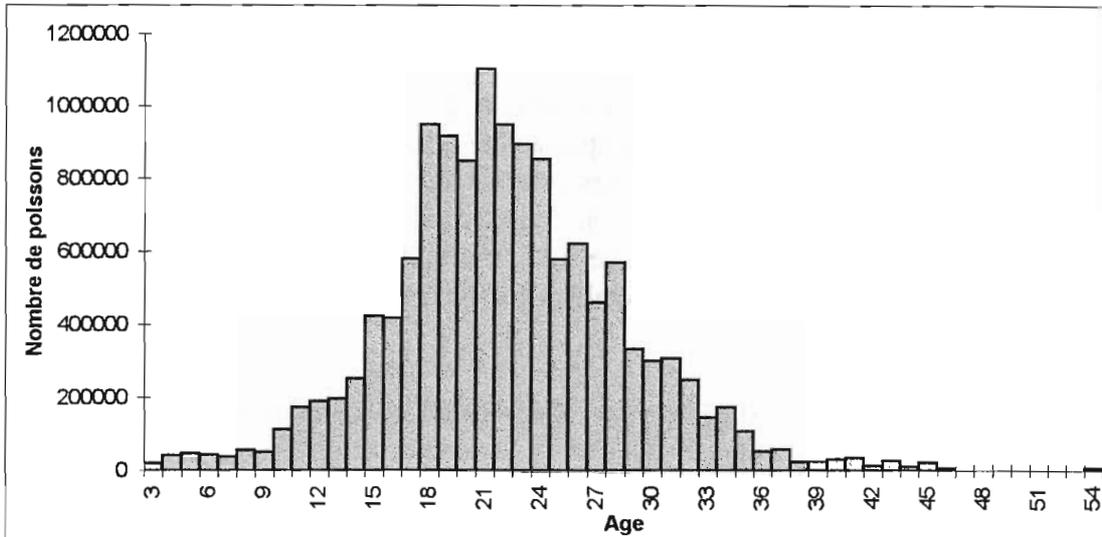
◆ Utilisation du groupe + dans l'analyse de pseudo-cohorte

Dans un groupe +, les mortalités des poissons des différentes classes d'âge le constituant, sont considérées comme identiques pour tous les composants de ce groupe. L'équation de capture du groupe d'âge le plus âgé devient alors :

$$C_{(t,t+)} = N_t \times \frac{F}{Z} \times [1 - e^{-Z \times (\infty - t)}] = N_t \times \frac{F}{Z} \times [1 - 0] \quad \text{soit} \quad C_{(t,t+)} = N_t \times \frac{F}{Z}$$

L'initialisation de l'analyse de pseudo-cohorte s'effectuera avec le dernier groupe d'âge vrai (37 pour le grenadier et 30 pour *A. bairdii*) pour valider les calculs de sensibilité (Mesnil, 1988). La mortalité par pêche du groupe + sera considérée comme identique à celle du dernier groupe d'âge vrai et l'abondance et la biomasse de la classe + seront calculées à partir des équations de capture et de survie.

A



B

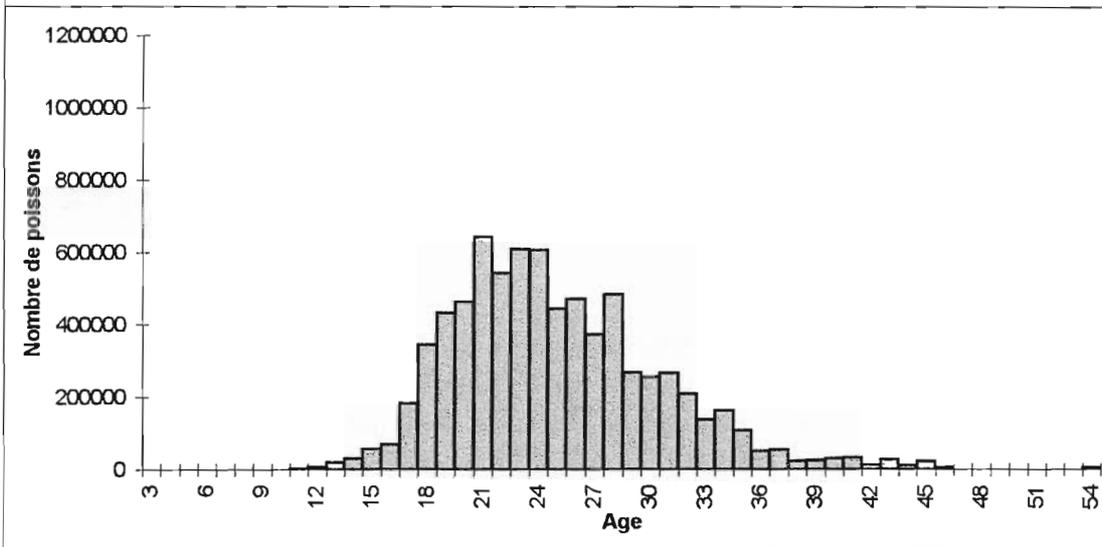


Figure 108. Structures en âge des grenadiers capturés (A) et débarqués (B) pour l'année moyenne 1996-1997.

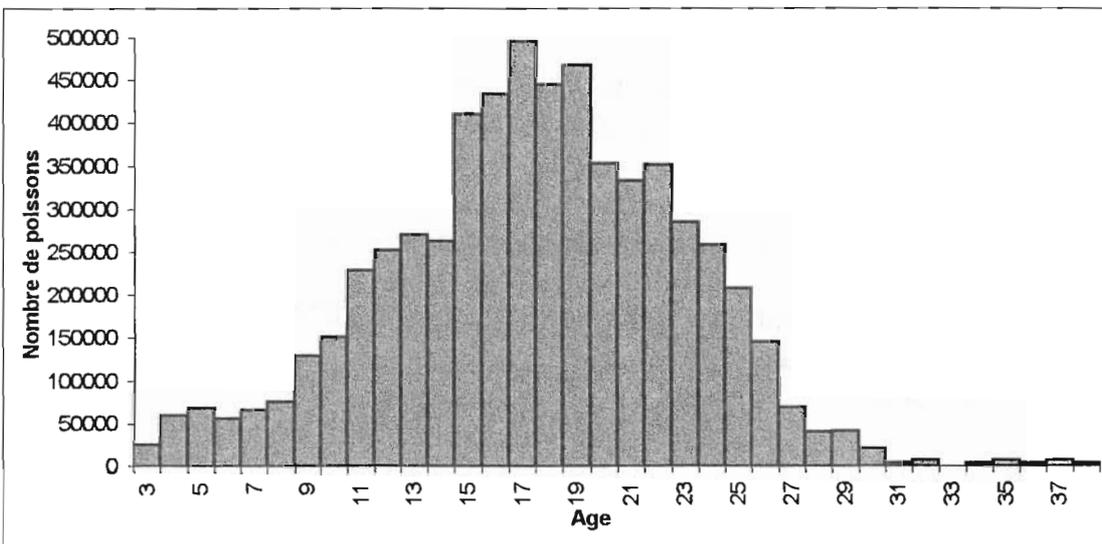


Figure 109. Structure en âge de *Alepocephalus bairdii* pour l'année moyenne 1996-1997.

Détermination de la mortalité naturelle

La mortalité naturelle M , qui est égale à la mortalité totale Z moins la mortalité par pêche F (avec F égal au produit du coefficient de capturabilité q par l'effort de pêche f), est un paramètre difficile à estimer. Il peut l'être à partir des courbes de capture pour un stock vierge ou en début d'exploitation, ou à partir de données biologiques telles que la croissance, le taux métabolique ou la reproduction qui ont une influence sur la mortalité physiologique (Brêthes & O'Boyle, 1990). Des formules empiriques ont été établies par plusieurs auteurs pour fournir des valeurs supposées de l'estimation de M :

$$\text{Pauly (1980) : } \ln M = -0.0152 - 0.279 \times \ln L_{\infty} + 0.6543 \times \ln K + 0.463 \times \ln T$$

$$\text{Rikhter \& Efanov (1976) : } M = \frac{1.521}{(T_{m50\%})^{0.720}} - 0.155$$

$$\text{Taylor (1958) : } M = 2.996 \times \frac{K}{2.996 + Kt_0}$$

avec M la mortalité naturelle, L_{∞} , K et t_0 les paramètres de croissance de Von Bertalanffy, T la température annuelle moyenne de l'eau en degrés centigrades, $T_{m50\%}$ l'âge où 50 % de la population est à maturité.

◆ Grenadier

Des mortalités naturelles ont été calculées à partir de courbes de capture du stock vierge (données des campagnes allemandes de 1974-1980 (Ehrich, 1983) et anglaises de 1973-1974 (Bridger, 1978)) ou en début d'exploitation (données de la pêche française en 1990) (Lorance *et al.*, 1998). Elles variaient entre 0.13 et 0.3 selon les gammes d'âge considérées.

Des estimations de M ont été réalisées à partir des données biologiques de l'espèce, *i.e.* les paramètres de croissance de Von Bertalanffy établis sur l'ensemble des individus et l'âge de maturité de 50 % de la population. Pour la formule de Pauly (1980), la température annuelle moyenne utilisée est celle qui a été estimée à 7.5°C à 1 000 m dans le chenal de Rockall (Mauchline, 1990).

$$\text{Formule de Pauly, } \ln M = -0.0152 - 0.272 \ln 25.6 + 0.6543 \ln 0.044 + 0.463 \ln 7.5$$
$$M = \mathbf{0.13}$$

$$\text{Formule de Rikhter et Efanov, } M = (1.521 / 14^{0.720}) - 0.155 = \mathbf{0.07}$$

$$\text{Formule de Taylor, } M = 2.996 \times 0.044 / [2.996 + 0.044 \times (-1.01)] = \mathbf{0.04}$$

◆ *A. bairdii*

La mortalité naturelle n'a pu être estimée pour cette espèce qu'à partir des paramètres biologiques.

$$\text{Formule de Pauly, } \ln M = -0.0152 - 0.272 \ln 85.3 + 0.6543 \ln 0.077 + 0.463 \ln 7.5$$
$$M = \mathbf{0.14}$$

$$\text{Formule de Rikhter et Efanov, } M = (1.521 / 15^{0.720}) - 0.155 = \mathbf{0.06}$$

$$\text{Formule de Taylor, } M = 2.996 \times 0.077 / (2.996 + 0.077 \times 1.45) = \mathbf{0.07}$$

Les équations empiriques donnent des valeurs différentes de M ; Sparre *et al.* (1989) recommandent de n'utiliser qu'une seule décimale à ces résultats, la mortalité naturelle retenue pour la poursuite des analyses est donc de 0.1 pour les 2 espèces.

Hypothèse sur le recrutement et correction de l'effort de pêche

Dans une analyse de pseudo-cohorte le stock étudié et la pêcherie sont considérés à l'équilibre avec un recrutement et un effort de pêche constants. Le recrutement n'ayant pas été estimé, il sera considéré comme tel. Par contre des indices d'effort peuvent être introduits dans l'analyse pour corriger les estimations obtenues sous hypothèse d'équilibre en supposant que la capturabilité à chaque âge n'a pas varié.

Pour le grenadier, l'effort sera considéré comme égal

- à 1 de 1991 à 1997,
- à 0.5 en 1989 et 1990, années où les premiers débarquements ont eu lieu,
- à 0.1 en 1987 et 1988, années au cours desquelles des rejets de grenadiers étaient signalés dans la pêcherie de lingue bleue (*Molva dypterygia*),
- à 0.01 pour les années antérieures à 1987, les calculs de l'analyse ne permettant pas d'introduire des 0.

Pour *A. bairdii* le même vecteur d'effort sera utilisé, mais en 1987 et 1988 il sera réajusté à 0.01. La pêcherie de lingues bleues étant située à un niveau bathymétrique moins profond, si des rejets de grenadiers étaient possibles, des rejets de *A. bairdii* étaient peu probables.

Choix de la mortalité par pêche terminale (F_T)

F_T est le paramètre d'initialisation de l'analyse de cohortes (Mesnil, 1988) qui s'effectue par rétro-calcul et s'appuie sur la propriété de convergence mise en évidence par Jones (1961). Une éventuelle erreur relative commise sur F_T s'estompe vers les groupes d'âges de poissons plus jeunes, mais elle est fonction de la mortalité par pêche cumulée et si la pêche n'est pas la cause majeure de la mortalité, la convergence n'aura pas lieu (Pope, 1972).

La valeur de F_T choisie sera celle pour laquelle la capturabilité q des dernières classes d'âges reste constante (pente nulle du vecteur de mortalité F avec $F=qf$). Si le F_T injecté est trop faible, la capturabilité va décroître (pente négative du vecteur F), par contre si il est trop élevé, le nombre de survivants des dernières classes d'âges sera inférieur aux captures, la capturabilité va augmenter (pente positive du vecteur F).

Une gamme de F_T allant de 0.1 à 0.3 avec un pas de 0.02 a été testée pour le grenadier et de 0.2 à 0.4 pour *A. bairdii*.

7.2.2. Analyse des rendements par recrue

7.2.2.1. Principe et méthodes de calcul

L'analyse des rendements par recrue, complémentaire de l'analyse de pseudo-cohorte, va permettre de savoir si le niveau d'exploitation actuel "optimise" le recrutement et ce quel qu'en soit le niveau. Les résultats obtenus sont le rendement par recrue ou capture en poids (production) pour chaque recrue entrée dans la pêcherie, la biomasse et la biomasse féconde du stock par recrue. Parmi les modèles qui ont été développés (Beverton & Holt, 1957 ; Jones, 1961 ; Ricker, 1958 ; Jones, 1976 ou Thomson & Bell, 1934 ; Laurec & Maucorps, 1981), c'est celui de Thomson & Bell (1934) qui a été choisi ; il est basé sur une discrétisation du temps et sur l'utilisation d'une courbe en escalier des poids moyens aux âges estimés par mesure dans les captures (Laurec & Le Guen, 1981).

A partir de la mortalité par pêche par classe d'âge $F_{(t)}$ calculée dans la VPA, les effectifs par âge de la population $N_{(t)}$ sont calculés avec l'équation de survie ; la valeur réelle ou une valeur fictive du recrutement N_0 est injectée dans l'analyse ainsi que la mortalité naturelle M avec $Z_{(t)} = M + F_{(t)}$:

Equation de survie $N_{(t+1)} = N_{(t)} \times e^{-Z_{(t)} \times (t+1-t)}$

Les effectifs capturés $C_{(t)}$ sont déduits de ceux de la population N par l'équation :

$$C_{(t)} = \left[N_{(t)} - N_{(t+1)} \right] \times \frac{F_{(t)}}{Z_{(t)}}$$

La production par âge ou capture en poids $Y_{(t)}$ est calculée à partir des effectifs des captures $C_{(t)}$ et de la clé âge-poids $w_{(t)}$:

$$Y_{(t)} = C_{(t)} \times w_{(t)}$$

La biomasse $B_{(t)}$ et la biomasse féconde $B_{F(t)}$ du stock sont calculées à partir de la production $Y_{(t)}$ et de l'ogive de maturité par classe d'âge $O_{M(t)}$:

$$B_{(t)} = \frac{Y_{(t)}}{F_{(t)} \times (t+1 - t)} \quad B_{F(t)} = B_{(t)} \times O_{M(t)}$$

La production, la biomasse et la biomasse féconde, totales et par classe d'âge sont obtenues et le rendement par recrue est calculé en divisant la production totale par le nombre de recrues N_0 introduit au début de l'analyse. Cette opération est répétée pour différents facteurs multiplicateurs m du vecteur de mortalité par pêche donnant ainsi le rendement par recrue et les biomasses totales et fécondes pour différents niveaux d'exploitation.

Les analyses de rendement par recrue sont réalisées à l'aide du programme RENDIS développé par IFREMER (Beucher, 1992) et basé sur le modèle de Thomson & Bell (1934).

7.2.2.2. Données d'entrée de l'analyse de rendement par recrue

Pour le grenadier, 2 analyses ont été faites pour mettre en évidence l'importance de la prise en compte des rejets pour l'optimisation des débarquements.

- Analyse 1 : les captures totales de grenadiers sont prises en compte. Une analyse multiflottille est effectuée : les rejets représentent les captures d'une première flottille et les débarquements celles d'une deuxième. Le vecteur de mortalité de la pseudo-cohorte des captures de grenadier est ventilé en un vecteur de mortalité des rejets et un vecteur de mortalité des débarquements. Dans cette analyse, seuls les débarquements sont à optimiser.
- Analyse 2 : seuls les grenadiers débarqués sont considérés.

Une analyse de rendement par recrue sur le stock d'*A. bairdii* n'aurait pas d'intérêt puisque c'est une espèce totalement rejetée dont on ne cherche bien sûr pas à optimiser le rendement. Cependant des données complètes de captures étant disponibles, l'analyse 3 est réalisée sous l'hypothèse d'une exploitation commerciale de l'espèce qui est alors considérée comme une espèce cible entièrement débarquée.

Vecteurs de mortalité par pêche

Pour l'analyse 1, le vecteur de mortalité calculé à partir de l'analyse de pseudo-cohorte sur les captures totales est éclaté en 2 vecteurs, un pour les débarquements et un pour les rejets au *prorata* des effectifs de chacune de ces 2 composantes par classe d'âge (Tableau 74).

L'analyse 2 sera réalisée en utilisant le vecteur calculé à partir de l'analyse de pseudo-cohorte sur les débarquements.

L'analyse 3 sur *A. bairdii* sera effectuée en utilisant le vecteur de mortalité par pêche calculé à partir de l'analyse de pseudo-cohorte sur cette espèce.

Mortalité naturelle

Elle est considérée comme constante et estimée à 0.1 pour les 2 espèces.

Tableau 74. Partition du vecteur de mortalité par pêche par classe d'âge du grenadier capturé en deux vecteurs de mortalité pour les grenadiers rejetés et débarqués au prorata du taux de grenadier rejeté et débarqué par classe d'âge.

âge	taux de grenadiers rejetés	taux de grenadiers débarqués	F Captures	F Rejets	F Débarquements
10	1.00	0.00	0.003	0.003	0.000
11	0.99	0.01	0.005	0.005	0.000
12	0.97	0.03	0.007	0.007	0.000
13	0.92	0.08	0.008	0.007	0.001
14	0.91	0.09	0.011	0.010	0.001
15	0.89	0.11	0.02	0.018	0.002
16	0.86	0.14	0.023	0.020	0.003
17	0.74	0.26	0.035	0.026	0.009
18	0.70	0.30	0.065	0.045	0.020
19	0.60	0.40	0.071	0.042	0.029
20	0.53	0.47	0.076	0.040	0.036
21	0.49	0.51	0.118	0.058	0.060
22	0.50	0.50	0.125	0.063	0.062
23	0.38	0.62	0.142	0.054	0.088
24	0.35	0.65	0.169	0.060	0.109
25	0.29	0.71	0.138	0.040	0.098
26	0.30	0.70	0.179	0.053	0.126
27	0.24	0.76	0.16	0.038	0.122
28	0.20	0.80	0.24	0.047	0.193
29	0.25	0.75	0.173	0.043	0.130
30	0.18	0.82	0.176	0.032	0.144
31	0.18	0.82	0.207	0.036	0.171
32	0.21	0.79	0.199	0.041	0.158
33	0.06	0.94	0.122	0.007	0.115
34	0.08	0.92	0.159	0.012	0.147
35	0.01	0.99	0.1	0.001	0.099
36	0.03	0.97	0.1	0.003	0.097
37	0.02	0.98	0.1	0.002	0.098
38	0.00	1.00	0.1	0.000	0.100

Clé âges-poids

Les clés âges-poids moyens appliquées dans le calcul du rendement par recrue ont été déterminées au cours de l'étude sur l'âge et la croissance (Annexes 9 et 10). Pour le groupe + la moyenne du poids de l'ensemble des individus de ce groupe, pondérée par les effectifs, a été calculée tous âges confondus.

Ogive de maturité

Seules les ogives de maturité des femelles ont été déterminées dans cette étude, or il est probable que les individus des 2 sexes n'acquiescent pas la maturité au même moment. De plus le sex-ratio n'étant pas constant, les biomasses fécondes ne peuvent être calculées.

Multiplicateur du vecteur de mortalité par pêche

Vingt et un multiplicateurs du vecteur de mortalité par pêche ont été testés : de 0 à 2 avec un pas de 0.1. Le multiplicateur 0 donne la biomasse totale du stock vierge, sa décroissance avec l'augmentation de l'effort peut donc être calculée en référence au stock vierge. F_{max} est le multiplicateur pour lequel le rendement par recrue est maximal. $F_{0.1}$ correspond au point au-delà duquel l'augmentation des prises pour une augmentation de l'effort devient minime ; l'exploitation à $F_{0.1}$ peut être considérée comme un niveau d'exploitation prudent pour la conservation du stock (Brêthes & O'Boyle, 1990).

7.3. Résultats

7.3.1. Analyse de pseudo-cohorte

7.3.1.1. Grenadiers capturés, analyse 1

Les profils des vecteurs de mortalité par pêche montrent une convergence tardive, vers 28 ans, due à une mortalité par pêche relativement faible et à une certaine instabilité du vecteur dans les dernières classes d'âges en relation avec les fréquences irrégulières dans les distributions (Figure 110A). L'augmentation régulière des F jusqu'à 24 ans est un effet de la sélectivité du chalut ; la capturabilité croissant, on s'attend ensuite à une stabilisation de celui-ci, mais il est difficile de distinguer clairement le F_T pour lequel le vecteur F se stabilise. Des régressions linéaires sont alors calculées sur les vecteurs F entre 28 et 37 ans (Figure 110B). La régression ayant la pente la plus proche de zéro correspond au vecteur de mortalité calculé avec un $F_T=0.24$. D'après le vecteur de mortalité par pêche correspondant à un $F_T=0.24$, ce sont les classes d'âge 32 à 35 ans ont subi la plus forte mortalité par pêche, avec un maximum pour la classe 34 : $F=0.44$ (Figure 111A).

Pour un stock limité aux classes d'âge 10-38+, l'abondance et la biomasse du stock de grenadiers capturés sont respectivement de 333 millions d'individus et de 128 000 t. Le nombre de poissons à l'âge de première capture (10 ans) est de 41.7 millions. Les classes d'âge qui participent le plus à la constitution de la biomasse du stock sont les classes 17 à 20 ans ; au-delà la biomasse par classe diminue rapidement (Figure 111B). Les captures annuelles ont été estimées à 9 555 t en 1996 et à 8 851 t en 1997, la ponction annuelle de la pêche sur le stock de grenadier est donc d'environ 7 %.

Pour une variation positive du recrutement, les valeurs de mortalité F vont diminuer et ce sont les dernières classes d'âge qui seront les plus sensibles, avec une variation de -50 % du F pour une variation de 1 % du recrutement R pour la classe d'âge 37 (Tableau 75). Par contre pour une variation positive du F_T , les F vont varier dans le même sens, les dernières classes étant toujours les plus sensibles. Une variation positive de M , à F_T constant, induit une variation négative des F et ce sont les poissons des jeunes classes d'âge qui sont les plus sensibles. Le vecteur F est beaucoup plus sensible à une variation du recrutement qu'à des variations de M et F_T .

Tableau 75. Analyse des sensibilités, par classes d'âge, des vecteurs de mortalité par pêche au recrutement R , au F terminal F_T et à la mortalité naturelle M , à F_T constant, des grenadiers capturés.

Age	R	F_T	M à F_T constant	Age	R	F_T	M à F_T constant
10	-1.001	0.020	-1.571	24	-2.077	0.042	-0.724
11	-1.005	0.020	-1.477	25	-2.397	0.048	-0.705
12	-1.010	0.020	-1.384	26	-2.796	0.057	-0.682
13	-1.017	0.020	-1.293	27	-3.311	0.067	-0.660
14	-1.025	0.020	-1.203	28	-4.095	0.083	-0.646
15	-1.039	0.021	-1.119	29	-5.170	0.105	-0.643
16	-1.060	0.021	-1.040	30	-6.361	0.129	-0.599
17	-1.086	0.022	-0.964	31	-8.256	0.168	-0.563
18	-1.135	0.023	-0.903	32	-11.437	0.233	-0.559
19	-1.206	0.024	-0.853	33	-15.299	0.312	-0.509
20	-1.290	0.026	-0.805	34	-21.416	0.436	-0.467
21	-1.412	0.028	-0.771	35	-30.823	0.628	-0.378
22	-1.579	0.032	-0.748	36	-39.838	0.812	-0.240
23	-1.791	0.036	-0.731	37	-48.352	0.986	0.000

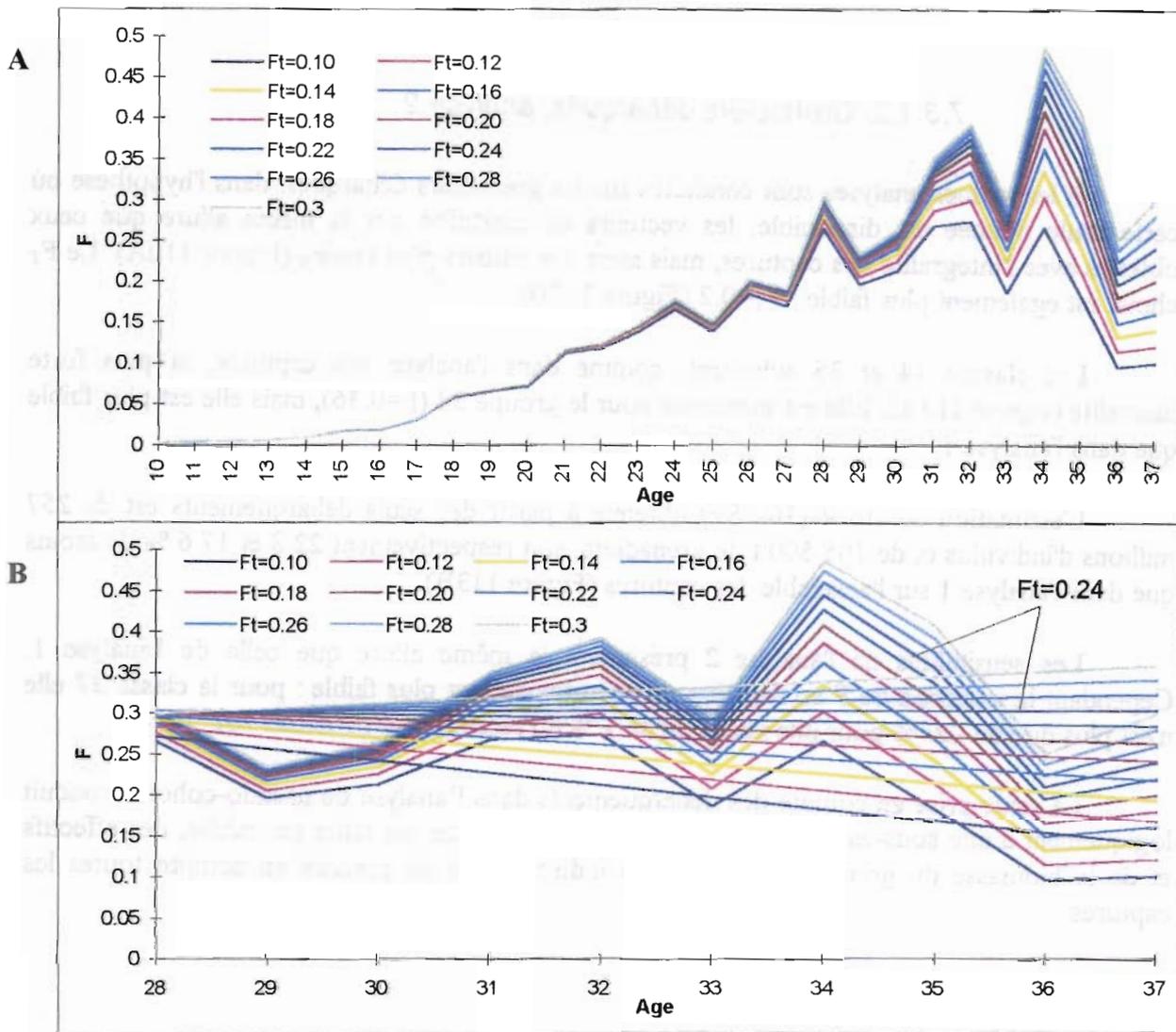


Figure 110. Vecteurs de mortalité par pêche des grenadiers capturés pour différents F terminaux (A) et régressions linéaires de ces vecteurs entre 28 et 37 ans (B).

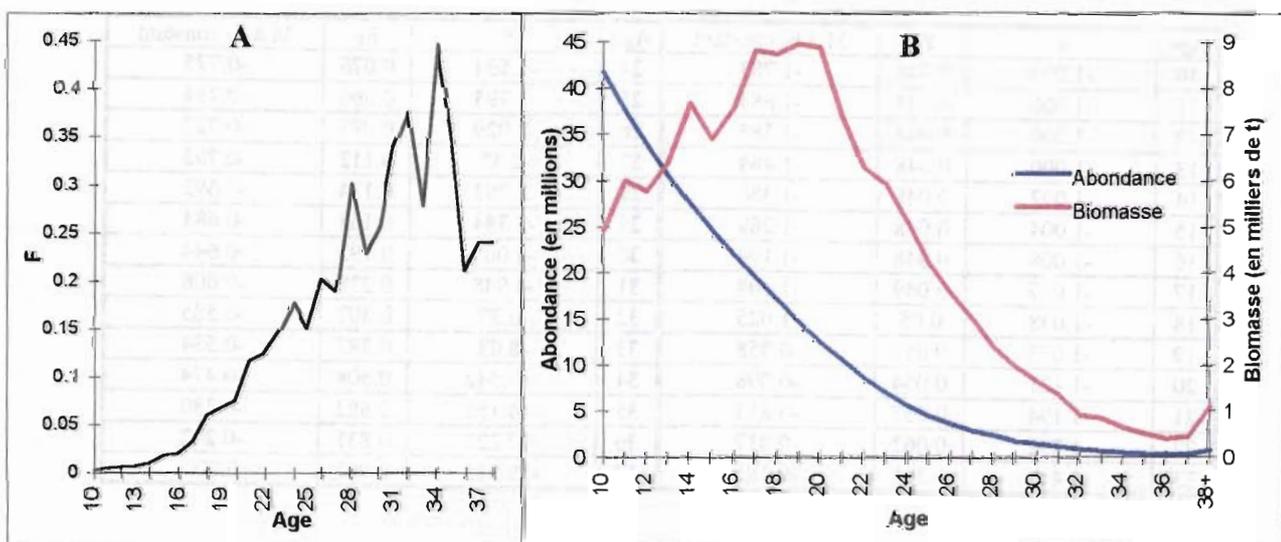


Figure 111. Vecteur de mortalité par pêche des grenadiers capturés pour un $F_t=0.24$ (A), abondances et biomasses estimées des grenadiers capturés par classe d'âge (B).

7.3.1.2. Grenadiers débarqués, analyse 2

Si les mêmes analyses sont conduites sur les grenadiers débarqués, dans l'hypothèse où cette seule donnée est disponible, les vecteurs de mortalité ont la même allure que ceux obtenus avec l'intégralité des captures, mais avec des valeurs plus faibles (Figure 112A). Le F_T choisi est également plus faible : $F_T=0.2$ (Figure 112B).

Les classes 34 et 35 subissent, comme dans l'analyse des captures, la plus forte mortalité (Figure 113A). Elle est maximale pour le groupe 34 ($F=0.36$), mais elle est plus faible que dans l'analyse 1.

L'estimation du stock (10-38+) obtenue à partir des seuls débarquements est de 257 millions d'individus et de 105 500 t de grenadiers, soit respectivement 22.8 et 17.6 % de moins que dans l'analyse 1 sur l'ensemble des captures (Figure 113B).

Les sensibilités de l'analyse 2 présentent la même allure que celle de l'analyse 1. Cependant la variation de F en fonction du recrutement est plus faible : pour la classe 37 elle n'est plus que de -20 % pour une variation de 1 % du recrutement (Tableau 76).

La seule prise en compte des débarquements dans l'analyse de pseudo-cohorte conduit logiquement à une sous-estimation importante du vecteur de mortalité par pêche, des effectifs et de la biomasse du grenadier ; il est donc indispensable de prendre en compte toutes les captures.

Tableau 76. Analyse des sensibilités, par classes d'âge, des vecteurs de mortalité par pêche au recrutement R , au choix du F terminal F_T et à la mortalité naturelle M à F_T constant, des grenadiers débarqués.

Age	R	F_T	M à F_T constant	Age	R	F_T	M à F_T constant
10	-1.000	0.048	-1.783	24	-1.594	0.076	-0.775
11	-1.000	0.048	-1.683	25	-1.793	0.086	-0.754
12	-1.000	0.048	-1.583	26	-2.029	0.097	-0.727
13	-1.000	0.048	-1.484	27	-2.33	0.112	-0.703
14	-1.002	0.048	-1.386	28	-2.793	0.134	-0.692
15	-1.004	0.048	-1.289	29	-3.384	0.163	-0.684
16	-1.008	0.048	-1.194	30	-4.003	0.193	-0.644
17	-1.017	0.049	-1.104	31	-4.948	0.238	-0.606
18	-1.038	0.05	-1.025	32	-6.37	0.307	-0.585
19	-1.073	0.051	-0.958	33	-8.03	0.387	-0.534
20	-1.121	0.054	-0.898	34	-10.542	0.508	-0.474
21	-1.194	0.057	-0.853	35	-14.151	0.682	-0.380
22	-1.292	0.062	-0.817	36	-17.229	0.831	-0.212
23	-1.418	0.068	-0.789	37	-19.915	0.961	0.000

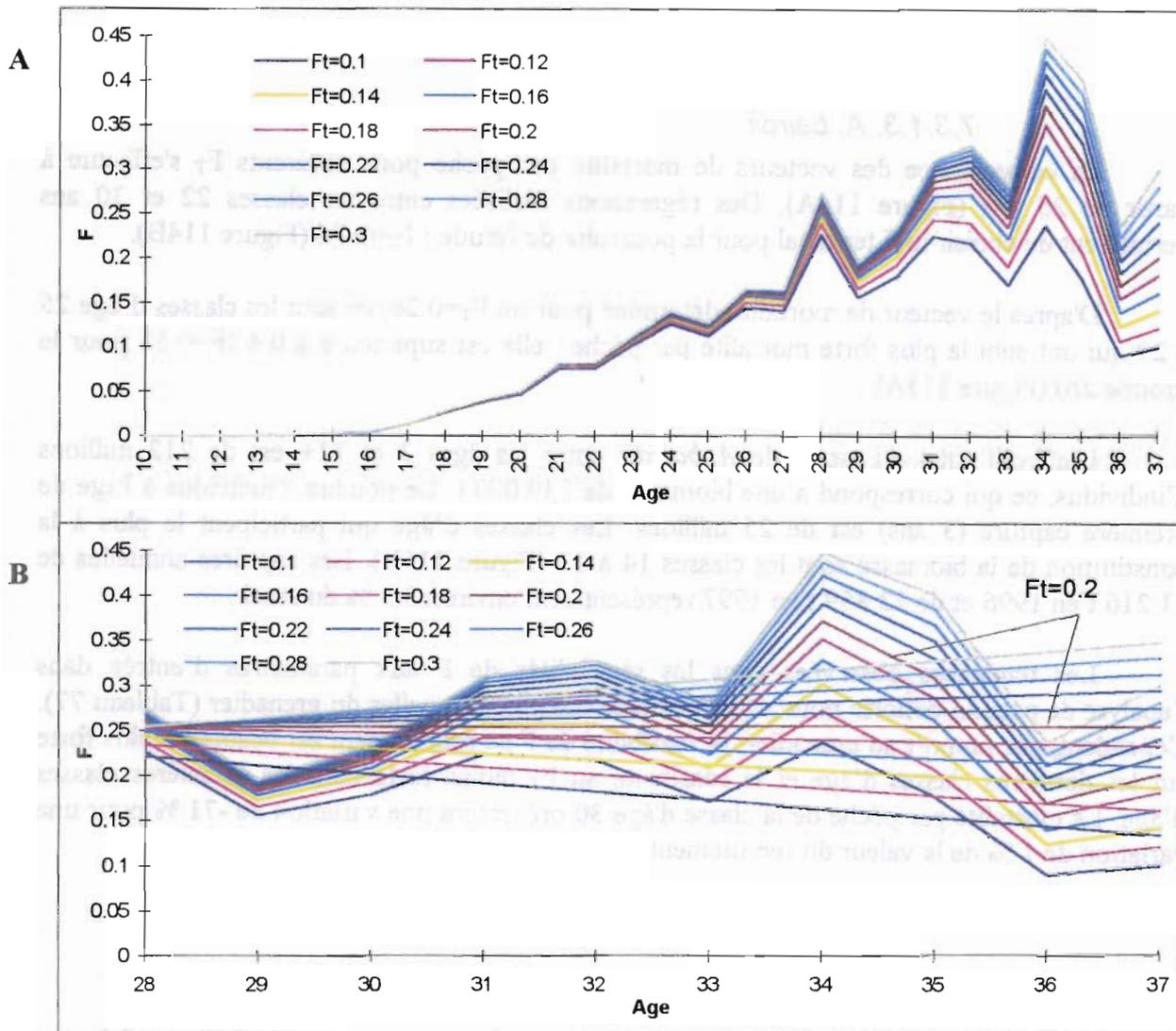


Figure 112. Vecteurs de mortalité par pêche des grenadiers débarqués pour différents F terminaux (A) et régressions linéaires de ces vecteurs entre 28 et 37 ans (B).

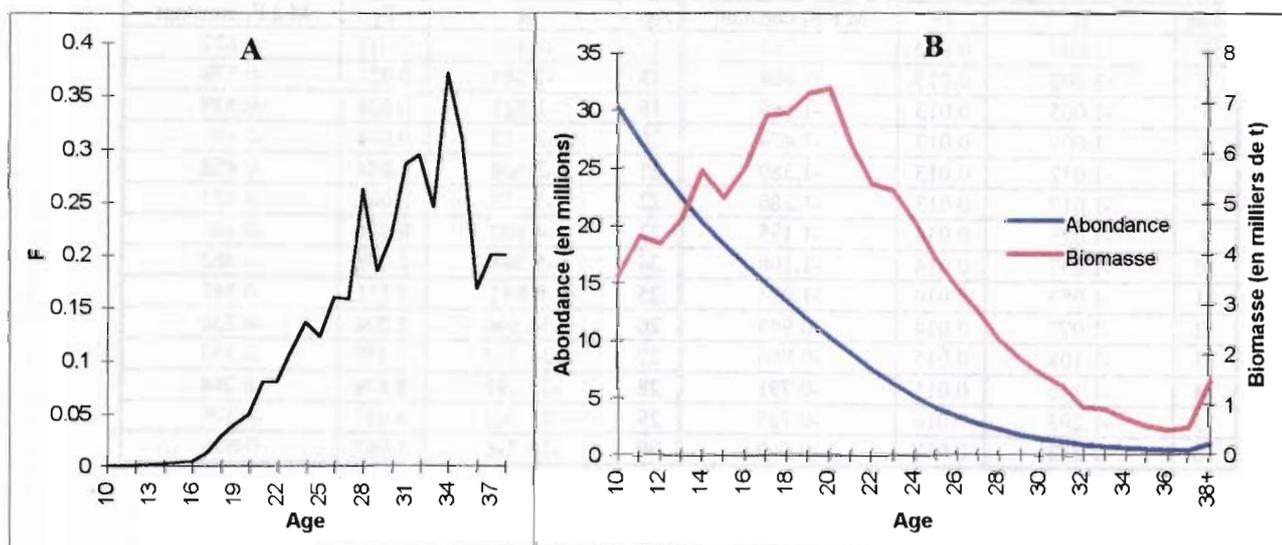


Figure 113. Vecteur de mortalité par pêche des grenadiers débarqués pour un $F_t=0.2$ (A), abondances et biomasses estimées des grenadiers débarqués par classe d'âge (B).

7.3.1.3. *A. bairdii*

La convergence des vecteurs de mortalité par pêche pour différents F_T s'effectue à partir de 25 ans (Figure 114A). Des régressions réalisées entre les classes 22 et 30 ans permettent de choisir le F terminal pour la poursuite de l'étude : $F_T=0.26$ (Figure 114B).

D'après le vecteur de mortalité déterminé pour un $F_T=0.26$, ce sont les classes d'âge 25 à 29 qui ont subi la plus forte mortalité par pêche : elle est supérieure à 0.4 ($F=0.58$ pour le groupe 26) (Figure 115A).

L'effectif total du stock de *A. bairdii* entre les âges 3 et 31+ est de 212 millions d'individus, ce qui correspond à une biomasse de 139 000 t. Le nombre d'individus à l'âge de première capture (3 ans) est de 25 millions. Les classes d'âge qui participent le plus à la constitution de la biomasse sont les classes 14 à 17 (Figure 115B). Les captures annuelles de 11 216 t en 1996 et de 12 859 t en 1997 représentaient environ 8.5 % du stock.

Les tendances observées dans les sensibilités de F aux paramètres d'entrée dans l'analyse de pseudo-cohorte pour *A. bairdii* sont identiques à celles du grenadier (Tableau 77). Cependant, par rapport au grenadier, la sensibilité de F au recrutement est beaucoup plus forte sur les dernières classes d'âge et la sensibilité au F_T moins forte dans les premières classes d'âge. La mortalité par pêche de la classe d'âge 30 présentera une variation de -71 % pour une variation de 1 % de la valeur du recrutement.

Tableau 77. Analyse des sensibilités, par classes d'âge, des vecteurs de mortalité par pêche au recrutement R , au choix du F terminal F_T et à la mortalité naturelle M à F_T constant, de *Alepocephalus bairdii*.

Age	R	F_T	M à F_T constant	Age	R	F_T	M à F_T constant
3	-1.000	0.013	-1.761	17	-1.419	0.019	-0.622
4	-1.002	0.013	-1.664	18	-1.589	0.021	-0.578
5	-1.005	0.013	-1.569	19	-1.822	0.024	-0.539
6	-1.009	0.013	-1.474	20	-2.123	0.029	-0.499
7	-1.012	0.013	-1.380	21	-2.508	0.034	-0.458
8	-1.017	0.013	-1.286	22	-3.125	0.042	-0.423
9	-1.025	0.014	-1.195	23	-4.107	0.056	-0.392
10	-1.037	0.014	-1.108	24	-5.748	0.078	-0.362
11	-1.053	0.014	-1.024	25	-8.882	0.121	-0.349
12	-1.077	0.014	-0.943	26	-14.996	0.204	-0.356
13	-1.108	0.015	-0.866	27	-24.307	0.332	-0.353
14	-1.145	0.015	-0.791	28	-35.091	0.479	-0.294
15	-1.203	0.016	-0.725	29	-51.002	0.697	-0.179
16	-1.292	0.017	-0.669	30	-70.796	0.967	0.000

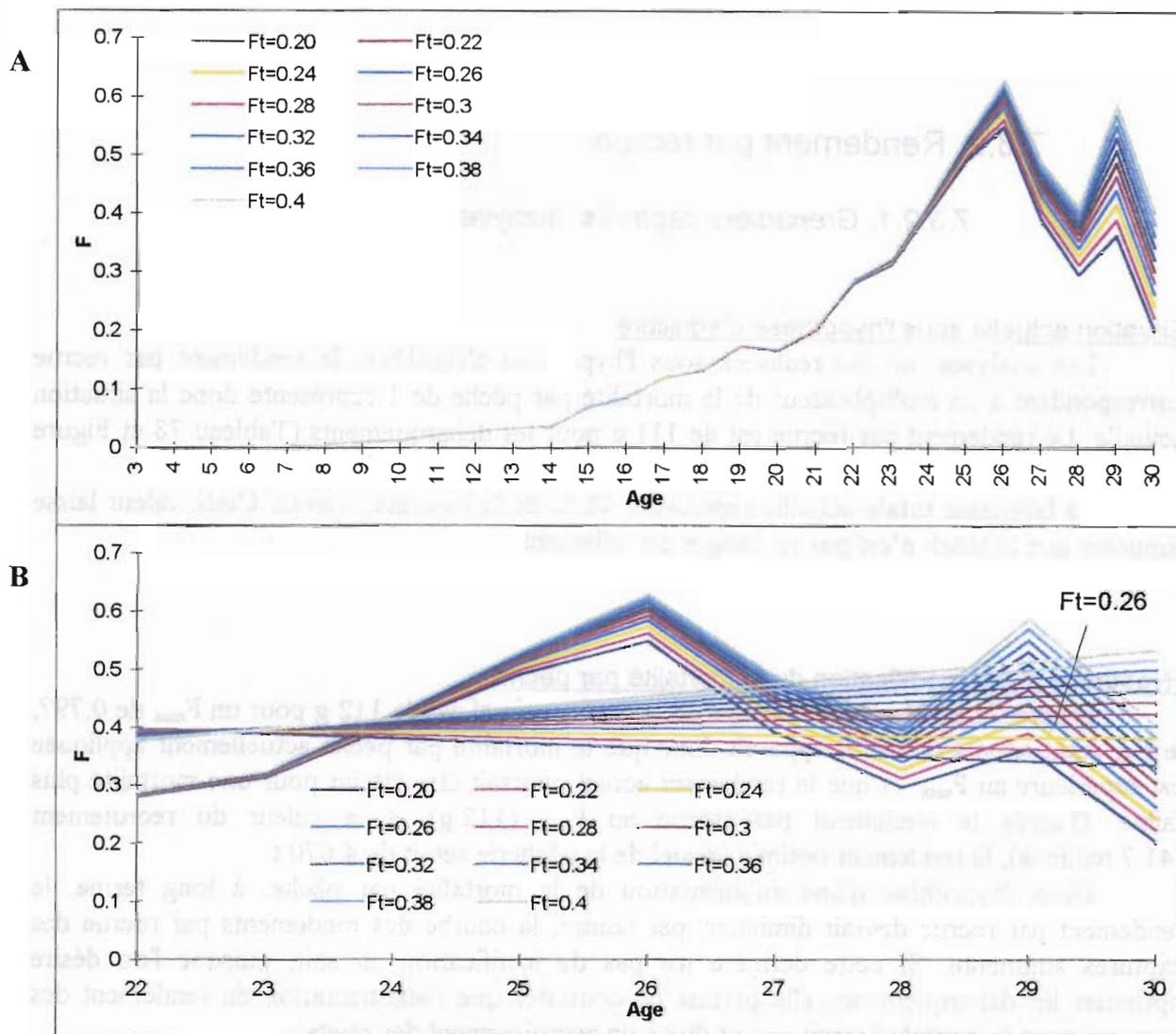


Figure 114. Vecteurs de mortalité par pêche des *Alepocephalus bairdii* pour différents F terminaux (A) et régressions linéaires de ces vecteurs entre 22 et 30 ans (B).

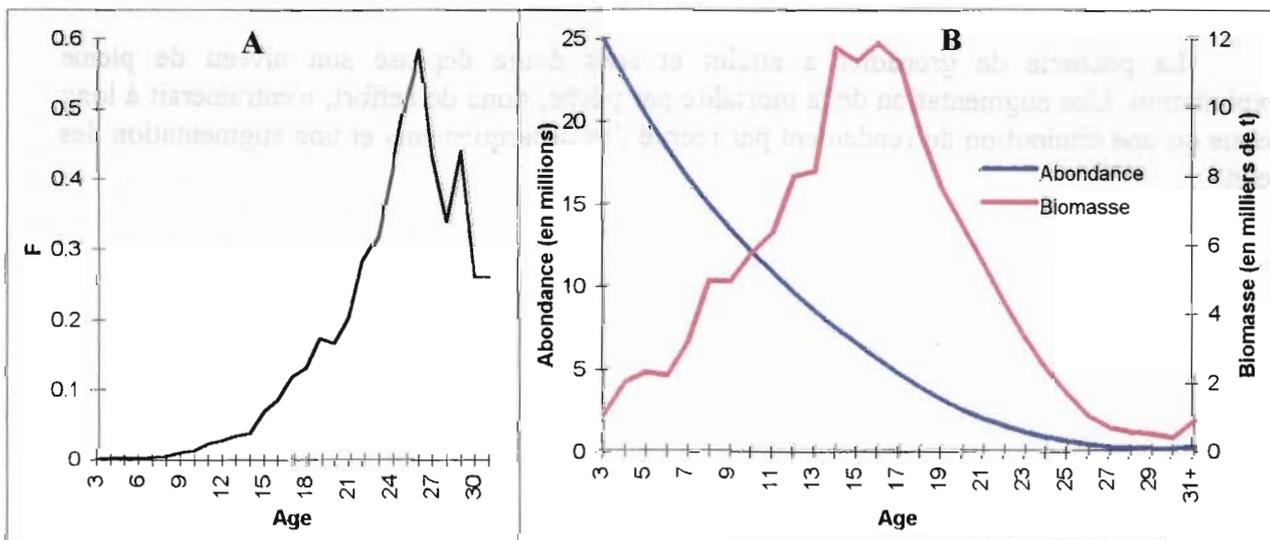


Figure 115. Vecteur de mortalité par pêche des *Alepocephalus bairdii* pour un $F_t = 0.26$ (A), abondances et biomasses estimées par classe d'âge (B).

7.3.2. Rendement par recrue

7.3.2.1. Grenadiers capturés, analyse 1

Situation actuelle sous l'hypothèse d'équilibre

Les analyses ont été réalisées sous l'hypothèse d'équilibre, le rendement par recrue correspondant à un multiplicateur de la mortalité par pêche de 1 représente donc la situation actuelle. Le rendement par recrue est de 111 g pour les débarquements (Tableau 78 et Figure 116).

La biomasse totale actuelle représente 48 % de la biomasse vierge. Cette valeur laisse supposer que le stock n'est pas en danger actuellement.

Hypothèse d'une modification de la mortalité par pêche

D'après la courbe, le rendement par recrue maximal est de 112 g pour un F_{\max} de 0.797, le $F_{0.1}$ étant situé à 0.369. Il apparaît donc que la mortalité par pêche actuellement appliquée est supérieure au F_{\max} , et que le rendement actuel pourrait être atteint pour une mortalité plus faible. D'après le rendement par recrue au F_{\max} (112 g) et la valeur du recrutement (41.7 millions), le rendement optimal annuel de la pêcherie serait de 4 670 t.

Dans l'hypothèse d'une augmentation de la mortalité par pêche, à long terme, le rendement par recrue devrait diminuer, par contre, la courbe des rendements par recrue des captures augmente. Si cette dernière n'a pas de justification en soit, puisque l'on désire optimiser les débarquements, elle permet de constater que l'augmentation du rendement des captures avec la mortalité serait en fait due à un accroissement des rejets.

La diminution à long terme de la biomasse totale induite par une augmentation de l'effort est lente au-delà d'un multiplicateur de la mortalité de 1.

La pêcherie de grenadier a atteint et sans doute dépassé son niveau de pleine exploitation. Une augmentation de la mortalité par pêche, donc de l'effort, n'entraînerait à long terme qu'une diminution du rendement par recrue des débarquements et une augmentation des rejets.

Tableau 78. Rendements par recrue des grenadiers capturés et débarqués (analyse 1) et biomasse totale par recrue des grenadiers en fonction du multiplicateur de la mortalité par pêche.

Multiplicateur de la mortalité par pêche	Rendement par recrue débarquée (kg)	Rendement par recrue capturée (kg)	Biomasse totale par recrue (kg)	Biomasse/ biomasse du stock vierge (%)
0	0	0	5.953	100
0.1	0.053	0.069	5.048	85
0.2	0.08	0.109	4.467	75
0.3	0.095	0.135	4.063	68
0.4	0.103	0.152	3.765	63
0.5	0.108	0.165	3.534	59
0.6	0.11	0.174	3.349	56
0.7	0.111	0.181	3.195	54
0.8	0.112	0.186	3.065	51
0.9	0.111	0.191	2.953	50
1	0.111	0.194	2.854	48
1.1	0.11	0.197	2.767	46
1.2	0.109	0.2	2.688	45
1.3	0.108	0.202	2.617	44
1.4	0.107	0.203	2.552	43
1.5	0.105	0.205	2.493	42
1.6	0.104	0.206	2.438	41
1.7	0.103	0.207	2.387	40
1.8	0.102	0.208	2.34	39
1.9	0.1	0.209	2.296	39
2	0.099	0.209	2.254	38

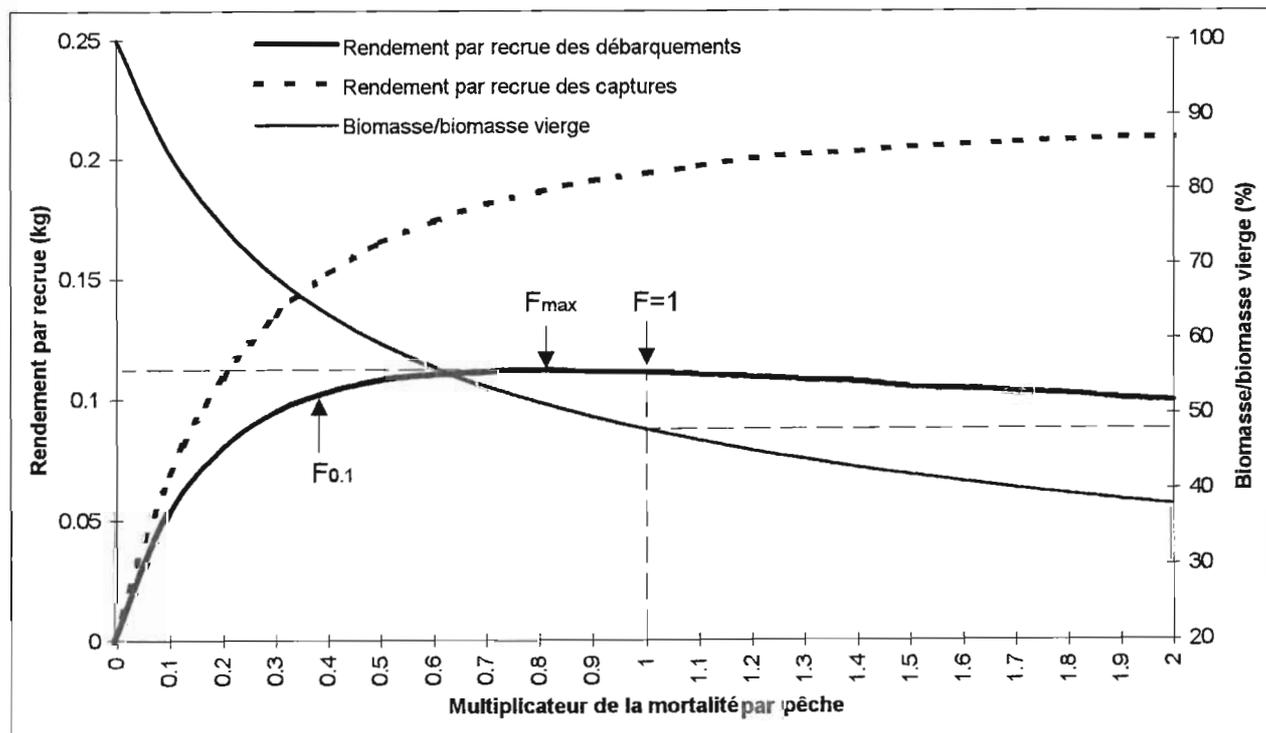


Figure 116. Rendements par recrue des grenadiers capturés et débarqués (analyse 1) et biomasse par recrue des grenadiers débarqués en fonction du multiplicateur de la mortalité par pêche.

7.3.2.2. Grenadiers débarqués, analyse 2

Situation actuelle sous l'hypothèse d'équilibre

D'après cette analyse, le rendement par recrue actuel, à $mF=1$ est de 184 g (Figure 117 et Tableau 79). Cette valeur est supérieure à celle trouvée dans l'analyse 1. La biomasse totale représente 55 % de la biomasse vierge.

Hypothèse d'une modification de la mortalité par pêche

Dans cette analyse, le F_{max} n'a pas pu être déterminé et le $F_{0.1}$ est situé à 0.700. Une augmentation de la mortalité par pêche permettrait donc une augmentation illimitée du rendement, puisque F_{max} n'a pas été déterminé, cependant le gain resterait faible, la mortalité actuellement appliquée par la pêche étant supérieure au seuil $F_{0.1}$.

Une augmentation de la mortalité par pêche induirait également à long terme une diminution de la biomasse totale et pour un multiplicateur de la mortalité par pêche de 2, elle représenterait 46 % de la biomasse vierge.

Comparaison des 2 analyses sur les grenadiers

Les 2 analyses menées sur le grenadier, les rejets étant ou non pris en compte, donnent des résultats assez contradictoires.

L'analyse 2 sur les seuls débarquements surestime le rendement par recrue. De plus le F_{max} n'a pas été trouvé dans l'analyse 2, cela implique qu'une augmentation de la mortalité par pêche induirait une augmentation, lente mais constante, du rendement par recrue, ce qui paraît invraisemblable. Dans l'analyse 1, le F_{max} est dépassé, ce qui signifie que les potentialités du stock sont mal exploitées ou surexploitées.

Le niveau de la biomasse totale par rapport à la biomasse vierge est par contre assez similaire dans les 2 cas bien qu'il soit surestimé dans l'analyse 2.

Tableau 79. Rendement par recrue, biomasse totale des grenadiers débarqués en fonction du multiplicateur de la mortalité par pêche (analyse 2).

Multiplicateur de la mortalité par pêche	Rendement par recrue (kg)	Biomasse totale par recrue (kg)	Biomasse/ biomasse du stock vierge (%)
0	0	5.953	100
0.1	0.057	5.232	88
0.2	0.094	4.741	80
0.3	0.119	4.386	74
0.4	0.136	4.119	69
0.5	0.15	3.91	66
0.6	0.16	3.741	63
0.7	0.168	3.601	60
0.8	0.174	3.482	58
0.9	0.18	3.38	57
1	0.184	3.291	55
1.1	0.188	3.212	54
1.2	0.192	3.141	53
1.3	0.194	3.077	52
1.4	0.197	3.019	51
1.5	0.199	2.966	50
1.6	0.201	2.917	49
1.7	0.203	2.871	48
1.8	0.205	2.829	48
1.9	0.206	2.79	47
2	0.208	2.753	46

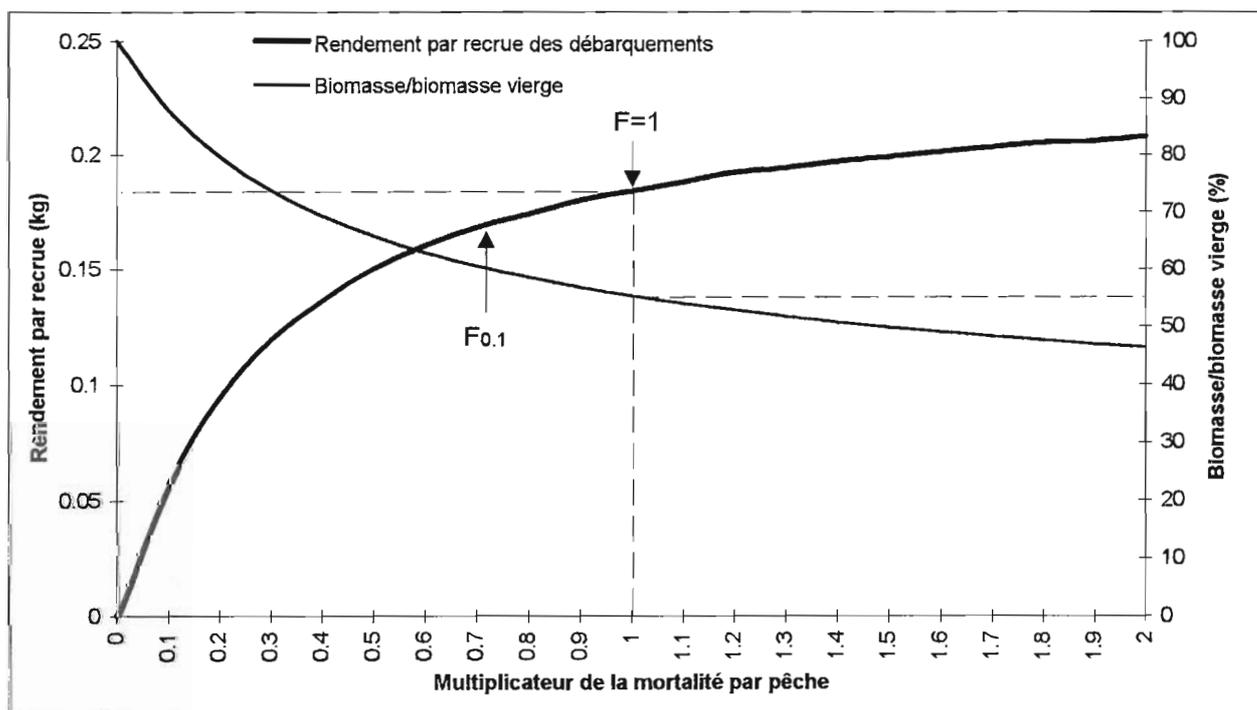


Figure 117. Rendement par recrue et biomasse totale des grenadiers débarqués (analyse 2) en fonction du multiplicateur de la mortalité par pêche.

7.3.2.3. *A. bairdii*

Dans cette partie, il est rappelé que cette espèce est considérée comme intégralement débarquée.

Situation actuelle sous l'hypothèse d'équilibre

Le rendement par recrue correspondant à un multiplicateur de la mortalité par pêche de 1, et représentant la situation actuelle est de 424 g (Tableau 80 et Figure 118). Le niveau de la biomasse totale par rapport à la biomasse vierge est de 44 %.

Hypothèse d'une modification de la mortalité par pêche

Si une modification de la mortalité par pêche est envisagée, le rendement pourrait être augmenté à long terme jusqu'à 442 g par recrue pour un F_{\max} de 1.88, le $F_{0.1}$ étant de 0.463. Le doublement de l'effort permettrait donc d'atteindre le rendement maximal, mais le gain ne serait que de 4 % en poids, la valeur de $F_{0.1}$ est déjà dépassée. D'après le rendement par recrue au F_{\max} (442 g) et la valeur du recrutement (25 millions), le rendement optimal annuel de la pêcherie serait de 11 050 t.

Une augmentation de la mortalité par pêche ne provoquerait qu'une diminution lente à long terme de la biomasse totale.

Dans l'optique d'une gestion précautionneuse de la ressource, F_{\max} n'est plus l'objectif à atteindre, mais plutôt celui à ne pas dépasser. La pêcherie de *A. bairdii* serait actuellement dans un phase de pleine exploitation.

Tableau 80. Rendement par recrue et biomasse totale de *Alepocephalus bairdii* (analyse 3) en fonction du multiplicateur de la mortalité par pêche.

Multiplicateur de la mortalité par pêche	Rendement par recrue (kg)	Biomasse totale par recrue (kg)	Biomasse/ biomasse du stock vierge (%)
0	0	11.878	100
0.1	0.166	9.732	82
0.2	0.257	8.443	71
0.3	0.311	7.592	64
0.4	0.346	6.987	59
0.5	0.37	6.531	55
0.6	0.388	6.17	52
0.7	0.401	5.873	49
0.8	0.41	5.622	47
0.9	0.418	5.405	46
1	0.424	5.213	44
1.1	0.429	5.041	42
1.2	0.432	4.886	41
1.3	0.435	4.744	40
1.4	0.437	4.614	39
1.5	0.439	4.494	38
1.6	0.44	4.382	37
1.7	0.441	4.278	36
1.8	0.441	4.18	35
1.9	0.442	4.088	34
2	0.441	4.001	34

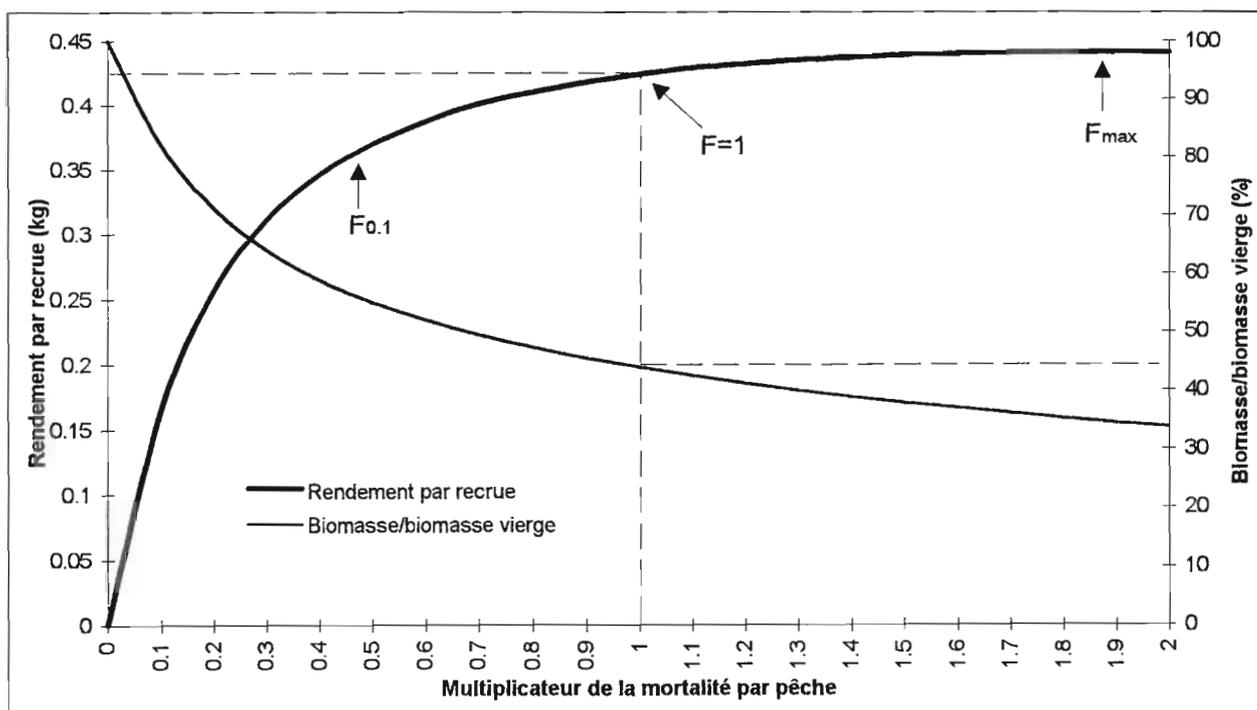


Figure 118. Rendement par recrue et biomasse totale de *Alepocephalus bairdii* (analyse 3) en fonction du multiplicateur de la mortalité par pêche.

7.4. Discussion

7.4.1. Les paramètres d'entrée et les hypothèses sous-jacentes à l'application des modèles

La qualité, la fiabilité et la précision des résultats issus de l'utilisation de modèles mathématiques sont dépendants de l'adéquation du modèle d'une part, mais aussi de la qualité des données d'entrée du modèle.

Les structures en âge

L'analyse de pseudo-cohorte est basée sur la distribution en âge des captures ; la forte incertitude sur l'âge de ces poissons se propage donc dans ce type d'analyse.

Les hypothèses d'équilibre de l'analyse de pseudo-cohorte

L'approximation de l'analyse de cohortes par une analyse de pseudo-cohorte implique le respect de deux hypothèses :

- un recrutement constant,
- des taux de mortalité par âge constants d'une année sur l'autre pendant la durée de vie d'une cohorte. La mortalité se décompose en deux éléments : la mortalité naturelle et la mortalité par pêche qui est proportionnelle à l'effort de pêche.

Le recrutement est le facteur auquel le vecteur de mortalité est le plus sensible. Pour les espèces profondes aucune donnée n'est disponible sur la variabilité du recrutement et très peu d'informations sont connues sur le développement des œufs, des larves et des juvéniles de ces espèces. De nombreuses hypothèses ont été émises sur le développement des grenadiers en particulier, mais le faible nombre d'échantillons ne permet pas de donner de schéma général ni de quantifier le recrutement (Merrett & Haedrich, 1997 ; Marshall, 1965 ; Merrett, 1978 ; Grigor'ev & Serebryakov, 1981 ; 1983).

L'évaluation de la mortalité naturelle M est difficile et son estimation par des formules empiriques basées sur des paramètres de croissance est imprécise, mais elle donne rapidement un ordre de grandeur (Brêthes & O'Boyle, 1990). Pour des espèces pour lesquelles la détermination de l'âge est problématique, comme c'est le cas pour les poissons profonds, des estimations de M peuvent être faites à partir d'indice de l'effort de reproduction plutôt qu'à partir des paramètres de croissance (Gunderson & Dygert, 1988).

Le manque de connaissances générales sur la biologie des juvéniles de poissons profonds oblige à considérer que la mortalité naturelle est constante quelle que soit la classe d'âge alors que les larves et les juvéniles ont probablement une mortalité plus élevée (Sparre *et al.*, 1989).

La pêcherie étant récente par rapport à la durée de vie des espèces exploitées, toutes les cohortes n'ont pas subi la pression de pêche, l'effort et la mortalité par pêche ont variés, la constante de ce facteur d'une année sur l'autre n'a pas été respectée. De plus même si le vecteur de mortalité F est peu sensible aux variations de F_T , son calcul est incertain car il dépend du F_T choisi qui varie selon les classes d'âge considérées pour établir les régressions des différents vecteur de mortalité. Ces vecteurs convergent peu car les valeurs de F testée sont faibles (Pope, 1972).

La fiabilité de l'analyse de pseudo-cohorte dépend également de la grandeur de M par rapport à F : si M est petit par rapport à F , l'imprécision sur M n'a pas beaucoup de

conséquence (Sparre *et al.*, 1989), mais ce n'est pas le cas dans ces analyses où M et F sont du même ordre de grandeur.

Les paramètres d'entrée dans les modèles de rendement par recrue

En plus des incertitudes sur la mortalité naturelle et sur le vecteur de mortalité par pêche F, les clés âge-poids utilisées pour le calcul de rendement par recrue sont imprécises. Les clés utilisées dans cette étude sont des poids moyens aux âges, de fortes fluctuations sont observées dans les classes d'âge les plus élevées, le nombre d'individus est faible, il existe donc une imprécision à ce niveau. Pour le grenadier, d'importantes variations ont de plus été observées dans l'établissement de clés taille-poids par différents auteurs (Annexe 8).

Les résultats obtenus à partir de ces données ne peuvent pas être considérés comme précis à cause des imprécisions sur les paramètres d'entrée des modèles et de la faible mortalité par pêche (Mesnil, 1988), mais ils donnent une idée des ordres de grandeur de la mortalité F, de l'effectif, de la biomasse et du niveau d'exploitation des stocks.

7.4.2. Estimation de la biomasse des stocks

Ces dernières années, plusieurs travaux ont été réalisés pour l'estimation du stock de grenadier en Atlantique du nord-est, *A. bairdii* n'a jamais fait l'objet de ce type d'étude (Tableau 81).

L'étude de Dupouy & Lorance (1998) effectuée dans le chenal de Rockall (divisions CIEM VI et VIIbc) entre les isobathes 400 et 1 400 m ne peut pas être envisagée comme une étude de biomasse du stock, la structure de celui-ci n'ayant pas été prise en compte (ICES, 1998). Les travaux de Gordon & Hunter (1994) ont été réalisés dans la même zone géographique (53°N-62°N et 5°W-15°W), mais sur une surface plus étendue, comprise entre 500 et 2 000 m. Le mode de calcul utilisé implique de très nombreuses hypothèses qui ne sont pas toutes vérifiées, ces valeurs ne peuvent donc être considérées que comme des ordres de grandeur.

Tableau 81. Estimations de la biomasse et de l'abondance du stock de grenadier de l'Atlantique nord-est d'après différents auteurs et différentes méthodes de calcul.

Auteurs	Méthodes de calcul utilisées	Biomasse et abondance du stock
présente étude	-analyse de pseudo-cohorte	128 000 t - 333 millions de poissons
Dupouy & Lorance, 1998	-technique de l'aire balayée sur des données de Ehrich (1983)	334 104 t au minimum 167 052 t
Gordon & Hunter, 1994	-technique utilisée non précisée pour un taux de capture de 50% pour un taux de capture de 40%	1 million t - 2 milliards de poissons 1.2 millions t - 2.4 milliards de poissons

Les estimations réalisées dans la présente étude sont les plus pessimistes. Les différences observées entre les 3 évaluations peuvent être expliquées par les différents modes de calculs utilisés ; les 3 estimations sont dépendantes d'hypothèses et d'approximations toutes discutables. Une recherche plus poussée sur les techniques d'estimations des stocks de poissons profonds s'avère nécessaire. Une liste des méthodes applicables à ces poissons a été dressée par le groupe d'étude CIEM sur la biologie et l'estimation des ressources de la pêcherie profonde (ICES, 1995) et la faisabilité de chacune d'elle discutée. Le groupe conclut qu'aucune méthode ne s'avère simple à utiliser pour ces espèces.

7.4.3. Rendement par recrue

Plusieurs études ont été réalisées pour tenter de définir le rendement optimal annuel à l'équilibre du stock de grenadiers dans l'Atlantique du nord-est (Tableau 82). Les modes de calcul utilisés par Lorance *et al.* (1998) et dans la présente étude sont les plus proches. Par contre aucune donnée sur les rejets n'était disponible dans l'étude de Dupouy & Kergoat (1992). Dans la même zone d'étude, Gordon & Hunter (1994) calculent des rendements en émettant plusieurs hypothèses sur le taux de capture.

Tableau 82. Rendements optimums annuels à l'équilibre pour le grenadier dans l'Atlantique nord-est d'après différents auteurs et différentes méthodes de calcul.

Auteurs	Méthodes de calcul utilisées	Rendement optimal annuel à l'équilibre (tonnes)
présente étude	-analyse de rendement par recrue avec correction sur les rejets	4 670
Lorance <i>et al.</i> , 1998	-analyse de rendement par recrue avec : • correction sur les rejets • mais calcul différent de la production à l'équilibre	5 500
Dupouy & Kergoat, 1992	-analyse de rendement par recrue mais les rejets ne sont pas pris en compte	7 000 - 8 000
Gordon & Hunter, 1994	-technique utilisée non précisée pour un taux de capture de 50% pour un taux de capture de 40%	13 609 17 012

Les différents modes de calculs et l'utilisation de données d'origines variées expliquent les divergences entre les estimations. D'après cette étude le niveau de pleine exploitation du stock de grenadier est probablement dépassé et les productions annuelles de 7 300 t environ en 1996 et 1997 sont supérieures au rendement optimal. Il semble donc que les valeurs de rendements annuels calculés par Dupouy & Kergoat (1992) et Gordon & Hunter (1994) soient surestimées.

Le rendement par recrue de *A. bairdii* a été calculé avec l'hypothèse d'une commercialisation de l'espèce qui est actuellement totalement rejetée. Les valeurs obtenues ne sont valables que si cette espèce reste pêchée d'une manière accessoire. Si *A. bairdii* devient une espèce cible, il est très probable que les stratégies de pêche seront modifiées avec sans doute un déplacement de la pêcherie en profondeur, une modification de l'effort de pêche et de la composition des captures (les individus les plus gros étant plus profonds). De nouvelles analyses seraient alors nécessaires

7.5. Conclusion

La mortalité par pêche F a été estimée entre 0.01 et 0.44 selon les classes d'âge des grenadiers ; les poissons des classes 32 à 35 subissant la plus forte mortalité. L'abondance et la biomasse du stock ont été évalués à 333 millions d'individus et 128 000 t (pour les classes d'âge de 10 à 38+), les poissons des classes 17 à 20 participant le plus à la biomasse. Les ponctions effectuées par la pêche représentent environ 7 % de la biomasse du stock. Celle-ci constituerait 48 % de la biomasse du stock vierge et le rendement par recrue actuel (111 g) a atteint la valeur maximale (112 g) mais pour une valeur de F supérieure à celle du F_{max} (0.80) pour lequel le rendement annuel optimal serait de 4 670 t. Le niveau de pleine exploitation a sans doute été atteint et même dépassé pour le stock de grenadiers. Une augmentation de la mortalité par pêche ne provoquerait à long terme qu'une augmentation des quantités de rejets et une diminution du rendement des débarquements.

Si les rejets ne sont pas pris en compte dans l'analyse, la mortalité par pêche est sous-estimée (0.01-0.37) ainsi que l'abondance et la biomasse respectivement de 23 et 18 %. Le rendement par recrue est surestimé (184 g) et le F_{max} n'a pas été trouvé, ce qui impliquerait qu'une augmentation de la mortalité par pêche permettrait une augmentation illimitée du rendement.

Pour *Alepocephalus bairdii*, avec l'hypothèse où cette espèce serait totalement débarquée, la mortalité par pêche varie entre 0.01 et 0.58 selon les classes d'âge ; les poissons de 25 à 29 ans subissent la plus forte mortalité. Le stock a été estimé à 212 millions d'individus et 139 000 t (pour les classes d'âge 3 à 31+), les classes d'âge 14 à 17 en constituant la plus grande part. Les captures de la pêche représentent 8.5 % de la biomasse actuelle du stock qui constitue 44 % de la biomasse du stock vierge. Le rendement par recrue actuel (424 g) est légèrement inférieur au rendement maximal (442 g) qui est obtenu avec un $F_{max}=1.88$, cependant le $F_{0.1}$ étant dépassé, le gain de production pour une augmentation du F ne serait pas rentable. Le rendement optimal annuel est de 11 050 t. Le stock de *A. bairdii* semble donc pleinement exploité et une augmentation du F induirait à long terme une diminution du rendement par recrue.

Les valeurs obtenues dans cette étude ne peuvent être qu'indicatives d'un ordre de grandeur ; en effet les conditions d'application de ces analyses les rendent relativement peu fiables pour les estimations de stock des poissons profonds. Ces méthodes reposent sur la détermination de l'âge qui reste très incertaine pour les espèces profondes, aucune information n'est disponible sur le recrutement et sa variabilité, facteur auquel le vecteur de mortalité est très sensible (vecteur utilisé pour le calcul du rendement par recrue) et enfin les valeurs de F sont faibles ce qui implique une faible convergence des vecteurs de mortalité vers leurs vraies valeurs.

Pour espérer avoir des estimations de stocks plus fiables et exploitables, il paraît nécessaire de combler le manque général de données biologiques, sur le recrutement en particulier et d'améliorer la qualité de celles qui sont disponibles. Le groupe d'étude sur la biologie et l'évaluation des ressources de la pêche profonde (ICES, 1995) souligne que l'identification, la délimitation des stocks et la mise en évidence d'éventuels schémas de migration doivent être un préalable aux évaluations. Très peu d'études sont disponibles à ce sujet et pour

le grenadier une polémique persiste quant à la présence ou non d'un seul stock dans l'Atlantique du nord (Podrazhanskaya, 1971 ; Dushchenko, 1980 ; 1988 ; Dushchenko & Savvatimskiy, 1988).

Cependant, selon la nouvelle approche de précaution pour la conservation, la gestion et l'exploitation des ressources aquatiques vivantes, ce manque de données ne peut plus être invoqué pour justifier l'absence de mesures pour la protection et la préservation de l'environnement aquatique (ICES, 1998 ; Advisory committee on fishery management, 1997 ; 1998). Il est actuellement difficile de donner un diagnostic précis sur l'état d'exploitation des stocks de grenadiers et de *A. bairdii*, mais dans le cadre de la gestion précautionneuse des ressources, il semble raisonnable de penser que l'effort de pêche sur ces espèces ne devrait pas être augmenté tant que de nouvelles informations ne sont pas acquises.

CONCLUSION

Cette étude a débuté alors que la pêche française de poissons profonds était encore une activité récente ; les premiers débarquements ont eu lieu en 1989. Depuis, un nombre croissant de chalutiers industriels et semi-industriels des ports de Boulogne, Concarneau et Lorient principalement se sont engagés dans cette pêche ; parmi la cinquantaine d'unités y participant une vingtaine était spécialisée en 1997. L'effort de pêche déployé est en augmentation, il a atteint 78 000 h en 1997 et était surtout concentré dans la zone VI du CIEM à l'ouest des Iles Britanniques.

Cette même année les débarquements de poissons profonds s'élevaient à 19 000 t (dont 7 500 t de grenadiers, l'espèce la plus abondante) et les rejets ont été estimés à 17 500 t. Ils représentent environ 50 % du poids des captures et sont constitués de grenadiers de petites tailles, mais surtout de nombreuses espèces non commerciales dont la plus fréquente est *Alepocephalus bairdii*. La composition et les quantités de rejets varient selon la profondeur et la zone géographique en fonction des structures en taille des espèces (qui peuvent présenter des schémas de migrations ontogéniques bathymétriques complexes ou des différences de répartition selon la taille), et en fonction de la composition taxonomique des peuplements qui sont organisés d'abord selon un gradient bathymétrique puis selon un gradient latitudinal.

Cette pression de pêche croissante depuis une dizaine d'années a un impact sur les poissons profonds.

◆ Depuis le début de l'exploitation la taille moyenne de quelques espèces dont le grenadier *Coryphaenoides rupestris*, le sabre *Aphanopus carbo* et *Alepocephalus bairdii* a diminué. Une chute de la taille moyenne et du poids moyen des grenadiers débarqués a également été constatée. Ceci a déjà été observé dans d'autres pêcheries profondes ou du plateau continental, en Atlantique du nord-ouest notamment (Haedrich, 1995 ; Merrett & Haedrich, 1997 ; Savvatimsky, 1972 ; Haedrich & Barnes, 1997). Il est difficile d'établir un seuil limite en-deçà duquel cette diminution de la taille ne constitue pas une menace pour le stock et donc pour la pérennité de la pêche. Cependant il semble raisonnable de penser qu'une accélération de la diminution pourrait constituer un signal indiquant que ce seuil a été dépassé. Il est donc nécessaire d'effectuer un suivi régulier des structures en taille des poissons capturés par la pêche profonde ; plus le nombre d'espèces échantillonnées sera élevé et plus les chances de déceler assez tôt la phase critique seront grandes, certaines espèces étant plus sensibles que d'autres (Gislason & Rice, 1998 ; Haedrich & Merrett, 1998).

◆ Une chute des captures par unité d'effort (CPUE) des espèces débarquées a également été observée juste après le début de l'exploitation, révélant une diminution de l'abondance des stocks pêchés. Elle se poursuit pour le siki, mais elle aurait tendance à se stabiliser pour le grenadier, le sabre et la lingue bleue *Molva dypterygia*. Le suivi au cours des années à venir révélera si la tendance se confirme.

Par rapport à d'autres pêcheries, peu d'impacts de la pêche française ont pu être mis en évidence sur les poissons profonds. Par exemple aucun changement n'a pu être révélé dans l'organisation des peuplements. De tels effets sont très difficiles à démontrer notamment en raison de l'utilisation d'engins de pêche différents. Au-delà de la réduction des biomasses, les implications écologiques du déficit de la biomasse des espèces des niveaux trophiques moyens et hauts, enlevée par la pêche, sont difficiles à évaluer pour toute pêcherie. Le peu d'impact de la pêche observé sur les poissons profonds peut sans doute être attribué à deux facteurs :

- ◆ la pression de pêche exercée par la flottille française n'est probablement pas assez forte pour pouvoir observer une diminution spectaculaire de l'abondance des stocks alors que d'autres pêcheries profondes ont été caractérisées par des captures initiales très fortes suivies d'une diminution rapide des débarquements en l'espace de 5 à 10 ans,
- ◆ le temps de génération de beaucoup de ces espèces est long et la période depuis le début de la pêcherie est trop courte pour que des changements d'espèces aient eu lieu dans les peuplements ; la dynamique de l'écosystème est peu connue et l'expérience acquise sur le système profond trop récente pour prédire les impacts de la pêche à long terme.

La surveillance des peuplements profonds doit être poursuivie ainsi que celle des structures en taille et des abondances des stocks pour détecter des changements dus à la pêche, mais d'ores et déjà les connaissances acquises sur la biologie de ces espèces laissent supposer qu'elles sont très vulnérables et qu'elles auront un faible potentiel de régénération après une exploitation intensive.

Les espèces profondes sont en général caractérisées par une forte longévité : elle a été évaluée à 38 ans pour *A. bairdii*, 54 ans pour le grenadier et 44 ans pour *H. dactylopterus*. Des âges du même ordre ont été déterminés pour *Argentina silus* (Magnusson, 1996 ; Bergstad, 1993), mais pour d'autres comme *Hoplostethus atlanticus* (Fenton et al., 1991) ou *Alloctytus verrucosus* (Stewart et al., 1995) des âges supérieurs à 100 ans ont été évoqués. Malgré les nombreuses incertitudes sur la détermination de l'âge et même si les âges individuels n'ont pas été validés, les facteurs cycliques régissant la formation des zones de croissance n'étant pas connus, il semble que les poissons profonds aient une durée de vie nettement supérieure à celle des poissons du plateau continental.

Ces espèces ont une maturité tardive souvent supérieure à 10 ans : 15-16 ans pour *A. bairdii*, 14 ans pour le grenadier, 30 ans pour *Coryphaenoides acrolepis* (Matsui et al., 1990), 25 ans pour l'empereur (Smith et al., 1995). Quelques unes font cependant exception à cette règle : *H. dactylopterus* est mature dès 3-4 ans, mais cette espèce vit dans des eaux moins profondes et elle a plus de liens avec le plateau continental.

Le métabolisme faible de ces poissons vivant dans un milieu où la température est basse et les ressources trophiques rares (Anonyme, 1993 ; Somero, 1982 ; Priede et al., 1991) induit une croissance lente : le paramètre de

croissance de Von Bertalanffy K est inférieur à 0.1 pour la plupart des espèces dont la croissance a pu être établie (Roff, 1984).

La fécondité des espèces profondes est généralement considérée comme faible : pour les espèces étudiées la fécondité par lot est inférieure à 25 000 ovocytes ; elle est particulièrement faible pour *A. bairdii* (3 400 ovocytes). La fécondité annuelle de ces espèces est cependant difficile à évaluer car le nombre de lots produits pendant la longue période de ponte n'est pas connu.

La fécondité individuelle et la taille des œufs étant liées (Wootton, 1994), les poissons profonds ont tendance à produire des ovocytes dont la taille est supérieure à 1.2 mm, diamètre moyen des œufs pélagiques de poissons (Ware, 1975) : il est de 4.5 mm pour *A. bairdii*, de 2 mm pour le grenadier et pour l'empereur (Bulman & Koslow, 1995). Les plus grandes réserves lipidiques emmagasinées donneront de meilleures chances de survie aux jeunes larves.

Le diamètre des œufs de *H. dactylopterus* est seulement de 1 mm. Le taux de survie larvaire sans doute plus faible, car les réserves sont moins importantes, est compensé chez cette espèce par un taux de fécondation plus élevé puisqu'elle est interne ; les mâles, matures plus tôt, inséminent les femelles encore en repos plusieurs mois avant la ponte.

Les poissons profonds benthopélagiques ne présentent pas un style de vie unique et les nombreuses adaptations observées chez les poissons du plateau continental ont leurs homologues en milieu profond (Gordon, 1979a). Pourtant il semble que d'une manière générale les modes de vie des poissons profonds se rapprochent d'une stratégie démographique de type K .

Les stratégies r et K constituent les points extrêmes du gradient qui résume les modes de vie animale (Frontier & Pichod-Viale, 1993). Les espèces à stratégie r sont caractérisées par une durée de vie courte, une maturité sexuelle précoce, un taux de croissance, un taux de mortalité et une fécondité élevés. A l'opposé, les animaux à stratégie K ont une durée de vie longue, une maturité tardive, un taux de croissance et un taux de mortalité faibles, une fécondité faible compensée par une protection des jeunes stades de développement.

Dans la présente étude, *A. bairdii* est l'espèce qui présente le plus d'affinités avec la stratégie K . *Helicolenus dactylopterus* semble en être la plus éloignée, le seul élément caractéristique de cette stratégie présenté par l'espèce étant sa forte longévité ; les autres paramètres la rapprochent plus de la stratégie r de la plupart des espèces néritiques. *C. rupestris* occuperait une position intermédiaire entre les 2 espèces précédentes.

Ces 3 espèces se distribuent donc selon un gradient dans le continuum r - K , cependant elles ont toutes tendance à se rapprocher de la stratégie K tout comme *Alepocephalus rostratus* (Morales-Nin et al., 1996), *Hoplostethus atlanticus* (Gauldie et al., 1989), *Hoplostethus mediterraneus* (D'Onghia et al., 1998) et la plupart des espèces profondes.

Les espèces présentant ce type de stratégie démographique sont peu productives, leur temps de génération est long, elles sont plus susceptibles à la pression de la pêche une fois que le stock s'est effondré, son recouvrement est

plus long que pour les espèces de type r comme le sont certaines du plateau continental (Adams, 1980 ; Wyllie Echeverria, 1987).

*Les poissons profonds ne semblent pas pouvoir supporter une trop forte pression de pêche, les rendements optimums annuels qui ont pu être déterminés représentent une très faible proportion de la biomasse vierge du stock : elle serait de 3-4 % pour le grenadier, de 8 % pour *A. bairdii* et elle a été estimée à 1-2 % pour l'empereur (Clark, 1995). Cependant les estimations de stocks réalisées sur les espèces profondes avec les modèles analytiques classiques sont actuellement peu fiables car elles se heurtent notamment à la forte incertitude qui existe sur la détermination de l'âge et au manque de connaissances sur la délimitation des stocks et l'estimation du recrutement.*

De manière générale les mesures de gestion basées uniquement sur les modèles classiques de rendements par recrue commencent à être remises en cause car les hypothèses de base comme la stabilité du recrutement ne sont pas acceptables (Sharov & Bobyrev, 1998).

Ces méthodes ne paraissent pas être adaptées à l'évaluation des stocks d'espèces profondes (Haedrich et al., 1998) ; l'instauration de quotas basés sur trop peu de connaissances biologiques a été un échec pour la régulation du stock de grenadiers dans l'Atlantique du nord-ouest (Atkinson, 1995) et pour celle du stock d'empereurs en Nouvelle-Zélande (Clark, 1998). Les quotas avaient été fixés à des niveaux trop élevés et les captures n'ont jamais atteint la valeur des quotas fixés dans l'Atlantique du nord-ouest. En 1993 la Commission des Communautés Européennes, à partir de données préliminaires, a conclu que la mise en place de quotas ne paraît pas réaliste pour la pêche particulière des poissons profonds, mais qu'un système de licences semblerait plus adapté (Anonyme, 1993).

Les moyens d'action pour la régulation de la pêche de poissons profonds semblent assez limités.

L'augmentation de la taille des mailles des chaluts ne serait pas efficace car les poissons échappant à l'engin de pêche présentent vraisemblablement des taux de mortalité élevés et les rejets ne diminueraient que très peu si un maillage plus petit était instauré.

Etablir une période de fermeture pour la protection des géniteurs ne s'avérerait pas aisé : dans cette pêche multispécifique les périodes de pontes des espèces ne coïncident pas et elles sont très étendues dans le temps.

La délimitation de zones de protection sur les aires de nourriceries est une autre mesure envisageable. Cependant ces zones n'ont à ce jour pas été localisées et elles ne paraissent pas être chalutées car les juvéniles de la plupart des espèces n'ont jamais été capturés. C'est l'une des particularités de cette pêche et une opportunité pour le maintien des populations.

La solution qui pourrait assurer à la fois les maintiens d'une certaine activité de pêche et de la ressource serait l'utilisation d'engins de pêche plus sélectifs et moins destructeurs. La palangre est de ce type : elle sauvegarde l'habitat en ne détruisant pas les coraux et en ne labourant pas les fonds, elle est très sélective en ne capturant que des poissons de grandes tailles. Les poissons

sont de très grande qualité et ce type de pêche ne génère que très peu de rejets (Connolly & Kelly, 1996). Merrett & Haedrich (1997) soulignent d'ailleurs que ce serait la seule solution pour une pêche profonde durable comme celle du sabre *A. carbo* qui existe à Madère depuis longtemps.

La nouvelle approche de précaution pour la gestion des pêcheries tient désormais compte de la protection et de la conservation de l'environnement. La gestion n'est plus seulement là pour optimiser les rendements, mais aussi et surtout pour assurer la pérennité de la ressource tout en prenant en compte les facteurs économiques (l'état des marchés nationaux et internationaux), politiques et sociaux (la protection de l'emploi).

Une meilleure connaissance de la biologie, de l'écologie et de l'écosystème global des espèces profondes permettra de trouver les solutions les mieux adaptées à une gestion durable de cette ressource (Haedrich et al., 1998). De nombreux champs d'investigations sont ouverts pour compléter et augmenter les connaissances :

- ♦ l'étude des phases larvaires est un préliminaire nécessaire à l'évaluation du recrutement, ainsi que la localisation des juvéniles et la compréhension de leurs distributions bathymétriques et géographiques ; cette partie du cycle vital des poissons profonds reste totalement méconnue et sa compréhension est primordiale pour l'étude de la dynamique des stocks,
- ♦ la connaissance des déplacements des larves et des juvéniles permettra également d'aider à la délimitation et à l'identification des différents stocks de poissons,
- ♦ si l'âge de ces poissons peut être estimé, il ne l'est pour le moment qu'avec une grande incertitude et les méthodes de détermination de l'âge doivent être standardisées et les âges validés pour espérer utiliser les modèles classiques d'évaluation de stock,
- ♦ pour aider à valider l'âge, les phénomènes régulant les cycles vitaux des espèces profondes doivent être identifiés avec certitude, parmi les hypothèses émises, le cycle des marées pourrait constituer un signal régulier à périodicité courte influant sur la croissance et les flux de matière organique des signaux forts à périodicité plus grande de l'ordre de l'année pouvant déclencher les cycles de reproduction,
- ♦ la reproduction de quelques espèces de poissons profonds est désormais connue et pour avoir une estimation du potentiel de renouvellement des stocks la fécondité annuelle de ces espèces doit être déterminée et les cycles de reproduction de nombreuses espèces doivent être précisés,
- ♦ en plus de l'acquisition de ces données spécifiques, il faut poursuivre les études sur l'écosystème profond pour mieux connaître les interactions biotiques entre les espèces et abiotiques entre les espèces et leur milieu, ce qui implique des stratégies d'échantillonnage avec des engins différents et l'obtention de données caractérisant l'environnement.

La recherche halieutique est difficile dans l'environnement profond et les échantillonnages ont été sporadiques depuis l'expédition du "Challenger" en 1870. Le coût élevé de la recherche pour la mise en place de mesures de gestion bien adaptées devrait inciter à une plus grande collaboration avec les professionnels. La flottille de pêche profonde est particulièrement bien développée en France, elle offre un potentiel important d'échantillonnage sur une large zone et les connaissances acquises par les professionnels depuis le début de l'exploitation au cours de leurs investigations, constituent un savoir inexploré.

BIBLIOGRAPHIE

- Adams P.B., 1980. Life history patterns in marine fishes and their consequence for fisheries management. *Fishery Bulletin*, **78**, 1-12.
- Advisory committee on fishery management., 1997. Report of the study group on the precautionary approach to fisheries management. *ICES*, **CM 1997/Assess:7**, 41p.
- Advisory committee on fishery management., 1998. Report of the study group on the precautionary approach to fisheries management. *ICES*, **CM 1998/ACFM:10**, 40p.
- Alekseyev F.Y., 1995. Reproductive cycle of the roundnose grenadier, *Coryphaenoides rupestris* (Macrouridae), from the north Atlantic. *Journal of Ichthyology*, **35**, 123-134.
- Alekseyev F.Y., Alekseyeva Y.I. & Zakharov A.N., 1992. Vitellogenesis, nature of spawning, fecundity, and gonad maturity stages of the roundnose grenadier, *Coryphaenoides rupestris*, in the north Atlantic. *Journal of Ichthyology*, **32**, 32-45.
- Alekseyeva Y.I., Alekseyev F.Y., Konstantinov V.V. & Boronin V.A., 1993. Reproductive biology of grenadiers, *Macrourus carinatus*, *M. whitsoni*, *Coelorinchus fasciatus* (Macrouridae), and *Patagonotothen guentheri shagensis* (Nototheniidae) and the distribution of *M. carinatus*. *Journal of Ichthyology*, **33**, 71-84.
- Andriyashev A.P., 1954. *Fishes of the northern seas of the USSR*. Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations.
- Anonyme., 1991. Evaluation des rejets d'espèces commerciales théorie et application aux pêcheries multispécifiques du golfe de Gascogne et de la mer Celtique: IFREMER. **91/12111322/BF**, 51p.
- Anonyme., 1992. Estimation des paramètres biologiques de l'empereur (*Hoplosthetus atlanticus*) et du grenadier (*Coryphaenoides rupestris*): IFREMER. **DG XIV/C/1992/12**, 85p.
- Anonyme., 1993. Pêcheries en eaux profondes. Bruxelles: Commission des Communautés Européennes. **SEC(93) 1791**, 29p.
- Anonyme., 1995. Assessment of discarding rates for commercial species of fish. Final report. *Commission of the European Communities*, **BIOECO/93/003**, 40p + Annexes.
- Atkinson D.B., 1981. Partial length as a replacement for total length in measuring grenadiers. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, **2**, 53-56.
- Atkinson D.B., 1989. Weight-length relationships of roundnose grenadier (*Coryphaenoides rupestris* Gunn.) in different areas of the north Atlantic. *Fisheries Research*, **7**, 65-72.
- Atkinson D.B., 1995. The biology and fishery of roundnose grenadier (*Coryphaenoides rupestris* Gunnerus, 1765) in the north west Atlantic. In *Deep-water fisheries of the north Atlantic oceanic slope*, vol. 296 (ed. A.G. Hopper), pp. 51-111. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Atkinson D.B. & Bowering W.R., 1987. The distribution and abundance of Greenland halibut, deepwater redfish, golden redfish, roundnose grenadier and roughhead grenadier in Davis Strait. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, **1578**, 1-29.
- Atkinson D.B. & Power D., 1987. The distribution of roughhead and roundnose grenadiers in the Northwest Atlantic. *NAFO Scientific Council Reports*, **87/73**, 28p.

- Bagenal T.B., 1973. Fish fecundity and its relations with stock and recruitment. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **164**, 186-198.
- Barbault R., 1995. *Ecologie des peuplements. Structure et dynamique de la biodiversité*. Paris: Masson.
- Baron J., 1983. Les Triglidæ (Téléostéens, Scorpaeniformes) de la baie de Douarnenez. Croissance et reproduction de *Eutrigla gurnardus*, *Trigla lucerna*, *Trigloporus lastoviza* et *Aspitrigla cuculus*. Thèse. Université de Bretagne Occidentale, Brest. 124p.
- Beamish R.J. & McFarlane G.A., 1987. Current trends in age determination methodology. In *Age and growth of fish*, (ed. R.C. Summerfelt and G.E. Hall), pp. 15-42. Ames: Iowa State University Press.
- Bennett J.T., Boehlert G.W. & Turekian K.K., 1982. Confirmation of longevity in *Sebastes diploproa* (Pisces: Scorpaenidae) from $^{210}\text{Pb}/^{226}\text{Ra}$ measurements in otoliths. *Marine Biology*, **71**, 209-215.
- Bergstad O.A., 1986. Fish communities of the Norwegian deeps: species composition and distributional patterns. *ICES, CM 1986/G:58*, 21p.
- Bergstad O.A., 1990. Distribution, population structure, growth and reproduction of the roundnose grenadier *Coryphaenoides rupestris* (Pisces: Macrouridae) in the deep waters of the Skagerrak. *Marine Biology*, **107**, 25-39.
- Bergstad O.A., 1993. Distribution, population structure, growth, and reproduction of the greater silver smelt, *Argentina silus* (Pisces, Argentinidae), of the Skagerrak and the north-eastern North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, **50**, 129-143.
- Bergstad O.A., 1995. Age determination of deep-water fishes : experiences, status and challenges for the future. In *Deep-water fisheries of the North Atlantic oceanic slope*, vol. 296 (ed. A.G. Hopper), pp. 267-283. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Bergstad O.A., Bjelland O. & Gordon J.D.M., 1998. Fish communities on the slope of the eastern norwegian sea. *ICES, CM 1998/O:30*, 29p.
- Bergstad O.A. & Gordon J.D.M., 1994. Deep-water ichthyoplankton of the Skagerrak with special reference to *Coryphaenoides rupestris* Gunnerus, 1765 (Pisces, Macrouridae) and *Argentina silus* (Ascanius, 1775) (Pisces, Argentinidae). *Sarsia*, **79**, 33-43.
- Bergstad O.A. & Isaksen B., 1987. Deep-water resources of the northeast Atlantic: distribution, abundance and exploitation. *Fisken og Havet*, **3**, 1-56.
- Bergstad O.A., Magnusson J.V., Magnusson J., Hareide N.-R. & Reinert J., 1998. Intercalibration of age readings of ling (*Molva molva* L.) blue ling (*Molva dipterygia* Pennant, 1784) and tusk (*Brosme brosme* L.). *ICES Journal of Marine Science*, **55**, 309-318.
- Berréhar C. & Du Buit M.H., *in press*. Oogenesis and reproductive strategies in *Hoplostethus atlanticus* from Porcupine - Rockall Trough (north east Atlantic). *ICES Journal of Marine Science*.
- Bertignac M., 1987. L'exploitation du bar (*Dicentrarchus labrax*) dans le Morbras (Bretagne Sud). Thèse. Université de Rennes I, Rennes. 235p.

- Beucher H., 1992. Logiciels de dynamique des populations. Nantes: IFREMER / DRV. RH. SISMER.
- Beverton R.J.H. & Holt S.J., 1956. A review of methods for estimating mortality rates in exploited fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions. Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **140**, 67-83.
- Beverton R.J.H. & Holt S.J., 1957. *On the Dynamics of exploited fish populations*. London: Her Majesty's Stationery Office.
- Bini G., 1969. *Atlante dei pesci delle coste Italiane*. Mondo Sommerso Editrice.
- Biseau A., 1996. Definition of a directed fishing effort, and its impact on CPUE trends: the case of the French demersal fishery off the west coast of Scotland. *International Council for the Exploration of the Sea*, **CM 1996/G:17**, 7p.
- Biseau A., 1998. Definition of a directed fishing effort in a mixed-species trawl fishery, and its impact on stock assessments. *Aquatic Living Resources*, **11**, 119-136.
- Bond C.E., 1979. *Biology of fishes*. Philadelphia. Saunders College Publishing.
- Bordalo Machado P., Martins R., Figueiredo I. & Gordo L., 1998. Some notes on the biology of black scabbardfish. *ICES*, **CM 1998/O:69**, 1p.
- Boucher J., 1998. Impact de la pêche sur l'environnement. *Recherches marines*, **20**, 19-24.
- Boutière H., 1958. Les Scorpaenidés des eaux marocaines. *Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien. Série Zoologie*, **15**, 83p.
- Bowering W.R., 1980. Fecundity of Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum), from southern Labrador and southeastern gulf of St. Lawrence. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, **1**, 39-43.
- Bowers M.J., 1992. Annual reproductive cycle of oocytes and embryos of yellowtail rockfish *Sebastes flavidus* (Family Scorpaenidae). *Fishery Bulletin*, **90**, 231-242.
- Brêthes J.-C. & O'Boyle R.N., ed., 1990. *Méthodes d'évaluation des stocks halieutiques*. vol. 2. Projet CIEO-860060, Centre International d'Exploitation des Océans, Halifax, Nouvelle-Ecosse, Canada.
- Bridger J.P., 1978. New deep-water trawling grounds to the West of Britain. *Laboratory Leaflet*, **41**, 1-41.
- Bulman C.M. & Koslow J.A., 1995. Development and depth distribution of the eggs of orange roughy, *Hoplostethus atlanticus* (Pisces: Trachichthyidae). *Australian Marine and Freshwater Research*, **46**, 697-705.
- Burt A., Kramer D.L., Nakatsuru K. & Spry C., 1988. The tempo of reproduction in *Hypheosobrycon pulchripinnis* (Characidae) with a discussion on the biology of "multiple spawning" in fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **22**, 15-27.
- Campana S.E., Annand M.C. & McMillan J.I., 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Transactions of the American Fisheries Society*, **124**, 131-138.

- Campana S.E., Zwanenburg K.C.T. & Smith J.N., 1990. $^{210}\text{Pb}/^{226}\text{Ra}$ determination of longevity in redfish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **47**, 163-165.
- Carney R.S., Haedrich R.L. & Rowe G.T., 1983. Zonation of fauna in the deep sea. In *Deep-sea biology*, vol. The Sea 8 (ed. G.T. Rowe), pp. 371-398. New-York: J. Wiley et sons.
- Carrasson M. & Matallanas J., 1989. Le régime alimentaire et la fécondité de *Nezumia aequalis* (Poisson, Macrouridae) dans la mer Catalane. *Vie et Milieu*, **39**, 173-181.
- Chabanne J., 1985. Le peuplement des fonds durs et sableux du plateau continental sénégalais. Etude de sa pêche chalutière, biologie et dynamique d'une espèce caractéristique : le rouget (*Pseudupeneus prayensis*). Thèse. Université de Bretagne Occidentale, Brest. 355p.
- Chevallier P. & Laurec A., 1990. Logiciels pour l'évaluation des stocks de poisson. ANALEN: logiciel d'analyse des données de capture par classes de taille et de simulation des pêcheries multi-engins avec analyse de sensibilité. *FAO Document Technique sur les Pêches*, **101**, 124p.
- Chumakov A.K. & Savvatimsky P.I., 1990. Distribution of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) and roundnose grenadier (*Coryphaenoides rupestris*) in the northwest Atlantic in relation to hydrographic conditions in 1968-86. *NAFO Scientific Council Studies*, **14**, 51-65.
- Clark M., 1995. Experience with management of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) in New Zealand waters, and the effects of commercial fishing on stocks over the period 1980-1993. In *Deep-water fisheries of the North Atlantic oceanic slope*, vol. 296 (ed. A.G. Hopper), pp. 251-266. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Clark M.R., 1996. Biomass estimation of orange roughy: a summary and evaluation of techniques for measuring stock size of a deep-water species in New-Zealand. *Journal of Fish Biology*, **49**, 114-131.
- Clark M., 1998. Are deepwater fisheries sustainable ? The example of orange roughy in New Zealand. *ICES, CM 1998/O:14*, 15p.
- Clark M.R. & King K.J., 1989. Deepwater fish resources off the North Island, New Zealand: results of a trawl survey, May 1985 to June 1986. *New Zealand Fisheries Technical Report*, **11**, 1-56.
- Connolly P.L. & Kelly C.J., 1996. Catch and discards from experimental trawl and longline fishing in the deep water of the Rockall Trough. *Journal of Fish Biology*, **49**, **supplement A**, 132-144.
- Connolly P.L., Kelly C. & Clarke M., 1997. Developing deep-water fisheries: data for their assessment and for understanding their interaction with and impact on a fragile environment. *EU FAIR PROJECT CT 95-0655, Document n° 29*, 39p.
- Couliou J.R., 1997. *La pêche bretonne. Les ports de Bretagne-sud face à leur avenir*. Rennes: PUR.
- Couliou J.R. & Piriou N., 1997. La Bretagne-Sud (France) : un modèle halieutique ébranlé. In *Littoral 95*, vol. 47-48, pp. 73-82. Nantes: Cahiers Nantais.

- Coull K.A., Jermyn A.S., Newton A.W., Henderson G.I. & Hall W.B., 1989. Length-weight relationships for 88 species of fish encountered in the north east Atlantic. *Scottish Fisheries Research Report*, **43**.
- Crabtree R.E. & Sulak K.J., 1986. A contribution to the life history and distribution of Atlantic species of the deep-sea fish genus *Conocara* (Alepocephalidae). *Deep-Sea Research*, **33**, 1183-1201.
- Daget J., 1979. *Les modèles mathématiques en écologie*. Paris: Masson.
- Daniel P., 1992. Les flottilles hauturières françaises et espagnoles sur les accores du bassin de l'Europe Occidentale. Thèse. Rennes. 223p.
- Decamps P. & Leaute J.P., 1991. Typologie des flottilles du sud du Golfe de Gascogne par les activités et les débarquements. *ICES*, **CM 1991/G:66**, 4p.
- Des Clers S., Nolan C.P., Baranowski R. & Pompert J., 1996. Preliminary stock assessment of the Patagonian toothfish longline fishery around the Falkland Islands. *Journal of Fish Biology*, **49**, 145-156.
- Desbruyères D., Geistdoerfer P., Ingram C.L., Khripounoff A. & Lagardère J.P., 1985. Répartition des populations de l'épibenthos carnivore. In *Peuplements profonds du golfe de Gascogne*, (ed. L. Laubier and C. Monniot), pp. 233-251: IFREMER.
- Dieuzeide R., Novella M. & Roland J., 1954. Catalogue des poissons des côtes Algériennes. *Bulletin des Travaux Publiés par la Station d'Aquiculture et de Pêche de Castiglione*, **Vol. 6**.
- Djabali F., Brahmi B. & Mammasse M., 1993. Poissons des côtes Algériennes. *Pelagos*, n° special, 215p.
- Domain F., 1980. Contribution à la connaissance de l'écologie des poissons démersaux du plateau continental sénégal-mauritanien. Les ressources démersales dans le contexte général du golfe de Guinée. Thèse. *Université de Pierre et Marie Curie-Paris VI*, *Museum National d'Histoire Naturelle*, Paris. 342p.
- D'Onghia G., Mastrototaro F. & Panza M., 1994. On the growth and mortality of rockfish, *Helicolenus dactylopterus* (Delaroche, 1809), from the Ionian Sea. *FAO Fisheries Report*, **533 Supplement**, 143-152.
- D'Onghia G., Matarrese A. & Tursi A., 1992. Biologia di *Helicolenus dactylopterus* (Delaroche, 1809): distribuzione ed accrescimento sui fondi batiali del mar Jonio. *Oebalia*, **Supplement XVII**, 129-131.
- D'Onghia G., Tursi A., Marano C.A. & Basanisi M., 1998. Life history traits of *Hoplostethus mediterraneus* (Pisces: Beryciformes) from the north-western Ionian sea (Mediterranean sea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **78**, 321-339.
- Draganik B., Psuty-Lipska I. & Janusz J., 1998. Ageing of roundnose grenadier (*Coryphaenoides rupestris* Gunn.) from otoliths. *ICES*, **CM 1998/O:49**, 21p.
- Du Buit M.H., 1995. Notes préliminaires sur la ponte de l'hoplostète (*Hoplostethus atlanticus*, Trachichthyidae) à l'ouest des îles Britanniques. *Cybium*, **19**, 199-200.
- Duhamel G., 1997. L'ichthyofaune des îles australes françaises de l'océan Indien. *Cybium*, **21**, 147-168.

- Dupouy H., Allain V., Kergoat B., Du Buit M.-H., Dain C., Girard M., Lorance P., Biseau A., de Pontual H. & Troadec H., 1997. Developing deep-water fisheries: data for their assessment and for understanding their interaction with and impact on a fragile environment. *EU FAIR PROJECT CT 95 - 0655, Document n°27*, 93p.
- Dupouy H., Lorance P. & Du Buit M.H., 1996. Developing deep-water fisheries: data for their assessment and for understanding their interaction with and impact on a fragile environment. *EU FAIR PROJECT CT 95 - 0655, Document n°8*, 22p.
- Dupouy H. & Kergoat B., 1992. La pêche de grenadier de roche (*Coryphaenoides rupestris*) de l'ouest de l'Ecosse : production, mortalité par pêche et rendement par recrue. *ICES, CM 1992/G:40*, 9p.
- Dupouy H. & Lorance P., 1998. Biomass estimates and optimum rate of exploitation for three main species of deep-sea fishes in ICES divisions VI and VII bc. Copenhagen: Report of the Study group on the biology and assessment of deep-sea fisheries resources. Working document. *ICES, CM 1998/ACFM:12*.
- Dushchenko V.V., 1980. Preliminary results of investigations on intraspecific groupings of roundnose grenadier in the north Atlantic. *ICES, CM 1980/G:22*, 11p.
- Dushchenko V.V., 1988. Intraspecific structure of rock grenadier, *Coryphaenoides rupestris*, of the north Atlantic in relation to population interchange of juveniles: genetic processes. *Journal of Ichthyology*, **28**, 38-48.
- Dushchenko V.V. & Savvatimskiy P.I., 1988. Intraspecific structure of rock grenadier, *Coryphaenoides rupestris*, of the northern Atlantic: variability of local groups and reasons for their formation. *Journal of Ichthyology*, **28**, 22-30.
- D'yakov Y.P., 1982. The fecundity of the Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Pleuronectidae), from the Bering Sea. *Journal of Ichthyology*, **22**, 59-64.
- Ehrich S., 1983. On the occurrence of some fish species at the slopes of the Rockall Trough. *Archiv fur Fischereiwissenschaft*, **33**, 105-150.
- Eliassen J.E., 1983. Distribution and abundance of roundnose grenadier (*Coryphaenoides rupestris* Gunnerus) (Gadiformes, Macrouridae) in northern and mid-Norway. *ICES, CM 1983/G:43*, 1-24.
- Eliassen J.E., 1986. Investigations on the distribution, occurrence and population structure of the roundnose grenadier (*Coryphaenoides rupestris* Gunnerus) in the coastal waters off Trondelag, Norway. *Fisken og Havet*, **1**, 1-19.
- Eliassen J.E. & Falk-Petersen I.B., 1985. Reproductive biology of the roughhead grenadier (*Macrourus berglax* Lacepède) (Pisces, Gadiformes) from the continental slope of northern Norway. *Sarsia*, **40**, 59-67.
- Emery W.J. & Meincke J., 1986. Global water masses: summary and review. *Oceanologica acta*, **9**, 383-391.
- Eschmeyer W.N., 1969. A systematic review of the scorpionfishes of the Atlantic ocean (Pisces: Scorpionidae). *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*, **79**, 1-143.
- Eschmeyer W.N., ed., 1998. *Catalog of fishes*. vol. 3. San Francisco: California Academy of Sciences.

- Esteves E., Anibal J., Krug H. & Marques Da Silva H., 1997. Aspects of age and growth of bluemouth, *Helicolenus dactylopterus dactylopterus* (Delaroche, 1809) from the Azores. *Arquipélago. Life and Marine Sciences*, **15A**, 83-95.
- Fenton G.E., Ritz D.A. & Short S.A., 1990. $^{210}\text{Pb}/^{226}\text{Ra}$ disequilibria in otoliths of blue grenadier, *Macrourus novaezelandiae*; problems associated with radiometric ageing. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **41**, 467-473.
- Fenton G.E., Short S.A. & Ritz D.A., 1991. Age determination of orange roughy, *Hoplostethus atlanticus* (Pisces: Trachichthyidae) using $^{210}\text{Pb}/^{226}\text{Ra}$ disequilibria. *Marine Biology*, **109**, 197-202.
- Figueiredo I. & Moreira A.M., 1998. Biological aspects of bluemouth on the portuguese continental slope. *ICES*, **CM 1998/O:70**, 1p.
- Figueiredo M.J., 1996. Developing deep-water fisheries: data for their assessment and for understanding their interaction with and impact on a fragile environment. *EU FAIR PROJECT CT 95-0655, Document n° 13*, 30p.
- Fournet P., 1997. Les armements industriels bretons (France) face à la crise des pêches maritimes : stratégies et restructurations (1973-1994). In *Littoral 95*, vol. 47-48, pp. 83-91. Nantes: Cahiers Nantais.
- Frontier S. & Pichod-Viale D., 1993. *Ecosystèmes, structure - fonctionnement - évolution*. Paris: Masson.
- Gabe M., 1968. *Techniques histologiques*. Paris: Masson et Cie.
- Gage J.D. & Tyler P.A., 1991. *Deep-sea biology. A natural history of organisms at the deep-sea floor*. Great Britain: Cambridge University Press.
- Gauldie R.W., West I.F. & Davies N.M., 1989. K-selection characteristics of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) stocks in New Zealand waters. *Journal of Applied Ichthyology*, **5**, 127-140.
- Gavaris S., 1980. Use of a multiplicative model to estimate catch rate and effort from commercial data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 2272-2275.
- Geistdoerfer P., 1978-1979. Connaissances nouvelles sur la biologie de la famille des Macrouridae (Téléostéens Gadiformes). *Vie et Milieu*, **XXVIII-XXIX**, 323-351.
- Geistdoerfer P., 1979. New data on the reproduction of Macrourids (Teleostei, Gadiformes). *Sarsia*, **64**, 109-112.
- Geistdoerfer P., 1982a. L'exploitation commerciale des poissons de grande profondeur dans l'Atlantique Nord. *Oceanis*, **8**, 29-55.
- Geistdoerfer P., 1982b. Rythmes biologiques et croissance des poissons dans les grandes profondeurs marines. *Oceanis*, **8**, 599-609.
- Geistdoerfer P., 1984. Adaptations à la vie en grande profondeur chez les poissons. *Oceanis*, **10**, 677-693.
- Gibbs A.G., 1997. Biochemistry at depth. In *Deep-Sea Fishes*, vol. 16 (ed. D.J. Randall and A.P. Farrell), pp. 239-277. San Diego: Academic Press.
- Gislason H. & Rice J., 1998. Modelling the response of size and diversity spectra of fish assemblages to changes in exploitation. *ICES Journal of Marine Science*, **55**, 362-370.

- Golovan G.A. & Pakhorukov N.P., 1980. New data on the ecology and morphometry of *Alepocephalus rostratus* (Alepocephalidae). *Journal of Ichthyology*, **20**, 77-83.
- Golovan G.A. & Pakhorukov N.P., 1984. Some new information on the reproduction of bathyal fishes. *Journal of Ichthyology*, **24**, 113-120.
- Golovan' G.A., Pakhorukov N.P. & Tkhhorikov V.B., 1991. Morphoecological characterization of rosefish, *Helicolenus lengerichi* (Scorpaenidae) from the Nasca Ridge. *Journal of Ichthyology*, **31**, 117-128.
- Golovan G.A. & Pakhorukov P., 1975. Some data on the morphology and ecology of *Alepocephalus bairdii* (Alepocephalidae) of the central and eastern Atlantic. *Journal of Ichthyology*, **15**, 51-57.
- Gordon J.D.M., 1978. Some notes on the biology of the roundnose grenadier *Coryphaenoides rupestris* to the west of Scotland. *ICES*, **CM 1978/G:40**, 13p.
- Gordon J.D.M., 1979a. Lifestyle and phenology in deep sea Anacanthine Teleosts. *Symposium of the Zoological Society of London*, **44**, 327-359.
- Gordon J.D.M., 1979b. Seasonal reproduction in deep-sea fish. In *Cyclic phenomena in marine plants and animals*, (ed. E. Naylor and R.G. Hartnoll). Oxford: Pergamon press.
- Gordon J.D.M., 1986. The fish populations of the Rockall Trough. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, **88B**, 191-204.
- Gordon J.D.M., 1996. Developing deep-water fisheries: data for their assessment and for understanding their interaction with and impact on a fragile environment. *EU FAIR PROJECT CT 95-0655, Document n°7*, 27p.
- Gordon J.D.M. & Bergstad O.A., 1992. Species composition of demersal fish in the Rockall Trough, north-eastern Atlantic, as determined by different trawls. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **72**, 213-230.
- Gordon J.D.M. & Duncan J.A.R., 1985a. The biology of fish of the family Moridae in the deep-water of the Rockall Trough. *Journal Of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **65**, 475-485.
- Gordon J.D.M. & Duncan J.A.R., 1985b. The ecology of deep-sea benthic and benthopelagic fish on the slopes of the Rockall Trough, northeastern Atlantic. *Progress in Oceanography*, **15**, 37-69.
- Gordon J.D.M. & Duncan J.A.R., 1987a. Aspects of the biology of *Hoplostethus atlanticus* and *H. mediterraneus* (Pisces: Berycomorphi) from the slopes of the Rockall Trough and the Porcupine Sea Bight (north-eastern Atlantic). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **67**, 119-133.
- Gordon J.D.M. & Duncan J.A.R., 1987b. Deep-sea bottom-living fishes at two repeat stations at 2 200 and 2 900 m in the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. *Marine Biology*, **96**, 309-325.
- Gordon J.D.M., Harrison E.M. & Swan S.C., 1996. *A guide to the deep-water fish of the north-eastern Atlantic*. Oban, Scotland: Scottish Association for Marine Science.
- Gordon J.D.M. & Hunter J.E., 1994. *Study of deep-water fish stocks to the west of Scotland*. Oban: Scottish Association for Marine Science.

- Gordon J.D.M. & Mauchline J., 1990. Depth-related trends in the diet of a deep-sea bottom-living fish assemblage of the Rockall Trough. In *Trophic Relationships in the Marine Environment*, (ed. M.B.a.R.N. Gibson), pp. 439-452: Aberdeen University Press.
- Gordon J.D.M., Merrett N.R., Bergstad O.A. & Swan S.C., 1996. A comparison of the deep-water demersal fish assemblages of the Rockall Trough and Porcupine Seabight, eastern north Atlantic: continental slope to rise. *Journal of Fish Biology*, **49**, supplement A, 217-238.
- Gordon J.D.M., Merrett N.R. & Haedrich R.L., 1995. Environmental and biological aspects of slope-dwelling fishes of the north Atlantic. In *Deep-water fisheries of the North Atlantic oceanic slope*, vol. 296 (ed. A.G. Hopper), pp. 1-26. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Gordon J.D.M. & Swan S.C., 1993. Biological parameters of deep-water fish species. Final report. *Commission of the European Communities DG XIV/C/1*, **1992/10**, 122p.
- Gordon J.D.M. & Swan S.C., 1996. Validation of age readings from otoliths of juvenile roundnose grenadier, *Coryphaenoides rupestris*, a deep-water macrourid fish. *Journal of Fish Biology*, **49**, 289-297.
- Gordon J.D.M., Swan S.C., Kelly C.J. & Hareide N.R., 1995. Age determination of juvenile roundnose grenadier, *Coryphaenoides rupestris*, a deep-water macrourid fish: a preliminary report. *ICES*, **CM 1995/G:6**, 6p.
- Grassle J.F., 1977. Slow recolonisation of deep-sea sediment. *Nature*, **265**, 618-619.
- Grassle J.F., Sanders H.L., Hessler R.R., Rowe G.T. & McLellan T., 1975. Pattern and zonation: a study of the bathyal megafauna using the research submersible Alvin. *Deep-Sea Research*, **22**, 457-481.
- Grigor'ev G.V. & Serebryakov V.P., 1981. Eggs of roundnose grenadier, *Coryphaenoides rupestris* Gunnerus 1765. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, **2**, 73-74.
- Grigor'ev G.V. & Serebryakov V.P., 1983. Eggs of rock grenadier, *Coryphaenoides rupestris* (Macrouridae). *Journal of Ichthyology*, **23**, 161-163.
- Guennegan Y. & Rannou M., 1979. Semi-diurnal rhythmic activity in deep-sea benthic fishes in the Bay of Biscay. *Sarsia*, **64**, 113-116.
- Gulland J.A., 1965. Estimation of mortality rates. Annexe to the report of the Northeast Arctic Fisheries Working Group. *ICES*, **CM 1965/3**, 9p.
- Gundersen A.C., Kjesbu O.S., Stene A. & Nedreaas K.H., 1998. Fecundity of Greenland halibut (*Reinhardtius hippogloissoides*) in the north east Arctic. *ICES*, **CM 1998/O:29**, 16p.
- Gunderson D.R. & Dygert P.H., 1988. Reproductive effort as a predictor of natural mortality rate. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **44**, 200-209.
- Günther A. 1887. Report on the deep-sea fishes collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *Report on the scientific results of the exploring voyage of H.M.S. Challenger 1873-1876*, **22**, 1-269.
- Haedrich R.L., 1974. Pelagic capture of the epibenthic rattail *Coryphaenoides rupestris*. *Deep-Sea Research*, **21**, 977-979.

- Haedrich R.L., 1995. Structure over time of an exploited deep-water fish assemblage. In *Deep-water fisheries of the North Atlantic oceanic slope*, vol. 296 (ed. A.G. Hopper), pp. 27-50. Netherlands: Kluwer Academic.
- Haedrich R.L., 1996. Deep-water fishes: evolution and adaptation in the earth's largest living spaces. *Journal of Fish Biology*, **49**, 40-53.
- Haedrich R.L., 1997. Distribution and population ecology. In *Deep-Sea Fishes*, vol. 16 (ed. D.J. Randall and A.P. Farrell), pp. 19-114. San Diego: Academic Press.
- Haedrich R.L. & Barnes S.M., 1997. Changes over time of the size structure in an exploited shelf fish community. *Fisheries Research*, **31**, 229-239.
- Haedrich R.L. & Krefft G., 1978. Distribution of bottom fishes in the Denmark Strait and Irminger Sea. *Deep-Sea Research*, **25**, 705-720.
- Haedrich R.L. & Merrett N.R., 1990. Little evidence for faunal zonation or communities in deep sea demersal fish faunas. *Progress in Oceanography*, **24**, 239-250.
- Haedrich R.L. & Merrett N.R., 1998. Changing size structure in exploited deep-sea fish communities. *ICES*, **CM 1998/O:77**, 2.
- Haedrich R.L., Merrett N.R. & O'Dea N., 1998. Can ecological knowledge catch up with deep-water fishing ? *ICES*, **CM 1998/O:37**, 15p.
- Haedrich R.L. & Rowe G.T., 1977. Megafaunal biomass in the deep sea. *Nature*, **269**, 141-142.
- Haedrich R.L., Rowe G.T. & Polloni P.T., 1975. Zonation and faunal composition of epibenthic populations on the continental slope south of New England. *Journal of Marine Research*, **33**, 191-212.
- Haedrich R.L., Rowe G.T. & Polloni P.T., 1980. The megabenthic fauna in the deep sea south of New England. *Marine Biology*, **57**, 165-179.
- Harden Jones F.R., 1968. *Fish migration*. London: Edwards Arnold.
- Hareide N.-R., 1995. Comparisons between longlining and trawling for deep-water species - selectivity, quality and catchability - a review. In *Deep-water fisheries of the North Atlantic oceanic slope*, vol. 296 (ed. A.G. Hopper), pp. 227-234. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Hareide N.-R. & Garnes G., 1998. The distribution and abundance of deep water fish along the Mid-Atlantic ridge from 43°N to 61°N. *ICES*, **CM 1998/O:39**, 16p.
- Heessen H.J.L., 1994. Blue-mouth (*Helicolenus dactylopterus*): a new species in the North Sea ? *ICES*, **CM 1994/O:1**, 3p.
- Heincke F., 1913. Untersuchungen über die Scholle-Generalbericht I. Schollenfisherei und Schonmassregeln. Vorläufige kurze Uebersicht über die wichtigsten Ergebnisse des Berichts. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, **16**, 1-70.
- Hempel G., 1965. Fecundity and egg size in relation to the environment. *ICNAF Special Publication*, **6**, 687-690.
- Hillis J.P., 1981. Assessing the rate of discarding commercial species at sea where the total weight of discards is unknown. *ICES*, **CM 1981/G:57**.

- Hunter J.R. & Macewicz B.J., 1985. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. *NOAA Technical Report NMFS*, **36**, 79-84.
- Hureau J.C., 1970. Biologie comparée de quelques Poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bulletin de l'Institut Océanographique*, **68**, 1-244.
- Hureau J.C., Geistdoerfer P. & Rannou M., 1979. The ecology of deep-sea benthic fishes. *Sarsia*, **64**, 103-108.
- Hurlbert S.H., 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, **52**, 577-586.
- ICES., 1995. Report of the study group on the biology and assessment of deep-sea fisheries resources. *ICES*, **CM 1995/Assess:4**, 92p.
- ICES., 1996. Report of the study group on the biology and assessment of deep-sea fisheries resources. *ICES*, **CM 1996/Assess:8**, 145p.
- ICES., 1998. Report of the study group on the biology and assessment of deep-sea fisheries resources. *ICES*, **CM 1998/ACFM:12**, 172p.
- Idyll C.P., 1976. *Abyss. The deep sea and the creatures that live in it*. New-York: Thomas Y. Crowell Company.
- Iglesias S. & Paz J., 1995. Spanish north Atlantic deep-water fisheries. In *Deep-water fisheries of the North Atlantic oceanic slope*, vol. 296 (ed. A.G. Hopper), pp. 287-295. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Isidro E.J., 1987a. Age and growth of the bluemouth, *Helicolenus dactylopterus dactylopterus* (De La Roche, 1809) off the Azores. *ICES*, **CM 1987/G:63**, 15p.
- Isidro E.J., 1987b. Contribuição para o estudo da biologia e pesca de boca negra, *Helicolenus dactylopterus* (De La Roche, 1809) dos Açores. In *Relatorio da 7a semana das pescas dos Açores*, (ed. Anonymous), pp. 183-189. Horta: Secretaria regional da Agricultura e Pescas. Direcção regional das pescas.
- Jones B.W., 1976. Appendix to the report of the saithe (coalfish) working group. *ICES* **CM 1976/F:2**, 33-34.
- Jones J.B., 1992. Environmental impact of trawling on the sea bed; a review. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Resources*, **26**, 59-67.
- Jones R., 1961. The assessment of the long term effects of changes in gear selectivity and fishing effort. *Marine Resources of Scotland*, **2**, 19p.
- Jorgensen O.A., 1995. A comparison of deep water trawl and long-line research fishing in the Davis Strait. In *Deep-water fisheries of the North Atlantic oceanic slope*, vol. 296 (ed. A.G. Hopper), pp. 235-250. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Junquera S. & Zamarro J., 1994. Sexual maturity and spawning of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from Flemish Pass area. *NAFO Scientific Council Studies*, **20**, 47-52.
- Kaiser M.J., Edwards D.B., Armstrong P.J., Radford K., Lough N.E.L., Flatt R.P. & Jones H.D., 1998. Changes in megafaunal benthic communities in different habitats after trawling disturbance. *ICES Journal of Marine Science*, **55**, 353-361.

- Kastelle C.R., Kimura D.K., Nevissi A.E. & Gunderson D.R., 1994. Using Pb-210/Ra-226 disequilibria for sablefish, *Anoplopoma fimbria*, age validation. *Fishery Bulletin*, **92**, 292-301.
- Kelly C.J., 1997. Aspects of the biology of three deep water fish species from the continental slope of the Rockall Trough. Thèse. *National University of Ireland*, Dublin. 220p.
- Kelly C.J., Clarke M. & Connolly P.L., 1997. Catch and discards from a deep-water trawl survey in 1996. *Fishery leaflet*, **175**, 1-16.
- Kelly C.J., Connolly P.L. & Bracken J.J., 1996. Maturity, oocyte dynamics and fecundity of the roundnose grenadier from the Rockall Trough. *Journal of Fish Biology*, **49**, 5-17.
- Kelly C.J., Connolly P.L. & Bracken J.J., 1997. Age estimation, growth, maturity and distribution of the roundnose grenadier from the Rockall Trough. *Journal of Fish Biology*, **50**, 1-17.
- Kelly C.J., Connolly P.L. & Clarke M.W., 1998. The deep water fisheries of the Rockall trough; some insights gleaned from Irish survey data. *ICES*, **CM 1998/O:40**, 22p.
- King M., 1995. *Fisheries biology, assessment and management*. Oxford. Fishing News Books.
- Koslow J.A., 1993. Community structure in north Atlantic deep-sea fishes. *Progress in Oceanography*, **31**, 321-338.
- Koslow J.A., Bulman C.M. & Lyle J.M., 1994. The mid-slope demersal fish community off southeastern Australia. *Deep-Sea Research I*, **41**, 113-141.
- Kosswig K., 1987. Investigations on grenadierfish (*Macrourus berglax* and *Coryphaenoides rupestris*) by the Federal Republic of Germany in 1986 and 1987. *Mitteilungen aus dem Institut für Seefischerei*, **44**, 67-70.
- Kreff G., 1961. A contribution to the reproductive biology of *Helicolenus dactylopterus* (De la Roche, 1809) with remarks on the evolution of the Sebastinae. *ICNAF S.P.*, **3**, 243-244.
- Kreff G., 1976. Distribution patterns of oceanic fishes in the Atlantic Ocean. Selected problems. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **40**, 439-460.
- Krug H., Rosa D., Menezes G. & Pinho M., 1998. Age and growth of some demersal species of the Azores. *ICES*, **CM 1998/O:84**, 11p.
- Kuo C.L. & Tanaka S., 1984. Otolith features and reliability for age-determination of hoki *Macrourus Novaezelandidae* (Hector) in waters around New Zealand. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, **50**, 1349-1355.
- Laurec A., 1986. *Les méthodes delta en halieutique. Evaluation des sensibilités, approximation des biais et variances à l'aide de développements limités*. Nantes: IFREMER. **DRV-86.002**, 64p.
- Laurec A. & Fonteneau A., 1978. Estimation de l'abondance d'une classe d'âge. Utilisation des CPUE de plusieurs engins en différentes zones et saisons. *ICCAT Recueil des Documents Scientifiques*, **8**, 79-100.
- Laurec A. & Le Gall J.Y., 1975. De-seasonalizing of the abundance index of a species. Application to the albacore (*Thunnus alalunga*) monthly catch per unit of effort (CPUE) by the Japanese longline fishery. *Bulletin of the Far Seas Fisheries Research Laboratory*, **12**, 145-169.

- Laurec A. & Le Guen J.C., 1981. Dynamique des populations marines exploitées. *Rapports Scientifiques et Techniques du CNEXO*, **45**, 1-118.
- Laurec A. & Maucorps A., 1981. Discrétisation de la croissance pondérale et rendement par recrue. *ICES CM 1981/G:33*, 16p.
- Laurec A. & Santarelli-Chaurand L., 1986. *Analyse rectifiée des pseudo-cohortes. Analyse des cohortes à partir d'une année de structures démographiques des captures ; correction des variations d'effort et/ou recrutement*. Nantes: IFREMER.
- Le Duff M., Quiniou L. & Deniel C., 1996. Cinétique de l'ovogenèse et stratégie de ponte chez la limande, *Limanda limanda*, en mer d'Iroise et en Manche orientale. *Aquatic Living Resources*, **9**, 249-256.
- Lear W.H., 1970. Fecundity of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Newfoundland-Labrador area. *Journal of Fisheries research Board of Canada*, **27**, 1880-1882.
- Legendre L. & Legendre P., 1979a. *Ecologie numérique. Tome 1. Le traitement multiple des données écologiques*. Paris: Masson.
- Legendre L. & Legendre P., 1979b. *Ecologie numérique. Tome 2. La structure des données écologiques*. Paris: Masson.
- Lemoine M., Reynal L. & Souplet A., 1988. Les flottilles de pêche boulonaises. *Equinoxe*, **23**, 19-30.
- Lisovenko L.A., 1978. Reproduction of rockfishes (Family Scorpaenidae) off the Pacific coast of south America. *Journal of Ichthyology*, **18**, 262-268.
- Lisovenko L.A., 1980. The fecundity of the grenadier, *Coryphaenoides holotrachys*, from the Falkland-Patagonian region in relation to length and weight. *Journal of Ichthyology*, **20**, 158-160.
- Lorance P., 1998. Structure du peuplement ichthyologique du talus continental à l'ouest des îles Britanniques et impact de la pêche. *Cybium*, **22** (4), 309-331.
- Lorance P. & Dupouy H., 1998. C.P.U.E. abundance indices of the main target species of the French deep-water fishery in ICES sub-areas V, VI and VII. *ICES, CM 1998/O:19*, 17p.
- Lorance P., Dupouy H. & Allain V., 1998. Assessment of the roundnose grenadier (*Coryphaenoides rupestris*) stock in the Rockall Trough and neighbouring areas (ICES sub-areas V, VI and VII). *ICES, CM 1998/O:60*, 16p.
- Lyle J.M., Evans K.R. & Wilson M.A., 1989. A summary of orange roughy biological information: 1981-1986. *DSF, Tasmania - Technical Report Series*, **39**, 48p.
- Maceina M.J. & Betsill R.K., 1987. Verification and use of whole otoliths to age white crappie. In *Age and growth of fish*, (ed. R.C. Summerfelt and G.E. Hall), pp. 267-278. Ames: Iowa State University Press.
- Macpherson E. & Duarte C.M., 1991. Bathymetric trends in demersal fish size: is there a general relationship? *Marine Ecology Progress Series*, **71**, 103-112.
- Magnusson J.V., 1988. On silver smelt (*Argentina silus* Asc.) in Icelandic waters. *ICES, CM 1988/G: 39*, 12p.



- Magnusson J.V., 1996. Greater silver smelt, *Argentina silus* in Icelandic waters. *Journal of Fish Biology*, **49**, 259-275.
- Magnusson J.V., 1998. Age, maturity and other biological parameters of two morid species *Lepidion eques* (Günther, 1887) and *Antimora rostrata* Günther, 1878, in Icelandic waters. *ICES, CM 1998/O:32*, 22p.
- Magnusson J.V. & Magnusson J., 1995. The distribution, relative abundance, and biology of the deep-sea fishes of the Icelandic slope and Reykjanes ridge. In *Deep-water fisheries of the North Atlantic oceanic slope*, vol. 296 (ed. A.G. Hopper), pp. 161-199. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Magnusson J., Vilhelmsdottir V. & Jakobsdottir K.B., 1998. Deep water area of the Reykjanes ridge. Research surveys in 1993 and 1997. *Hafrannsóknastofnun Fjölrít*, **65**, 1-50.
- Markle D.F., 1979. Evidence of demersal spawning in the mesopelagic zoarcid fish *Melanostigma atlanticum* with comments on demersal spawning in the alepocephalid fish *Xenodermichthys copei*. *Copeia*, **2**, 363-366.
- Marshall N.B., 1965. Systematic and biological studies of the Macrourid fishes (Anacanthini-Teleostii). *Deep-Sea Research*, **12**, 299-322.
- Marshall N.B., 1979. *Developments in deep-sea biology*. United Kingdom: Blandford press.
- Martins R. & Ferreira C., 1995. Line fishing for black scabbardfish (*Aphanopus carbo* Lowe, 1839) and other deep water species in the eastern mid Atlantic to the north of Madeira. In *Deep-water fisheries of the North Atlantic oceanic slope*, vol. 296 (ed. A.G. Hopper), pp. 323-335. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Martoja R. & Martoja M., 1967. *Initiation aux techniques de l'histologie animale*. Paris: Masson et C^{ie}.
- Massuti E., Morales-nin B. & Stefanescu C., 1995. Distribution and biology of five grenadier fish (Pisces: Macrouridae) from the upper and middle slope of the northwestern Mediterranean. *Deep-Sea Research I*, **42**, 307-330.
- Massuti E., Morales-nin B. & Moranta J., 1999. Age and growth of blue-mouth, *Helicolenus dactylopterus* (Osteichthyes: Scorpaenidae), in the western Mediterranean. *Fisheries Research*, in press.
- Matsui T., Kato S. & Smith S.E., 1990. Biology and potential use of Pacific grenadier, *Coryphaenoides acrolepis*, off California. *Marine Fisheries Review*, **52**, 1-17.
- Mauchline J., 1990. Aspects of production in a marginal oceanic region, the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. *Reviews in Aquatic Sciences*, **2**, 167-183.
- Mauchline J. & Gordon J.D.M., 1984a. Diets and bathymetric distributions of the macrourid fish of the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. *Marine Biology*, **81**, 107-121.
- Mauchline J. & Gordon J.D.M., 1984b. Feeding and bathymetric distribution of the gadoid and morid fish of the Rockall Trough. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **64**, 657-665.
- Maucorps A. & Fontaine B., 1979. Etude synoptique sur deux espèces susceptibles d'être commercialisées: le merlan bleu et le grenadier. *Science et pêche*, **294**, 1-21.
- Mazhirina G.P., 1991. Nature of spawning and formation of fecundity in argentine (*Argentina silus* ascanius). *ICES, CM 1991/H:57*, 9p.

- McAleece N., 1997. BioDiversity Professional Beta 1: The Natural History Museum & The Scottish Association for Marine Science.
- McCave I.N., 1975. Vertical flux of particles in the ocean. *Deep-Sea Research*, **22**, 491-502.
- McClatchie S., Millar R.B., Webster F., Lester P.J., Hurst R. & Bagley N., 1997. Demersal fish community diversity off New Zealand: is it related to depth, latitude and regional surface phytoplankton? *Deep-Sea Research I*, **44**, 647-667.
- Mead G.W., Bertelsen E. & Cohen D.M., 1964. Reproduction among deep-sea fishes. *Deep-Sea Research*, **11**, 569-596.
- Mendoça A., Estacio S., Krug H., Menezes G.M., Branco J. & Pinho M.R., 1998. Reproduction aspects of some demersal fishes captured in Azores archipelago. *ICES CM 1998/O:83*, 11p.
- Merrett N.R., 1978. On the identity and pelagic occurrence of larval and juvenile stages of rattail fishes (Family Macrouridae) from 60°N, 20°W and 53°N, 20°W. *Deep-Sea Research*, **25**, 147-160.
- Merrett N.R., 1987. A zone of faunal change in assemblages of abyssal demersal fish in the eastern North Atlantic: a response to seasonality in production? *Biological Oceanography*, **5**, 137-151.
- Merrett N.R., 1992. Demersal ichthyofaunal distribution in the abyssal eastern north Atlantic, with special reference to *Coryphaenoides (Nematomurus) armatus* (Macrouridae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **72**, 5-24.
- Merrett N.R. & Domanski P.A., 1985. Observations on the ecology of deep-sea bottom-living fishes collected off northwest Africa. II. The Moroccan slope (27°-34° N), with special reference to *Synophobranchus kaupii*. *Biological Oceanography*, **3**, 349-399.
- Merrett N.R., Gordon J.D.M., Stehmann M. & Haedrich R.L., 1991a. Deep demersal fish assemblage structure in the Porcupine Seabight (eastern north Atlantic): slope sampling by three different trawls compared. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **71**, 329-358.
- Merrett, N.R. & Haedrich, R.L., 1997. *Deep-sea demersal fish and fisheries*. London: Chapman & Hall.
- Merrett N.R., Haedrich R.L., Gordon J.D.M. & Stehmann M., 1991b. Deep demersal fish assemblage structure in the Porcupine Seabight (eastern north Atlantic): results of single warp trawling at lower slope to abyssal soundings. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **71**, 359-373.
- Merrett N.R. & Marshall N.B., 1981. Observations on the ecology of deep-sea bottom-living fishes collected off northwest Africa (08°-27°N). *Progress in Oceanography*, **9**, 185-244.
- Mesnil B., 1980. Théorie et pratique de l'analyse de cohorte. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **44**, 119-155.
- Mesnil B., 1988. Logiciels pour l'évaluation des stocks de poissons. ANACO : Logiciel d'analyse des données de capture par classe d'âge sur IBM PC et compatibles. *FAO Document Technique sur les Pêches*, **101**, 78p.

- Middleton R.W. & Musick J.A., 1986. The abundance and distribution of the family Macrouridae (Pisces: Gadiformes) in the Norfolk Canyon area. *Fishery Bulletin US*, **84**, 35-62.
- Moguedet P., 1988. Approche de la dynamique de stocks accessoires : Le cas des lingues (*Molva spp.*) exploitées par la flottille industrielle Lorientaise. Thèse. *Université des Sciences et Techniques de Lille Flandre Artois*, Lille. 301p.
- Morales-Nin B., 1998. Mediterranean deep-water fish age determination and age validation: the state of the art. *ICES*, **CM 1998/O:8**, 9.
- Morales-Nin B., Massuti E. & Stefanescu C., 1996. Distribution and biology of *Alepocephalus rostratus* from the Mediterranean Sea. *Journal of Fish Biology*, **48**, 1097-1112.
- Morales-Nin B., Moranta J., Stefanescu C., Massuti E., Lloris D., Sardà F., Cartes J., Maynou F., Rotland G., Ruiz-Altaba C., Jaume D., Lombarte A. & Bozzano A., 1997. Developing deep-water fisheries: data for their assessment and for understanding their interaction with and impact on a fragile environment. *EU FAIR PROJECT CT 95-0655, Document n° 34*, 53p.
- Morizur Y., Pouvreau S. & Guérolé A., 1996. *Les rejets dans la pêche artisanale française de Manche Occidentale*: IFREMER.
- Moser H.G., 1967. Reproduction and development of *Sebastes paucipinis* and comparison with other rockfishes off southern California. *Copeia*, **4**, 773-797.
- Motais R., 1960. Quelques observations sur la biologie d'un poisson abyssal *Trachyrinchus trachyrinchus* Risso et sur les conditions de vie en mer profonde. *Bulletin de l'Institut Océanographique*, **1165**, 1-46.
- Motoda S., 1959. Devices of simple plankton apparatus. *Memoires of the Faculty of Fisheries Hokkaido University*, **7**, 73-94.
- Murphy G.I., 1965. A solution of the catch equation. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, **22**, 191-202.
- Nazarov N.A., 1983. Data on the reproduction of *Alepocephalus bairdii* (Alepocephalidae) from the northeastern Atlantic. *Journal of Ichthyology*, **25**, 29-35.
- Nelson J.S., 1994. *Fishes of the world*. New-York: Wiley.
- Newton A.W., 1997. Developing deep-water fisheries: data for their assessment and for understanding their interaction with and impact on a fragile environment. *EU FAIR PROJECT CT 95-0655, Document n° 33*, 19p.
- Olsen H.E., 1995. Norwegian experience of deep-water fishing with longlines. In *Deep-water fisheries of the North Atlantic oceanic slope*, vol. 296 (ed. A.G. Hopper), pp. 367-373. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Orton J.H., 1920. Sea temperature, breeding and distribution in marine animals. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **12**, 339-366.
- Pankhurst N.W. & Conroy A.M., 1987. Size-fecundity relationships in the orange roughy, *Hoplostethus atlanticus*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **21**, 295-300.

- Pankhurst N.W., McMillan P.J. & Tracey D.M., 1987. Seasonal reproductive cycles in three commercially exploited fishes from the slope waters off New Zealand. *Journal of Fish Biology*, **30**, 193-211.
- Papaconstantinou C., Kapiris K., Petrakis G., Karkani M., Mytilineou C., Kavadas S., Politou C.-Y. & Fourtouni A., 1996. Developing deep-water fisheries: data for their assessment and for understanding their interaction with and impact on a fragile environment. *EU FAIR PROJECT CT 95-0655, Document n° 12*, 80p.
- Papaconstantinou C., Labropoulou M., Petrakis G., Mytilineou C., Fourtouni A., Politou C.-Y., Terrats A., Kapiris K., Anastasopoulou K. & Plastiras A., 1997. Developing deep-water fisheries: data for their assessment and for understanding their interaction with and impact on a fragile environment. *EU FAIR PROJECT CT 95-0655, Document n° 31*, 84p.
- Parsons L.S., 1976. Distribution and relative abundance of roundnose, roughead and common grenadiers in the Northwest Atlantic. *ICNAF Selected Papers*, **1**, 73-88.
- Pauly D., 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **39**, 175-192.
- Pearcy W.G., Stein D.L. & Carney R.S., 1982. The deep-sea benthic fish fauna of the northeastern Pacific Ocean on Cascadia and Tufts abyssal plains and adjoining continental slopes. *Biological Oceanography*, **1**, 375-428.
- Pechenik L.N. & Troyanovsky F.M., 1970. Trawling resources on the North-Atlantic continental slope. *Israel Program for Scientific Translations*, **1971**, 66p.
- Perez P.P. & Contreras N.P., 1995. Relaciones talla-peso de peces capturados en las campanas de arrastre demersel Demersales 0993 y Demersales 0994. *Informes Tecnicos Instituto Español de Oceanografía*, **159**, 1-16.
- Perronnet I., 1991. Applying fishing strategies typology to sampling discards of commercial species: theory and applying to the mixed fisheries of the Celtic Sea and the Bay of Biscay. *ICES, CM 1991/D:29*, 11p.
- Petrakis G., Terrats A., Plastiras A. & Papaconstantinou C., 1998. Some aspects on the reproduction of six deep water fish species in west coast of Greece (Ionian Sea). *ICES, CM 1998/O:45*, 8p.
- Pierano A. & Tunesi L., 1986. Preliminary notes on the biology of *Helicolenus dactylopterus* in the Ligurian sea. *Rapports et Communications Internationales pour la Méditerranée*, **30**, 233p.
- Piñeiro C., Casas M. & Bañón R., 1997. Developing deep-water fisheries: data for their assessment and for understanding their interaction with and impact on a fragile environment. *EU FAIR PROJECT CT 95-0655, Document n°37*, 40p.
- Podrazhanskaya S.G., 1971. Feeding and migrations of the roundnose grenadier (*Macrourus rupestris*) in ICNAF Subareas 2 and 3. *ICNAF Redbook*, **1971**, 211-220.
- Pope J.G., 1972. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *ICNAF Research Bulletin*, **9**, 65-74.

- Pope J.G., Nicholson M.D. & Brown C.G., 1991. A method for estimating the quantity of catch discarded and its application to the fishery for nephrops off the north-east coast of England. *ICES*, **CM 1991/K:17**, 4p.
- Postel E. & Du Buit M.H., 1965. Sur quelques faux poissons de la pêche hauturière française dans les secteurs W. et N. des Iles Britanniques. *Bulletin de la société scientifique de Bretagne*, **XL**, 209-236.
- Pouvreau S., Morizur Y. & Guérolé A., 1992. Etude des rejets occasionnés par la pêche artisanale française en Manche Ouest: IFREMER. **92/1211691/BF**, 53p.
- Priede I.G., Bagley P.M., Armstrong J.D., Smith K.L.Jr. & Merrett N.R., 1991. Direct measurement of active dispersal of food-falls by deep-sea demersal fishes. *Nature*, **351**, 647-649.
- Quéro J.C., Hureau J.C., Karrer C., Post A. & Saldanha L., ed., 1990. *CLOFETA. Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic*. vol. 3. Portugal: UNESCO. SEI. JNICT.
- Quiniou L., 1986. Les peuplements de poissons démersaux de la pointe de Bretagne : environnement, écologie, structure démographique, relations trophiques. Thèse. *Université de Bretagne Occidentale*, Brest. 360p.
- Ragonese S., 1989. On the application of the generalized Von Bertalanffy growth formula: the case of northern Tyrrhenian rockfish (*Helicolenus dactylopterus*) (Delar.) (Pisces: Scorpaenidae). *Oebalia*, **XV**, 753-762.
- Rätz H.-J., 1984. Qualitative und quantitative Untersuchungen der Ichthyozönose in der archibenthischen Zone des Rockall-Grabens und umliegender Bänke (Westbritische Gewässer). *Mitteilungen aus dem Institut fuer Seefischerei*, **34**, 152p.
- Ricker W.E., 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. Appendix I. Development of model reproduction curves on the basis of a theory of predation at random encounters. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, **119**, 300p.
- Rikhter V.A. & Efanov V.N., 1976. On one of the approaches to estimation of natural mortality of fish populations. *ICNAF Research Document*, **76/VI/8**, 12p.
- Roff D.A., 1984. The evolution of life history parameters in teleosts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **41**, 989-1000.
- Ronneberg J.E., Gundersen A.C. & Boje J., 1998. Fecundity of Greenland halibut (*Reinhardtius hippogloissoides* Walbaum) in east Greenlandic waters. *ICES*, **CM 1998/O:26**, 12p.
- Rothschild B.J., 1986. *Dynamics of marine fish populations*. London: Harvard University Press.
- Rowe G.T. & Menzies R.J., 1969. Zonation of large benthic invertebrates in the deep-sea off the Carolinas. *Deep-Sea Research*, **16**, 531-537.
- Sahrhage D., 1986. Wirtschaftlich wichtige Grenadierfische des Nordatlantiks. *Mitteilungen aus dem Institut für Seefischerei*, **37**, 1-80.
- Saila S.B., 1983. Importance and assessment of discards in commercial fisheries. *FAO Fisheries Circular*, **765**, 1-62.

- Sanchez R.P. & Acha E.M., 1988. Development and occurrence of embryos, larvae and juveniles of *Sebastes oculatus* with reference to two southwest Atlantic Scorpaenids: *Helicolenus dactylopterus lahillei* and *Pontinus rathbuni*. *Meeresforsch*, **32**, 107-133.
- Santarelli-Chaurand L., 1985. Les pêcheries de buccin (*Buccinum undatum* L. : Gastropoda) du golfe Normand-Breton. Eléments de gestion de la ressource. Thèse. *Université d'Aix-Marseille II, Faculté des Sciences de Luminy*, Marseille. 194p.
- Savvatimsky P.I., 1969. The grenadier of the North Atlantic. *Fisheries Research Board of Canada. Translation Series*, **2879**, 86p.
- Savvatimsky P.I., 1971. Determination of the age of grenadiers (Order Macruriformes). *Journal of Ichthyology*, **11**, 397-403.
- Savvatimsky P.I., 1972. The age and growth rate of grenadiers in the North Atlantic and a possible influence of fisheries on its population numbers. *Fisheries Research Board of Canada. Translation Series*, **2879**, 26p.
- Savvatimsky P.I., 1985. On correlation between total length and preanal length of roundnose grenadier in the north Atlantic. *NAFO Scientific Council Studies*, **8**, 61-65.
- Savvatimsky P.I. & Atkinson D.B., 1993. Length-weight relationships of roundnose grenadier (*Coryphaenoides rupestris* Gunn.) in different areas of the northwest Atlantic. *NAFO Scientific Council Studies*, **19**, 71-78.
- Savvatimsky P.I., Kokh K. & Yernst P., 1977. Comparison of methods for determining the age of grenadiers (Macruriformes, Pisces) from the northern Atlantic. *Journal of Ichthyology*, **17**, 324-327.
- Schoene R., 1983. Fischereibiologische Untersuchungen zwischen den Färöer Inseln und der nördlichen Biskaya im Februar/März 1983. *Informationen für die Fischwirtschaft*, **2**, 63-68.
- Sharov A.F. & Bobyrev E.A., 1998. Fisheries strategies versus reproductive strategies - is consensus possible ? *ICES CM 1998/T:13*, 15p.
- Sherman K., 1991. The large marine ecosystem concept: research and management strategy for living marine resources. *Ecological Applications*, **1**, 349-360.
- Shibanov V.N., Kuznetsov V.N., Kobayashi A.V. & Perederiy V.A., 1988. Results of the USSR experimental fishing for deepwater fish species in Faeroese fishing zone in November 1986-February 1987. *ICES, CM 1988/G:30*, 1-16.
- Sibuet M. & Segonzac M., 1985. Abondance et répartition de l'épifaune mégabenthique. In *Peuplements profonds du golfe de Gascogne*, (ed. L. Laubier and C. Monniot), pp. 143-156: IFREMER.
- Smith D.C., Fenton G.E., Robertson S.G. & Short S.A., 1995. Age determination and growth of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*): a comparison of annulus counts with radiometric ageing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**, 391-401.
- Snelgrove P.V.R. & Haedrich R.L., 1985. Structure of the deep demersal fish fauna off Newfoundland. *Marine Ecology Progress Series*, **27**, 99-107.
- Somero G.N., 1982. Physiological and biochemical adaptations of the deep-sea fishes: adaptive responses to the physical and biological characteristics of the abyss. In *The*

- environment of the deep-sea*, vol. II (ed. W.G. Ernst and J.G. Morin). Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice-Hall, Inc.
- Sorokin V.P., 1961. The redfish; gametogenesis and migrations of the *Sebastes marinus* (L.) and *Sebastes mentella* Travin. *ICNAF Special Publication*, **3**, 245-250.
- Sparre P., Ursin E. & Venema S.C., 1989. Introduction to tropical fish stock assessment. *FAO Fisheries Technical Paper*, **306/1**, 1-337.
- StatSoft France., 1998. Statistica pour Windows.
- Stefanescu C., Lloris D. & Rucabado J., 1993. Deep-sea fish assemblages in the Catalan Sea (western Mediterranean) below a depth of 1000 m. *Deep-Sea Research I*, **40**, 695-707.
- Stefanescu C., Morales-Nin B. & Massuti E., 1994. Fish assemblages on the slope in the Catalan Sea (western Mediterranean): influence of a submarine canyon. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **74**, 499-512.
- Stefanescu C., Rucabado J. & Lloris D., 1992. Depth-size trends in Western Mediterranean demersal deep-sea fishes. *Marine Ecology Progress Series*, **81**, 205-213.
- Stein D.L. & Percy W.G., 1982. Aspects of reproduction, early life history, and biology of macrourid fishes off Oregon, U.S.A. *Deep-Sea Research*, **29**, 1313-1329.
- Stewart B.D., Fenton G.E., Smith D.C. & Short S.A., 1995. Validation of otolith-increment age estimates for a deepwater fish species, the warty oreo *Alloctytus verrucosus*, by radiometric analysis. *Marine Biology*, **123**, 29-38.
- Sulak K.J. & Ross S.W., 1996. Lilliputian bottom fish fauna of the Hatteras upper middle continental slope. *Journal of Fish Biology*, **49**, 91-113.
- Taylor C.C., 1958. Cod growth and temperature. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **23**, 366-370.
- Thomsen B., 1998. Faroese quest of orange roughy in the north Atlantic. *ICES*, **CM 1998/O:31**, 8p.
- Thomson W.F. & Bell F.H., 1934. Biological statistics of the Pacific halibut fishery (2). Effect of changes in intensity upon total yield and yield per unit of gear. *Report International on Fish (Pacific halibut)*, **8**, 49p.
- Thorson G., 1950. Reproduction and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews*, **25**, 1-45.
- Thorsteinsson H.P. & Valdimarsson G., 1995. Experimental utilisation and marketing of by-catches and deep water species in Iceland. In *Deep-water fisheries of the North Atlantic oceanic slope*, vol. 296 (ed. A.G. Hopper), pp. 377-384. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Tomlinson P.K., 1970. A generalization of the Murphy catch equation. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, **27**, 821-825.
- Tracey D.M., McMillan P.J., Armstrong J.H. & Banks D.A., 1990. Orand Roughy trawl survey Challenger Plateau and West coast South Island, 1983. *New Zealand Fisheries Technical Report*, **22**, 1-34.
- Tursi A., Matarrese A., D'Onghia G., Panza M., Basanisi M. & Maiorano P., 1996. Developing deep-water fisheries: data for their assessment and for understanding their

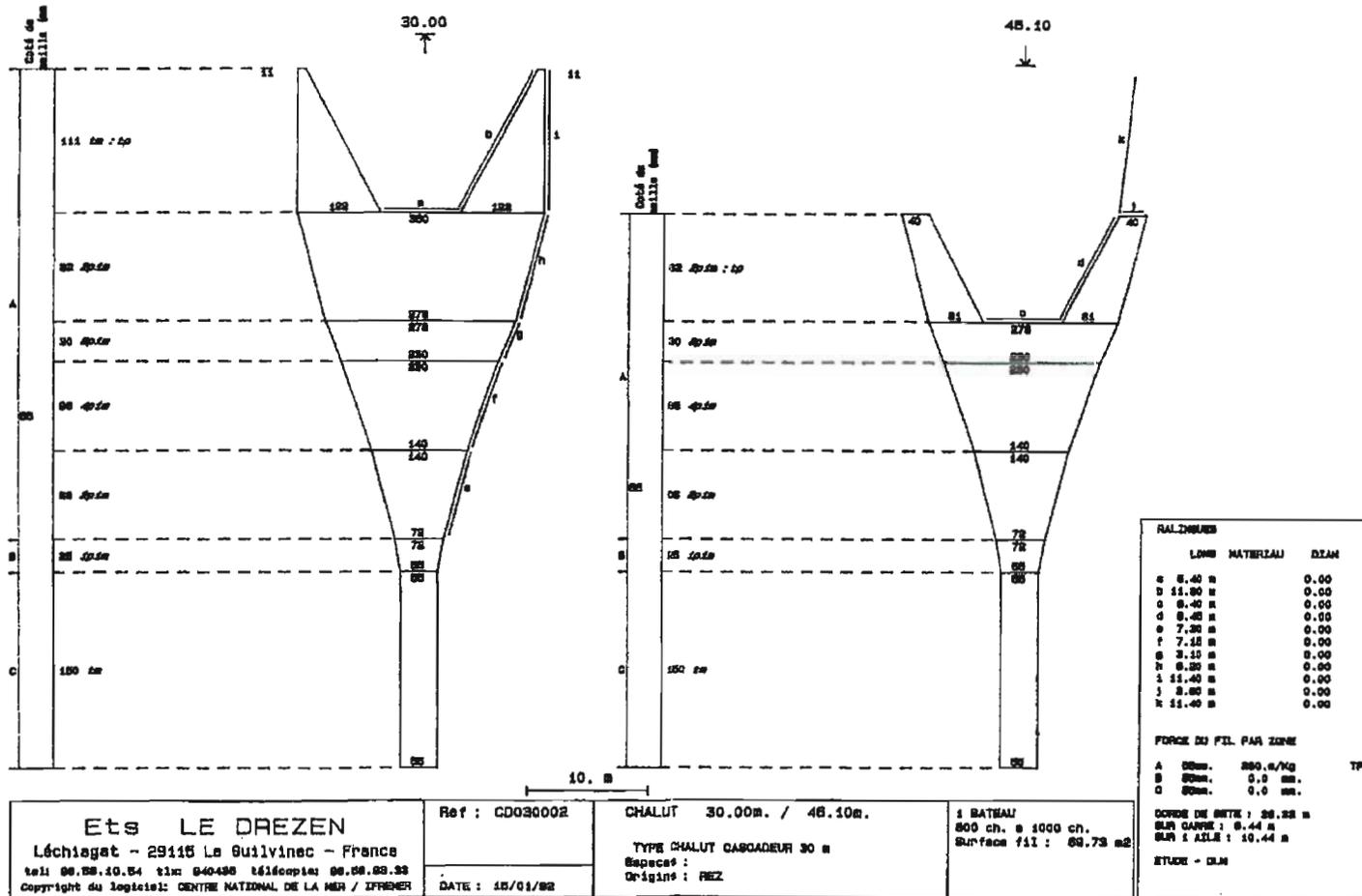
- interaction with and impact on a fragile environment. *EU FAIR PROJECT CT 95-0655, Document n°11*, 49p.
- Tursi A., Matarrese A., D'Onghia G., Panza M., Basanisi M., Maiorano P. & Mastrototaro F., 1997. Developing deep-water fisheries: data for their assessment and for understanding their interaction with and impact on a fragile environment. *EU FAIR PROJECT CT 95-0655, Document n° 30*, 39p.
- Tyler C.R. & Sumpter J.P., 1996. Oocyte growth and development in teleosts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **6**, 287-318.
- Uiblein F., Bordes F. & Castillo R., 1996. Diversity, abundance and depth distribution of demersal deep-water fishes off Lanzarote and Fuerteventure, Canary Islands. *Journal of Fish Biology*, **49**, 75-90.
- Ware D.M., 1975. Relation between egg size, growth, and natural mortality of larval fish. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **32**, 2503-2512.
- West G., 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **41**, 199-222.
- Westrheim, S.J., 1975. Reproduction, maturation and identification of Larvae of some *Sebastes* (Scorpaenidae) species in the northeast Pacific Ocean. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **32**, 2399-2411.
- Wheeler A., 1968. *The fishes of the British Isles and North-West Europe*. London: MacMillan.
- White D.B., Wyanski D.M. & Sedberry G.R., 1998. Age, growth, and reproductive biology of the blackbelly rosefish from the Carolinas, USA. *Journal of Fish Biology*, **53**, 1274-1291.
- Whitehead P.J.P., Bauchot M.L., Hureau J.-C., Nielsen J. & Tortonese E., eds., 1984. *Fishes of the north-eastern Atlantic and Mediterranean*. vol. 3. Paris: UNESCO.
- Wilson Jr. R.R., 1982. A comparison of ages estimated by the polarized light method with ages estimated by vertebrae in females of *Coryphaenoides acrolepis* (Pisces: Macrouridae). *Deep-Sea Research*, **29**, 1373-1379.
- Witte U., 1996. Seasonal reproduction in deep-sea sponges - triggered by vertical particle flux? *Marine Biology*, **124**, 571-581.
- Witthames P.R. & Greer Walker M., 1987. An automated method for counting and sizing fish eggs. *Journal of Fish Biology*, **30**, 225-235.
- Wootton R.J., 1994. Life histories as sampling devices: optimum egg size in pelagic fishes. *Journal of Fish Biology*, **45**, 1067-1077.
- Wyllie Echeverria T., 1987. Thirty-four species of California rockfishes: maturity and seasonality of reproduction. *Fishery Bulletin*, **85**, 229-250.
- Zaferman M.L., 1992. On the behavior of the blunt-snouted grenadier, *Coryphaenoides rupestris*, based on underwater observations. *Journal of Ichthyology*, **32**, 150-158.

ANNEXES

ANNEXE 1

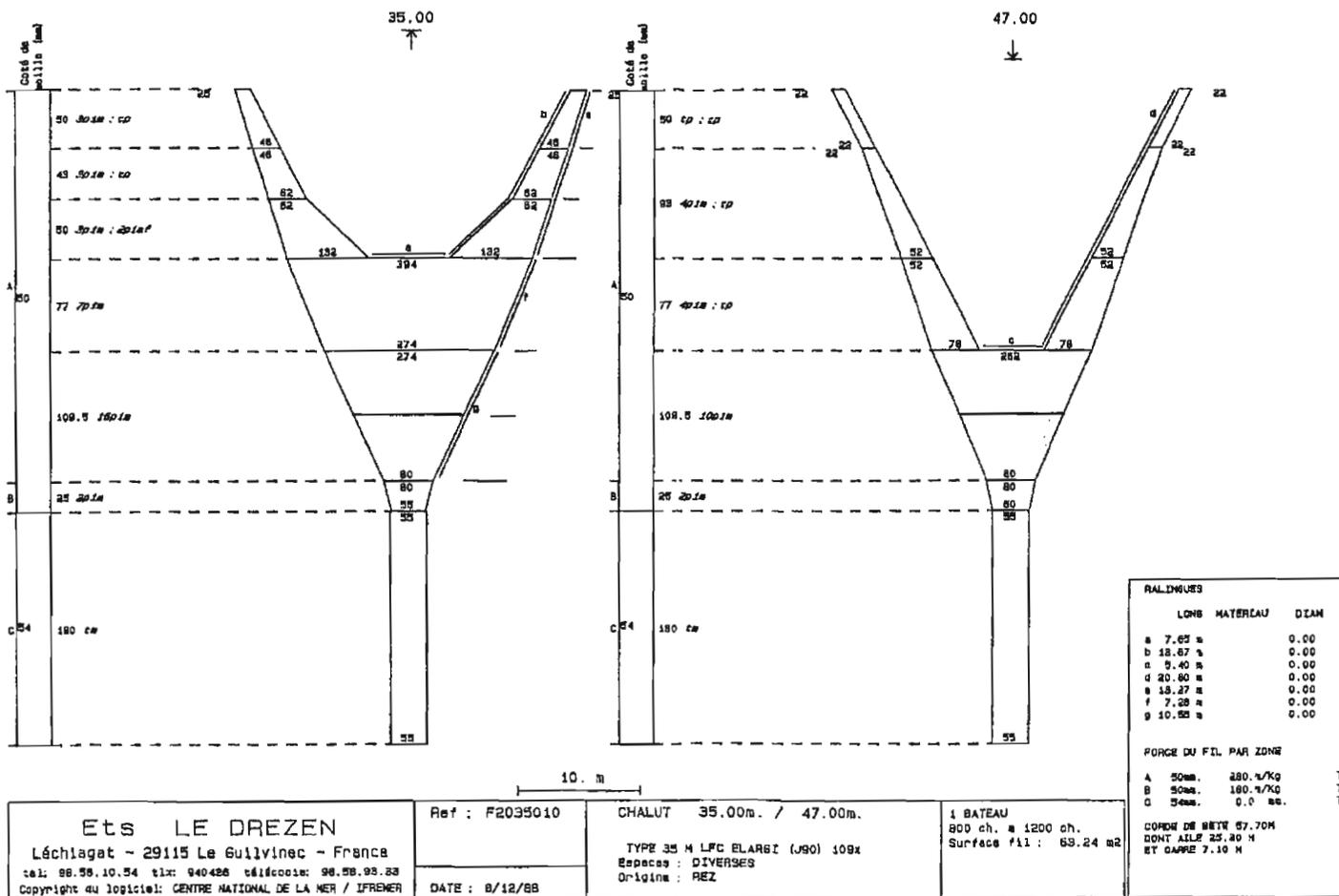
Plans des chaluts utilisés lors des campagnes d'échantillonnage.

A) Cascadeur 30 m



ANNEXE 1 (suite1)
Plans des chaluts utilisés lors des campagnes d'échantillonnage.

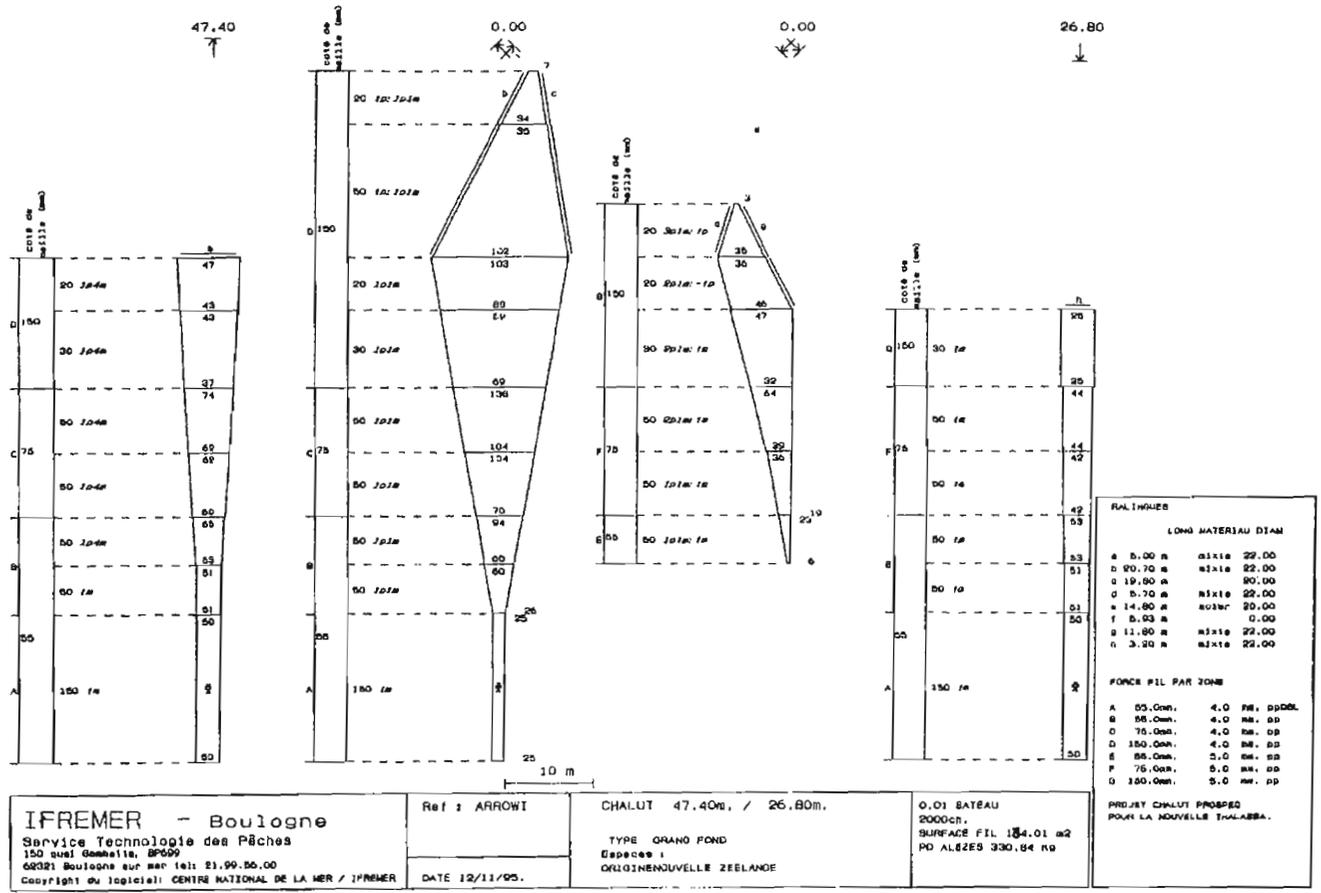
B) 35 m



ANNEXE 1 (suite2)

Plans des chaluts utilisés lors des campagnes d'échantillonnage.

C) Arrow



IFREMER - Boulogne Service Technologie des Pêches 150 rue Gambetta, BP699 63321 Boulogne sur mer tel: 21.99.86.00 Copyright du logiciel: CENTRE NATIONAL DE LA MER / IFREMER	Ref : ARROWI DATE 12/11/05.	CHALUT 47.40m / 26.80m. TYPE GRAND FOND Espèce : ORIGIN: NOUVELLE ZEELANDE	O.01 BATEAU 2000ch. SURFACE FIL 154.01 m2 PD ALÈZES 330.84 kg
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	--------------------------------	-------------------------------------------------------------------------------------	------------------------------------------------------------------------

RAILINGS			
LONG MATERIAU DIAM			
a	5.00 m	mixte	22.00
b	20.70 m	mixte	22.00
c	19.80 m		80.00
d	5.70 m	mixte	22.00
e	14.80 m	autre	20.00
f	5.03 m		0.00
g	11.90 m	mixte	22.00
h	3.20 m	mixte	22.00

FONDS FIL PAR ZONE			
A	50.0m.	4.0	mm. ppDL
B	50.0m.	4.0	mm. pp
C	75.0m.	4.0	mm. pp
D	150.0m.	4.0	mm. pp
E	50.0m.	2.0	mm. pp
F	75.0m.	5.0	mm. pp
G	150.0m.	5.0	mm. pp

PROJET CHALUT PROSPER
POUR LA NOUVELLE ZEELANDE.

ANNEXE 2

A) Caractéristiques des traits échantillonnés lors des campagnes de pêche professionnelle.

N° trait	Mission	Date	Zone	Filage	Virage	Durée du trait (h:min)	Intervalle de profondeurs (m)	Profondeur moyenne	Niveau bathymétrique
1	CM1	11/12/95	PSB	09:15	12:45	03:30	1100	1100	1000
2	CM1	12/12/95	RT	14:25	18:15	03:50	985-1200	1093	1000
3	CM1	13/12/95	RT	21:05	01:15	04:10	1000	1000	1000
4	CM1	15/12/95	RT	22:20	02:00	03:40	1000-1030	1015	1000
5	CM1	16/12/95	RT	04:55	09:15	04:20	1100	1100	1000
6	CM1	17/12/95	RT	10:45	14:45	04:00	950	950	800
7	CM1	18/12/95	RT	16:10	20:10	04:00	870-880	875	800
8	CM2	21/03/96	RT	16:15	20:15	04:00	920-930	925	800
9	CM2	22/03/96	RT	07:10	10:50	03:40	980	980	800
10	CM2	23/03/96	RT	22:05	01:45	03:40	950	950	800
11	CM2	24/03/96	RT	23:45	02:45	03:00	1270-1250	1260	1200
12	CM2	28/03/96	RT	09:30	14:30	05:00	1170	1170	1000
13	CM3	29/05/96	P49	17:05	20:40	03:35	1150	1150	1000
14	CM3	01/06/96	RT	09:15	13:45	04:30	1050-1120	1100	1000
15	CM3	02/06/96	RT	22:00	02:30	04:30	1100	1100	1000
16	CM3	02/06/96	RT	19:45	22:00	02:15	1200	1200	1200
17	CM3	03/06/96	RT	02:35	07:35	05:00	1220	1220	1200
18	CM3	05/06/96	PSB	13:10	17:10	04:00	1250	1250	1200
19	CM3	06/06/96	PSB	06:15	10:15	04:00	1280	1280	1200
20	LIO2	11/09/96	PSB	05:55	10:30	04:35	1300	1300	1200
21	LIO2	11/09/96	PSB	11:25	16:25	05:00	1240-1290	1265	1200
22	LIO2	12/09/96	WPB	11:45	16:00	04:15	1150-1155	1150	1000
23	LIO2	13/09/96	WPB	09:40	12:45	03:05	1140	1140	1000
24	LIO2	13/09/96	WPB	18:10	21:40	03:30	1250	1250	1200
25	LIO2	14/09/96	RT	12:50	16:35	03:45	1160	1160	1000
26	LIO2	15/09/96	RT	23:55	01:30	01:35	1140	1140	1000
27	LIO2	15/09/96	RT	10:10	14:30	04:20	1120-1115	1115	1000
28	LIO2	17/09/96	RT	15:20	21:05	05:45	1170-1200	1185	1000
29	LIO2	21/09/96	PSB	13:45	18:30	04:45	1170-1210	1190	1000
30	LIO3	08/12/96	RT	11:00	14:30	03:30	840	840	800
31	LIO3	09/12/96	RT	07:20	10:45	03:25	1100-1150	1125	1000
32	LIO3	09/12/96	H	11:45	14:50	03:05	1155	1155	1000
33	LIO3	10/12/96	H	07:55	12:05	04:10	1000-1020	1010	1000
34	LIO3	10/12/96	H	17:50	22:00	04:10	975-1035	1000	1000
35	LIO3	15/12/96	RT	16:00	20:55	04:55	920	920	800
36	LIO3	16/12/96	RT	21:10	01:40	04:30	955	955	800
37	LIO4	11/02/97	H	15:30	19:30	04:00	975-985	980	800
38	CM5	26/05/97	RT	13:35	18:30	04:55	1200-1150	1175	1000
39	CM5	27/05/97	RT	07:40	09:40	02:00	1220-1210	1215	1200
40	CM5	27/05/97	RT	12:30	16:40	04:10	1060	1060	1000
41	CM5	28/05/97	RT	07:30	10:00	02:30	1280	1280	1200
42	CM5	30/05/97	H	17:30	22:00	04:30	980-960	970	800
43	CM5	31/05/97	H	04:30	08:45	04:15	950-1030	990	800
44	CM5	03/06/97	H	04:05	08:45	04:40	980-1000	990	800
45	CM5	03/06/97	H	13:00	16:30	03:30	1100-1150	1125	1000
46	CM5	04/06/97	RT	05:30	09:30	04:00	1200-1250	1225	1200
47	CM5	05/06/97	RT	08:05	10:25	02:20	1280	1280	1200
48	CM5	05/06/97	RT	11:30	13:25	01:55	1210	1210	1200
49	LIO5	28/08/97	RT	13:40	17:50	04:10	905-940	920	800
50	LIO5	28/08/97	RT	18:45	22:50	04:05	935-855	895	800
51	LIO5	29/08/97	RT	05:50	10:05	04:15	850-870	860	800
52	LIO5	30/08/97	RT	18:55	23:15	04:20	1100-1115	1110	1000
53	LIO5	31/08/97	H	05:15	09:20	04:05	1160-1140	1150	1000
54	LIO5	31/08/97	H	10:10	15:10	05:00	1170-1185	1180	1000
55	LIO5	31/08/97	H	16:25	20:55	04:30	1145-1115	1130	1000

ANNEXE 2 (suite)

B) Caractéristiques des traits échantillonnés lors de la campagne scientifique Prospec1.

N° trait	Date	Filage	Virage	Durée du trait (h:min)	Filage		
					Latitude	Longitude	Profondeur (m)
2	30/06/96	17:15	19:50	02:35	56°29.2 N	9°17.7 W	989
4	01/07/96	11:19	14:00	02:41	56°32.3 N	9°27.0 W	1202
5	02/07/96	05:38	07:51	02:13	56°40.7 N	9°11.1 W	973
6	02/07/96	12:58	15:12	02:14	56°39.6 N	9°30.3 W	1399
7	05/07/96	06:11	08:45	02:34	56°43.6 N	9°14.4 W	1181
9	06/07/96	07:49	10:30	02:41	56°32.7 N	10°19.8 W	1202
10	06/07/96	12:55	14:15	01:20	56°33.5 N	10°07.7 W	1727
11	07/07/96	08:10	10:56	02:46	56°23.8 N	10°23.6 W	1139
12	09/07/96	05:41	08:40	02:59	56°40.6 N	9°38.3 W	1587
13	09/07/96	11:34	14:23	02:49	56°38.6 N	9°48.1 W	1757
14	10/07/96	05:20	07:16	01:56	55°17.7 N	10°06.8 W	988
15	10/07/96	09:08	11:30	02:22	55°21.5 N	10°07.3 W	1219
16	10/07/96	13:06	15:25	02:19	55°19.4 N	10°12.1 W	1399
17	11/07/96	06:30	08:39	02:09	55°19.0 N	10°14.7 W	1586
18	11/07/96	11:36	13:30	01:54	55°03.8 N	10°15.4 W	700
19	13/07/96	05:31	06:35	01:04	55°30.3 N	9°57.3 W	1280
20	13/07/96	08:05	10:30	02:25	55°29.6 N	10°01.3 W	1580
21	14/07/96	05:52	07:55	02:03	55°35.4 N	9°47.6 W	1272
22	14/07/96	12:37	14:00	01:23	55°32.9 N	9°44.7 W	880

N° trait	Virage			Terrasse	Profondeur moyenne	Zone	Niveau bathymétrique
	Latitude	Longitude	Profondeur (m)				
2	56°35.6 N	9°17.3 W	991	Hébrides	990	H	800
4	56°27.0 N	9°26.0 W	1198	Hébrides	1200	H	1200
5	56°46.0 N	9°08.0 W	968	Hébrides	971	H	800
6	56°37.7 N	9°32.7 W	1419	Hébrides	1409	H	1400
7	56°48.0 N	9°11.6 W	1095	Hébrides	1138	H	1000
9	56°31.9 N	10°08.4 W	1208	Hébrides	1205	H	1200
10	56°35.2 N	10°17.3 W	1845	Hébrides	1786	H	1600
11	56°26.7 N	10°29.9 W	1154	Hébrides	1147	H	1000
12	56°34.6 N	9°43.9 W	1597	Hébrides	1592	H	1400
13	56°33.0 N	9°52.3 W	1736	Hébrides	1747	H	1600
14	55°22.0 N	10°04.6 W	1005	Hébrides	997	RT	800
15	55°16.7 N	10°10.8 W	1192	Hébrides	1206	RT	1200
16	55°24.6 N	10°06.8 W	1326	Hébrides	1363	RT	1200
17	55°15.0 N	10°18.6 W	1580	Hébrides	1583	RT	1400
18	55°1.4 N	10°11.2 W	1410	Hébrides	1055	RT	1000 *
19	55°30.9 N	9°58.7 W	1342	Hébrides	1311	RT	1200 **
20	55°25.9 N	10°06.8 W	1600	Hébrides	1590	RT	1400
21	55°31.4 N	9°55.8 W	1309	Hébrides	1291	RT	1200
22	55°31.6 N	9°49.7 W	800	Hébrides	840	RT	800

*, perpendiculaire à la pente ; **, descente d'un canyon

ANNEXE 3 (suite2)

Nombre de poissons par espèce et par trait de chalut standardisé à 4 heures pour les campagnes de pêche professionnelle.

Numéro de trait	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55
<i>Alepocephalus bairdii</i>	39	448	74	28	25	152	505	141	488	3	5	11	238	192	290	186
<i>Alepocephalus rostratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	2	1	2	2
<i>Antimora rostrata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aphanopus carbo</i>	52	0	0	0	0	0	0	0	113	0	0	0	0	53	0	0
<i>Apristurus sp.</i>	0	11	1	1	0	1	20	3	2	0	0	0	23	10	32	8
<i>Argentina silus</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Argyropelecus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bathygadus melanobranchus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bathypterois dubius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Borostomias sp.</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coelorhynchus labiatus</i>	0	37	0	0	0	2	274	17	52	0	0	0	18	47	17	12
<i>Coryphaenoides guentheri</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	315	1293	228	48	265	713	606	443	813	383	902	762	822	330	630	795
<i>Cottunculus thomsonii</i>	0	0	0	0	2	7	2	2	0	0	0	0	2	1	2	4
<i>Dalatias licha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Dalatiidae	8	150	1	3	11	6	21	24	163	2	15	1	17	9	7	11
<i>Deania calceus</i>	105	0	1	0	6	19	3	9	0	0	0	1	2	8	0	1
<i>Epigonus telescopus</i>	0	6	0	0	0	2	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
<i>Gaidropsarus vulgaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Halargyreus johnsonii</i>	3	0	0	12	4	1	7	5	10	3	5	1	0	5	2	2
<i>Harriotta raleighana</i>	0	0	0	0	0	0	1	5	0	0	0	0	4	0	2	0
<i>Helicolenus dactylopterus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Hexanchus griseus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hoplostethus atlanticus</i>	0	384	0	0	0	0	0	0	33	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hydrolagus affinis</i>	8	0	1	0	2	9	5	2	0	3	4	2	5	75	9	13
<i>Hydrolagus mirabilis</i>	2	11	9	0	0	1	17	2	4	0	0	0	7	13	23	4
<i>Lepidion eques</i>	217	19	78	19	29	34	13	33	25	13	49	88	153	34	24	36
<i>Lophius piscatorius</i>	0	0	0	0	9	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Lycodes sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Molva dypterygia</i>	7	0	46	153	83	15	0	0	0	0	20	9	18	0	0	0
<i>Molva molva</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mora moro</i>	45	0	84	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neocyttus helgae</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nesarchius nasutus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Nezumia aequalis</i>	0	2	3	1	0	0	0	0	0	1	3	1	0	0	0	0
<i>Notacanthus bonapartei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0
<i>Notacanthus chemnitzii</i>	0	3	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	2	2	0	1
<i>Oxynotus paradoxus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phycis blennoides</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0
<i>Pseudotriakis microdon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Raja batis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rajidae	5	5	5	1	0	0	0	5	2	0	0	2	9	2	2	4
<i>Rhinochimaera atlantica</i>	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Rouleina sp</i>	0	24	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Siki	9	29	0	0	0	10	27	0	19	0	0	0	42	0	7	8
<i>Spectrunculus grandis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Synaphobranchus kaupii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trachyrhynchus murrayi</i>	4	261	0	0	0	121	398	261	465	0	0	0	301	535	261	203
<i>Trachyscorpia cristulata echinata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Xenodermichthys copei</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

ANNEXE 4

Nombre de poissons par espèce et par trait de chalut standardisé à 4 heures pour la campagne scientifique Prospec1.

Numéro du trait	2	4	5	6	7	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Alepocephalus agassizi</i>	0	0	0	0	0	0	138	0	23	40	0	0	0	4	0	0	13	0	0
<i>Alepocephalus bairdii</i>	39	31	43	550	76	944	285	184	63	67	10	194	570	80	344	98	283	545	0
<i>Alepocephalus rostratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	0
<i>Antimora rostrata</i>	2	0	0	0	0	0	3	0	1	10	0	0	0	4	0	0	2	0	0
<i>Aphanopus carbo</i>	98	19	22	34	64	45	6	190	1	1	87	73	24	2	38	4	0	37	6
<i>Apristurus laurussoni</i>	0	15	0	36	3	0	18	0	3	21	2	7	5	2	8	4	2	8	0
<i>Argyropelecus olfersi</i>	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3
Bathylagidae	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bathylagus euryops</i>	0	0	2	0	0	4	6	3	7	6	0	3	14	15	2	0	13	0	0
<i>Bathypterois dubius</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	5	0	0	3	3	2	0	0	10	2	0
<i>Bathyraja richardsoni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bathysaurus ferax</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Bathytroctes microlepis</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Borostomias antarcticus</i>	0	0	0	3	0	0	6	0	0	1	0	0	2	4	2	0	2	2	0
<i>Neoraja caerulea</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Brosme brosme</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Caelorinchus labiatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	12	3	0	0	3	2	2	0	3	0	0
<i>Cataetx laticeps</i>	0	0	5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	9
<i>Centrophorus squamosus</i>	0	1	0	14	2	3	9	3	0	1	0	0	2	0	21	0	0	6	0
<i>Centroscyllium fabricii</i>	5	6	0	5	19	6	0	17	3	1	0	14	10	4	48	8	3	35	3
<i>Centroscymnus coelolepis</i>	15	25	7	21	23	15	0	98	0	0	6	15	9	0	17	0	2	94	40
<i>Centroscymnus crepidater</i>	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	3	0	6
<i>Chauliodus sloani</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
<i>Chiasmodon niger</i>	0	6	2	4	0	6	0	19	0	0	0	2	5	0	55	0	2	6	3
<i>Chimaera monstrosa</i>	0	0	0	0	0	12	6	7	0	33	0	29	7	4	19	4	40	29	0
<i>Coryphaenoides guentheri</i>	0	0	0	27	0	0	123	0	1	65	4	0	7	4	4	0	22	0	0
<i>Coryphaenoides mediterraneus</i>	0	0	0	11	0	33	0	0	8	30	0	0	0	0	4	4	13	0	0
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	194	1892	570	1832	460	206	252	2016	960	364	302	798	680	828	1199	810	2338	3564	4221
<i>Cottunculus thompsonii</i>	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	2	2	3	0	4	0	0	0	0
<i>Deania calcea</i>	6	0	2	0	5	0	0	42	1	0	2	0	5	0	15	0	0	0	3
<i>Epigonus telescopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	3
<i>Etmopterus princeps</i>	0	0	0	0	0	4	0	0	4	6	2	2	0	6	133	26	28	47	0
<i>Etmopterus spinax</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Eurypharynx pelecanooides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gaidropsarus macrophthalmus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Gonostoma bathyphilum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Halargyreus johnsonii</i>	26	1	56	2	0	1	0	19	1	0	17	2	0	0	15	0	0	12	0
<i>Halosaurus macrochir</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Harriotta raleighana</i>	0	1	0	25	0	0	15	0	15	30	12	8	28	22	0	11	48	12	0
<i>Helicolenus dactylopterus</i>	3	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17
<i>Hoplostethus atlanticus</i>	0	0	0	0	0	6	0	4	0	0	0	5	21	0	11	0	0	4	0

ANNEXE 4 (suite)

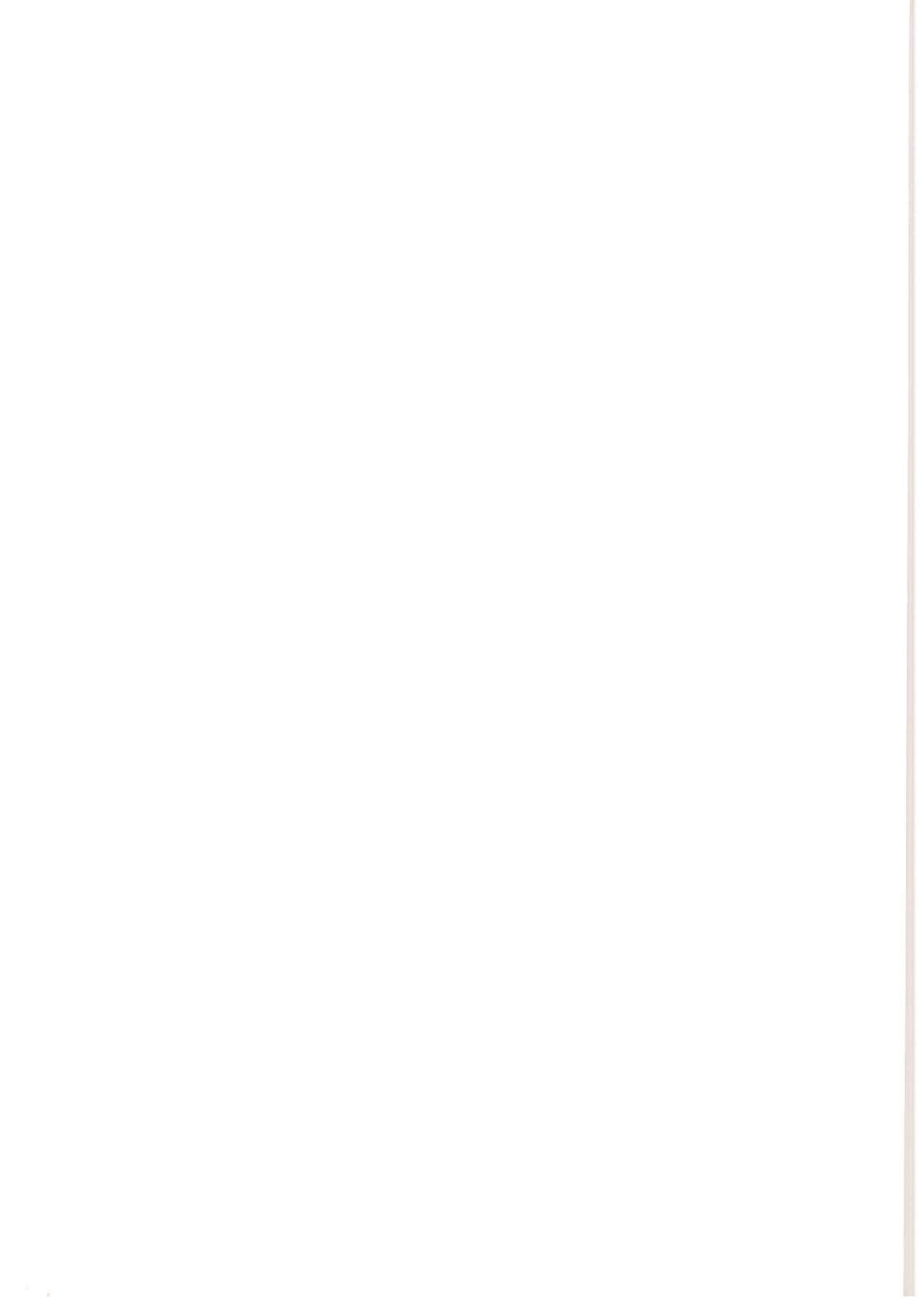
Nombre de poissons par espèce et par trait de chalut standardisé à 4 heures
pour la campagne scientifique Prospec1.

Numéro du trait	2	4	5	6	7	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Hydrolagus affinis</i>	0	0	0	7	0	0	6	0	8	11	0	0	0	0	2	11	8	0	0
<i>Hydrolagus mirabilis</i>	9	0	7	0	6	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	15	2	0	0
<i>Lampadena urophaos atlantica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lampanyctus ater</i>	0	0	0	0	0	219	0	12	9	6	25	24	14	37	4	0	10	14	0
<i>Lepidion eques</i>	57	3	105	0	3	0	0	22	0	0	54	17	2	0	272	0	0	2	17
<i>Lophius piscatorius</i>	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Lycodes sp.</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	2	0	0	0	0
<i>Malacosteus niger</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	2	0	0	0	0	0
<i>Maulisia microlepis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Melanostigma atlanticum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0
<i>Molva dypterygia</i>	2	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	7	2	0	6	0	0	0	0
<i>Mora moro</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myctophidae	0	6	42	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	67
<i>Nemichthys scolopaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Nesiarctus nasutus</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nezumia aequalis</i>	56	0	108	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0
<i>Normichthys operosus</i>	0	1	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Notacanthus bonaparti</i>	33	7	0	4	8	0	0	1	3	0	2	3	2	4	4	0	5	2	0
<i>Notacanthus chemnitzii</i>	0	0	0	0	0	4	69	0	1	4	0	0	0	0	4	0	8	0	0
<i>Notoscopelus kroeyerii</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Oneirodes eschrichtii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0
<i>Paralepis atlantica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Paralepis coregonoides borealis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paraliparis hystrix</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phycis blennoides</i>	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	27	0	0	0	6
<i>Polyacanthoichthys rissoanus</i>	0	0	0	0	0	0	6	0	4	4	0	0	0	0	2	0	3	0	0
<i>Raja bathyphila</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Raja bigelowi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Raja fyllae</i>	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
<i>Raja nidarosiensis</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0
<i>Rhinochimaera atlantica</i>	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Rouleina attrita</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	7	0	0	3	24	0	0	195	0	0
<i>Scopelogadus beanii</i>	2	0	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Scopelosaurus lepidus</i>	0	4	13	0	0	16	18	3	1	0	2	0	2	6	2	0	0	0	0
<i>Serrivomer beanii</i>	0	6	2	2	0	3	6	1	1	0	0	3	12	2	0	0	5	6	3
<i>Spectrunculus grandis</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stomias boa ferox</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	2	0	9
<i>Synaphobranchus kaupii</i>	0	0	0	36	0	0	0	0	7	9	2	2	2	6	19	0	40	2	0
<i>Trachyrincus murrayi</i>	0	42	14	39	136	13	0	10	25	0	0	247	238	9	53	15	56	0	0
<i>Venefica proboscidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	143	0
<i>Xenodermichthys copei</i>	8	0	7	0	0	0	0	0	0	1	62	8	0	0	6	0	0	0	9

ANNEXE 5

Ensemble des espèces capturées par la pêche professionnelle et leurs pourcentages dans les peuplements 1 (800-1 100 m) et 2 (1 100-1 300 m).

Rang	Peuplement 1 800-1 100 m	% en nombre	Peuplement 2 1100-1300 m	% en nombre
1	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	53.51	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	45.32
2	<i>Aphanopus carbo</i>	18.12	<i>Alepocephalus bairdii</i>	18.46
3	<i>Lepidion eques</i>	10.94	<i>Trachyrincus murrayi</i>	14.56
4	<i>Deania calcea</i>	4.43	<i>Aphanopus carbo</i>	4.08
5	<i>Alepocephalus bairdii</i>	2.56	<i>Lepidion eques</i>	3.42
6	<i>Mora moro</i>	2.46	<i>Hoplostethus atlanticus</i>	3.13
7	<i>Molva dypterygia</i>	1.77	Dalatiidae	2.49
8	<i>Hydrolagus affinis</i>	1.38	<i>Caelorinchus labiatus</i>	2.41
9	<i>Hoplostethus atlanticus</i>	1.07	Siki	1.78
10	Siki	1.03	<i>Deania calcea</i>	0.87
11	Dalatiidae	0.46	<i>Hydrolagus affinis</i>	0.82
12	<i>Nezumia aequalis</i>	0.45	<i>Halargyreus johnsonii</i>	0.57
13	<i>Trachyrincus murrayi</i>	0.29	<i>Alepocephalus rostratus</i>	0.46
14	<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	0.28	<i>Apristurus maderensis</i>	0.35
15	<i>Alepocephalus rostratus</i>	0.21	<i>Hydrolagus mirabilis</i>	0.33
16	Rajidae	0.20	<i>Molva dypterygia</i>	0.26
17	<i>Halargyreus johnsonii</i>	0.19	<i>Cottunculus thomsonii</i>	0.14
18	<i>Hydrolagus mirabilis</i>	0.18	Rajidae	0.13
19	<i>Helicolenus dactylopterus</i>	0.12	<i>Neocyttus helgae</i>	0.08
20	<i>Apristurus sp.</i>	0.10	<i>Rouleina sp.</i>	0.06
21	<i>Lophius piscatorius</i>	0.07	<i>Rhinochimaera atlantica</i>	0.06
22	<i>Gaidropsarus vulgaris</i>	0.04	<i>Notacanthus chemnitzii</i>	0.04
23	<i>Cottunculus thomsonii</i>	0.03	<i>Harriotta raleighana</i>	0.03
24	<i>Phycis blennoides</i>	0.03	<i>Nezumia aequalis</i>	0.03
25	<i>Molva molva</i>	0.01	<i>Epigonus telescopus</i>	0.02
26	<i>Epigonus telescopus</i>	0.01	<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	0.02
27	<i>Notacanthus bonapartei</i>	0.01	<i>Notacanthus bonapartei</i>	0.02
28	<i>Notacanthus chemnitzii</i>	0.007	<i>Trachyscorpia cristulata echinata</i>	0.01
29	<i>Argentina silus</i>	0.007	<i>Dalatiidae</i>	0.01
30	<i>Hexanchus griseus</i>	0.004	<i>Bathypterois dubuis</i>	0.009
31	<i>Oxynotus paradoxus</i>	0.003	<i>Argyropelecus sp.</i>	0.007
32	<i>Nesiarchus nasutus</i>	0.003	<i>Coryphaenoides guentheri</i>	0.006
33	<i>Xenodermichthys copei</i>	0.003	<i>Oxynotus paradoxus</i>	0.005
34	<i>Antimora rostrata</i>	0.003	<i>Mora moro</i>	0.004
35	<i>Dalatiidae</i>	0.003	<i>Synaphobranchus kaupi</i>	0.004
36	<i>Raja batis</i>	0.003	<i>Borostomias sp.</i>	0.003
37			<i>Xenodermichthys copei</i>	0.003
38			<i>Spectrunculus grandis</i>	0.003
39			<i>Lycodes sp.</i>	0.002
40			<i>Phycis blennoides</i>	0.002
41			<i>Bathygadus melanobranchus</i>	0.002
42			<i>Pseudotriakis microdon</i>	0.002



ANNEXE 6

**Ensemble des espèces capturées par la pêche professionnelle et leurs pourcentages
dans les peuplements 3 (1 100-1 300/PSB-P49), 4 (1 100-1 300/WPB)
et 5 (1 100-1 300/RT-H).**

Rang	Peuplement 3 1100-1300 m PSB-P49	% en nombre	Peuplement 4 1100-1300 m WPB	% en nombre	Peuplement 5 1100-1300 m RT-H	% en nombre
1	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	56.87	<i>Alepocephalus bairdii</i>	45.67	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	45.50
2	<i>Alepocephalus bairdii</i>	8.76	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	23.99	<i>Alepocephalus bairdii</i>	17.54
3	<i>Trachyrincus murrayi</i>	8.37	<i>Hoplostethus atlanticus</i>	6.53	<i>Trachyrincus murrayi</i>	16.12
4	<i>Aphanopus carbo</i>	4.68	<i>Trachyrincus murrayi</i>	5.95	<i>Aphanopus carbo</i>	4.00
5	<i>Hoplostethus atlanticus</i>	4.03	<i>Lepidion eques</i>	4.80	<i>Lepidion eques</i>	3.38
6	Siki	3.67	<i>Aphanopus carbo</i>	4.05	<i>Caelorinchus labiatus</i>	2.88
7	<i>Halargyreus johnsonii</i>	3.25	Siki	3.03	Dalatiidae	2.79
8	<i>Alepocephalus rostratus</i>	2.84	Dalatiidae	1.72	<i>Hoplostethus atlanticus</i>	2.73
9	<i>Lepidion eques</i>	2.83	<i>Hydrolagus affinis</i>	0.73	Siki	1.41
10	<i>Deania calcea</i>	1.41	<i>Deania calcea</i>	0.70	<i>Deania calcea</i>	0.81
11	<i>Hydrolagus affinis</i>	1.04	<i>Alepocephalus rostratus</i>	0.62	<i>Hydrolagus affinis</i>	0.80
12	Dalatiidae	0.76	<i>Molva dypterygia</i>	0.39	<i>Apristurus sp.</i>	0.38
13	<i>Caelorinchus labiatus</i>	0.36	<i>Apristurus sp.</i>	0.38	<i>Hydrolagus mirabilis</i>	0.38
14	<i>Neocyttus helgae</i>	0.24	<i>Neocyttus helgae</i>	0.32	<i>Molva dypterygia</i>	0.29
15	<i>Cottunculus thomsonii</i>	0.22	<i>Rhinochimaera atlantica</i>	0.23	<i>Halargyreus johnsonii</i>	0.23
16	Rajidae	0.13	<i>Hydrolagus mirabilis</i>	0.18	<i>Cottunculus thomsonii</i>	0.14
17	<i>Apristurus sp.</i>	0.10	<i>Halargyreus johnsonii</i>	0.18	Rajidae	0.14
18	<i>Bathygadus melanobranchus</i>	0.08	<i>Trachyscorpia cristulata echinata</i>	0.17	<i>Alepocephalus rostratus</i>	0.12
19	<i>Rhinochimaera atlantica</i>	0.07	<i>Nezumia aequalis</i>	0.12	<i>Rouleina sp.</i>	0.07
20	<i>Nezumia aequalis</i>	0.07	<i>Caelorinchus labiatus</i>	0.07	<i>Neocyttus helgae</i>	0.04
21	<i>Notacanthus chemnitzii</i>	0.05	<i>Oxynotus paradoxus</i>	0.04	<i>Rhinochimaera atlantica</i>	0.04
22	<i>Notacanthus bonapartei</i>	0.03	<i>Notacanthus chemnitzii</i>	0.04	<i>Harriotta raleighana</i>	0.04
23	<i>Hydrolagus mirabilis</i>	0.02	<i>Cottunculus thomsonii</i>	0.03	<i>Notacanthus chemnitzii</i>	0.03
24	<i>Mora moro</i>	0.02	<i>Phycis blennoideus</i>	0.03	<i>Epigonus telescopus</i>	0.02
25	<i>Oxynotus paradoxus</i>	0.02	<i>Dalattas licha</i>	0.03	<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	0.02
26	<i>Coryphaenoides guentheri</i>	0.02			<i>Nezumia aequalis</i>	0.02
27	<i>Synaphobranchus kaupii</i>	0.02			<i>Notacanthus bonapartei</i>	0.01
28	<i>Pseudotriakis microdon</i>	0.02			<i>Argyropelecus sp.</i>	0.009
29	<i>Dalattas licha</i>	0.02			<i>Dalattas licha</i>	0.008
30					<i>Coryphaenoides guentheri</i>	0.004
31					<i>Borostomias sp.</i>	0.004
32					<i>Xenodermichthys copei</i>	0.004
33					<i>Spectrunculus grandis</i>	0.004
34					<i>Synaphobranchus kaupii</i>	0.003
35					<i>Lycodes sp.</i>	0.003
36					<i>Mora moro</i>	0.002
37					<i>Bathygadus melanobranchus</i>	0.002

ANNEXE 7

Ensemble des espèces capturées lors de la campagne scientifique Prospec1 et leurs pourcentages dans les peuplements 6 (800-1 000 m), 7 (1 100-1 400 m) et 8 (1 500-1 800 m).

Rang	Peuplement 6 Prospec1, 800-1000 m	% en nombre	Peuplement 7 Prospec1, 1100-1400 m	% en nombre	Peuplement 8 Prospec1, 1500-1800 m	% en nombre
1	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	78.66	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	64.44	<i>Coryphaenoides rupestris</i>	65.29
2	<i>Aphanopus carbo</i>	3.57	<i>Alepocephalus bairdii</i>	16.54	<i>Alepocephalus bairdii</i>	11.17
3	<i>Lepidion eques</i>	3.54	<i>Trachyrincus murrayi</i>	3.80	<i>Alepocephalus agassizi</i>	3.39
4	<i>Nezumia aequalis</i>	2.21	<i>Aphanopus carbo</i>	2.48	<i>Coryphaenoides guentheri</i>	3.28
5	<i>Xenodermichthys copei</i>	1.60	<i>Lepidion eques</i>	1.77	<i>Rouleina attrita</i>	2.88
6	Myctophidae	1.52	<i>Centroscymnus crepidater</i>	1.44	<i>Harringtonia raleighana</i>	1.83
7	<i>Halargyreus johnsonii</i>	1.44	<i>Lampanyctus ater</i>	1.26	<i>Notacanthus chemnitzii</i>	1.29
8	<i>Alepocephalus bairdii</i>	1.34	<i>Etmopterus princeps</i>	1.21	<i>Trachyrincus murrayi</i>	1.24
9	<i>Centroscymnus crepidater</i>	1.04	<i>Centroscymnus coelolepis</i>	0.84	<i>Caelorinchus labiatus</i>	1.13
10	<i>Notacanthus bonapartei</i>	0.52	<i>Venefica proboscidea</i>	0.60	<i>Lampanyctus ater</i>	0.87
11	<i>Haliecolenus dactylopterus</i>	0.51	<i>Chimaera monstrosa</i>	0.53	<i>Synphobranchius kaupi</i>	0.80
12	<i>Lampanyctus ater</i>	0.50	<i>Caelorinchus labiatus</i>	0.52	<i>Coryphaenoides mediterraneus</i>	0.74
13	<i>Hydrologus mirabilis</i>	0.36	<i>Harringtonia raleighana</i>	0.44	<i>Apristurus laurussoni</i>	0.70
14	<i>Phycis blennoides</i>	0.34	<i>Apristurus laurussoni</i>	0.40	<i>Bathylagus euryops</i>	0.66
15	<i>Harringtonia raleighana</i>	0.25	<i>Deania calcea</i>	0.33	<i>Etmopterus princeps</i>	0.58
16	<i>Scopelogadus beanii</i>	0.20	<i>Synphobranchius kaupi</i>	0.28	<i>Hydrologus affinis</i>	0.50
17	<i>Deania calcea</i>	0.20	<i>Halargyreus johnsonii</i>	0.25	<i>Scopelogadus beanii</i>	0.38
18	<i>Centrophorus squamosus</i>	0.20	<i>Centroscyllium fabricii</i>	0.25	<i>Catastyx laticeps</i>	0.30
19	<i>Trachyrincus murrayi</i>	0.19	<i>Borostomias antarcticus</i>	0.25	<i>Antimora rostrata</i>	0.29
20	<i>Stomias boa ferax</i>	0.17	<i>Coryphaenoides mediterraneus</i>	0.24	<i>Talismania sp.</i>	0.29
21	<i>Chauliodus sloani</i>	0.15	<i>Coryphaenoides guentheri</i>	0.17	<i>Polyacanthonus rissoanus</i>	0.27
22	<i>Argyroleleus olfersi</i>	0.13	<i>Hydrologus mirabilis</i>	0.16	<i>Bathypterois dubius</i>	0.24
23	<i>Scopelausaurus lepidus</i>	0.11	<i>Phycis blennoides</i>	0.16	<i>Serrivomer beanii</i>	0.20
24	<i>Centroscymnus coelolepis</i>	0.11	<i>Serrivomer beanii</i>	0.15	<i>Borostomias antarcticus</i>	0.19
25	<i>Nesarchus nasutus</i>	0.11	<i>Notacanthus bonapartei</i>	0.14	<i>Borostomias antarcticus</i>	0.19
26	<i>Molva dypterygia</i>	0.09	<i>Hydrologus affinis</i>	0.14	<i>Centroscyllium fabricii</i>	0.16
27	<i>Lophius piscatorius</i>	0.09	<i>Bathylagus euryops</i>	0.13	<i>Aphanopus carbo</i>	0.16
28	<i>Chiasmodon niger</i>	0.09	<i>Scopelogadus beanii</i>	0.12	<i>Centroscymnus coelolepis</i>	0.16
29	<i>Coryphaenoides guentheri</i>	0.08	<i>Molva dypterygia</i>	0.08	<i>Notacanthus bonapartei</i>	0.16
30	<i>Chimaera monstrosa</i>	0.07	<i>Xenodermichthys copei</i>	0.08	<i>Haloraupsis macrochir</i>	0.09
31	<i>Serrivomer beanii</i>	0.07	<i>Cottunculus thompsonii</i>	0.06	<i>Malacosteus niger</i>	0.07
32	<i>Cottunculus thompsonii</i>	0.07	<i>Nezumia aequalis</i>	0.05	<i>Spectranculus grandis</i>	0.06
33	<i>Raja fyllae</i>	0.05	<i>Bathypterois dubius</i>	0.05	<i>Venefica proboscidea</i>	0.06
34	<i>Mora moro</i>	0.05	<i>Normichthys operosus</i>	0.04	<i>Bathytroctes sp.</i>	0.05
35	<i>Epigonus telescopus</i>	0.04	<i>Notacanthus chemnitzii</i>	0.04	<i>Breviraja caerulea</i>	0.05
36	<i>Nemichthys scolopaceus</i>	0.04	<i>Borostomias antarcticus</i>	0.04	<i>Raja bathyphila</i>	0.05
37	<i>Notoscopelus kroeyerii</i>	0.04	<i>Lycodes pallidus</i>	0.04	<i>Gonostoma bathyphillum</i>	0.04
38	<i>Apristurus laurussoni</i>	0.04	<i>Raja fyllae</i>	0.03	<i>Stomias boa ferax</i>	0.04
39	<i>Etmopterus princeps</i>	0.04	<i>Etmopterus spinax</i>	0.03	<i>Chauliodus sloani</i>	0.04
40	<i>Paraliparis hystrix</i>	0.04	<i>Centrophorus squamosus</i>	0.03	<i>Maulisia microlepis</i>	0.03
41	<i>Synphobranchius kaupi</i>	0.04	<i>Catastyx laticeps</i>	0.03	<i>Melanostigma atlanticum</i>	0.03
42	<i>Bathylagus euryops</i>	0.02	<i>Rhinochimaera atlantica</i>	0.03	<i>Deania calcea</i>	0.02
43	<i>Raja nidarosiensis</i>	0.02	Myctophidae	0.03	<i>Eurypharynx pelecanaoides</i>	0.02
44	<i>Antimora rostrata</i>	0.02	<i>Alepocephalus rostratus</i>	0.02	<i>Halargyreus johnsonii</i>	0.02
45	<i>Brosme brosme</i>	0.02	<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	0.02	<i>Scopelausaurus lepidus</i>	0.02
46			<i>Raja bigelowi</i>	0.02	<i>Bathyraja richardsoni</i>	0.02
47			<i>Bathypterois sp.</i>	0.02	<i>Notoscopelus kroeyerii</i>	0.02
48			<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	0.02	<i>Paralepis coregonoides borealis</i>	0.02
49			<i>Rouleina attrita</i>	0.02	<i>Xenodermichthys copei</i>	0.02
50			<i>Onirodes eschrichtii</i>	0.02	<i>Bathysaurus ferox</i>	0.02
51			<i>Lampadena urophaos atlantica</i>	0.02	<i>Centroscymnus crepidater</i>	0.02
52			Bathylagidae	0.01	<i>Chimaera monstrosa</i>	0.02
53			<i>Brosme brosme</i>	0.01	<i>Hydrologus mirabilis</i>	0.02
54			<i>Epigonus telescopus</i>	0.01		
55			<i>Polyacanthonus rissoanus</i>	0.01		
56			<i>Malacosteus niger</i>	0.009		
57			<i>Melanostigma atlanticum</i>	0.009		
58			<i>Paralepis atlantica</i>	0.009		
59			<i>Breviraja caerulea</i>	0.008		
60			<i>Spectranculus grandis</i>	0.007		
61			<i>Argyroleleus olfersi</i>	0.007		
62			<i>Notoscopelus kroeyerii</i>	0.007		
63			<i>Stomias boa ferax</i>	0.007		
64			<i>Gaidropsarus macrophtalmus</i>	0.006		
65			<i>Chauliodus sloani</i>	0.006		

ANNEXE 8

Rappels bibliographiques sur les relations taille-poids des espèces de poissons profonds étudiés.

Les relations taille-poids sont citées dans les tableaux avec les longueurs utilisées par les auteurs, mais elles sont recalculées en fonction de la même longueur afin de permettre une comparaison graphique.

Alepocephalus bairdii

Auteurs	Zone	Date	Relation taille-poids*
présente étude	Ouest des Iles Britanniques	1995-1997	$W=0.0058 \times Lst^{3.1071}$
Connolly & Kelly, 1996	Ouest des Iles Britanniques	1995	$W=0.003 \times Lt^{3.11}$
Gordon & Hunter, 1994	Ouest des Iles Britanniques		$W=0.0043 \times Lst^{3.1645}$
Magnusson <i>et al.</i> , 1998	Dorsale de Reykjanes	1993 1997	$W=0.0047 \times Lst^{3.0873}$ $W=0.0117 \times Lst^{2.9239}$
Piñeiro <i>et al.</i> , 1997	Espagne		$W=0.0036 \times Lt^{3.1701}$

*, W = poids ; Lst = longueur standard ; Lt = longueur totale.

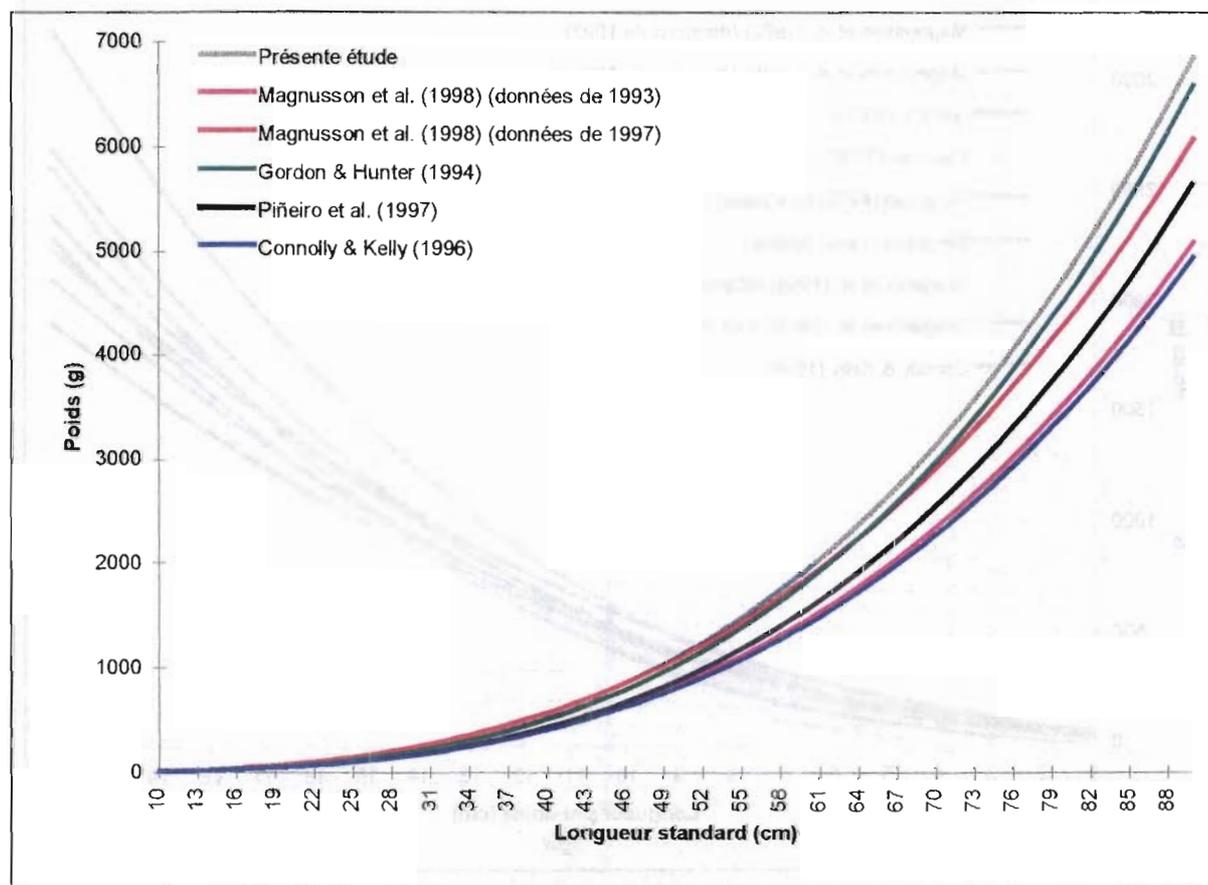


Figure 1. Relations taille-poids de *Alepocephalus bairdii* d'après les données de différents auteurs.

ANNEXE 8 (suite1)

Rappels bibliographiques sur les relations taille-poids des espèces de poissons profonds étudiés.

Coryphaenoides rupestris

Auteurs	Zone	Date	Sexe	Relation taille-poids*
présente étude	Ouest des Iles Britanniques	1995-1997		$W=0.0884 \times Lpa^{3.1985}$
Connolly & Kelly, 1996	Ouest des Iles Britanniques	1995		$W=1.108 \times Lpanus^{2.40}$
Gordon, 1978	Ouest des Iles Britanniques	1975-1977		$W=0.0049 \times Lt^{2.7979}$
Eliassen, 1986	Norvège, nord			$W=0.0063 \times Lt^{2.74}$
Bergstad, 1990	Skagerrak Norvège sud	1984-1987	♂ ♀	$W=0.93 \times Lpa^{2.37}$ $W=0.70 \times Lpa^{2.49}$
Magnusson <i>et al.</i> , 1998	Dorsale de Reykjanes	1993 1997		$W=0.221 \times Lpa^{2.9234}$ $W=0.258 \times Lpa^{2.9319}$
Draganik <i>et al.</i> , 1998	Dorsale médio-Atlantique	1997	♂ ♀	$W=0.026 \times Lt^{2.41}$ $W=0.017 \times Lt^{2.54}$

*, W = poids ; Lpa = longueur pré-anale ; Lpanus = longueur pré-anus ; Lt = longueur totale.

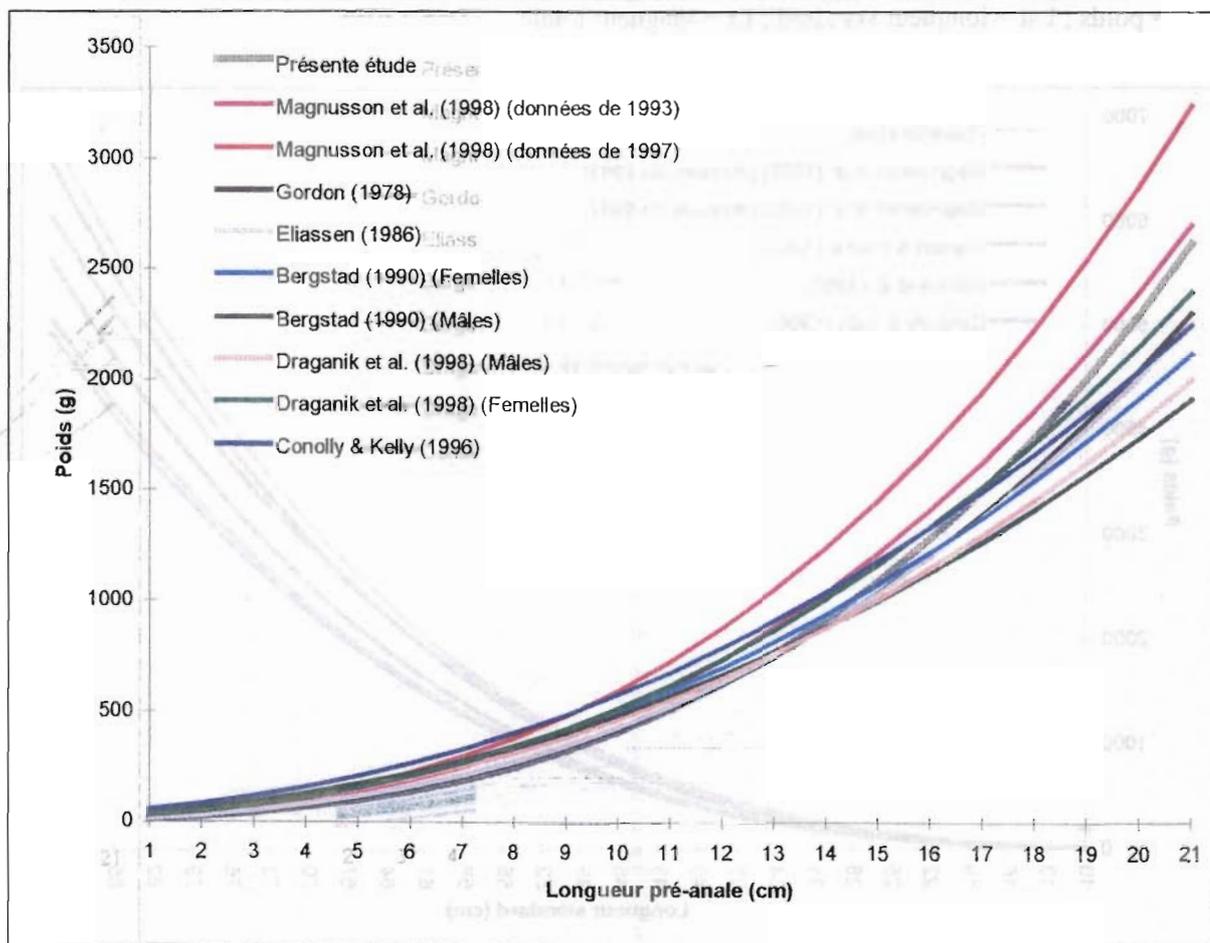


Figure 2. Relations taille-poids de *Coryphaenoides rupestris* d'après les données de différents auteurs.

ANNEXE 8 (suite2)

Rappels bibliographiques sur les relations taille-poids des espèces de poissons profonds étudiés.

Helicolenus dactylopterus

Auteurs	Zone	Date	Relation taille-poids*
présente étude	Ouest des Iles Britanniques	1995-1997	$W=0.025 \times Lst^{3.0488}$
Connolly & Kelly, 1996	Ouest des Iles Britanniques	1995	$W=0.015 \times Lt^{3.03}$
Coull <i>et al.</i> , 1989	Ouest des Iles Britanniques	1956-1968	$W=0.0151 \times Lt^{3.0456}$
Perez & Contreras, 1995	Espagne, nord, Atlantique	1993-1994	$W=0.0104 \times Lt^{3.1504}$
Piñeiro <i>et al.</i> , 1997	Espagne Atlantique		$W=0.025 \times Lt^{2.907}$
Uiblein <i>et al.</i> , 1996	Canaries	1994-1995	$W=0.009 \times Lt^{3.1996}$
Isidro, 1987b	Açores	1985-1986	$W=0.012 \times Lt^{3.115}$
Isidro, 1987a	Açores	1985-1987	$W=0.012 \times Lt^{3.10}$
D'Onghia <i>et al.</i> , 1992	Mer Ionienne Méditerranée	1985-1989	$W=0.017 \times Lt^{3.02}$

*, W = poids ; Lst = longueur standard ; Lt = longueur totale.

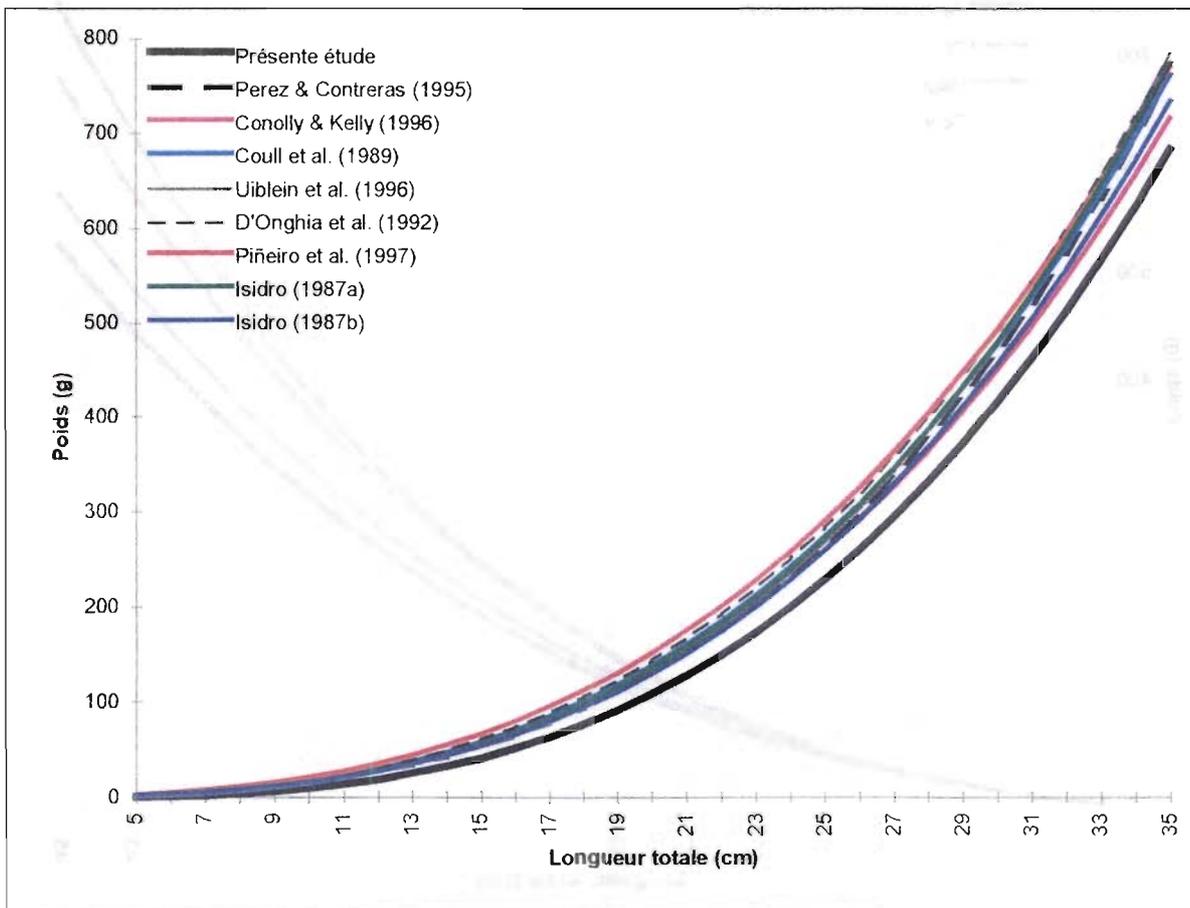


Figure 3. Relations taille-poids de *Helicolenus dactylopterus* d'après les données de différents auteurs.

ANNEXE 8 (suite3)

Rappels bibliographiques sur les relations taille-poids des espèces de poissons profonds étudiés.

Lepidion eques

Auteurs	Zone	Date	Relation taille-poids*
présente étude	Ouest des Iles Britanniques	1995-1997	$W=0.0006 \times Lt^{3.688}$
Connolly & Kelly, 1996	Ouest des Iles Britanniques	1995	$W=0.001 \times Lt^{3.55}$
Magnusson <i>et al.</i> , 1998	Dorsale de Reykjanes	1997	$W=0.0013 \times Lt^{3.4597}$
Perez & Contreras, 1995	Espagne, nord, Atlantique	1993-1994	$W=0.0018 \times Lt^{3.3073}$
Piñeiro <i>et al.</i> , 1997	Espagne Atlantique		$W=0.0016 \times Lt^{3.3607}$

*, W = poids ; Lt = longueur totale.

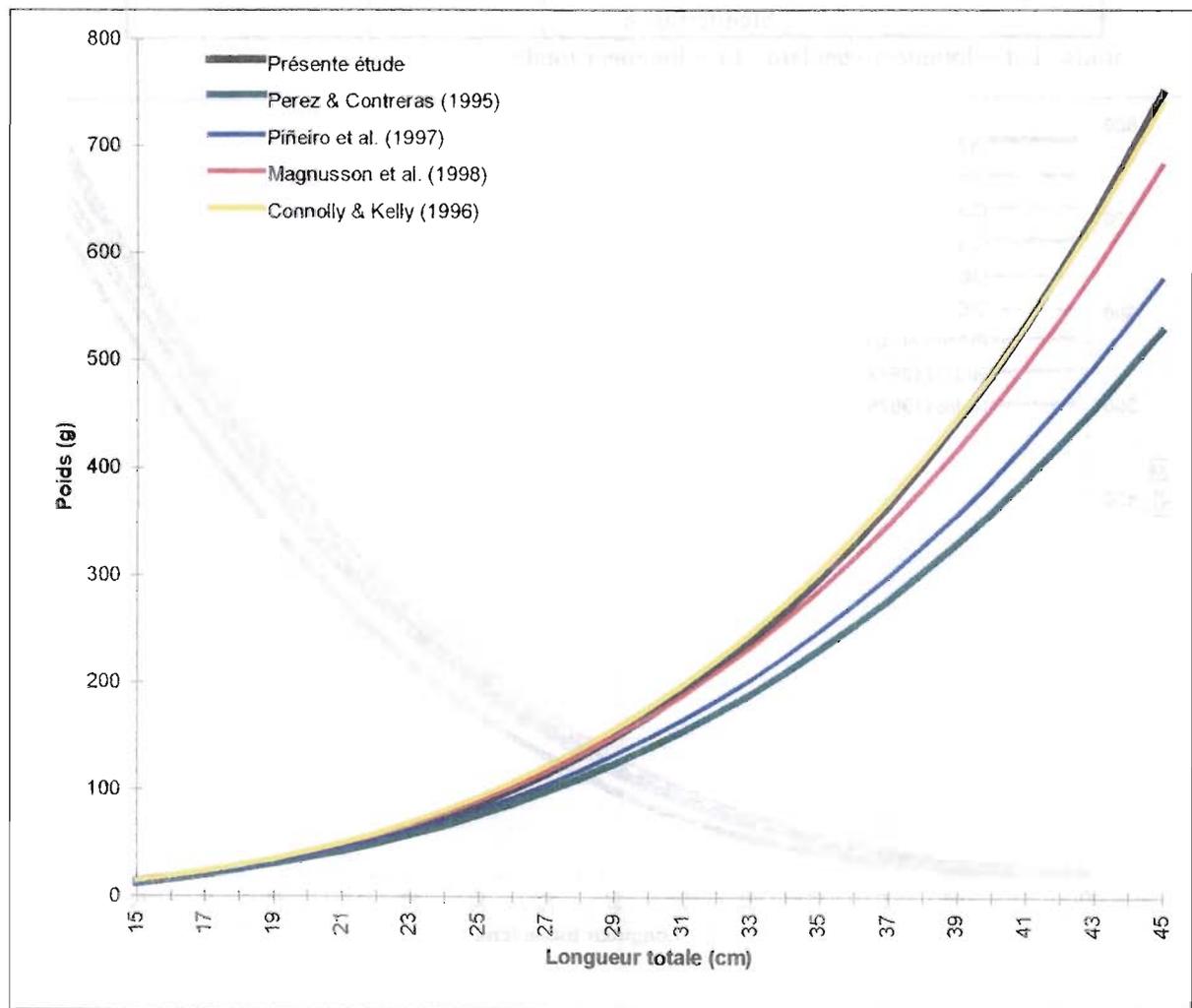


Figure 4. Relations taille-poids de *Lepidion eques* d'après les données de différents auteurs.

ANNEXE 8 (suite4)

Rappels bibliographiques sur les relations taille-poids des espèces de poissons profonds étudiés.

Trachyrincus murrayi

Auteurs	Zone	Date	Relation taille-poids
présente étude	Ouest des Iles Britanniques	1995-1997	$W=0.0012 \times Lt^{3.303}$
Connolly & Kelly, 1996	Ouest des Iles Britanniques	1995	$W=0.156 \times Lpa^{2.59}$
Magnusson <i>et al.</i> , 1998	Dorsale de Reykjanes	1993	$W=0.1045 \times Lpa^{2.6957}$
		1997	$W=0.1128 \times Lpa^{2.7396}$

*, W = poids ; Lt = longueur totale ; Lpa = longueur pré-anale.

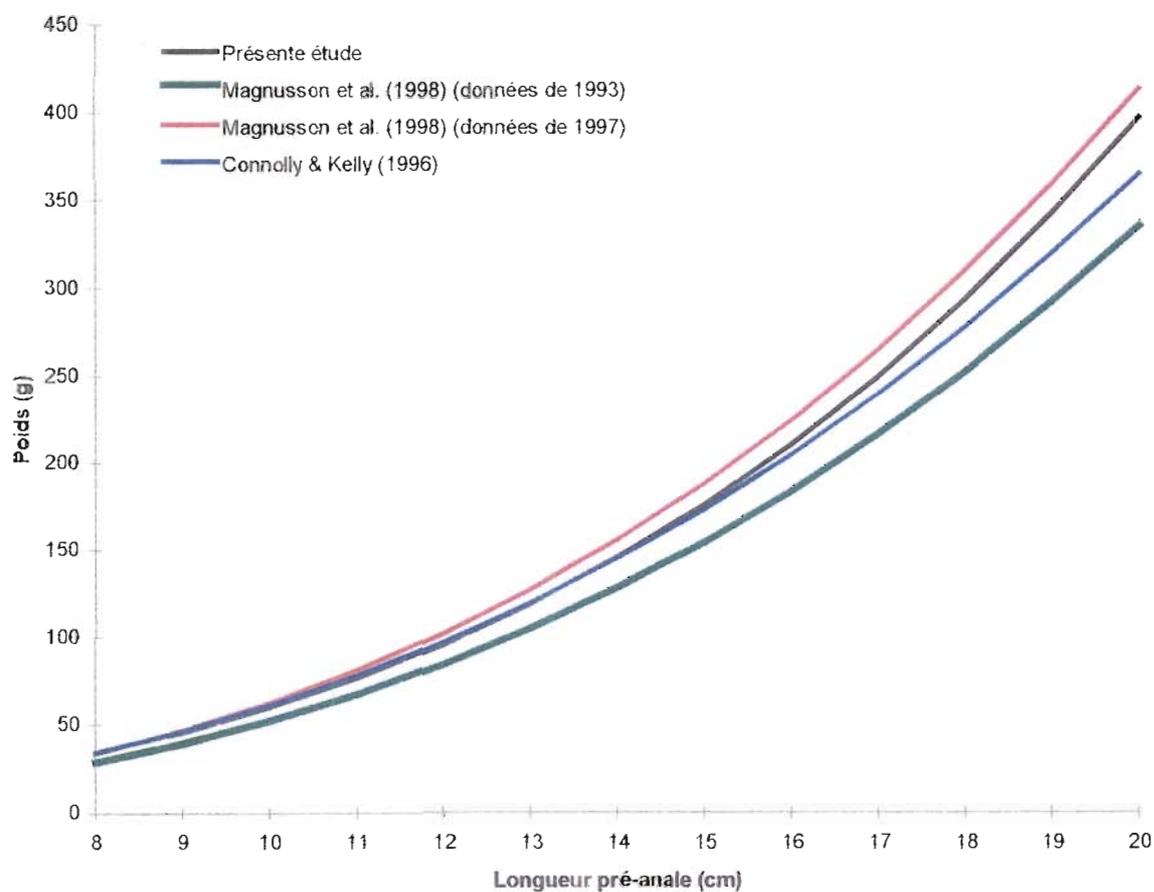


Figure 5. Relations taille-poids de *Trachyrincus murrayi* d'après les données de différents auteurs.

ANNEXE 9

Clés longueur-poids moyen et âge-poids moyen pour *Alepocephalus bairdii*.

Longueur standard (cm)	Poids moyen (g)	Longueur standard (cm)	Poids moyen (g)	Age (année)	Poids moyen (g)
6	1.5	3	42.1
7	2.5	54	1413.8	4	87.6
8	3.7	55	1547.7	5	111.6
9	5.4	56	1533.3	6	119.3
10	7.4	57	1703.9	7	190.4
11	10.0	58	1790.0	8	332.4
12	13.1	59	1787.2	9	366.3
13	16.8	60	2007.1	10	476.3
14	21.1	61	1993.4	11	590.7
15	26.2	62	2223.2	12	834.3
16	32.0	63	2259.0	13	962.6
17	38.6	64	2318.7	14	1587.0
18	46.1	65	2458.3	15	1751.9
19	40.0	66	2620.2	16	2152.5
20	64.0	67	2712.4	17	2441.5
21	74.0	68	2763.8	18	2433.7
22	60.0	69	2918.3	19	2489.5
23	91.7	70	3034.3	20	2705.3
24	122.5	71	3238.9	21	2833.9
25	128.0	72	3262.8	22	2856.0
26	150.0	73	3659.0	23	2955.8
27	135.0	74	3653.1	24	2934.3
28	160.0	75	3828.1	25	2975.0
29	185.0	76	3994.9	26	2868.6
30	200.0	77	4220.0	27	3213.6
31	247.1	78	4203.4	28	3666.7
32	271.1	79	4688.3	29	3979.1
33	297.7	80	4555.0	30	3907.8
34	340.4	81	4777.0	31	3659.0
35	365.0	82	4730.0	32	3659.0
36	385.0	83	5030.0
37	422.0	84	5110.0	34	4688.3
38	467.5	85	5732.3	35	4341.6
39	510.6	86	5944.4	36	3653.1
40	563.3	87	6161.8	37	4170.7
41	600.3	88	6384.5	38	5030.0
42	636.2				
43	711.9				
44	757.3				
45	808.6				
46	849.4				
47	944.2				
48	990.9				
49	1041.3				
50	1122.3				
51	1203.8				
52	1255.8				
53	1351.3				
...	...				

ANNEXE 10

Clés longueur-poids moyen et âge-poids moyen pour *Coryphaenoides rupestris*.

Longueur pré-anale (cm)	Poids moyen (g)	Age (année)	Poids moyen (g)
4	7.5	3	19.5
4.5	10.9	4	29.5
5	15.2	5	39.1
5.5	20.6	6	42.7
6	27.5	7	59.0
6.5	35.2	8	67.0
7	50.0	9	99.3
7.5	50.0	10	118.4
8	70.0	11	159.3
8.5	100.0	12	170.0
9	85.0	13	209.0
9.5	112.5	14	278.8
10	143.0	15	279.9
10.5	161.1	16	346.1
11	200.9	17	454.0
11.5	225.0	18	512.6
12	258.3	19	614.6
12.5	284.3	20	716.5
13	312.0	21	704.2
13.5	358.5	22	734.7
14	411.8	23	854.7
14.5	448.4	24	922.0
15	501.9	25	963.7
15.5	574.7	26	994.5
16	690.5	27	1066.0
16.5	681.8	28	1033.4
17	807.2	29	1147.8
17.5	895.4	30	1175.0
18	992.5	31	1212.1
18.5	995.6	32	1095.2
19	1123.1	33	1351.0
19.5	1269.5	34	1286.2
20	1310.2	35	1345.9
20.5	1281.0	36	1352.9
21	1485.2	37	1622.1
21.5	1499.2	38	2097.4
22	1736.9	39	1406.5
22.5	1684.0	40	1679.4
23	1922.5	41	1164.0
23.5	1991.7	42	1383.1
24	2296.5	43	1640.8
24.5	2255.0	44	1551.8
25	2425.0	45	1443.6
25.5	2787.9	46	1922.5
26	2966.5
26.5	3152.9	54	1684.0
27	3347.1		

ANNEXE 11

Clés longueur-poids moyen et âge-poids moyen pour *Helicolenus dactylopterus*.

Longueur standard (cm)	Poids moyen (g)	Age (année)	Poids moyen (g)
9	25.0	1	28.8
9.5	25.0	2	31.0
10	27.0	3	44.7
10.5	30.0	4	90.6
11	35.0	5	112.7
11.5	40.0	6	136.5
12	49.2	7	176.3
12.5	60.6	8	213.4
13	63.7	9	232.3
13.5	72.0	10	292.1
14	77.4	11	304.8
14.5	87.1	12	322.0
15	95.4	13	356.0
15.5	104.6	14	358.8
16	115.9	15	412.6
16.5	129.6	16	420.1
17	140.4	17	440.6
17.5	155.4	18	454.4
18	166.6	19	499.5
18.5	182.6	20	482.8
19	198.2	21	623.7
19.5	210.2	22	556.5
20	230.7	23	585.0
20.5	251.1	24	651.1
21	265.1	25	710.9
21.5	293.4	26	326.1
22	331.3
22.5	333.9	28	775.0
23	351.7	29	748.4
23.5	385.7	30	580.2
24	420.3
24.5	431.0	33	652.1
25	472.3
25.5	481.5	38	1015.0
26	543.0
26.5	532.9	43	910.0
27	580.2		
27.5	585.0		
28	652.1		
28.5	717.0		
29	710.9		
29.5	770.3		
30	775.0		
...	...		
31.5	910.0		
32	979.0		
32.5	1015.0		

ANNEXE 12

Protocole d'inclusion des otolithes.

Les otolithes sont inclus dans une résine coulée dans des moules qui font une trentaine de centimètres de long, 5 cm de large et de 3 à 4 cm de profondeur. Le bord des moules est gradué de repères.

Une première couche de quelques millimètres de résine est coulée dans le moule. Elle est composée de :

- ◆ 90 g de résine polyester,
- ◆ 15 g de colorant noir,
- ◆ 4 ml de peroxyde organique '104',
- ◆ 5 gouttes d'accélérateur '204'.

A l'aide des repères numérotés, des lignes sont tracées dans la largeur de la résine à intervalles réguliers.

Cinq à 6 otolithes par ligne sont déposés sur la première couche de résine ; ils sont placés sur le côté proximal, et le *nucleus* repéré visuellement est positionné sur la ligne.

La deuxième couche de résine est ensuite coulée ; une deuxième ligne est tracée en surface pour repérer l'emplacement des *nuclei*.

Au bout d'une journée de durcissement, les blocs de résine sont démoulés et sont prêts à être coupés.

ANNEXE 13

Nombre de poissons échantillonnés pour l'établissement des structures en taille, par année, gamme bathymétrique et aire géographique.

	1995 trimestre IV	1996 trimestres I, II, III, IV	1997 trimestres I, II, III	Total
<i>Alepocephalus bairdii</i>	95	259	926	1 304
<i>Coryphaenoides rupestris</i>	489	1 341	1 231	3 061
<i>Helicolenus dactylopterus</i>	18	433	1 536	1 987
<i>Aphanopus carbo</i>		164	154	322
<i>Lepidion eques</i>		111	156	267
<i>Trachyrincus murrayi</i>			365	365
<i>Caelorinchus occa</i>			169	169

Alepocephalus bairdii

	P49	PSB	WPB	RT	H	Total
800				38	58	96
1 000	25	15	14	218	403	675
1 200		30	11	465	27	533
Total	25	45	25	721	488	1 304

Coryphaenoides rupestris

	P49	PSB	WPB	RT	H	Total
800				800	240	1 040
1 000	16	69	65	841	464	1 455
1 200		175	72	319		566
Total	16	244	137	1 960	704	3 061

Helicolenus dactylopterus

	P49	PSB	WPB	RT	H	Total
200				293	1 222	1 515
400	51					51
600				166	154	320
800				43	58	101
Total	51			502	1 434	1 987

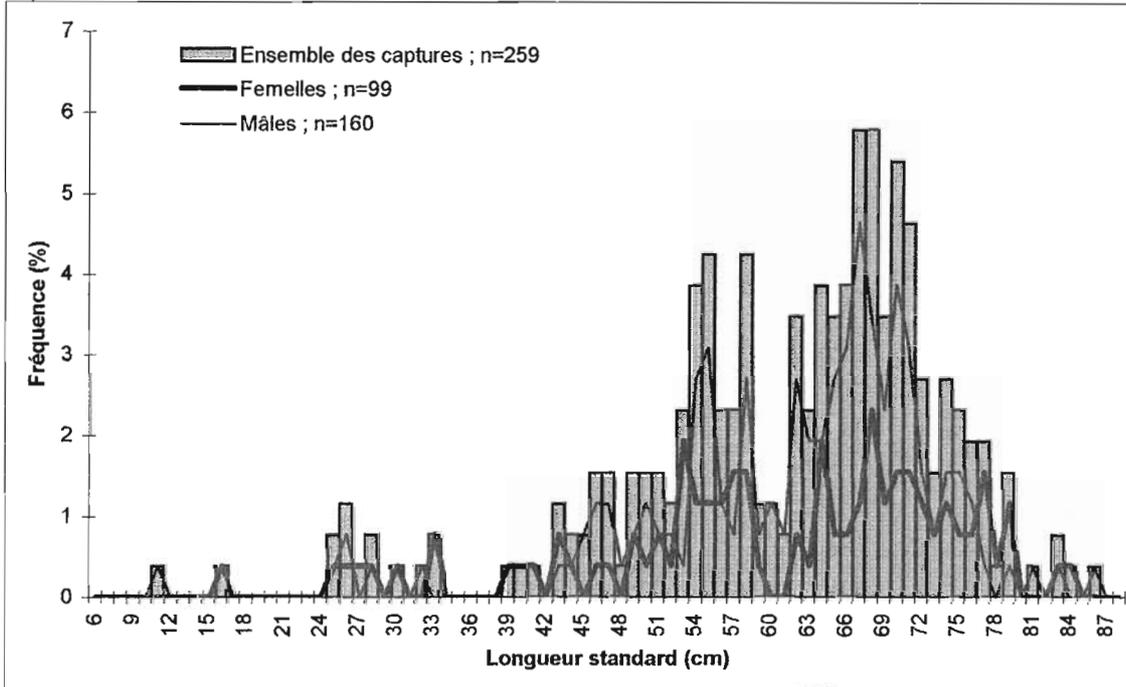
ANNEXE 15 (suite2)
Clé taille-âge des mâles *Coryphaenoides rupestris*.

Longueur pré-anale (cm)	Age (année)																																						Total
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	39	44			
4		1																																				1	
5.5	1			1																																		2	
6		3	2		1																																	6	
6.5	1	2			1	1																															5		
7			1	3	1	3		1																													9		
7.5			2	4	3				1	1																											11		
8			1			2	2				1	1																									5		
8.5						3		2	1	1	1	1	1			1																					10		
9						1	1	1	3	1	5	1	2	1																							16		
9.5							1	1	1	1	1	1	1	1	2	1																					8		
10								1	2		2	3	2	2	1	1	1																				16		
10.5							1	1			1	2	4		2	1																					16		
11											2	4	4	4		1	2												1								20		
11.5									2	1	1	3	3	2	1	4		2	2	1	2	1															25		
12										2		2	2	3	3	5	4	3	2	5	1	1	1														34		
12.5								1				3	1	2	3	3	2	2	2	2	2	1						1	1								24		
13											2		2	7	3	3	4	5	1	3	1	3	1	3	1	3	1	1								40			
13.5												2	3	1	3	7	3	2	4	3	3	3	3	4	1	1										39			
14									1			1	3	4	4	10	9	5	3	7	2	1		1	4	2					1					58			
14.5															2	6	5	5	6	2		6	1		1	1	2	1								38			
15												1	3	4	8	6	5	4	5	5	4	2	1	1	1	2				2	1	1			56				
15.5										1		1		1	4	6	7	8	5	5		3	5			1	1									48			
16												2	3	3	1	6	3	2	5	6	1		3	2	1	2	1	2								41			
16.5											1	1	2	1	4	4	6	9	4	2	2	1		1	1	1	1	1	2	1	2	1		1	1	44			
17													1		2	3	2	3	3	6	5	3	3	1	2	2	2							1	1	41			
17.5																4	3	5	3	3	2	1	3	5	3	1	2	2								35			
18																1		2		3	2	1	1	1	4	2	1	2	1	2				2	2	24			
18.5																1	1	1		4	2	1			2		2									14			
19																1	1	1		1	1	3	1			1										16			
19.5																1		2	1	1	1		1	1	1										1	1	16		
20																						1															5		
20.5																			1																		2		
21																				1							1										4		
22																																						2	
22.5																																						1	
24																																						1	
29.5																												1										1	
Total	2	6	6	8	5	11	5	8	9	10	16	15	32	28	35	62	59	50	64	59	42	39	27	24	15	24	13	12	8	15	8	6	6	3	1	1	734		
Longueur moyenne	6.0	5.8	7.0	7.1	7.2	7.6	9.1	9.1	9.8	10.4	10.6	11.2	12.0	12.7	13.5	13.9	14.8	14.9	14.9	15.1	15.6	15.9	15.6	15.5	16.0	17.2	15.9	16.3	18.1	18.2	18.1	18.0	19.6	17.7	22.0	17.0			

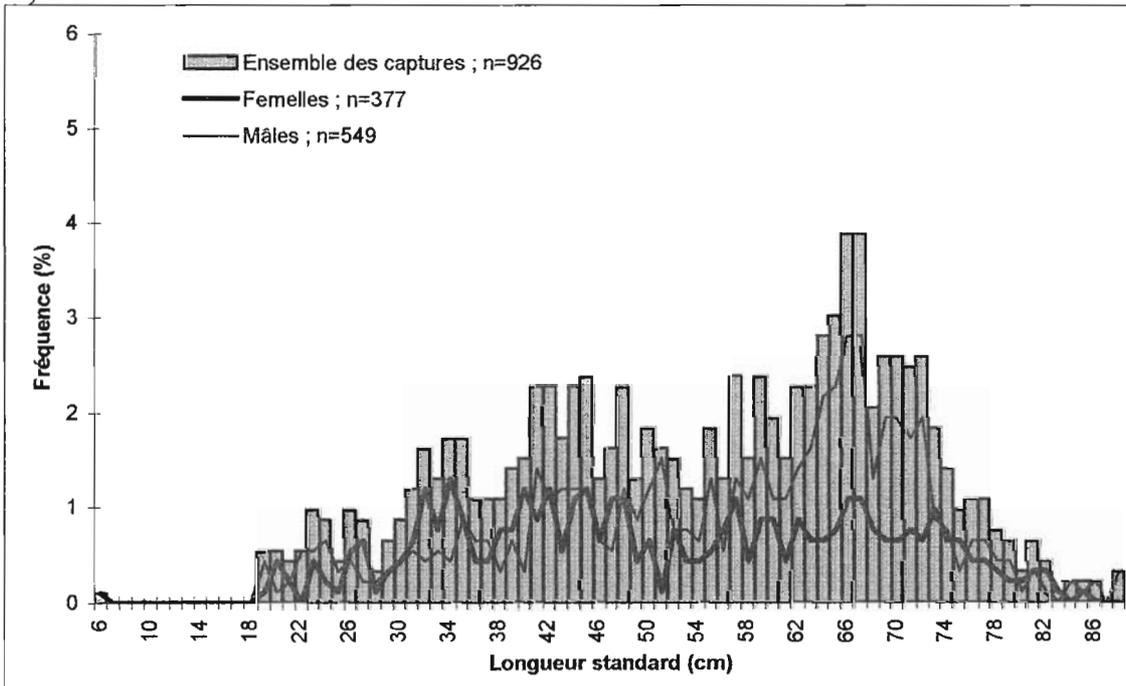
ANNEXE 17

Distributions en taille de *Alepocephalus bairdii* en 1996 (A) et 1997 (B).

A) 1996



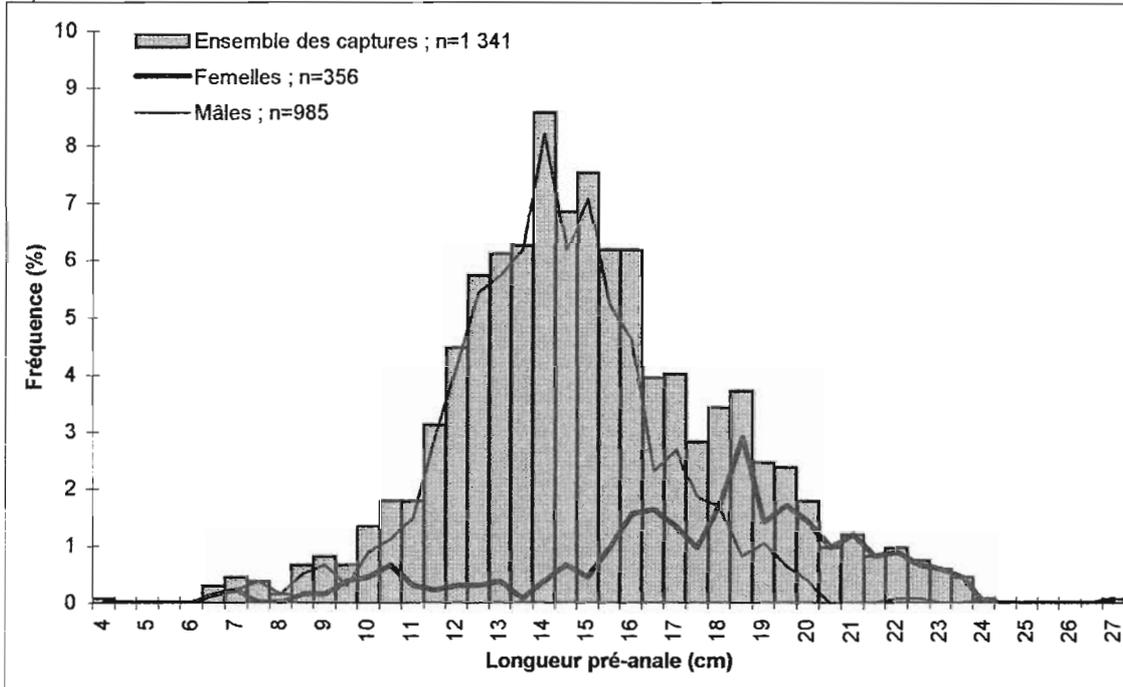
B) 1997



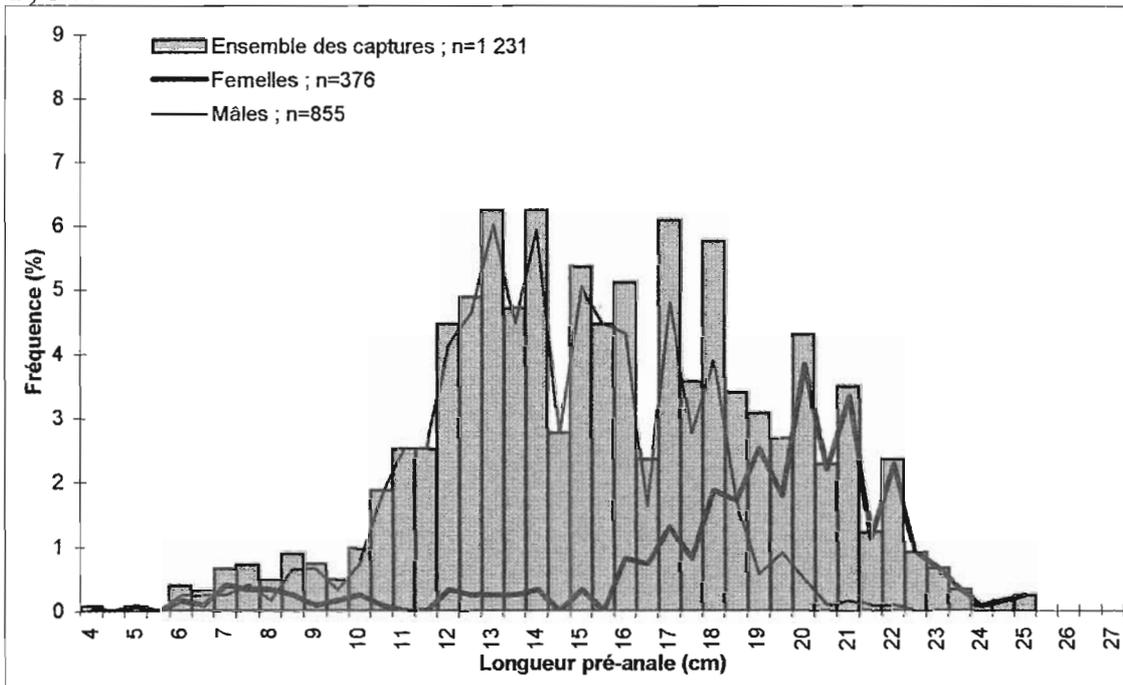
ANNEXE 18

Distributions en taille de *Coryphaenoides rupestris* en 1996 (A) et 1997 (B).

A) 1996



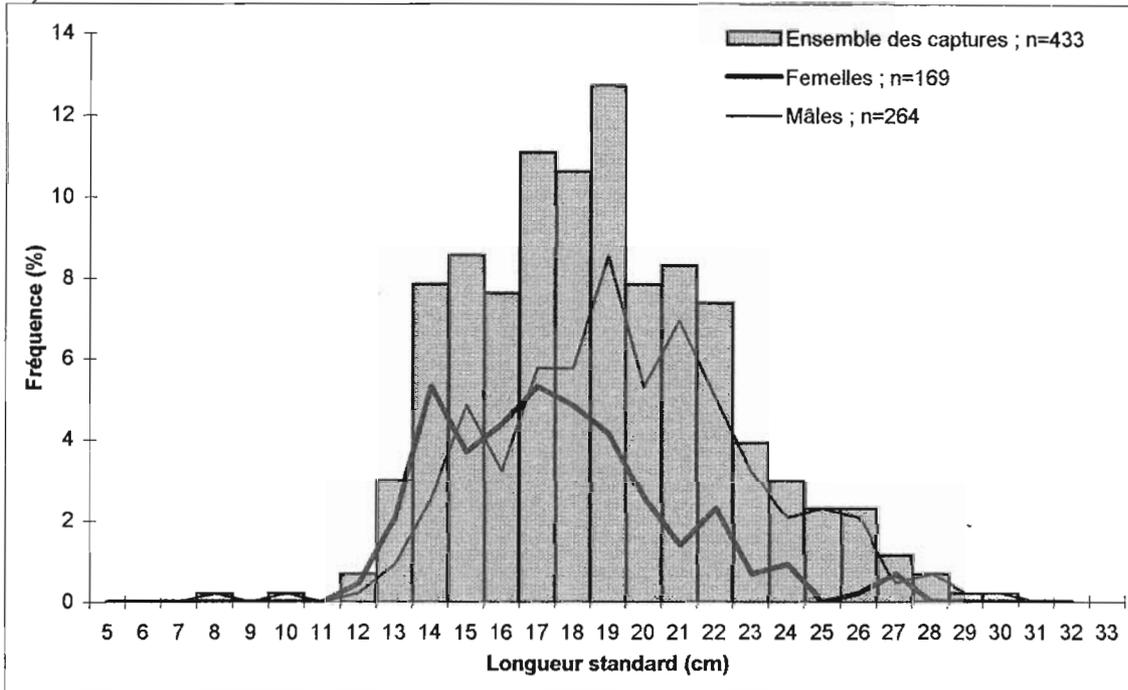
B) 1997



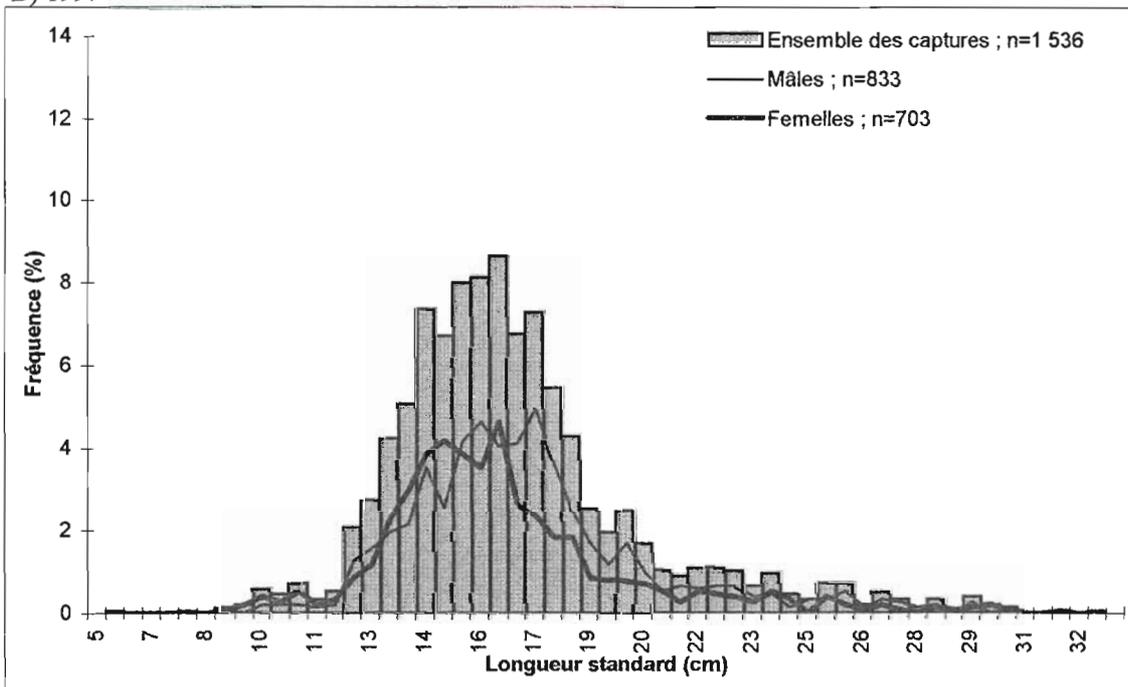
ANNEXE 19

Distributions en taille de *Helicolenus dactylopterus* en 1996 (A) et 1997 (B).

A) 1996



B) 1997



ANNEXE 20

Protocoles pour la préparation des coupes histologiques de gonades.

Fixateur de Bouin

200 ml de formol

50 ml d'acide acétique

750 ml de solution mère de Bouin (solution aqueuse saturée en acide picrique)

Déshydratation et paraffinage des échantillons de gonades

3 bains d'alcool 50°	3×1h30*
3 bains d'alcool 70°	3×1h30*
3 bains d'alcool 95°	3×1h30*
3 bains d'alcool 100°	3×1h30*
3 bains de toluène	3×3h00*
3 bains de paraffine	2×4h00 + 1 nuit*

mise en blocs de paraffine

*, temps minimum

Coloration APS-hématoxyline-jaune de mars (Martoja & Martoja, 1967)

Déparaffinage et réhydratation

Toluène	2 bains de 10'
Alcool 100°	2 bains de 10'
Alcool 95°	2 bains de 10'
Eau courante	10'
Eau	5'

APS (Acide Périodique-Schiff)

Acide périodique (1% dans l'eau)	10'
Eau courante	10'
Rinçage à l'eau distillée	
Réactif de Schiff	10'
Rinçage à l'eau distillée	
Eau courante	10'

Coloration de fond

Hématoxyline de Groat	3'
Eau courante	10'
Jaune de mars (saturé dans l'alcool)	30"
Eau courante	10'

Déshydratation

Alcool 100°	2 bains de 10'
Toluène	2 bains de 10'

Liquide de Gilson

100 ml d'alcool 60°

880 ml d'eau distillée

15 ml d'acide nitrique 80 %

20 g de chlorure mercurique

18 ml d'acide acétique glacial

ANNEXE 21

Ogives de maturité des femelles et des mâles de *Alepocephalus bairdii* par classes de taille et d'âge.

FEMELLES				MALES			
Longueur standard (cm)	Proportion de matures	Age (année)	Proportion de matures	Longueur standard (cm)	Proportion de matures	Age (année)	Proportion de matures
28	0.00	3	0.00	19	0.00	3	0.00
29	0.00	4	0.00	20	0.00	4	0.03
30	0.00	5	0.00	21	0.00	5	0.03
31	0.00	6	0.00	22	0.20	6	0.04
32	0.00	7	0.00	23	0.00	7	0.04
33	0.00	8	0.00	24	0.00	8	0.05
34	0.00	9	0.00	25	0.25	9	0.04
35	0.00	10	0.08	26	0.00	10	0.06
36	0.00	11	0.08	27	0.00	11	0.06
37	0.00	12	0.19	28	0.00	12	0.15
38	0.00	13	0.20	29	0.00	13	0.15
39	0.00	14	0.45	30	0.00	14	0.34
40	0.00	15	0.44	31	0.20	15	0.42
41	0.00	16	0.62	32	0.00	16	0.57
42	0.00	17	0.75	33	0.00	17	0.70
43	0.00	18	0.79	34	0.00	18	0.73
44	0.00	19	0.78	35	0.13	19	0.71
45	0.00	20	0.82	36	0.00	20	0.77
46	0.00	21	0.87	37	0.00	21	0.83
47	0.00	22	0.90	38	0.00	22	0.86
48	0.83	23	0.93	39	0.00	23	0.90
49	0.00	24	0.90	40	0.00	24	0.89
50	0.00	25	0.93	41	0.00	25	0.90
51	0.33	26	0.91	42	0.00	26	0.89
52	0.20	27	0.96	43	0.08	27	0.94
53	0.50	28	1.00	44	0.08	28	0.98
54	0.33	29	1.00	45	0.00	29	0.97
55	0.50	30	0.94	46	0.00	30	0.94
56	0.70	31	1.00	47	0.09	31	1.00
57	0.80	32	1.00	48	0.00	32	1.00
58	0.56	34	1.00	49	0.15	34	1.00
59	0.78	35	1.00	50	0.06	35	1.00
60	0.58	36	1.00	51	0.19	36	1.00
61	0.71	37	1.00	52	0.08	37	1.00
62	0.75	38	1.00	53	0.22	38	1.00
63	0.95			54	0.21		
64	0.77			55	0.19		
65	1.00			56	0.40		
66	0.95			57	0.50		
67	1.00			58	0.56		
68	1.00			59	0.63		
69	1.00			60	0.62		
70	1.00			61	0.72		
71	1.00			62	0.89		
72	1.00			63	0.92		
73	1.00			64	0.81		
74	1.00			65	0.93		
75	1.00			66	0.88		
76	1.00			67	0.98		
77	1.00			68	1.00		
78	1.00			69	1.00		
79	1.00			70	0.97		
80	1.00			71	0.97		
81	1.00			72	1.00		
82	1.00			73	1.00		
83	1.00			74	1.00		
84	1.00			75	1.00		
85	1.00			76	1.00		
86	1.00			77	0.90		
87	1.00			78	1.00		
88	1.00			79	1.00		
89	1.00			80	1.00		
90	1.00			81	1.00		
91	1.00			82	1.00		
92	1.00			83	1.00		
93	1.00			84	1.00		
				85	1.00		
				86	1.00		
				87	0.00		
				88	1.00		

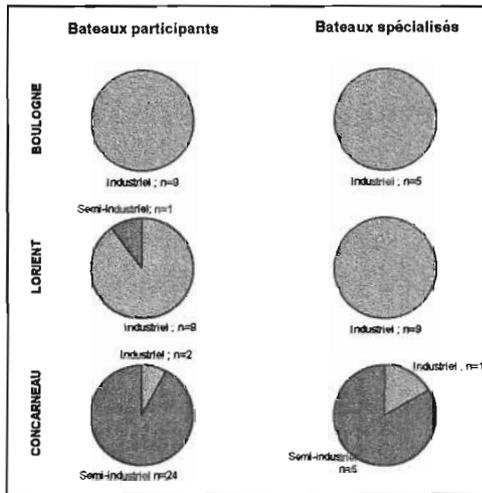
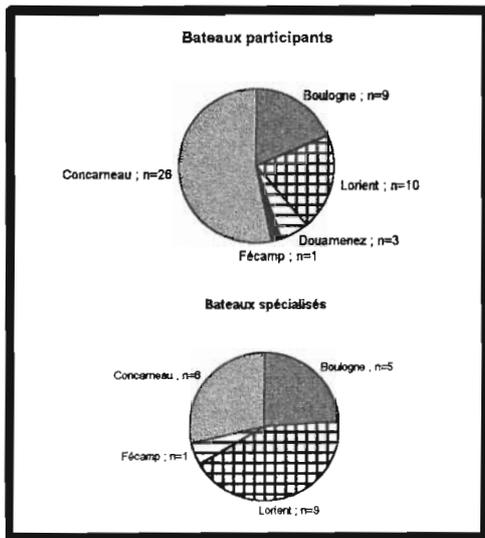
ANNEXE 22

Ogives de maturité des femelles de *Coryphaenoides rupestris* par classes de taille et d'âge.

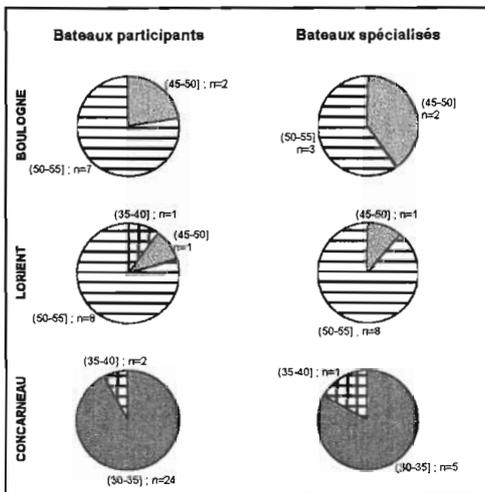
Longueur pré-anale (cm)	Proportion de matures	Age (année)	Proportion de matures
5	0.00	1	0.00
5.5	0.00	3	0.00
6	0.00	4	0.00
6.5	0.00	5	0.00
7	0.00	6	0.00
7.5	0.00	7	0.00
8	0.00	8	0.00
8.5	0.00	9	0.11
9	0.00	10	0.14
9.5	0.00	11	0.27
10	0.31	12	0.29
10.5	0.29	13	0.40
11	0.43	14	0.57
11.5	0.75	15	0.55
12	0.55	16	0.71
12.5	0.56	17	0.75
13	0.82	18	0.83
13.5	0.70	19	0.88
14	0.92	20	0.90
14.5	0.85	21	0.88
15	0.87	22	0.91
15.5	0.96	23	0.94
16	1.00	24	0.95
16.5	0.98	25	0.95
17	0.98	26	0.96
17.5	1.00	27	0.97
18	1.00	28	0.98
18.5	1.00	29	0.97
19	1.00	30	0.97
19.5	1.00	31	0.98
20	1.00	32	0.98
20.5	1.00	33	0.99
21	1.00	34	0.99
21.5	1.00	35	1.00
22	1.00	36	1.00
22.5	1.00	37	1.00
23	1.00	38	1.00
23.5	1.00	39	1.00
24	1.00	40	1.00
24.5	1.00	41	1.00
25	1.00	42	1.00
25.5	1.00	43	1.00
26	1.00	44	0.99
26.5	1.00	45	1.00
27	1.00	46	1.00
		54	1.00

ANNEXE 23

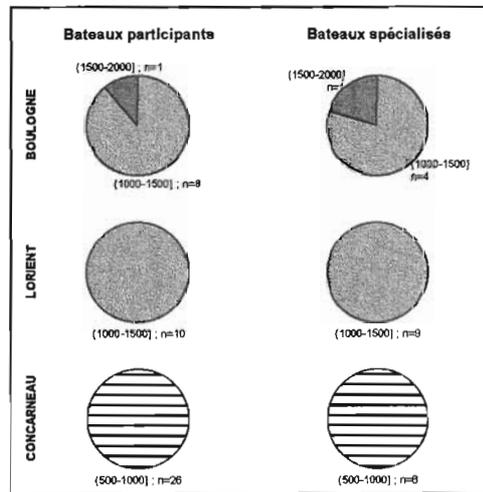
Caractéristiques des bateaux ayant pratiqué la pêche profonde en 1997.



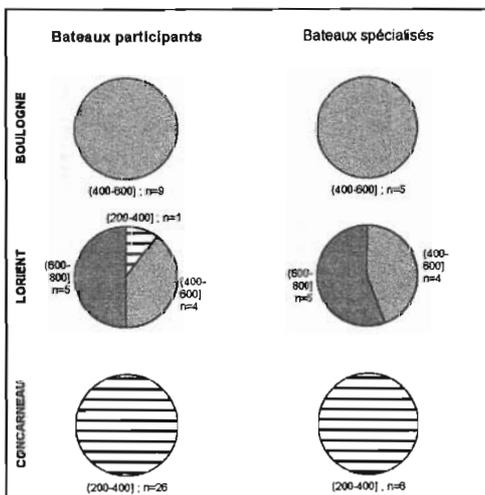
Type de bateau



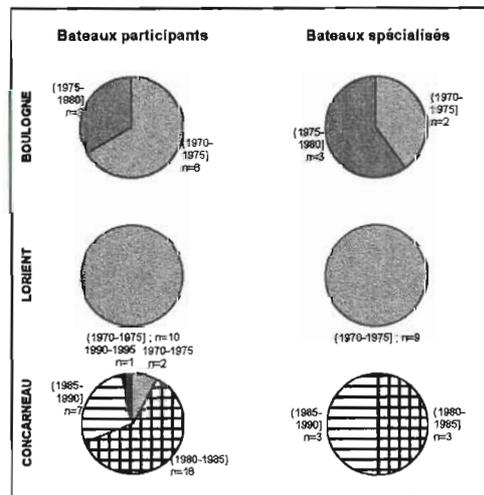
Longueur (m)



Puissance (kw)



Jauge (tonneaux)

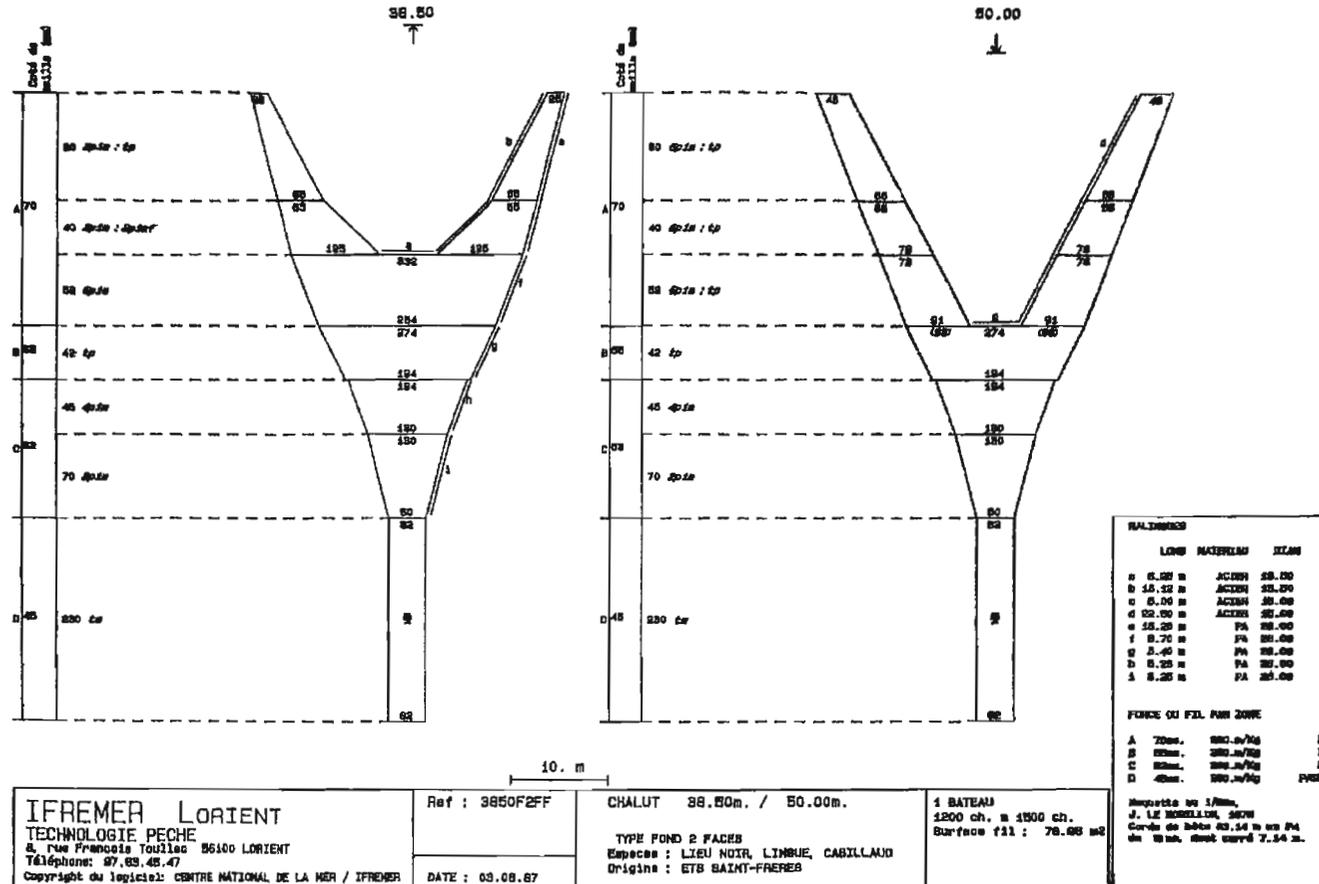


Année de construction

ANNEXE 24 (suite1)

Caractéristiques des engins de pêche utilisés par les bateaux boulonnais, lorientais et concarnois.

B) 38.50 m



PUBLICATIONS ET COLLOQUES

PUBLICATIONS

- Allain V. et Kergoat B. 1997. Biodiversité et stratégies démographiques des populations de poissons profonds de l'Atlantique nord-est soumises à la pression de la pêche. *Vie et Milieu*, **47**(4) : 285-294.
- Allain V. 1999. Fecundity of the deep-sea fish in the north-east Atlantic *Alepocephalus bairdii* (Pisces, Alepocephalidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **79** : 765-767.
- Allain V. 1999. Reproductive strategies of 3 deep-sea fish from the north-east Atlantic Ocean. *Fisheries Research*, (Acceptée).
- Lorance P., Dupouy H. and Allain V. 1999. Assessment of the roundnose grenadier (*Coryphaenoides rupestris*) stock in the Rockall Trough and neighbouring areas (ICES Sub-Areas V, VI and VII). *Fisheries Research*, (Acceptée).
- Allain V., Biseau A. and Kergoat B. Deep-sea French fishery and discards in the north-east Atlantic Ocean. (En préparation).

COLLOQUES

- "Workshop on deep-sea fishes". Horta (Açores, Portugal). 12-18 octobre 1998. Groupe de travail collatéral entre la France et le Portugal sur la biologie des espèces profondes.
- "ICES Annual Science Conference". Cascais (Portugal). 16-19 septembre 1998. Congrès international.
- Communications (publiées) :
- Allain V. 1998. Reproduction and fecundity of 3 species of deep-sea fish from the north-east Atlantic Ocean. *ICES*, **CM1998/O4**.
- Dupouy H., Allain V. & Kergoat B. 1998. The discards in the French fishery of roundnose grenadier in ICES sub-areas VI and VII. *ICES*, **CM1998/O20**. (présentée par V. Allain).
- Poster (publié) :
- Lorance P., Dupouy H. & Allain V. 1998. Assessment of the roundnose grenadier (*Coryphaenoides rupestris*) stock in the Rockall Trough and neighbouring areas (ICES Sub-Areas V, VI and VII). *ICES*, **CM1998/O60**.
- "Workshop on age determination and reproduction of deep water fish species". Vigo (Espagne). 30 mars-2 avril 1998. Groupe de travail européen.

"Forum des doctorants". Brest. 12 mars 1998. Forum de l'école doctorale des sciences de la mer de l'Université de Bretagne Occidentale.

Poster :

Allain V. et Kergoat B. Reproductive strategies of 3 species of deep-sea fishes in a variable or stable environment.

"Aquatic life cycle strategies - Survival in a variable environment". Plymouth (Royaume-Uni). 14-17 avril 1997. Congrès international.

Poster :

Allain V. et Kergoat B. Reproductive strategies of 3 species of deep-sea fishes in a variable or stable environment.

"Workshop on age determination of deep water fish species". Concarneau (France). 2-9 avril 1997. Groupe de travail européen.

"Forum des doctorants". Brest. 18 mars 1997. Forum de l'école doctorale des sciences de la mer de l'Université de Bretagne Occidentale.

Communication :

Allain V. La pêche profonde en danger ?.

"Biodiversité en milieu dispersif". Paris. 18-20 novembre 1996. Congrès national.

Communication :

Allain V. et Kergoat B. Biodiversité et stratégies démographiques des populations de poissons profonds de l'Atlantique nord-est soumises à la pression de la pêche.

"Deep-water fishes". Aberdeen (Royaume-Uni). 1-5 juillet 1996. Congrès international.

Poster :

Allain V., Kergoat B. et Quiniou L. Preliminary studies on discards, reproduction and fecundity of deep-sea fishes from Rockall Trough.

"Biodiversité des ressources marines renouvelables". Nantes. 16-17 avril 1996. Colloque national IFREMER.

Communication :

Allain V. et Dupouy H. Composition en espèces, structures de taille des captures de la pêche française de poissons profonds.

