



**HAL**  
open science

# Influence des variations des facteurs environnementaux sur la croissance de poissons de l'atlantique

Alexander José Barrios Rodriguez

► **To cite this version:**

Alexander José Barrios Rodriguez. Influence des variations des facteurs environnementaux sur la croissance de poissons de l'atlantique. Biodiversité et Ecologie. Agrocampus Ouest, 2017. Français. NNT : 2017NSARH100 . tel-01661628

**HAL Id: tel-01661628**

**<https://theses.hal.science/tel-01661628v1>**

Submitted on 12 Dec 2017

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

AGRO  
CAMPUS  
OUEST

A. J. BARRIOS RODRIGUEZ • 21 février 2017

Thèse AGROCAMPUS OUEST  
sous le label de l'Université Bretagne Loire  
pour obtenir le grade de  
**DOCTEUR D'AGROCAMPUS OUEST**  
Spécialité Écologie

ÉCOLE DOCTORALE • Vie - Agro - Santé (VAS)  
LABORATOIRE D'ACCUEIL • Écologie et Modèles pour  
l'Halieutique - EMH Ifremer Nantes

**Influence des variations  
des facteurs environnementaux  
sur la croissance de poissons  
de l'Atlantique**

**Olivier LE PAPE**  
Professeur, AGROCAMPUS OUEST UMR INRA-AO ESE / *président*

**Michel BERTIGNAC**  
Cadre de recherche, IFREMER / *rapporteur*

**Jacques PANFILI**  
Directeur de recherche, IRD / *rapporteur*

**Marie-Joëlle ROCHET**  
Cadre de recherche, IFREMER / *directrice de thèse*



## THÈSE / AGROCAMPUS OUEST

DOCTEUR DE L'INSTITUT SUPERIEUR DES SCIENCES AGRONOMIQUES,  
AGRO-ALIMENTAIRES, HORTICOLES ET DU PAYSAGE

Spécialité : Biologie et Agronomie  
Ecole Doctorale : Vie-Agro-Santé

présentée par :

**Alexander J. Barrios R.**

### INFLUENCE DES VARIATIONS DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA CROISSANCE DE POISSONS DE L'ATLANTIQUE.

**Thèse soutenue le 21 février 2017**

devant le jury composé de :

**Jacques Panfili**

Chercheur, IRD / *Rapporteur*

**Michel Bertignac**

Chercheur, IFREMER-BREST / *Rapporteur*

**Olivier Le Pape**

Professeur, Agrocampus Ouest / *Examineur*

**Marie Joëlle Rochet**

Cadre de recherche, IFREMER-NANTES / *Directrice de thèse*



## Résumé

Les paramètres de croissance de poissons pélagiques et démersaux ont été étudiés durant la période de 1990 à 2015 dans le but d'examiner l'impact de facteurs biotiques comme la densité-dépendance, le recrutement, la mortalité totale et de facteurs abiotiques tels que l'intensité d'upwelling, la température et la concentration en chlorophylle *a*. Les paramètres d'histoire de vie des espèces peuvent varier selon les espèces, d'une région à l'autre, et dans le temps au sein d'une même région en raison de leur plasticité et de la pression de la pêche. Une comparaison inter-espèces et inter-régions a été réalisée. Le modèle non linéaire à effets mixtes a été utilisé pour différentes populations de l'Océan Atlantique afin d'établir les paramètres de croissance aux niveaux individuel et de la population. Les variations des paramètres de croissance d'une sélection d'espèces ont été mises en corrélation avec des facteurs biotiques et abiotiques. Les espèces (*Sardinella aurita*, sardinelle ronde, *Atherinella brasiliensis*, tinicalo, *Merlangius merlangus*, merlan, *Melanogrammus aeglefinus*, églefin et *Solea solea*, sole) montrent des réponses différentes aux facteurs biotiques et abiotiques. Au niveau spatial pour le merlan et l'églefin, la croissance est affectée par la latitude et la température, tandis qu'au niveau temporel la croissance du merlan est affectée par la température et la densité. Il y avait un intérêt pour savoir si les variables morphométriques et le diamètre de l'otolithe de tinicalo étaient de bons indicateurs de la croissance : c'est la longueur standard qui a présenté le meilleur ajustement. La variation de la croissance individuelle du merlan a ensuite été étudiée. Des différences ont été observées entre individus, sexes et régions.

**Mots-clés** : Croissance; gadidés; clupéidés; Atlantique; Otolithe; Modèle de von Bertalanffy; Modèles à effets mixtes.

## Abstract

The impact of biotic factors such as density-dependent processes, recruitment, total mortality, and abiotic factors such as upwelling intensity, temperature and chlorophyll *a* concentration on the variation of growth parameters of pelagic and demersal fish were studied during the periods 1990 - 2008 (pelagic) and 1971 - 2015 (demersal). Life history parameters vary according to the species and from one region to another and over time within a given area because of their plasticity and the high fishing pressure. Interspecies and inter-regional comparison were carried out. Non-linear mixed effects models were used on different fish species of the Atlantic Ocean in order to estimate the growth parameters at the individual and population levels. Variations in growth parameters of selected species were correlated with biotic and abiotic factors. Selected species (*Sardinella aurita*, round sardinella, *Xenomelaniris brasiliensis*, tinicalo, *Merlangus merlangus*, whiting, *Melanogrammus aeglefinus*, haddock and *Solea solea*, sole) showed different responses to biotic and abiotic factors. Regarding the spatial component for whiting and haddock, the variation of growth parameters was affected by latitude and temperature. Concerning the temporal component, whiting was affected by temperature and density-dependent processes. There was also an interest to know if the morphometric variables and the diameter of the otolith of *Atherinella brasiliensis* were good growth indicators. Among the morphometric parameters examined, the standard length-Age relationship showed the best fit ( $r^2 = 0.90$ ), followed by the otolith diameter ( $r^2 = 0.85$ ). Finally, the variation in individual growth whiting in terms of region and sex was also studied. Differences were found between sexes and regions.

**Key words :** Growth; gadides; clupeids; Atlantic; Otolith; von Bertalanffy growth model; Mixed effects models.

*La différence entre ce que nous faisons et  
ce que nous sommes capables de faire  
suffirait à résoudre une grande  
partie des problèmes  
de ce monde.*

*Mahatma GANDHI*



## Remerciements

Le moment des remerciements est arrivé. Il marque la fin d'une grande et riche aventure jalonnée de rencontres, de découvertes, d'apprentissages et de rebondissements.

En tout premier lieu, je remercie le bon Dieu, tout puissant, de m'avoir donné la force pour survivre, ainsi que l'audace pour dépasser toutes les difficultés rencontrées dans la route de cette recherche.

Ce travail de thèse a été effectué grâce à la Fondation Gran Mariscal de Ayacucho-Venezuela et l'Ifremer Nantes qui m'a permis de travailler dans de très bonnes conditions durant trois ans.

Préalablement à la présentation de ces travaux de thèse, je souhaite remercier nombre de personnes qui ont contribué à l'élaboration de ce travail, ainsi qu'à ma vie dans l'Unité EMH (Ecologie et Modèles pour l'Halieutique) durant ces trois années.

Dans un premier temps, je souhaite remercier à Pierre Petitgas, directeur de l'Unité EMH, pour m'avoir permis d'y effectuer mes recherches. Mes plus sincères remerciements s'adressent à Marie Joëlle, un grand Merci par votre patience dans les moments difficiles de la thèse et Verena, merci pour votre disponibilité et votre implication dans ce travail, mes deux directeurs de thèse. Sans votre confiance et votre soutien depuis près de 3 ans, cette thèse n'aurait pas été possible. Merci à vous deux, pour vos conseils durant tout ce temps, pour m'avoir guidé dans ma recherche et écouté à certains moments. Merci également de m'avoir centré le plus possible sur cette thèse.

Je souhaite également remercier Jacques Panfili, Michel Bertignac et Olivier Le Pape pour avoir accepté d'évaluer ce travail en participant au jury de cette thèse. Je tiens également à remercier plus particulièrement Bruno Hernandez et Kelig Mahé, qui m'ont également soutenu et guidé depuis durant ces trois années, pour leurs nombreux conseils, qui m'ont permis de m'épanouir dans mes recherches et bien plus.

De la même occasion je remercie les membres du comité de thèse : Didier Gascuel et Philippe Vernon. Vos conseils et vos remarques pertinentes ont été d'une grande aide et m'ont chaque fois permis de repartir du bon pied. Merci à Jean-Louis Dufour, Romain Elleboode, et Kelig

Mahé, du Laboratoire de Ressources Halieutiques de Boulogne-sur-mer, d'avoir consacré du temps à m'expliquer les nouvelles techniques de la sclérochronologie (Préparation et analyses des otolithes).

Merci à toute l'équipe du département EMH pour avoir rendu ces trois dernières années particulièrement agréables. Merci notamment à Pierre Gloaguen et Laurence Fauconnet, mes premiers amis français qui parlaient espagnol, Laurie Tissiere (mon professeur de Français dans le bureau), Anne Sophie, je me souviens encore de son gâteau d'ananas (17-03-2014), Sigrid, je souris pour le premier contact francophone à EMH (film: Tour de Babel-Un mélange France-Espagnol). Merci à Jacques pour les moments de visite et de toujours laisser un sourire sur ses blagues et spécialement la préparation proche à la dernière ligne droite. Merci également à Anik (pour l'aide avec le logiciel MyOcean) et Pascal (pour partager toujours avec moi). Merci à Mathieu pour me rappeler les belles choses sur mon pays que tu as rencontré. Merci à Polo et Patrick pour sa grande sympathie et discussion sur le froid nantais. Un grand merci à Anne et Isabelle qui n'ont jamais perdu courage et patience à m'expliquer lentement en français la formalité administrative.

Un grand Merci également à Stéphanie, Vincent, Olivier, Youen, Manuelle, Aurélie, Emmanuelle, Jean Baptiste et Pascal. Merci aux Thésards, Alexandre, Florianne, Audric, Tuteur, Fabien, Nans, et bonne chance pour votre fin de thèse. Merci aux stagiaires, Benjamin, Lucas, Romain, Robin et Louis. Merci aux post-doctorantes Rocio et Martha pour votre aide proche à la dernière ligne droite.

Je trouve ici une occasion de remercier à toute ma famille pour leur soutien affectif ces longues années d'études. Ça y est, cette fois je crois que c'est fini pour de bon. Merci à mes deux chères mères, les guerrières qui sont la base de tout. Sans vous je ne serais certainement pas arrivé aussi loin. Vos prières et bénédictions m'ont été d'un grand secours pour mener à bien ma thèse. À la mémoire de mon père (Je sais que je serai fier de moi) pour m'avoir transmis le goût de la nature et de la mer (Que vous reposiez dans le paradis du seigneur). Merci à mes frères, ma sœur et belles-sœurs pour les encouragements et les prières et également à neveux et nièces de croire en moi.

Il est temps de remercier mes amis extérieurs :

Famille Bernard

Un très grand merci à Fredo et Estela, vous m'avez tendu les bras et accueilli chez vous, en m'hébergeant gratuitement dans votre concession. Vous m'avez intégré à votre famille et confondu avec vos propres enfants. Ce soutien m'a permis de bien mener mes études sans difficultés majeures. Ce travail est spécialement dédié à Zozo et Didi!!! Il est un sillage de leur chemin !!!

Famille Montesinos et Lamaire-Maringer

Merci pour l'aide dans les moments les plus difficiles à Nantes et pour m'avoir invité à partager leurs habitudes et leurs repas français. Je vous dédie ce travail et je vous remercie pour l'estime et l'affection que vous m'avez accordées durant toutes ces années !

Mes amis de l'église Saint François d'Assise : Un grand Merci à Alan et Marie Annick, les prêtres Bruno et Jacques, Christine, Constance, Luis, Leidy, Manuelita, Ronald, Oscar, Ramon, Aurelie, Clémence et à tout le groupe des jeunes et des professionnels de la Paroisse.

Un grand, grand merci à deux personnes super spécial Andrea et Ana Silva pour leurs patience et leurs soutien à toute épreuve. Merci d'avoir été là pour partager les bons moments, et de m'avoir aidé à rebondir dans les mauvais.

Je dois un grand merci à mes collègues vénézuéliens, Baumar Marin, Jeremy Mendoza, Freddy Arocha, Annie Silva, José Alio et Mayre Jimenez.

Enfin, ce travail ne serait certainement pas possible sans le soutien, la patience et la compréhension de mes enfants bien aimés. Merci Carlos Alexander, Alexandra Saraith et Rodrigo Alexander, pour tout ce que vous avez enduré durant ces trois années. Ce sont avant tout mes trois enfants à qui je souhaite transmettre toute mon attention et tout mon amour. Merci à eux trois pour ce qu'ils sont et pour l'immense joie qu'ils me procurent au quotidien. Vous êtes ma respiration.

Un grand Merci!!!

*Que DIEU vous comble de Sa grâce (Amen)*



## Table des matières

Résumé.....	i
Remerciements.....	v
<b>Introduction générale</b>	<b>1</b>
Impact de l’environnement et de la pêche.....	3
Objectifs et organisation de l’étude .....	5
Synthèse bibliographique .....	7
<b>1. Présentation des zones et des espèces étudiées</b>	<b>13</b>
<b>1.1 Présentation des zones étudiées.....</b>	<b>15</b>
Le golfe de Cariaco.....	15
La mer du Nord.....	19
Plateau de Rockall.....	22
La mer d’Irlande.....	25
La mer Celtique.....	28
La Manche.....	31
Le golfe de Gascogne .....	34
<b>1.2. Présentation des espèces sélectionnées</b>	<b>38</b>
Sardinelle ronde.....	39
L’athérine brésilienne.....	41
Merlan.....	43
L’églefin.....	45
Sole commune.....	47
<b>2. Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes</b>	<b>51</b>
Contexte et problématique.....	53
<b>Comment la croissance juvénile et la survie de la sardinelle ont-elles varié entre 1990 et 2008 ?</b>	<b>54</b>
Résumé.....	54
2.1 Introduction.....	55
2.2 Matériels et méthodes.....	57
2.2.1 Protocole de collecte des données.....	57
2.3 Résultats et discussion.....	57
2.3.1 Incrément de la longueur.....	58
2.3.2 Paramètre de croissance.....	58
2.4 Conclusions.....	64

2.5 Recommandations.....	65
<b>3. Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du Merlan (<i>Merlangius merlangus</i>), d'Eglefin (<i>Melanogrammus aeglefinus</i>), et de Sole commune (<i>Solea solea</i>) capturés dans l'Atlantique Nord-Est</b>	<b>67</b>
<b>Les variations des conditions environnementales dans la première année de vie ont-elles un impact sur les paramètres de croissance ?</b>	<b>69</b>
3.1 Introduction.....	69
3.2 Matériels et méthodes.....	71
3.2.1 Présentation des zones et des espèces étudiées.....	71
3.2.2 Sélection du modèle de croissance.....	74
3.2.2.1 Modèles.....	76
3.3 Résultats.....	79
3.3.1 Sélection du modèle de croissance.....	79
3.3.2 Estimation des paramètres de croissance.....	80
3.3.3 Variation latitudinale.....	82
3.3.4 Relation avec la température.....	83
3.3.5 Relation avec la chlorophylle <i>a</i> .....	84
3.3.6 Variations temporelles des paramètres de croissance.....	86
3.3.6.1 Merlan.....	86
3.3.6.2 Eglefin.....	87
3.3.6.3 Sole.....	88
3.4 Relation du taux de croissance des femelles avec les variations temporelles facteurs environnementaux .....	89
3.5 Discussion.....	91
3.6 Conclusions.....	94
<b>4. Analyses des variations individuelles de croissance par examen des otolithes</b>	<b>95</b>
<b>4.1. Détermination de la croissance post-larvaire du tinicalo <i>Xenomelaniris brasilensis</i> (Quoy et Gaimard) par l'analyse de ses otolithes</b>	<b>97</b>
<b>Quelle dimension de l'otolithe mesurer pour optimiser la relation avec l'âge ?</b>	<b>97</b>
4.1.1 Introduction.....	97
4.1.2 Matériels et méthodes.....	98
4.1.2.1 Protocole de collecte des données.....	98
4.1.3 Résultats et discussion.....	98
<b>4.2. Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (<i>Merlangius merlangus</i>) dans l'Atlantique Nord-Est</b>	<b>101</b>
<b>Quelles sont les contributions relatives des différences individuelles et des facteurs environnementaux dans la variabilité des paramètres de croissance ?</b>	<b>101</b>

4.2.1 Introduction.....	101
4.2.2 Matériels et méthodes.....	103
4.2.2.1 Collecte et traitement des données.....	103
4.2.2.2 Hypothèses du rétro-calcul.....	105
4.2.2.3 Rétro-calcul de la longueur aux âges.....	106
4.2.2.4 Modèle de croissance individuelle.....	107
4.2.3 Résultats.....	107
4.2.3.1 Age et distribution en longueur.....	107
4.2.3.2 Périodicité d'apparition des anneaux de croissance.....	108
4.2.3.3 Relation entre rayon de l'otolithe et longueur du poisson .....	109
4.2.3.4 Rétro-calcul des longueurs.....	110
4.2.3.5 Formation des trajectoires de croissance par cohorte.....	112
4.2.3.6 Paramètres de croissance individuelle par région.....	113
4.2.3.7 Paramètres de croissance individuelle par cohorte.....	115
4.2.3.8 Paramètres de croissance individuels et de la population.....	116
4.2.4 Discussion.....	118
4.2.5 Conclusions.....	120
<b>Discussion générale et perspectives</b>	<b>121</b>
Résumé des principales contributions de la thèse.....	126
<b>Bibliographie généralé</b>	<b>129</b>
<b>Liste de Publications</b>	<b>158</b>
<b>Annexes</b>	<b>165</b>
Variations spatiales et temporelles de la température dans l'océan Atlantique depuis 1955.....	167
Résultats des modèles de von Bertalanffy proposés pour estimer les paramètres de croissance du merlan ( <i>Merlangius merlangus</i> ). M1( rouge) = K aléatoire et Linf Fixe, M2 (vert) = Linf aléatoire et K Fixe et M3 = K et Linf aléatoires.....	168
Résultats des modèles de von Bertalanffy proposés pour estimer les paramètres de croissance de la sole commune ( <i>Solea solea</i> ). M1= K aléatoire et Linf Fixe, M2= Linf aléatoire et K Fixe et M3= K et Linf aléatoires.....	169
Courbes de croissance de l'églefin ( <i>Melanogrammus aeglefinus</i> ) femelle (rouge) et mâle (bleu), estimées par le modèle à effets mixtes avec $L_{inf}$ et K aléatoires pour six régions au cours de périodes comprises entre 1971 et 2015. La bande grise représente l'intervalle de confiance à 95%.....	170
Courbes de croissance de la sole commune ( <i>Solea solea</i> ) femelle (rouge) et mâle (bleu), estimées par le modèle à effets mixtes avec $L_{inf}$ et K aléatoires pour six régions au cours de périodes comprises entre 1971 et 2015. La bande grise représente l'intervalle de confiance à 95%.....	171
Résultats des paramètres de croissance estimés par le modèle de Schnute.....	172

Version originale de l'article : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde ( <i>Sardinella aurita</i> ) dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.....	173
Version originale de l'article : Détermination de la croissance post-larvaire du tinicalo <i>Atherinella brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard) par l'analyse de ses otolithes.....	183
Version originale de l'article : Barrios, A., Ernande, B., Mahé, K., Trenkel, V., Rochet, M.-J., 2017. "Utility of mixed effects models to inform the stock structure of whiting in the Northeast Atlantic Ocean.....	189
<b>Liste de Figures</b>	<b>207</b>
<b>Liste de tableaux</b>	<b>211</b>

# **Introduction générale**



## **Introduction générale**

---

La pêche est l'une des principales sources de mortalité pour les populations halieutiques adulte et souvent dépasse la mortalité naturelle de manière significative. Elle est de plus en plus reconnue comme une force motrice dans l'évolution de l'histoire de vie, affectant par exemple les paramètres de croissance (Law, 2000; Conover & Munch, 2002), la maturité (Rochet, 1998; Heino *et al.* 2002; Heino & Dieckmann, 2008), la reproduction et la migration (Rochet, 2009). Les études sur l'évolution induite par la pêche ont augmenté au cours des dernières décennies et elles ont conclu que l'évolution de l'histoire de vie dans les stocks de poissons peut être attribuée principalement à la pression de pêche et aux changements environnementaux (Sharpe *et al.*, 2009; Lorenzen, 2016).

La majorité des espèces de poissons montrent une croissance continue qui peut varier entre les années, les stations, les cohortes et les individus. La variabilité des paramètres de croissance est probablement liée à la variation de l'énergie excédentaire disponible après que des fonctions essentielles, comme la maintenance, ont été satisfaites. L'énergie disponible pour la croissance peut varier dans le temps et dans l'espace, en fonction des conditions environnementales et de la disponibilité des proies (Maunder *et al.*, 2016). Il existe une variété de facteurs qui influent sur la variation des paramètres de croissance, ils incluent les conditions environnementales, la densité, les variations individuelles, la distribution spatio-temporelle, et la date de naissance.

Il est reconnu de façon générale que les variations des conditions environnementales actuelles peuvent être causées par une combinaison de plusieurs facteurs. Dans certaines régions du monde les impacts du changement climatique commencent à se faire ressentir de façon évidente. Alors que la nature et le rythme de ces impacts sont incertains, l'augmentation de la température de la mer et l'acidification croissante représentent des exemples des principales menaces pour les écosystèmes marins (OSPAR, 2010). Les variations environnementales sont maintenant sans équivoque, comme démontré par Tasker, 2008 et Levitus *et al.*, 2012 avec la température (Annexe 1). Partout dans le monde, l'étude et la prise en compte de ce changement sont devenus des priorités pour les gouvernements, les organisations et les gestionnaires à cause des connaissances accrues sur l'impact du changement climatique sur le commerce, la sécurité, l'économie, les écosystèmes et le bien-être des Hommes et des autres espèces (Lake *et al.*, 2012).

## Introduction générale

---

Dans ce contexte, les environnements marins sont au centre de toutes les préoccupations liées aux impacts potentiels du changement environnemental (Harley *et al.*, 2006). L'influence de facteurs environnementaux tels que : température, salinité, oxygène, la disponibilité de la nourriture (comme par exemple la variation d'intensité de l'upwelling dans les régions où vivent des populations de petits poissons pélagiques) et la densité de la population (Pauly, 2010; Cheung *et al.*, 2012; Rueda-Roa, 2012; Baudron *et al.*, 2014), sur la variabilité de la croissance a été étudiée (Brander, 1995; Mollet *et al.*, 2013; Baudron *et al.*, 2011; 2014). Il a été rapporté que la croissance des poissons répond à la variabilité de tous ces facteurs environnementaux. La variation de la croissance entre années et cohortes est fréquemment liée à des facteurs démographiques et environnementaux, mais peut aussi être entraînée par des changements dans la disponibilité des proies pour chaque individu (croissance densité-dépendante). L'interprétation incorrecte des modèles de croissance en lien avec des facteurs biotiques et abiotiques peut entraîner des prédictions erronées de la variabilité potentielle de la croissance future (van Poorten & Walters, 2016). Prédire, par exemple, comment la variation de la température influe sur la croissance future est compliqué.

Dans les considérations sur la gestion des ressources halieutiques la variation des paramètres de croissance joue un rôle fondamental (Maunder & Punt, 2013; Maunder & Piner, 2015). Indépendamment des facteurs (internes et externes) liés à la variabilité des paramètres de croissance dans les régions, la pêche a été obligée de s'adapter aux changements rapides des populations de poisson (Stephenson *et al.*, 2001a), ce qui peut provoquer des problèmes substantiels pour l'évaluation et la gestion (Rahikainen & Stephenson, 2004).

Les analyses de rendement par recrue sont fondées sur un compromis entre la croissance et la mortalité naturelle, et sont combinées avec la relation stock-recrutement pour fournir le rendement durable et les points de référence liés (connu sous le sigle anglais MSY pour "Maximum Sustainable Yield", BMSY : Spawning stock biomass (SSB) et FMSY : Fishing mortality) (Biseau & Benoit, 2008). Les points de référence biologiques sont couramment utilisés pour déterminer les niveaux d'exploitation sans risque dans les populations de poissons marins (Caddy & Mahon, 1995). La plupart des points de référence biologiques sont soit des niveaux minimums de nécessaires de biomasse, soit des taux maximums acceptables

## Introduction générale

---

de mortalité due à la pêche. Les valeurs des points de référence biologiques sont calculées d'après les données d'abondance et les paramètres démographiques des stocks de poisson.

Cependant, lorsque les paramètres démographiques varient dans le temps, les points de référence biologiques deviennent des cibles mouvantes, en particulier les taux de croissance des prédateurs dépendent de la disponibilité de proies (Collie & Gislason, 2001). Un autre aspect, tout aussi important, est la taille minimale légale de capture par région, adaptée pour garantir une gestion efficace de la pêche. Tous ces éléments soulignent l'importance d'une bonne compréhension de la croissance et de ses variations, et son utilité pour la gestion des pêches.

### **Objectifs et organisation de l'étude**

Dans ce contexte, l'objectif de ce travail de thèse est d'étudier la variation des paramètres de croissance individuels et de la population au niveau spatio-temporel liée avec les effets des variations environnementales, sur des populations d'une sélection de poissons pélagiques et démersaux observés au large des côtes de l'Atlantique Nord Est et Sud-Ouest tropical. Les variations environnementales considérées sont les périodes d'upwelling, la température, la concentration en chlorophylle *a*, ainsi que la densité de la population, le recrutement et les effets de la pêche. Nous nous sommes focalisés sur les conséquences possibles des variations environnementales importantes en termes de gestion des stocks.

Les zones d'étude se trouvent dans les eaux de l'Atlantique Nord-Est et Sud-Ouest tropical, dans sept grands écosystèmes marins ou régions dans l'Atlantique Nord-Est : la mer du Nord, le Plateau Rockall, la mer d'Irlande, la mer Celtique, la Manche-Est, le golfe de Gascogne, et dans l'Atlantique Sud-Ouest tropical le golfe de Cariaco au large des côtes vénézuéliennes (Figure 1). Ces zones s'étendent des eaux tropicales et subtropicales aux eaux tempérées. Parmi les grandes zones océaniques productives du monde, celles qui ont supporté le plus tôt le développement d'une pêche intensive sont : le Pacifique Nord-Ouest (24 millions de tonnes), l'Atlantique Nord-Est (12 millions de tonnes), le Pacifique Central-Ouest (11 millions de tonnes) en 2010 (FAO, 2012), et l'Atlantique Sud-Ouest tropical (167 567 tonnes) (Mendoza, 2015). De ce fait, des cas de surexploitation de stocks ont été diagnostiqués dans l'Océan Pacifique et l'Océan Atlantique Nord-Est, d'où la nécessité d'un suivi des populations.

## Introduction générale

---

Dans ces zones, de nombreux stocks de poissons ont donc fait l'objet d'un suivi régulier depuis plusieurs décennies. Dans l'Océan Atlantique Ouest-tropical, en raison de la diminution récente dans les niveaux de capture, des programmes de surveillance permanente ont aussi été recommandés par exemple pour *Sardinella aurita* (Gassman *et al.*, 2012). De par l'abondance des données disponibles et l'importance commerciale des espèces, ces zones d'études se prêtent donc tout particulièrement à l'analyse comparée de la variabilité de la croissance. La sélection des zones pour réaliser ce travail se justifie également par une révision complète des aspects biologiques afin d'améliorer la précision des paramètres biologiques qui vont nous servir comme base pour l'évaluation du stock et la gestion des pêcheries. Malgré la vaste échelle géographique, les différentes zones présentent une certaine cohérence de fonctionnement, marquée par la forte saisonnalité des processus (production primaire, croissance et cycle de reproduction). L'échelle géographique de ces zones d'étude permet d'embrasser une large diversité de conditions environnementales.

Dans l'Atlantique Sud-Ouest tropical, l'évolution des paramètres de croissance de la sardinelle (*Sardinella aurita*) dans le golfe de Cariaco a été déterminée et liée avec divers facteurs. Egalement pour l'athérine brésilienne ou tinicalo (*Atherinella brasiliensis*) les relations entre la longueur standard, les variables morphométriques des otolithes et l'âge ont été déterminées et le taux de croissance journalier a été estimé. Dans l'Atlantique Nord-Est les paramètres de croissance du merlan (*Merlangius merlangus*), de l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*) et de la sole commune (*Solea solea*) ont été déterminés au niveau de la population, et au niveau individuel pour le merlan. Au niveau de la population des paramètres de croissance ont été liés avec les facteurs environnementaux, la densité de la population et le recrutement. Ces espèces ont été choisies selon plusieurs critères : premièrement, elles devaient être suffisamment abondantes dans les échantillonnages des campagnes scientifiques, et régulièrement présentes d'une année sur l'autre; deuxièmement, afin de pouvoir comparer leurs réactions aux variations environnementales à différentes latitudes, ces espèces sont présentes sur une large aire de distribution et troisièmement, elles présentent un fort intérêt économique et quatrièmement, chaque espèce a sa propre capacité à tolérer les variations environnementales, en fonction de ses traits d'histoire de vie et de son cycle biologique stratégique. Les analyses ont été effectuées au niveau des régions par deux approches comparatives : spatiale et temporelle.

## Introduction générale



Figure 1. Carte de localisation des sites d'études dans l'océan Atlantique Nord-Est et Atlantique Sud-Ouest tropical : le golfe de Cariaco au large des côtes vénézuéliennes.

### Synthèse bibliographique

Nous présentons ici une revue des modèles de croissance existants afin de dégager les principales caractéristiques susceptibles de nous aider dans le développement et l'ajustement des modèles (Chapitres 2 et 3), et l'estimation et la reconstruction de l'histoire individuelle (Chapitre 4).

L'influence des facteurs environnementaux sur la variabilité de la croissance a été progressivement révélée par différents chercheurs (Brett, 1979; Brander, 1995; Mollet *et al.*, 2013; Baudron *et al.*, 2011; 2014). Il a été rapporté que la croissance des poissons répond à la variabilité de facteurs environnementaux, tels que : température, salinité, oxygène, disponibilité en nourriture; elle répond aussi à la densité de la population (Pauly, 2010; Cheung *et al.*, 2012; Brunel, *et al.*, 2013; Baudron *et al.*, 2014). La croissance des poissons varie aussi selon les espèces et entre les individus d'une même espèce, à cause de différences dans leur patrimoine génétique et donc leur capacité innée pour la croissance dans différentes conditions écologiques et environnementales (Dutil *et al.*, 2008; Rijnsdorp *et al.*, 2009).

## Introduction générale

---

La température a été décrite comme un facteur qui joue un rôle fondamental dans la variation de la croissance avec un double impact. D'une part, une température élevée accélère la digestion et le métabolisme qui à leur tour augmentent la vitesse du processus anabolique, c'est à dire qu'elle induit une croissance rapide. D'autre part, elle augmente les besoins en nourriture et en énergie nécessaires au maintien de l'organisme, car plus un individu grandit, plus il a besoin de se nourrir (Shin & Rochet, 1998). La salinité a aussi été décrite comme un facteur qui exerce un effet important sur la croissance des poissons. L'effort énergétique nécessaire pour maintenir l'équilibre osmotique aura un impact sur la croissance (Pauly, 2010). L'oxygène est nécessaire à la synthèse des protéines des poissons, et est un facteur limitant de la croissance (Cheung *et al.*, 2012). Mais la croissance n'est pas seulement dépendante des facteurs environnementaux. Elle peut également être affectée par des facteurs biotiques. Parmi ceux-ci, figurent la disponibilité en nourriture et l'abondance des populations de la même espèce ou d'autres espèces. La disponibilité en nourriture constitue un facteur limitant pour les processus anaboliques (Brett, 1979; Basilone *et al.*, 2004). D'autre part, la croissance peut être affectée par des effets densité-dépendants, un phénomène commun qui est la conséquence de la compétition pour la nourriture.

Il existe une relation négative entre le taux de croissance et la densité (Lorenzen & Enberg, 2001; Bolle *et al.*, 2004; Baudron *et al.*, 2011; 2014). Les variations temporelles et spatiales de la croissance peuvent avoir des implications importantes pour l'évaluation et la gestion des populations exploitées. Les variations de la croissance ont un impact sur le calcul et l'utilisation de points de référence biologiques et limitent la capacité de projection des rendements au-delà du court terme (Rahikainen & Stephenson, 2004).

Généralement les températures plus élevées ont un effet négatif sur les taux de croissance et positif sur les longueurs asymptotiques (Tableau 1), sauf les résultats trouvés par Sinclair *et al.*, 2002 pour *G. morhua* dans la cohorte de 1980 à 1989, Eriksen *et al.*, 2012 pour la morue et le capelan et Baudron *et al.*, 2011 et 2014 pour différentes espèces. Les effets de la densité de la population sur le taux de croissance peuvent être positifs ou négatifs (Tableau 2).

Tableau 1. Influence de la température sur les paramètres de croissance dans différentes espèces. MvB = modèle de von Bertalanffy, MRL = modèle de régression linéaire, MRNL = modèle de régression non linéaire, MRM = modèle de régression multiple, GLM = modèle linéaire généralisé, GAM = modèle additif généralisé, MAE = modèle d'allocation d'énergie, MNLEM = modèle non linéaire à effets mixtes, AFD = Analyse de facteurs dynamique.

Références	Espèces	Zone	Période d'étude	Données	Méthodologie	Influence de la température sur	
						Taux de croissance	Longueur ou poids asymptotique
Brander, 1995	<i>G. morhua</i>	Atlantique Nord	1992-1993	Campagne et Captures commerciales	GLM Taux moyen de croissance en masse	<b>Positive</b>	
Sinclair <i>et al.</i> , 2002b	<i>G. morhua</i>	Golfe du Saint-Laurent, Canada	1971-1998	Campagne	MvB et MRL		<b>Positive</b> (1971) <b>Négative</b> (1980-1989). <b>Aucune tendance</b> (1990-1998)
Björnsson Steinarsson, 2002	<i>G. morhua</i>	Atlantique Nord-Est (Sud de l'Islande)	1993-2000	Données provenant de l'aquaculture	MRL et MRNL Taux moyen de croissance en masse	<b>Positive</b>	
Peck <i>et al.</i> , 2003	<i>M. aeglefinus</i> <i>G. morhua</i>	USA Canada	2003	Données provenant de l'aquaculture	MRL, MRNL et MRM Taux de croissance spécifique	<b>Négative</b>	
Swain <i>et al.</i> , 2007	<i>G. morhua</i>	Mer du Nord	1977-1997	Campagne Longueur rétro-calculée	MRL Longueur moyenne		<b>Positive</b>
Thresher <i>et al.</i> , 2007	<i>H. atlanticus</i> <i>A. niger</i> <i>P. maculatus</i> <i>N. rhomboidalis</i> <i>A. verrucosus</i> <i>C. affinis</i> <i>N. macropterus</i> <i>C. spectabilis</i>	Sud-Ouest du Pacifique	1987-1996	Captures Commerciales Longueur rétro-calculée	MRL Longueur moyenne		<b>Positive</b> (Espèces <250 m) <b>Négative</b> (Espèces >250 m)

Continuation : Influence de la température sur les paramètres de croissance dans différentes espèces.

Références	Espèces	Zone	Période d'étude	Données	Méthodologie	Influence de la température sur	
						Taux de croissance	Longueur ou poids asymptotique
Baudron <i>et al.</i> , 2011	<i>M. aeglefinus</i>	Mer du Nord	1970-2010	Campagne	MvB et MRL		<b>Négative</b>
Eriksen <i>et al.</i> , 2012	<i>M. villosus</i> <i>M. aeglefinus</i> <i>C. harengus</i> <i>G. morhua</i>	Mer de Barents	1980-2008	Captures Commerciales	GAM Longueur moyenne		<b>Positive</b> (églefin et hareng) <b>Un dôme</b> (morue et capelan)
Mollet <i>et al.</i> , 2013	<i>S. solea</i>	Atlantique Nord-Est	2000-2005	Captures Commerciales	MvB, MAE et MNLEM		<b>Positive</b>
Baudron <i>et al.</i> , 2014	<i>G. morhua</i> <i>M. aeglefinus</i> <i>M. merlangus</i> <i>S. solea</i> <i>C. harengus</i> <i>T. esmarkii</i> <i>S. sprattus</i> <i>P. platessa</i>	Mer du Nord	1970-2008	Campagne	MvB et AFD		<b>Négative</b>

Tableau 2. Influence de la densité de la population sur les paramètres de croissance dans différentes espèces.

						Influence de la densité de la population sur	
Références	Espèces	Zone	Période d'étude	Données	Méthodologie	Taux de croissance	Longueur ou poids asymptotique
Bromley, 1988	<i>M. aeglefinus</i> <i>M. merlangus</i> <i>G. morhua</i>	Mer du Nord	1977-1987	Campagne	MRL Taux moyen de croissance en masse.	<b>Négative</b>	
Lorenzen & Enberg, 2001	<i>C. harengus</i> <i>C. hoyi</i> <i>C. larvaretus</i> <i>E. lucius</i> <i>G. morhua</i> <i>M. aeglefinus</i> <i>M. bilinearis</i> <i>S. solea</i> <i>T. esmarkii</i> <i>P. fluviatilis</i> <i>P. flesus</i> <i>R. rutilus</i> <i>P. platessa</i>	Atlantique Nord	1967-2000	Campagne et Captures Commerciales Longueur rétro-calculée	MvB et MRL		<b>Négative</b>
Sinclair <i>et al.</i> , 2002b	<i>G. morhua</i>	Golfe du Saint-Laurent, Canada	1971-1998	Campagne	MvB et MRL		<b>Aucune tendance</b> (1971-1976) <b>Négative</b> (1976-1989). <b>Positive</b> (1990-1993) <b>Aucune tendance</b> (1994-1998)
Bolle <i>et al.</i> , 2004	<i>P. platessa</i> <i>M. aeglefinus</i> <i>G. morhua</i> <i>P. virens</i>	Atlantique Nord	Excavations : 1200-1999	Longueur rétro-calculée	MRM Taux moyen de croissance en longueur	<b>Positive</b> (églefin) <b>Négative</b> (morue, plie et lieu noir)	

Cont. : Influence de la densité de la populaion sur les paramètres de croissance dans différentes espèces.

						Influence de la densité de la population sur	
Références	Espèces	Zone	Période d'étude	Données	Méthodologie	Taux de croissance	Longueur ou poids asymptotique
Swain <i>et al.</i> , 2007	<i>G. morhua</i>	Mer du Nord	1977-1997	Campagne	MRL Longueur moyenne		<b>Négative</b> (1980-1995) <b>Positive</b> (1996-2005)
Baudron <i>et al.</i> , 2011	<i>M. aeglefinus</i>	Mer du Nord	1970-2010	Campagne	MvB et MRL	<b>Négative</b>	
Baudron <i>et al.</i> , 2014	<i>G. morhua</i> <i>M. aeglefinus</i> <i>M. merlangus</i> <i>S. solea</i> <i>C. harengus</i> <i>T. esmarkii</i> <i>S. sprattus</i> <i>P. platessa</i>	Mer du Nord	1970-2008	Campagne	MvB et AFD		<b>Négative</b>

## Introduction générale

---

Cette thèse s'articule de la manière suivante :

**Le chapitre 1** introduit les espèces pélagiques et démersales de l'Atlantique Nord-Est et Sud-Ouest tropical, dont cinq espèces (la sardinelle, l'athérine brésilienne, le merlan, l'églefin et la sole) servent d'espèces modèles tout au long de la thèse. Ce chapitre présente brièvement la systématique, l'histoire de vie, la biologie et l'écologie de ces espèces ainsi que les écosystèmes de l'Atlantique.

**Le chapitre 2** porte sur les variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle dans la mer des Caraïbes, dans le golfe de Cariaco, de l'Atlantique Sud-Ouest tropical.

**Le chapitre 3** s'intéresse aux relations entre les facteurs environnementaux (température et chlorophylle  $a$ ), l'abondance de la population et le recrutement des espèces (le merlan, la sole et l'églefin) et les paramètres de croissance au niveau spatio-temporel. La détermination des variations des paramètres de croissance a été étudiée dans différentes régions de l'Atlantique Nord-Est (Mer du Nord, Mer d'Irlande, Mer Celtique, Manche orientale et Golfe de Gascogne).

**Le chapitre 4** considère les possibilités d'utilisation des otolithes pour reconstruire l'histoire individuelle. Les événements étudiés sont (1) la croissance juvénile (stries journalières): contribution aux méthodes de mesure des otolithes juvéniles de l'athérine brésilienne et (2) la croissance adulte: variabilité individuelle et corrélation entre les paramètres de croissance du merlan.

**Le chapitre 5** Ce manuscrit s'achève sur une dernière partie "Synthèse et discussion générale", qui récapitule les résultats majeurs obtenus sur l'impact des variations des facteurs environnementaux sur les otolithes et les paramètres de croissance des populations exploitées par la pêche au cours de cette étude. Des perspectives sont également exposées.



**CHAPITRE 1 :**  
**Présentation des zones et des espèces**  
**étudiées**



### 1.1 Présentation des zones étudiées

#### Le golfe de Cariaco:

##### Géographie

Le golfe de Cariaco est un écosystème géographiquement semi-fermé situé sur la côte nord-est du Venezuela, plus précisément à l'est du bassin de Cariaco, entre 10° 25' et 10° 35' de latitude nord, et 63° 40,8' et 64° 13' de longitude ouest (Figure 2). Le golfe de Cariaco a une longueur approximative de 62 km d'est en ouest et jusqu'à 15 km de large dans la direction nord-sud, une superficie approximative 642 km<sup>2</sup> et un volume estimé de 31,5 km<sup>3</sup> (Okuda, 1981).



Figure 2. Géographie du golfe de Cariaco (d'après Freitas *et al.*, 2012).

##### Le fond marin

Les sédiments marins de la zone côtière du sud du golfe de Cariaco sont composés principalement de grains moyens (sables = 0,062 à 1 mm) et, dans une moindre mesure, de grains fins (argiles = 0,002 à 0,031 mm). Cette distribution granulométrique se répète sur la côte nord, comme dans le centre-ouest du golfe, avec des proportions de sables moyens et fins très similaires, sauf que la quantité de limons et d'argiles augmente dans le centre (Figure 3). Au cœur du golfe, la proportion de limons et d'argiles augmente de manière significative. Pour la rive nord du golfe de Cariaco, les grains qui composent les sédiments grossiers sont présents dans Guacarapo (42,25 %), plage Falucho (25,91 %), Punta Ariota (28,89 %) et Los Botones (38,62 %) de la formation Laguna Chica (Quintero *et al.*, 2006.).

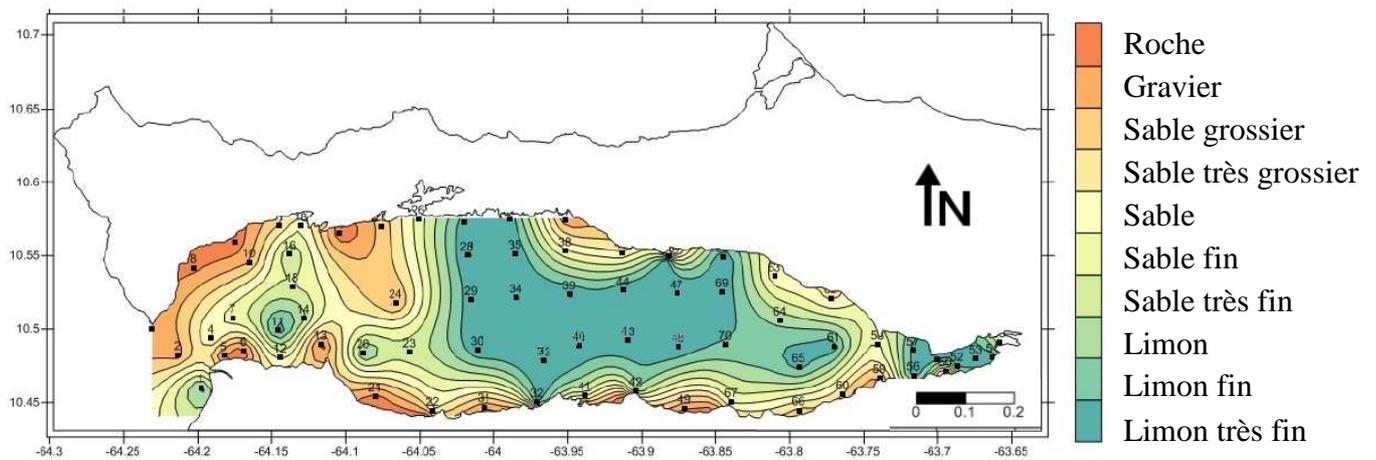


Figure 3. Naure du fond du golfe de Cariaco (d'après Pinto, 2012).

### Hydrodynamique

Selon le schéma du vent dans le golfe de Cariaco, l'eau plus légère s'évapore de la strate de surface (Benitez, 1974), et en compensation des eaux froides, plus denses et chargées de nutriments, pénètrent dans le bassin de Cariaco à 20 à 30 m de profondeur (Caraballo, 1982b). Les eaux s'écoulent dans la strate de surface de l'embouchure du golfe vers le bassin de Cariaco à une vitesse moyenne de  $17,6 \text{ cm.s}^{-1}$ , tandis qu'au-dessous de cette strate superficielle, l'eau coule du bassin vers l'intérieur du golfe à une vitesse plus lente ( $12,0 \text{ cm.s}^{-1}$ ). Egalement il a été observé que, dans la zone de contact des deux masses d'eau, la vitesse est plus faible et diminue à  $5,7 \text{ cm.s}^{-1}$  en moyenne. Le régime des marées dans l'embouchure du golfe de Cariaco, est de type semi-diurne mélangé (Avila *et al.*, 1980; Bracho & Morretti, 1988) avec une amplitude d'environ 40 cm.

### Climatologie

Okuda (1982) conclut que, dans le golfe de Cariaco, il y a deux saisons distinctes. La première de décembre à avril (parfois jusqu'en mai) caractérisée par des vents forts et par la diminution de la température de l'eau, et la deuxième par des vents faibles, où la température augmente. La température de surface dans le golfe de Cariaco fluctue entre 24 et 32 °C (vents faibles) de juin à novembre et entre 21 à 24 °C (vents forts) entre décembre et mai. Les valeurs les plus élevées de température (32 °C) sont observées en septembre dans les zones peu profondes du nord-est, qui sont influencées par la rivière Carinicua.

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

Alcala (1999) et Senior (2000) ont observé des températures élevées supérieures à 24 °C pour le golfe en périodes de vents faibles. Marquez *et al.* (2011) ont rapporté des valeurs de salinité de 35,75 unités pendant la saison des pluies et 37,00 de salinité dans le golfe de Cariaco dans la saison sèche (janvier à juillet).

### **Dynamique de l'écosystème**

Dans le golfe de Cariaco sont présentes la plupart des communautés écologiques situées dans la zone tropicale, il présente donc une grande biodiversité. Il y est aussi signalé des valeurs moyennes de productivité primaire plus élevée que dans le reste des régions côtières Vénézuéliennes et dans l'ensemble de la marge littorale de la mer des Caraïbes. La présence de cette richesse biologique est expliquée par l'action persistante des vents alizés du Nord-Est, qui soufflent sur la ligne de côte péninsulaire de l'État de Sucre au Venezuela, orientée selon l'axe est-ouest. Ces vents induisent une remontée des eaux souterraines froides et riches en éléments nutritifs, ce qui constitue une mécanique de fertilisation naturelle de la couche superficielle de la colonne d'eau. L'upwelling et les grandes rivières du Massif de l'Est: la rivière Manzanares, qui traverse la ville de Cumana (Capitale de l'Etat de Sucre) à un débit d'environ 600 millions de m<sup>3</sup>/an, et les rivières Cariaco et Carinicuaou qui s'écoulent dans le golfe de Cariaco, sont les facteurs qui favorisent la fertilité marine régionale et permettent l'existence d'abondantes ressources halieutiques (Mora *et al.*, 1968).

### **Pêcheries**

La région du Nord-est de Venezuela est responsable de 76 % de la production halieutique marine du pays et au cours des dernières années il a été rapporté que les débarquements ont diminué dans le golfe de Cariaco. Les variations de la pêche artisanale dans le golfe de Cariaco peuvent être illustrées par l'exemple des captures de sardinelles (Figure 4). La production de sardinelles dans le golfe de Cariaco présente une tendance croissante avec des fluctuations importantes au cours de la période 1950-1998 (17 000 t à 186 000 t). Puis les captures diminuent soudainement à 73 500 t en 2000. Les captures se récupèrent et montent à un second pic de plus de 200 000 tonnes en 2004.

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

Les débarquements de sardinelle au nord-est du Venezuela ont eu fortes augmentations en deux ans 1998 et 2004, années d'upwelling faibles, puis elles ont diminué à moins de 37 000 t en 2010 et 2012 soit une baisse de plus de 80 % (Gomez *et al.*, 2014; Mendoza, 2015). Il a été proposé que cet effondrement de la sardinelle a été causé par une combinaison de conditions environnementales stressantes soutenues et par la surpêche, en raison de l'accroissement de la capturabilité du stock causé par l'agrégation des poissons dans les cellules d'upwelling côtières plus froides pendant la saison anormale d'upwelling chaud (Rueda-Roa, 2012). De plus, depuis 2004, il y a eu un changement de régime dans le sud-est de la mer des Caraïbes avec une diminution de l'upwelling, associé un enrichissement en nutriments des colonnes d'eau et des changements dans la communauté planctonique où les sardinelles se nourrissent (Taylor *et al.*, 2012). *S. aurita* apporte 28 % de la capture totale artisanale. Il y avait aussi 44 600 t de rejets de *S. aurita* au cours de période 1950 à 2010, qui constituent 90 % des rejets totaux de la pêche artisanale, mais seulement 1 % du total des captures de *S. aurita* (Mendoza, 2015).

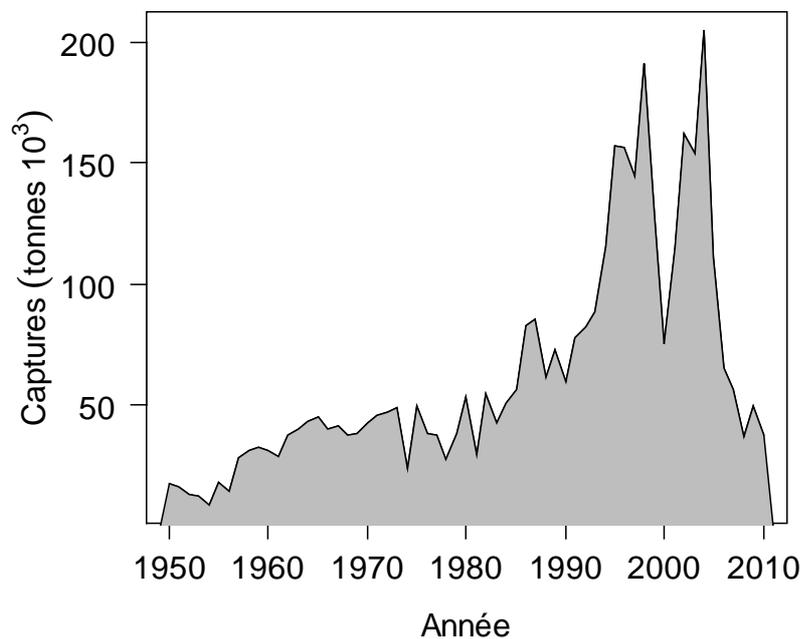


Figure 4. Captures totales de *Sardinella aurita* au Venezuela entre 1950 et 2010 (d'après Mendoza, 2015).

### Atlantique Nord-Est

#### La mer du Nord

##### Géographie

La mer du Nord est une mer épicontinentale couvrant environ 575 300 km<sup>2</sup> avec un volume de 42 294 km<sup>3</sup>. Elle borde à l'ouest les îles Britanniques, au sud la France, la Belgique, et à l'est l'Allemagne le Danemark et la Norvège. Elle s'ouvre au nord sur l'Océan Atlantique et au Sud-Ouest tropical sur la Manche (Figure 5). La profondeur moyenne de l'eau est de 74 m. La mer du Nord est une petite mer peu profonde par rapport à l'ensemble des océans. La profondeur faible détermine en grande partie les propriétés océanographiques de cette mer marginale. La profondeur maximale de l'eau dans le sud de la mer du Nord est de 40 à 50 m. Les petites dépressions dans le centre et le nord de la mer du Nord sont de l'ordre de 40 à 300 m de profondeur (ICES, 2008b; Nauw *et al.*, 2015).

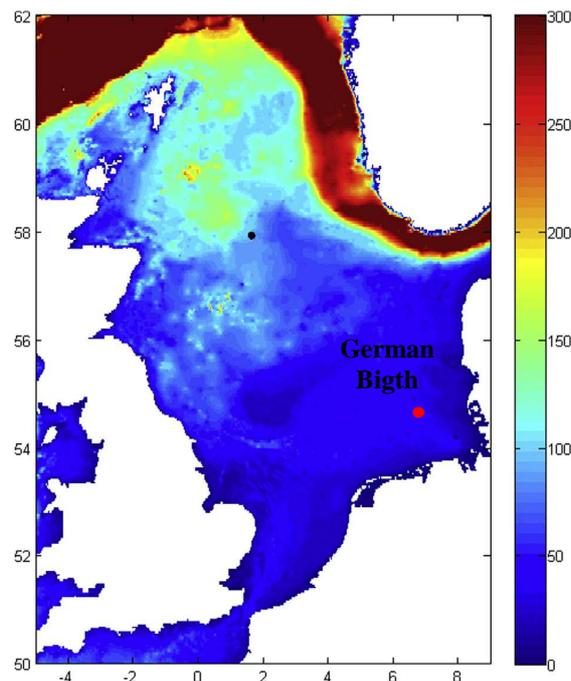


Figure 5. Carte bathymétrique de la mer du Nord (d'après Nauw *et al.*, 2015).

##### Le fond marin

Le fond de la mer du Nord est constitué de sédiments grossiers (roches, graviers, sables graveleux) à l'ouest et à l'est, le long des côtes britanniques et danoises (Figure 6). Le centre est plutôt sablo-vaseux tandis que la fosse norvégienne et le sud, où débouchent les grands fleuves, sont tapissés de vases sableuses (Cameron *et al.*, 1992 ; North Sea Task Force, 1993).

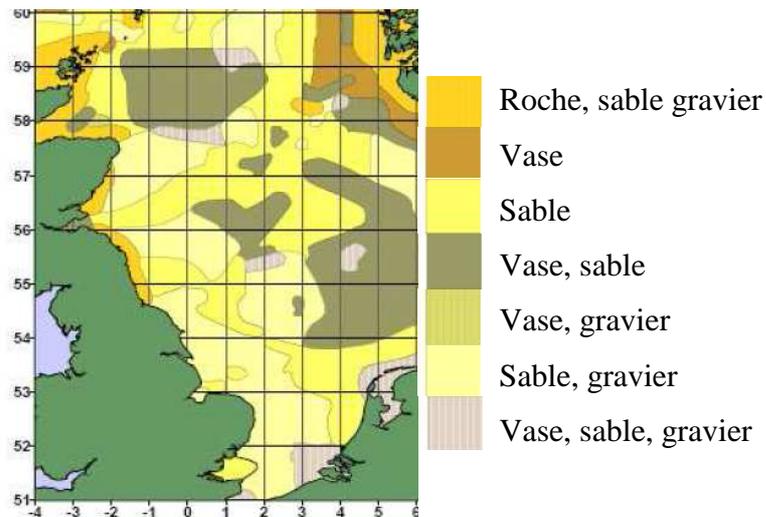


Figure 6. Nature du fond en mer du Nord (d'après ICES FishMaps, <http://www.ices.dk/marineworld/fishmap/pdfs/factors.pdf>).

### Hydrodynamique

La circulation dans la mer du Nord est déterminée par l'afflux d'eau saline de l'Atlantique à travers les entrées nord et la Manche. (Figure 7). L'apport d'eau douce par les fleuves est important. Le Rhin à lui seul fournit en moyenne  $2\,300\text{ m}^3$  d'eau par seconde. L'Elbe est le second fleuve en importance avec en moyenne  $710\text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ . La mer du Nord se caractérise donc par une forte hétérogénéité spatiale de température et de salinité (Nauw *et al.*, 2015).

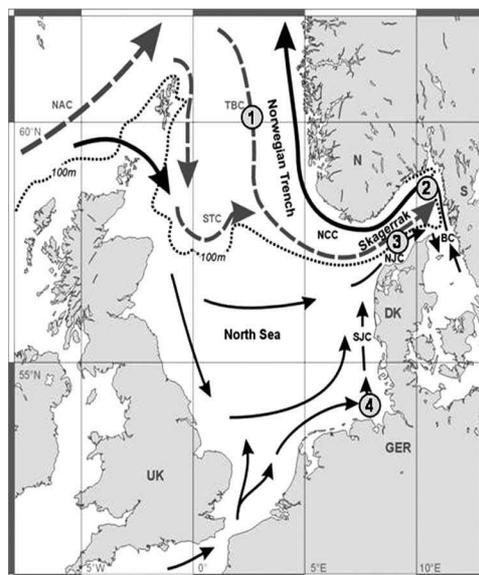


Figure 7. Schémas de circulation générale de la mer du Nord avec les grands courants en abrégé. NAC, courant Atlantique Norvégien; STC, courant du Tranche du Sud; TBC, courant Tampen Banque; SJC, courant du Jütland Méridional; NJC, courant Jütland du Nord; BC, courant Baltique; et la NCC, courant Côtier Norvégien. (d'après Hebbeln *et al.*, 2006).

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

### **Climatologie**

La température diminue avec la latitude et l'influence de l'Océan Atlantique nord est clairement visible dans la partie nord de la mer du Nord. Les plus fortes variations saisonnières se produisent dans la partie sud de la mer du Nord et le German Bight, où se trouvent les régions moins profondes. Dans la partie nord de la mer du Nord, l'amplitude de la variation saisonnière de la température dans la strate près du fond est faible, indiquant la séparation des strates inférieures des strates supérieures au cours de la stratification estivale dans cette région. Les eaux du nord de la mer du Nord sont plus salées que les eaux du sud (Nauw *et al.*, 2015). En hiver, la colonne d'eau est homogène. Au printemps le réchauffement plus rapide des eaux superficielles induit une stratification. Une thermocline s'installe dès le mois de mai et persiste jusqu'en septembre (Sharples *et al.*, 2006).

### **Dynamique de l'écosystème**

La mer du Nord est caractérisée par des changements épisodiques de la productivité des principales composantes de l'écosystème. Le phytoplancton (diatomées et dinoflagellés) sont les principaux producteurs primaires en mer du Nord. Les facteurs physiques, en particulier la stratification de l'eau, jouent un rôle important dans la structuration des écosystèmes pélagiques de la mer du Nord. Le phytoplancton de la mer ouverte est principalement limité par la lumière en hiver, par les éléments nutritifs dans l'eau au-dessus de la thermocline en été (OSPAR, 2000). Les populations de diatomées et flagellés fluctuent avec différents cycles annuels, avec notamment de grandes fluctuations saisonnières des stocks de dinoflagellés d'été. Le phytoplancton est brouté par le zooplancton. Les petits crustacés représentent 70 à 80% de la biomasse totale de zooplancton. Ils pénètrent dans la mer du Nord par dérive avec des masses d'eau du nord. En règle générale, l'abondance du zooplancton culmine environ deux semaines après l'abondance du phytoplancton (Fransz *et al.*, 1991). Comme la mer du Nord est peu profonde, il y a un fort couplage entre les processus benthiques et pélagiques, ce qui rend la région très productive. La diversité des communautés benthiques au large est élevée.

### **Pêcheries**

La mer du Nord est l'une des zones les plus productives du monde pour les poissons, et un grand nombre d'espèces commercialement importantes sont pris dans cette région.

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

La biomasse totale de tous les poissons dans la mer du Nord est estimée à environ 26 millions de tonnes vers la fin du 19<sup>ème</sup> siècle (Mackinson, 2002a) et environ 11 millions de tonnes en 1991 (Mackinson & Daskalov, 2007). La pêche en mer du Nord repose sur l'exploitation de poissons pélagiques (hareng *Clupea harengus*, maquereau *Scomber scombrus*, chinchards *Trachurus spp.*), de gadidés (morue *Gadus morhua*, églefin *Melanogrammus aeglefinus*, merlan *Merlangius merlangus*, lieu noir *Pollachius virens*) et de poissons plats (plie *Pleuronectes platessa*, limande *Limanda limanda*, balai *Hippoglossoides platessoides*, sole *Solea solea*, limande sole *Microstomus kitt*) (ICES, 2013a). Les effets de la pêche dans la mer du Nord sont écologiquement importants et la réduction des espèces cibles affecte l'ensemble de l'écosystème de la mer du Nord. Actuellement entre 30 et 40% de la biomasse des espèces de poissons exploitées commercialement dans la mer du Nord est capturé chaque année. Les stocks d'églefin, merlan, sole, morue, turbot, chinchard et hareng sont exploités au dessus de la mortalité par pêche correspondant au rendement maximum durable (Biseau, 2015).

### **Plateau de Rockall**

#### **Géographie**

Rockall, dont les coordonnées sont de 56°N à 58°N et 13°O à 16°O, est un plateau sous-marin situé approximativement à un tiers de la distance entre l'Europe et l'Amérique du nord (Figure 8a). Il monte du fond de l'océan à une hauteur de plus de 1500 m. Il est constitué entre autres d'un couple de bancs élevés (Figure 8b). Le plateau Rockall s'étend à mi-distance (est-ouest) entre la Grande-Bretagne et le Reykjanes Ridge (la ligne de division de l'Amérique du nord et les plaques tectoniques euro-asiatiques). Il s'étend sur un espace de 450 km sur 600 km. Le plateau européen est divisé par le Rockall Trough, qui atteint une profondeur d'environ 1000 m et une largeur de 200 à 250 km (Howell *et al.*, 2009).

#### **Le fond marin**

Rockall est constitué de granite alcalin moyen grossier avec une teneur élevée en sodium et potassium. Ponctuellement, le granit est plus fin (granit préalcaline et xénolite) et plus sombre (aegirine, riebeckite), compte tenu des minéraux dans le granit de Rockall: 22 % de quartz, 53 % de feldspath (silicate d'aluminium), 23 % de minéraux ferromagnésiens et 2 % autres. Cas unique au monde, une partie du granite avec le plus grand contenu ferromagnésien (jusqu'à 68 %), se trouve dans Rockall (Rockallite ou Rockellite).

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

Dans la masse du granite nous trouvons des cavités tapissées par d'autres minéraux (Ellis, 1992).

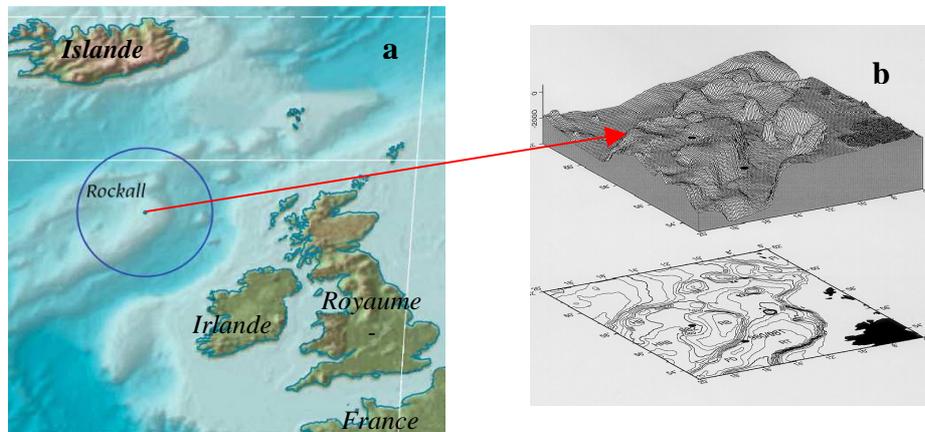


Figure 8. Géographie (a) et bathymétrie (b) du plateau de Rockall (d'après Ondrej *et al.*, 2009).

### Hydrodynamique

Les masses d'eau qui viennent de l'Océan Atlantique du nord-est sont nettement plus salées que les eaux sub-polaires (Figure 9). La direction des courants dans les zones d'eau profonde est extrêmement variable (Ellett *et al.*, 1986). La circulation anticyclonique autour de Rockall montre un signal saisonnier, avec un minimum de débit moyen au nord de Rockall en octobre / novembre. Dickson *et al.* (1986) notent également que l'affaiblissement de cette circulation est associé à une augmentation du flux de l'océan ouvert vers le plateau de Rockall.

### Climatologie

La zone de Rockall est connue pour son mauvais temps (Blacker, 1982). Le temps est clair seulement pendant 10 % de l'année, et couvert le reste du temps. Les précipitations sont très abondantes, en moyenne 1150 mm par an. La plus grande partie tombe en hiver et en août, période où le vent atteint la vitesse maximale. La vitesse moyenne du vent varie entre 7 et 11 m/s dans l'année. Le vent souffle de l'Atlantique au printemps et en été du Sud-Ouest tropical, et en automne et hiver de l'ouest. L'humidité de l'air est environ 80 %. La température au niveau de la mer varie entre 6 °C et 12 °C tout au long de l'année. L'amplitude quotidienne atteint 6 °C. Avec l'augmentation de la profondeur, la température diminue.

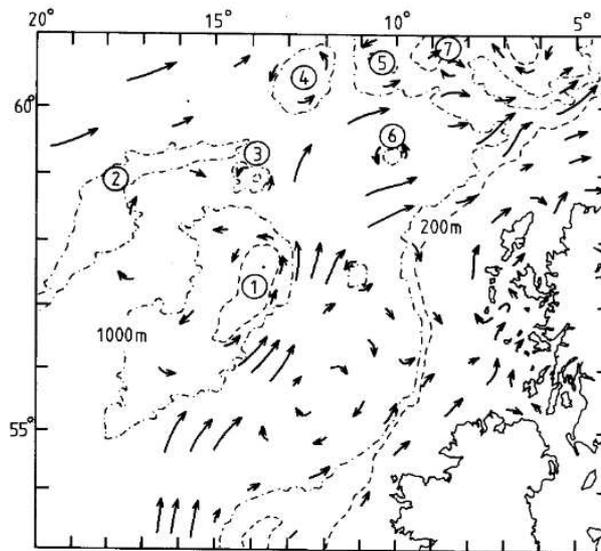


Figure 9. Schémas de circulation générale du plateau de Rockall. (1) Plateau Rockall, (2) Hatton Banque, (3) George Bligh Banque, (4) Lousy Banque, (5) Bill Bailey's Banque, (6) Rosemary Banque, (7) Féroé Banque (Blacker, 1982).

### **Dynamique de l'écosystème**

La région de plateau du Rockall et Rockall Trough est caractérisée par une productivité primaire et une biomasse de zooplancton élevée. On pense que les gyres au sein de cette région jouent un rôle important dans le maintien d'une productivité élevée (Edward *et al.*, 2013). La zone d'eau froide sur le plateau coïncide avec des niveaux de chlorophylle plus élevés que dans les régions proches, indiquant que le plateau a un impact significatif sur l'écosystème local. Les plateaux sous-marins en général sont reconnus comme étant biologiquement importants (Mohn & White, 2007), et des coraux d'eau froide ont été trouvés au plateau de Rockall (Kenyon *et al.*, 2003).

### **Pêcheries**

Dans la région du plateau de Rockall et les régions proches, il y a plus de 80 espèces de poissons. La faune est similaire à des profondeurs qui sont proches sur le plateau des Hébrides. Les poissons les plus communs sont la morue, l'églefin, et le flétan de l'Atlantique (Howell *et al.*, 2009). La zone exploitable par les chalutiers à des profondeurs jusqu'à 1500 mètres et sans rochers est d'environ 10 000 km<sup>2</sup> (Blacker, 1982; Howell *et al.*, 2009).

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

L'activité de chalutage dans Rockall a commencé au début du 20<sup>ème</sup> siècle par les navires britanniques, mais elle était sporadique jusqu'en 1930, puis par les navires écossais dans les années 1960. Au début des années 1970 des bateaux de chalutage russes ont commencé une importante pêche, principalement pour l'églefin (50 000 t). Les bateaux russes ont arrêté la pêche lorsque les limites de pêche du Royaume-Uni ont été étendues en 1977. Au cours des dernières années, les navires russes, allemands, écossais et français pêchent la plupart du temps l'églefin, lingue bleue, grenadier de roche, sabre noir, requin d'eau profonde, merlan bleu et langoustine (Howell *et al.*, 2009).

### Mer d'Irlande

#### Géographie

La Mer d'Irlande est une mer semi-fermée de  $1 \times 10^5$  km<sup>2</sup> de surface, de 60 m de profondeur moyenne et de  $6 \times 10^3$  km<sup>3</sup> de volume. De forme allongée, elle s'étend selon une direction nord-sud et communique avec l'Atlantique, au nord par le "North Channel", et au sud par le "St George's Channel" (Figure 10). Sa longueur approximative est de 300 km et sa largeur varie entre 75 et 200 km. Le chenal du nord, présente une largeur de 30 km et une profondeur maximale de 275 m (Olbert *et al.*, 2010).

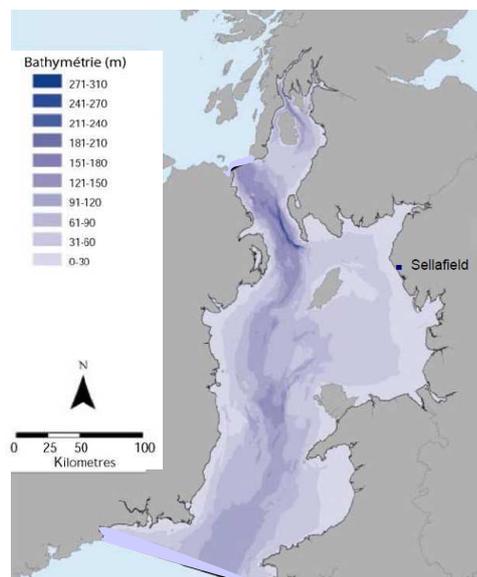


Figure 10. Bathymétrie de la Mer d'Irlande (d'après Vincent *et al.*, 2004).

### Le fond marin

Le fond de la mer d'Irlande est essentiellement constitué de sédiments grossiers (graviers et sables) du nord au sud (Figure 11) et au nord de l'île de Man qui sépare les zones de sable et sablonneux à l'est et à l'ouest. Dans l'ouest de l'île de Man se trouve une grande surface de sables fin et très fin connu sous le nom de ban de boue en mer d'Irlande ouest. Dans le sud, sur le Saint George Channel, les sédiments prédominants sont des sables grossiers et très grossiers (Ward *et al.*, 2015).

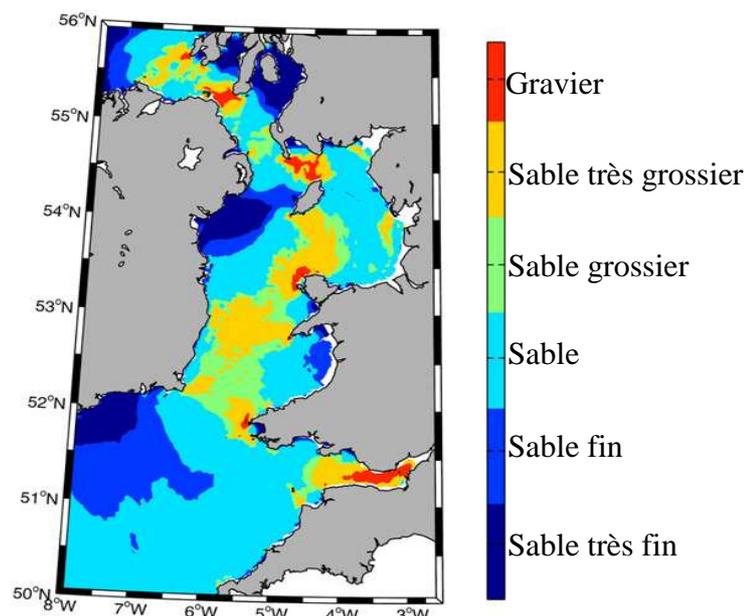


Figure 11. Nature du fond de la mer d'Irlande (d'après Ward *et al.*, 2015).

### Hydrodynamique

En Mer d'Irlande, la circulation des masses d'eau dépend du vent et des gradients de densité (Bowden, 1980). Initiés par le Gulf Stream, les courants qui résultent de cette interaction sont globalement dirigés vers le nord (Figure 12). Néanmoins, à ce schéma général de circulation s'ajoutent les courants résiduels liés à l'asymétrie tidale en Mer d'Irlande. Ceux-ci atteignent  $0,1$  à  $0,5 \text{ cm.s}^{-1}$  entraînant un temps de résidence moyen des masses d'eau de 18 mois (Bowden, 1980). Les mouvements instantanés des masses d'eau en Mer d'Irlande sont dominés par les marées : les vitesses maximales peuvent atteindre  $0,5 \text{ m.s}^{-1}$ ; de même, on observe jusqu'à 8 m de marnage le long des côtes anglaises.

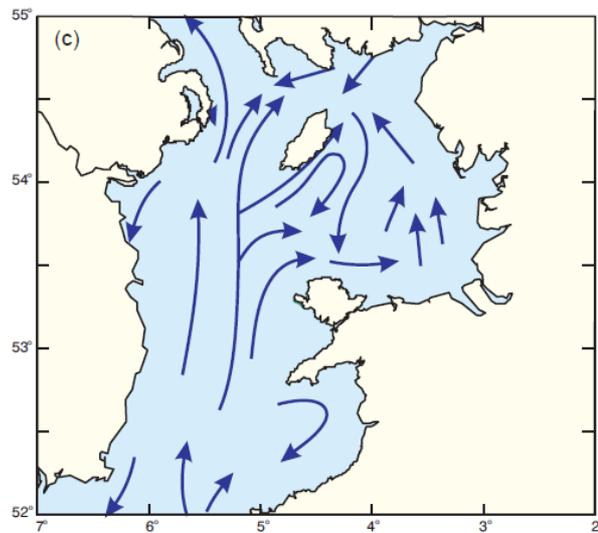


Figure 12. Schémas de circulation générale de la mer d'Irlande (d'après Parker-Humphreys, 2004).

### **Climatologie**

La température moyenne annuelle en Mer d'Irlande ne varie pas beaucoup. Elle diminue vers le nord d'un peu plus de 11 °C à l'extrémité sud du canal Saint-Georges à 10 °C dans le chenal du nord ainsi que vers les côtes (Bowden, 1980). La salinité est caractérisée par une diminution du sud au nord (maximum 34,9 psu minimum 34 psu). C'est une indication d'un écoulement d'eau au nord de l'Atlantique, dont la salinité est progressivement réduite par l'eau douce à partir des côtes. Les variations saisonnières de la salinité sont faibles dans la plupart des régions, bien plus visible près des côtes, étant régies par le cycle annuel du débit de rivières.

### **Dynamique de l'écosystème**

L'une des premières études sur la distribution saisonnière du phytoplancton (diatomées et dinoflagellés) a été réalisée en 1949 / 1950 et 1951 / 1952 par Williamson (1952, 1956) et a fourni les premiers rapports de l'occurrence d'espèces particulières en mer d'Irlande (Gowen & Stewart, 2005). L'écosystème planctonique en mer d'Irlande a été observé dans un certain nombre d'études et peut être caractérisé par quatre régions : la zone côtière, les zones mixtes du nord et du sud, et la région de l'est stratifiée (gyre) (Gowen *et al.*, 1995). Ces études montrent que la production annuelle est la plus élevée dans la zone côtière ( $194 \text{ gC} / \text{m}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ ) avec une saison de croissance efficace d'environ 6 mois.

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

La région d'est stratifiée a une saison plus courte d'environ 4 mois et une production annuelle de  $140 \text{ gC} / \text{m}^2 \text{ an}^{-1}$ . Les eaux mixtes ont la saison de production la plus courte (environ 2 mois) et la plus faible production annuelle ( $<100 \text{ gC} / \text{m}^2 \text{ an}^{-1}$ ) (Gowen & Bloomfield, 1996). Cependant, une forte variabilité interannuelle et de l'hétérogénéité spatiale sont des caractéristiques de la région (Gowen & Bloomfield, 1996). La physique des courants et leur mélange sont des contrôles critiques sur les écosystèmes des mers épicontinentales et peuvent expliquer une grande partie de leur variabilité temporelle et spatiale. Le début et la durée de la saison de production primaire sont contrôlées par la lumière à la surface. Les différences de profondeur et le mélange des eaux en mer d'Irlande donnent lieu à des variations régionales dans le démarrage et la durée de la saison de production.

### **Pêcheries**

La pêche en mer d'Irlande repose sur l'exploitation des poissons pélagiques (hareng *Clupea harengus*) et démersaux (morue *Gadus morhua*, églefin *Melanogrammus aeglefinus*, merlan *Merlangius merlangus*, plie *Pleuronectes platessa*) (Pawson *et al.*, 2002). De nombreux autres stocks sont exploités, il s'agit de captures accessoires. La langoustine est l'une des pêches les plus importantes en mer d'Irlande, qui se produit principalement sur la vaste vaseuse de la mer d'Irlande du Nord-ouest. Dans la mer d'Irlande également les pêches côtières sont importantes et reposent sur l'exploitation de la morue (*Gadus morhua*), la sole (*Solea solea*), merlan (*Merlangius merlangus*), la plie (*Pleuronectes platessa*), les crabes bruns (*Cancer pagurus*), et la langoustine (*Nephrops norvegicus*) (Brander, 1977). Les captures d'espèces accessoires et les rejets (merlan, merlu, plie, limande, tacaud norvégien entre autres) sont importants dans la pêche en mer d'Irlande (Briggs, 1985; Borges, 2005a).

### **La mer Celtique**

#### **Géographie**

La mer Celtique est une mer épicontinentale largement ouverte sur l'Océan Atlantique. Elle recouvre le plateau continental au sud de l'Irlande sur une surface d'environ  $200\,000 \text{ km}^2$ . Elle communique avec la mer d'Irlande au nord par le canal Saint-Georges et avec la Manche à l'est entre les Cornouailles et Ouessant. La mer Celtique est limitée à l'ouest par l'isobathe des 200 m (Figure 13a). La majorité du plateau celtique a une profondeur comprise entre 100 et 200 m (Servain, 1976; ICES, 2008a).

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

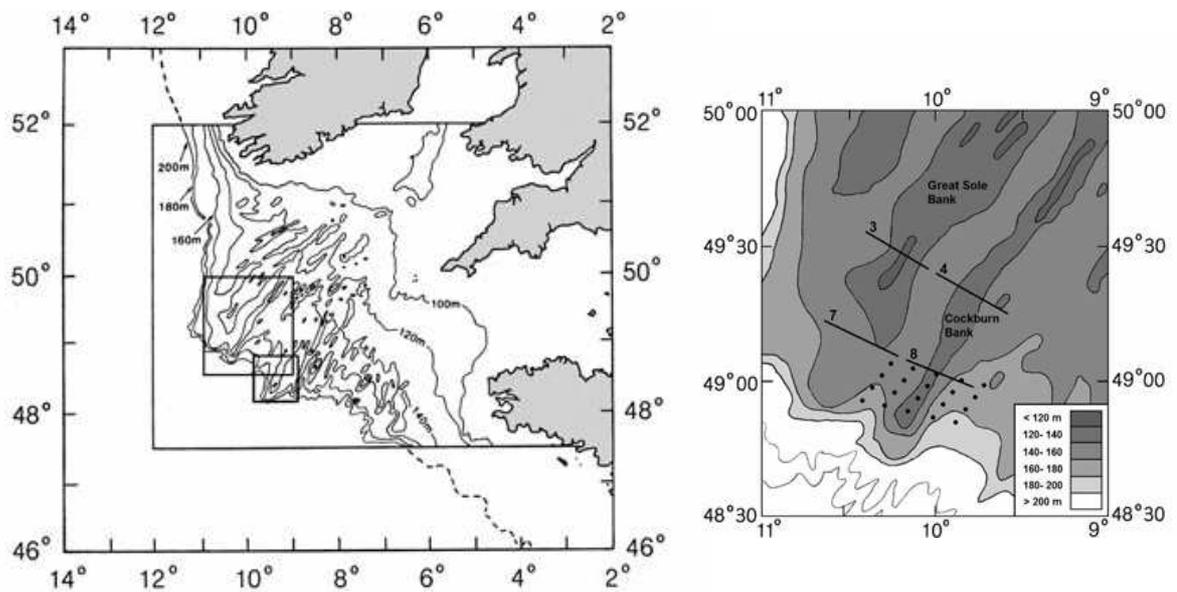


Figure 13. (a) Géographie et bathymétrie de la Mer Celtique et (b) des Bancs de Grande Sole et de Cockburn (d'après Barnes *et al.*, 2009).

### Le fond marin

Les fonds du plateau celtique présentent un plateau continental très large, recouvert d'un faciès principalement sableux façonné par le mouvement des marées (Figure 14). Reynaud *et al.* (1999 b) y décrivent des bancs sableux, de plus de 35 m de hauteur et de 40 à 180 km de long avec un espacement régulier de 16 km. Ils se développent à des profondeurs de 100 à 170 m et sont orientés perpendiculairement à la rupture du plateau continental.

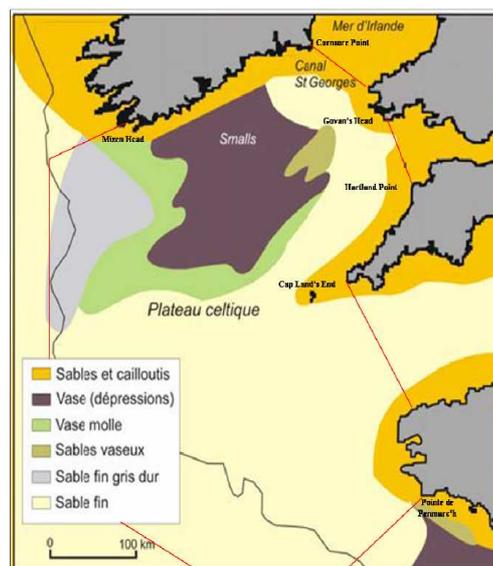


Figure 14. Nature du fond de la mer Celtique (d'après Pinot & Vanney, 1972).

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

En plus des bancs sableux, la présence de grandes dunes de sable (en moyenne, longues de 4 à 5 km, hautes de 11 m et larges de 500 m), entourées par des étendues sablo-vaseuses et orientées parallèlement à la rupture du plateau continental ont été signalées par Servain (1976). Au sud de l'Irlande, au niveau de la fosse des Small qui marque l'entrée du canal Saint-Georges le fond est vaseux à sablo-vaseux (Servain, 1976; Quéro & Vayne, 1997).

### **Hydrodynamique**

Au niveau du plateau celtique, l'hydrodynamisme est particulièrement complexe (Servain, 1976). Si certaines transgressions (mouvements de masses d'eau) apériodiques sont bien connues, les mécanismes les provoquant le sont beaucoup moins. Ainsi, des écoulements d'eau à forte densité le long de la pente continentale peuvent se produire au cours d'hivers particulièrement froids. Plus énigmatiques sont les phénomènes de remontées d'eaux froides et de forte salinité originaires de cette même partie continentale et qui, au contraire des précédentes, remontent en direction des bancs de Grande Sole et de Cockburn (Figure 13b) (Cabioch, 1968).

### **Climatologie**

L'influence atlantique se fait sentir sur les températures et les salinités de mer celtique. En été la colonne d'eau est stratifiée et une thermocline s'installe entre 20 et 40 m. La température atteint 15 à 16 °C en surface, tandis que la couche la plus profonde atteint en moyenne 11 °C. En période estivale la salinité en surface est légèrement plus faible que la salinité de fond. En automne les vents se renforcent et homogénéisent la colonne d'eau. En hiver la température de l'eau est en moyenne de 10 °C. La salinité est plus faible au niveau du Canal Saint-Georges qui reçoit les eaux de la Severn (ICES, 2008a).

### **Dynamique de l'écosystème**

Dans la mer Celtique, l'efflorescence printanière est de courte durée dans la partie océanique. Les biomasses phytoplanctoniques les plus importantes sont observées au niveau côtier (Joint *et al.*, 2001). Dans la mer celtique au printemps/été, les dinoflagellés dominent la population du microplancton, et les nanoflagellés (dont les cryptophycées) peuvent être abondants (Martin & Videau, 1992).

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

En été, ce sont les prymnésiphytes qui sont dominantes. En automne, un mélange de prymnésiphytes, de diatomées, de pelagophytes, de dinoflagellés et de cyanobactéries est observé. Une efflorescence de diatomées est également observée en automne. Joint & Pomroy (1986) ont observé que les cyanophytes se trouvaient essentiellement dans la couche de surface (30 m environ) durant le mois d'avril. La production primaire est estimée équivalente à  $80 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  (Joint *et al.*, 2001).

### **Pêcheries**

L'écosystème dans la mer Celtique est très productif (Heath, 2005b), et soutient une intense activité de pêche. Les ressources halieutiques du plateau celtique sont exploitées par les pêcheurs français, irlandais, britanniques, espagnols et belges plus d'autres. Contrairement à la plupart des plateaux continentaux de l'Atlantique nord-est, la mer Celtique ne soutient de forts niveaux d'exploitation que depuis 25 ans. Pinnegar *et al.* (2002) ont montré que hormis un pic au milieu des années 70, les débarquements en provenance de cette zone étaient restés à des niveaux assez faibles (environ 100 000 t) jusqu'à la seconde moitié des années 80. Ils ont augmenté depuis jusqu'à s'établir à la fin des années 90 autour de 300 000 t. En 2008 le Conseil International pour l'Exploration de la Mer a recommandé de diminuer la mortalité par pêche sur les gadidés en mer Celtique (ICES, 2008a). L'intensification récente des activités de pêche a pu avoir des effets significatifs sur la structure de l'écosystème comme l'ont montré Pinnegar *et al.* (2002) et Heath (2005b). En 2013, les captures totales s'élèvent à 385 000 t en 2013 contre 321 000 t en 1980. Les rejets peuvent avoir un impact important sur l'état des ressources exploitées. Les captures non débarquées d'espèces-cibles (langoustine, merlan, cardine, merlu) contribuent de façon significative aux captures de ces espèces (Rochet *et al.*, 2002; Rochet, 2012).

### **La Manche**

#### **Géographie**

La Manche est une mer épicontinentale bordée au nord par le Royaume-Uni, au sud par la France, d'une longueur d'environ 500 km et d'une superficie de 77 000 km<sup>2</sup>. Ouverte à l'ouest aux influences de l'océan Atlantique, la Manche communique à l'est avec la mer du Nord. Sa profondeur moyenne est de 54 m, un maximum de 172 m est enregistré au niveau d'une fosse centrale entre la Bretagne nord et les Cornouailles (Guérin, 2003).

### Le fond marin

La nature des fonds de la Manche est très contrastée : elle repose dans la partie est sur un socle constitué de roches sédimentaires tendres (formations du Bassin Parisien), alors que l'ouest est composé de formations géologiques plus résistantes (Massif Armoricain). Le fond de la Manche se divise en deux parties distinctes (Figure 15). La partie est de la Manche est marquée par des dépôts d'origine terrigène (sable vaseux, sable, sable graveleux), et la partie ouest est composée de sédiments calcaires; les deux parties sont séparées par un éperon de galets dans le prolongement de la presqu'île du Cotentin (Carpentier *et al.*, 2009). Dans la partie ouest les courants de marée sont plus importants et dispersent les sédiments le long d'un gradient sud-est nord-est, allant de la baie du mont Saint Michel au sud des Cornouailles britanniques (Larsonneur *et al.*, 1982; Carpentier *et al.*, 2009).

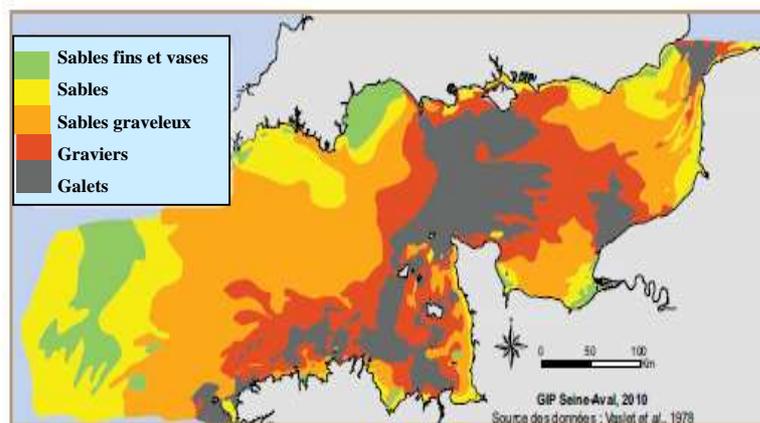


Figure 15. Nature des fonds en Manche (d'après Vaslet *et al.*, 1978).

### Hydrodynamique

La Manche orientale est considérée comme une zone de transition entre l'Océan Atlantique et la mer du Nord. L'hydrodynamisme de cette mer côtière semi-fermée est affecté conjointement par le vent et les marées. L'amplitude des marées de printemps est modérée (3m) à forte (12 m), une caractéristique des mers peu profondes.

L'amplitude des marées est plus importante dans le canal de l'est près de la côte française, mais très basse le long du tronçon Dorset de la côte anglaise. La variation de la vitesse du courant de marée à travers la Manche orientale montre que les forces de marée sont les plus fortes dans le centre-ouest. Au printemps, la vitesse des courants de marée est supérieure à 2  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$  dans la partie Ouest-centrale de la Manche; Hamblin *et al.* (1992) ont rapporté des vitesses maximales de 4,6  $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ .

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

### **Climatologie**

La Manche Est est soumise à des fluctuations saisonnières de température. De façon globale, la température des eaux est liée à la bathymétrie : les eaux côtières sont les plus chaudes en été, tandis que les eaux plus profondes sont les moins froides en hiver (Parker-Humphreys, 2004). Dans la Manche en hiver, la colonne d'eau est homogène verticalement mais il existe un gradient horizontal de température, celle-ci atteignant 11 °C à l'ouest et 7 °C à l'est. Au printemps, une légère stratification verticale s'installe dans la partie ouest de la zone, la partie la moins profonde ayant tendance à rester verticalement homogène. En été, la température de surface est d'environ 16 °C, tandis qu'au niveau du fond on retrouve un gradient horizontal allant de 11 °C à l'ouest à 17 °C à l'est. Une autre caractéristique intéressante de la Manche est la présence d'un gradient de salinité formant un fleuve côtier, qui se déplace du sud vers le nord le long de la côte française (Carpentier *et al.*, 2009). En hiver, les crues des grands fleuves font chuter la salinité à 32 psu dans le sud de la zone. (Agoumi *et al.*, 1983; Quéro & Vayne, 1997).

### **Dynamique de l'écosystème**

La Manche orientale est un écosystème particulièrement dynamique, d'une richesse biologique importante et une zone d'interface productive (Guiselin, 2010). La production primaire est importante, la faune benthique est abondante et la diversité en poissons est élevée. La période productive, entre mars et juillet, est principalement dominée par les diatomées et la Prymnésiophycée (Miller, 2004). Les diatomées, qui représentent le groupe dominant du bloom printanier, sont abondantes sur l'ensemble du plateau continental. Les plus grandes concentrations sont rencontrées au niveau des panaches des fleuves, particulièrement de la Seine.

### **Pêcheries**

La pêche en Manche orientale constitue l'une des pêches commerciales les plus riches en Europe, tant en termes de quantité que de diversité (pélagiques, poissons plats, gadidés, patins, roussettes, crustacés, mollusques et céphalopodes) (Vaz *et al.*, 2006; Carpentier *et al.*, 2009). La plupart des stocks de poissons dans cette zone sont pleinement exploités ou surexploités (Biseau, 2015). Les activités de pêche sont généralement plus développées sur le littoral français que du côté du Royaume-Uni et de la Belgique.

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

La pêcherie de la Manche orientale est divisée entre : Pêcherie littorale, côtière (navires < 12 m) et au large (navires > 12 m). La flotte française le long de cette côte comprend plus de 600 navires et les débarquements ont dépassé 90 000 tonnes en 2005. La pêche côtière française se compose de fileyeurs, chalutiers côtiers, palangriers et de navires polyvalents. Dans la Manche les pêches côtières réalisées par les chalutiers pélagiques et les chalutiers de fond reposent sur l'exploitation de petits pélagiques (hareng, sprat et maquereau), de la sole et des céphalopodes. Les pêcheries mixtes (dragueurs et chalutiers mixtes) ciblent principalement la coquille Saint-Jacques, la sole, le rouget, la morue, le merlan, le bar, le griset, le maquereau et le hareng (Rochet *et al.*, 2008; Carpentier *et al.*, 2009).

### **Le golfe de Gascogne**

#### **Géographie**

Le golfe de Gascogne est la façade atlantique du littoral français et nord espagnol. Sa limite conventionnelle est une droite joignant le cap Ortegal, en Galice (vers 43° N), à la bouée d'Ar-Men, au large de l'île de Sein (48° N). Le domaine se caractérise par un vaste plateau continental séparé de la plaine abyssale par le talus continental. Il couvre une surface d'environ 225 000 km<sup>2</sup>. Le plateau continental est plus large au nord et au centre : environ 140 km pour 50 km au niveau des Landes (ICES, 2008c).

#### **Le fond marin**

La géologie du golfe de Gascogne est complexe. La côte nord, de la pointe bretonne jusqu'à la Charente Maritime est plutôt rocheuse, tandis que la côte sud est sableuse. Le plateau continental est majoritairement couvert de sédiments d'origine terrigène (Figure 16). L'intérieur du plateau jusqu'à 100 km au large est constitué de sédiments grossiers, rocheux à sableux. Le plateau externe, de 100 à 200 km de la côte se caractérise par un substrat sablo vaseux. Une large formation vaseuse, la Grande Vasière, s'étend sur plus de 250 km de long et 30 km de large au niveau de l'isobathe des 100 m, entre la pointe bretonne et l'île d'Oléron. Une grande quantité de particules fines composant la Grande Vasière est remise en suspension en hiver, rendant la colonne d'eau très turbide (Quéro & Vayne, 1997; Dubrulle *et al.*, 2007).

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

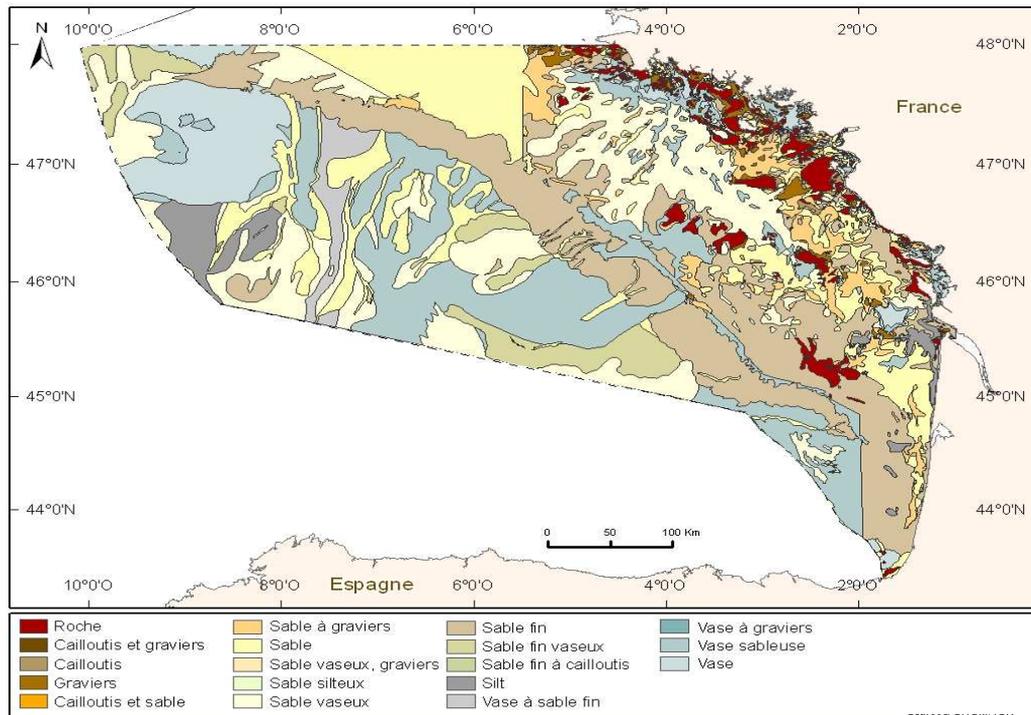


Figure 16. Carte de la nature des fonds du golfe de Gascogne (SHOM, 2011).

### Hydrodynamique

La circulation générale du golfe de Gascogne se définit par une circulation anticyclonique de surface appartenant au gyre Nord-Atlantique. La branche sud de la dérive Nord-Atlantique circule vers le sud-est au large de la Bretagne et transite dans le golfe de Gascogne le long du talus du plateau continental (Figure 17). Ce courant rejoint ensuite le courant du Portugal après avoir longé les côtes espagnoles (Koutsikopoulos & Le Cann, 1996; Bode *et al.*, 2002).

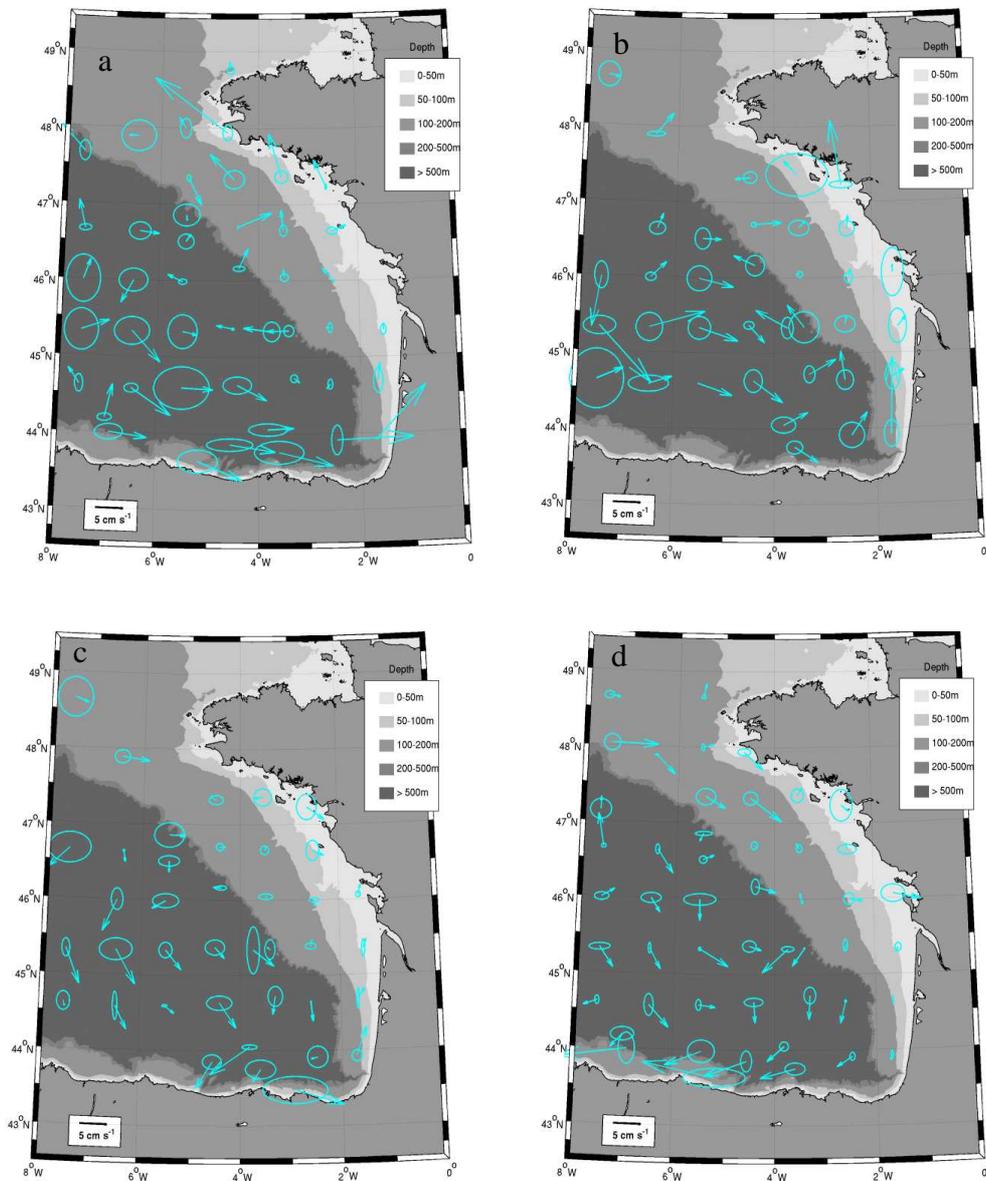


Figure 17. Circulation saisonnière dans le Golfe de Gascogne : (a) automne d'octobre à décembre, (b) hiver de janvier à mars, (c) printemps d'avril à juin et (d) été de juillet à septembre. L'échelle de gris représente la profondeur (0-500 m isobathes). Les flèches représentent des vitesses de courant. Les écarts types sont représentés par des ellipses (d'après Charria *et al.*, 2013).

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

Cette boucle provoque l'apparition de gyres anticycloniques et cycloniques dans la partie centrale du golfe appelées SWODDIES (Slope Water Oceanic Eddies; Pingree & Le Cann, 1992b). Ces gyres se déplacent lentement ( $2 \text{ cm.s}^{-1}$ ) vers l'ouest (Pingree & Le Cann, 1992b). La circulation résiduelle sur le plateau, près des côtes, est le résultat de plusieurs facteurs, dont l'entraînement par le vent et les courants de marée. On constate alors un courant côtier sud-nord permanent, parallèle à la côte. Le long du talus continental, les courants sont généralement orientés vers le nord. Entre ces deux courants, une circulation saisonnière, dépendant des mouvements atmosphériques, se met en place : 1) en automne et en hiver, les courants poussent les eaux vers le sud; 2) au printemps et en été, les eaux de surface se dirigent plutôt vers le nord (Pingree & Le Cann, 1990).

### **Climatologie**

Le Golfe de Gascogne est soumis au rythme climatique saisonnier. En hiver, les apports fluviaux sont faibles, les eaux sont bien mélangées et relativement riches en nutriments (Varela, 1996). Sur le plateau continental français, les vents forts homogénéisent la salinité et la température sur toute la colonne d'eau. Une stratification saline se met en place lorsque les débits sont forts et par vents de secteur nord-ouest. Les eaux fluviales se répandent sur le plateau et sont détournées vers le nord par les vents géostrophiques (Lampert, 2001). Les température et salinité de surface dans le golfe de Gascogne sont plus élevées dans le sud de la zone. Au printemps, la température de surface augmente engendrant une faible stratification thermique. En été les eaux de surface peuvent atteindre  $21 \text{ }^{\circ}\text{C}$  dans le sud contre  $17 \text{ }^{\circ}\text{C}$  dans le nord. En hiver ce gradient nord-sud est moins visible et les températures de surface sont de l'ordre de  $11\text{-}12 \text{ }^{\circ}\text{C}$ . La température de fond sur le plateau est constante toute l'année, autour de  $11,5 \text{ }^{\circ}\text{C}$ . La salinité dans le golfe de Gascogne est en moyenne de 35 psu sur le plateau et de 35,5 psu aux accores. Elle peut descendre jusqu'à 33 psu en hiver aux abords des grands fleuves (ICES, 2008c).

### **Dynamique de l'écosystème**

La production phytoplanctonique du Golfe de Gascogne est en premier lieu soumise au rythme saisonnier de l'éclairement solaire, de l'apport thermique et des forçages mécaniques liés aux vents et aux courants de marée. Les communautés de phytoplancton dans le golfe de Gascogne sont dominées par les diatomées (Dupuy *et al.*, 2011).

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

Les diatomées, qui représentent le groupe dominant du bloom printanier, sont abondantes sur l'ensemble du plateau continental, les plus grandes concentrations se rencontrant au niveau des panaches des fleuves. La production primaire dans le golfe de Gascogne est relativement faible en comparaison à d'autres régions.

### **Pêcheries**

Le plateau continental du golfe de Gascogne est exploité par une flotte européenne, composée majoritairement de bateaux français, espagnols et portugais. Les pêcheurs ciblent des espèces pélagiques comme la sardine *Sardina pilchardus*, l'anchois *Engraulis encrasicolus*, le maquereau et le chinchard commun *Trachurus trachurus* et des espèces démersales comme le merlu, sole, les cardines et les baudroies, mais également des crustacés à haute valeur commerciale comme la langoustine (*Nephrops norvegicus*). Plusieurs stocks du golfe de Gascogne sont gérés par le système de TAC et quotas. Les stocks de sole et de langoustine sont considérés comme étant surexploités. La pêche à l'anchois a été fermée de juillet 2005 à décembre 2009 et a fait l'objet d'un plan de reconstitution. Elle a été rouverte en janvier 2010 avec une TAC de 7 000 t (ICES, 2010). Egalement pour le stock Nord de merlu au début des années 2000, une mortalité par pêche forte, une baisse de la biomasse féconde et une série de recrutements faibles ont justifié la mise en place d'un plan de restauration. Une première série de règlements a mis en place des mesures techniques visant à protéger les juvéniles de merlu. Le plan d'urgence adopté a été remplacé en 2004 par un plan de restauration. Depuis la mise en place de ces mesures en 2001, la mortalité par pêche est proche du niveau de précaution. Le stock Nord de merlu se trouve actuellement au maximum de sa capacité reproductive et dans une situation d'exploitation durable, avec des débarquements de 78 457 t en 2016 (ICES, 2015).

### **1.2. Présentation des espèces sélectionnées**

Ces espèces ont été sélectionnées pour les études sur la variabilité des paramètres de croissance individuelle et de la population en fonction de critères d'importance halieutique, afin de répondre aux questions posées dans le cadre de cette étude. Ces espèces doivent être suffisamment abondantes dans toutes les régions échantillonnées et régulièrement présentes d'une année sur l'autre.

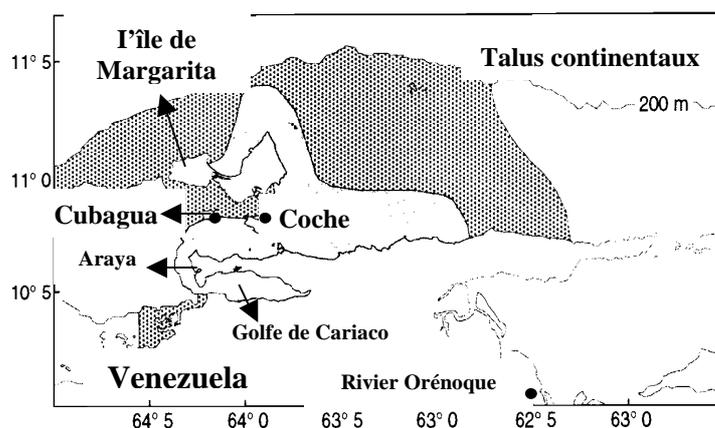
## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

Ces espèces doivent posséder une large aire de distribution afin de pouvoir comparer leurs réactions aux changements environnementaux; enfin ces espèces doivent aussi présenter des traits d'histoire de vie différents: espèces côtières ou océaniques, à durée de vie longue ou courte, espèces migratrices ou sédentaires, espèces à l'alimentation opportuniste ou spécialiste, poissons ciblés par la pêche ou non, etc. Les espèces choisies pour l'étude appartiennent aux familles clupéidés (*Sardinella aurita*), athérinopsidés (*Xenomelaniris brasiliensis*), gadidés (*Merlangius merlangus* et *Melanogrammus aeglefinus*) et soléidés (*Solea solea*).

### **Sardinella aurita**

#### Répartition géographique

On trouve la sardinelle ronde dans l'Océan Atlantique, du Sud-Ouest tropical de l'Afrique jusqu'au sud de l'Espagne et de l'Amérique du nord jusqu'au sud du Brésil. Elle est également présente en Méditerranée. Dans la plupart de ces régions l'exploitation de cette espèce relève de la pêche artisanale. Les concentrations importantes de *S. aurita* dans Venezuela se trouvent dans les zones d'upwelling côtier (Figure 18). Cervigon (1964) et Simpson & Gonzalez (1967) signalent qu'au Venezuela l'espèce est présente de façon discontinue et près des côtes, depuis le golfe de Cariaco jusqu'à Cabo Tres Punta dans l'Est du Venezuela.



*Sardinella aurita*

Figure 18. Répartition de la sardinelle ronde pour les côtes de Venezuela (zone blanche) et la distribution globale de la biomasse des poisson pelagiques (Zona ombrée)(d'après Frèon *et al.*, 1997).

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

### **Distribution**

*S. aurita* est une espèce des zones pélagiques côtières. De grands bancs ont été observés dans les eaux de surface, en haute mer et à l'intérieur des golfes et des baies. A certaines périodes de l'année on la retrouve dispersée sur les fonds marins, principalement les grands individus. Elle affectionne les eaux salées et une température inférieure à 24 °C, mais on peut la trouver dans des zones atlantiques insulaires plus chaudes. Les prospections acoustiques (Gassman *et al.*, 2012), ont révélé que les principales concentrations de sardinelle ronde se produisaient entre janvier et avril dans le golfe de Cariaco, l'île de Margarita, Araya, Coche et Cubagua.

### **Alimentation**

Le régime alimentaire des jeunes est à base de plancton, phytoplancton (diatomées et dinoflagellés) et zooplancton (copépodes et euphausiacés). Les individus adultes s'alimentent principalement de dinoflagellés, diatomées, et copépodes et secondairement de microalgues, larves de différents groupes taxonomiques (décapodes, bivalves, copépodes, cirripèdes, ostracodes et amphipodes), et œufs de poisson et de copépodes. Occasionnellement des cladocères et d'autres larves (gastéropodes, appendiculaires, foraminifères, chaetognathes, annélides et polychètes) sont aussi consommées (Bruzual, 1984; Caldera *et al.*, 1988; Ramirez *et al.*, 1987).

### **Période de reproduction**

La littérature signale des périodes de reproduction différentes pour la sardinelle dans différentes régions, entre novembre et juin (Reyes, 1981). Simpson & Gonzalez (1967) ont indiqué que la ponte est continue dans le golfe de Cariaco pendant toute l'année, avec un pic observé entre janvier et février. Le golfe de Cariaco est peu significatif comme zone de reproduction, peut-être que les sardinelles viennent dans cette région pour des raisons nutritionnelles et seule une petite partie de la population s'y reproduit (Ramírez & Huq, 1986; Fréon *et al.*, 1997). Les femelles et mâles atteignent la maturité à 20 cm longueur totale (LT) Le nombre d'œufs par ponte varie entre 9 783 et 77 117 par femelle. La ponte est liée aux facteurs environnementaux, principalement à l'upwelling côtier et aux contributions des effluents des fleuves comme l'Orénoque pendant la saison des pluies (Fréon *et al.*, 1997; González *et al.*, 2007).

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

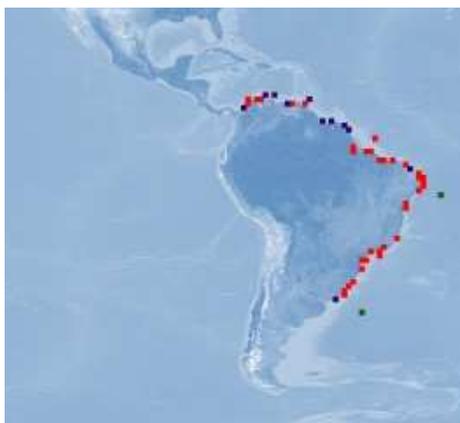
### Croissance

Les paramètres relatifs à la croissance de la sardinelle dans le golfe de Cariaco ont été estimés à partir de la lecture directe des otolithes et fréquences de longueur (Barrios, 2002; Gonzalez *et al.*, 2007; Barrios *et al.*, 2010). Comme beaucoup de petits pélagiques, ils ont une stratégie de reproduction dite "r" à cycle biologique court, ayant une grande vitesse de multiplication et donc un taux de renouvellement rapide favorisant un fort taux de croissance. La croissance de *S. aurita* est liée à la température et à l'approvisionnement alimentaire. Mendoza (1996) et Gonzalez (2006) ont indiqué que la prédation forte par les petits thons et les carangidés a aussi induit *S. aurita* à développer une stratégie de croissance rapide.

### *Atherinella brasiliensis*

#### Répartition géographique

L'athérine brésilienne ou tinicalo appartient à la famille athérinidés et est abondante dans les eaux protégées et dans les lagunes littorales saumâtres ou hypersalines. Le tinicalo est rencontré dans les eaux d'Amérique du Sud de la mer des Caraïbes en Colombie et jusqu'au sud-est de l'Uruguay (Figure 19). Par son abondance il constitue un maillon important de la chaîne trophique de l'écosystème pélagique de la côte. Il est utilisé dans la pêche artisanale comme appât (Cervigón *et al.*, 1992; Marin *et al.*, 1995).



*Atherinella brasiliensis*

Figure 19. Répartition géographique de *Atherinella brasiliensis* (Point Maps, Reyes, K., 2011).

#### Distribution

Le tinicalo est une espèce benthopélagique côtière, qui vit sur les fonds vaseux ou sableux. Les juvéniles se trouvent sur les mangroves, tandis que les adultes se trouvent sur des substrats de sable (Neves *et al.*, 2006).

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

### **Alimentation**

Les tinicalos se nourrissent principalement d'organismes planctoniques : copépodes (calanoïdes), cladocères, diatomées, larves de mollusques, de poisson, de crevettes, cirripèdes, insectes terrestres et débris végétaux (Carreño, 1975; Contente *et al.*, 2011). Aussi élevée plasticité diététique dans *A. brasiliensis* peut être un aspect de son succès de diffusion à travers la côte sud-américaine orientale; en plus, cet attribut peut jouer un rôle important dans le soutien de grandes populations locales observées.

### **Période de reproduction**

Dans la région nord-est les femelles sont fécondes toute l'année, avec un pic entre octobre et janvier. Les femelles et mâles atteignent la maturité à 7,8 et 6,9 cm longueur totale (LT). Le nombre d'œufs par ponte varie entre 894 et 3082 avec une moyenne de 2168, et la taille moyenne des femelles matures est de 10,7 cm LT. La phase de la métamorphose des larves en juvéniles ( $13,08 \pm 2,07$  mm LT) a été observée à 40 jours d'âge (Cervigon, 1991).

### **Croissance**

La croissance post-larvaire de *X. brasiliensis* a été rapportée pour des individus ayant une longueur comprise entre 7 et 32,9 mm et un âge allant de 23 à 73 jours. Les otolithes sagitta présentent un nucleus arrondi d'une moyenne de 13 microns. Les anneaux de croissance ont été observés clairement et ont été considérés comme une formation quotidienne, en tenant compte des travaux d'investigation antérieurs sur certains représentants de la famille des athérinidés, comme *Menidia menidia* et *Lauresthes tenuis* (Barkman, 1978; Brothers *et al.*, 1976). Pour les mêmes espèces, dans des conditions contrôlées en laboratoire la croissance a été estimée à 0,21 mm/jour après l'éclosion, et les larves atteignaient 13 mm LT à 40 jours (Del Rio *et al.*, 2005). Pour les femelles et mâles la longueur asymptotique est comprise entre 16 et 17 cm et le taux de croissance entre 0,88 et 0,83 an<sup>-1</sup> (Bervian & Fontoura, 2007). La longévité a été estimée de 1,5 à 3 années (Contente *et al.*, 2011).

### **Famille des gadidés**

Comprenant des espèces commercialement importantes, la famille des gadidés est la seconde, après les clupéidés, en termes de volume mondial de débarquements de poissons marins (Cohen *et al.*, 1990).

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

Les espèces de gadidés sont présentes dans les Océans Arctique, Atlantique et Pacifique, dans les eaux tempérées et septentrionales, principalement de l'hémisphère nord. Les espèces choisies pour l'étude représentent les genres *Merlangius* et *Melanogrammus*.

### *Merlangius merlangus*

#### Répartition géographique

Le merlan (*Merlangius merlangus*) est une espèce de poisson de la famille des gadidés, la seule du genre *Merlangius*. Sa coloration est variable et peut être brun-jaunâtre ou bleu foncé. Ses flancs sont gris, jaune et blancs, et son ventre est argenté. Une petite tache sombre est souvent présente à la base supérieure des nageoires pectorales. Le merlan est rencontré dans les eaux de l'Atlantique nord-est, depuis le nord de la Norvège et de l'Islande jusqu'au Sud du golfe de Gascogne (Figure 20). Le merlan est l'une des espèces les plus abondantes et les plus répandues en mer du Nord (Knijn *et al.*, 1993).

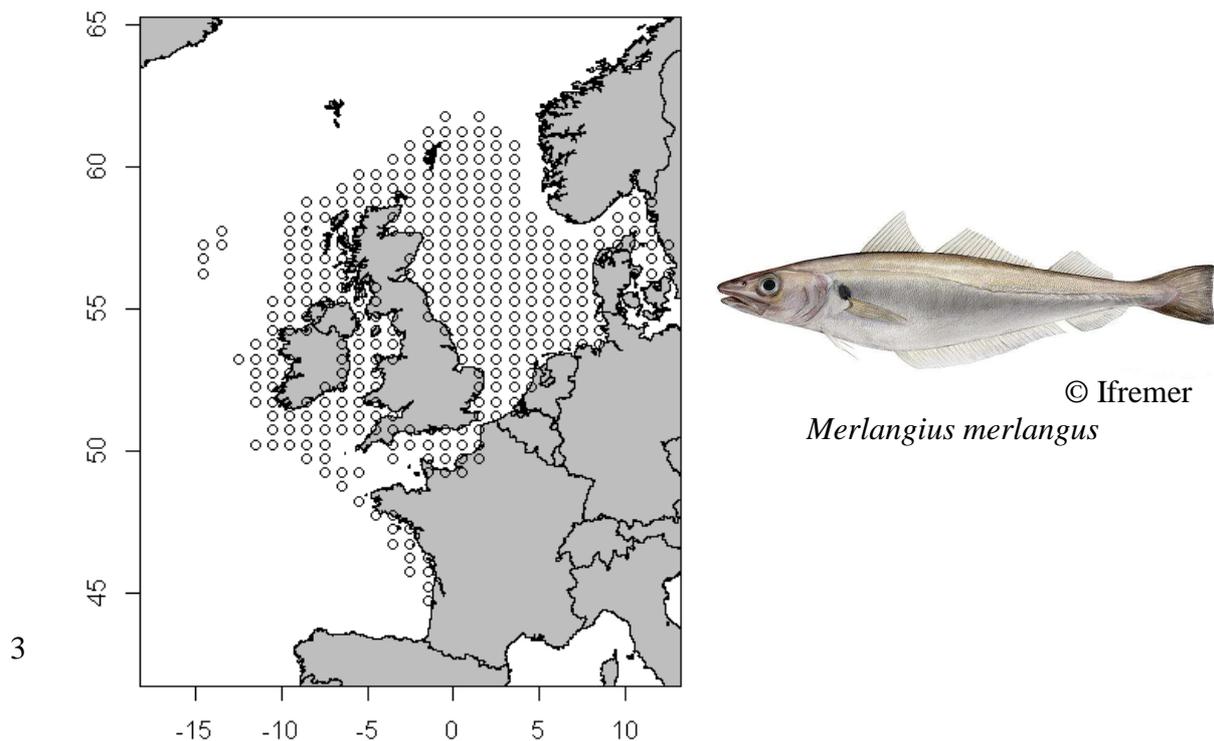


Figure 20. Présence de merlan dans les captures des campagnes de pêche scientifique IBTS, de 1971 à 2015. Source : Datras.

La distribution spatiale des débarquements ces dernières années suggère qu'il existe trois grandes concentrations en mer du Nord: (i) la zone nord, (ii) au large de l'est de la côte anglaise, et (iii) dans le sud de la mer du Nord et la Manche (ICES, 2005).

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

Ces zones correspondent aux principales zones d'œufs de merlan trouvés lors d'une recherche d'ichthyoplancton en 2004 sur l'ensemble de la mer du Nord (Munk *et al.*, 2009). L'abondance du stock de merlan dans la mer du Nord et en Manche est a commencé à diminuer au début des années 1990, atteignant son plus bas niveau historique en biomasse du stock reproducteur (BSR) en 2007 et 2014 (Biseau, 2015). L'exploitation intensive du merlan a commencé quand les captures de morue (*Gadus morhua*) et d'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*) ont diminué. Selon les études déjà publiées, il n'a pas été autant étudié que la morue et l'églefin (Loots *et al.*, 2011).

### **Distribution**

Le merlan est une espèce benthodémersale qui vit sur substrats rocheux ou vaseux entre 10 et 200 m de profondeur, et en plus fortes concentrations entre 30 et 100 m (Atkinson *et al.*, 2004). L'espèce se trouve principalement dans les milieux marins et saumâtres des eaux tempérées. Les juvéniles sont essentiellement présents dans les eaux côtières (5 à 30 m de profondeur) et les adultes dans des eaux dont la température est comprise entre 6 et 9 °C (Loots *et al.*, 2011).

### **Alimentation**

Le régime alimentaire exclusivement pélagique de merlans juvéniles se compose de copépodes, mysidacés, amphipodes et petits poissons, alors que celui des adultes est pélagique et benthique, à base de crevettes, crabes et mollusques (Hislop *et al.*, 1991; Pedersen, 1999). La proportion de poissons est liée à l'augmentation de la ration alimentaire avec la taille. Sur la base de son alimentation et de la taille du stock, le merlan est considéré comme l'un des principaux prédateurs de poissons en mer du Nord. Les merlans, notamment au stade juvénile, sont une proie importante des gadidés plus grands et d'autres espèces démersales. Le cannibalisme est fréquent (Bromley, 1997).

### **Période de reproduction**

Le moment et la durée de la ponte sont influencés par les caractéristiques maternelles, telles que la taille et l'âge, ainsi que par des paramètres environnementaux.

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

Les précédentes études signalent différentes périodes de reproduction dans différents régions, de février jusqu'à juillet (Zheng *et al.*, 2001; Gibb *et al.*, 2004) avec un pic entre mars et avril (Gibb *et al.*, 2004). Les zones de ponte récurrente se limitent aux grands estuaires et aux zones proches de ceux-ci (Lelièvre *et al.*, 2014)

### **Croissance**

Le taux de croissance varie entre les populations de merlan. Des la première année les individus peuvent atteindre de 15 à 20 cm de longueur. Les femelles sont plus grandes et croissent plus vite que les mâles (Gerristen *et al.*, 2003), et peuvent atteindre une longueur maximale de 70 cm. L'analyse de la composition chimique des otolithes suggère que les jeunes et les adultes vivent dans des zones différentes (Ware, 2004).

### ***Melanogrammus aeglefinus***

#### **Répartition géographique**

L'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*) appartient également à la famille des gadidés, mais il diffère des autres espèces par sa ligne latérale, et il est plus sombre. Sa dorsale est gris-violacé foncé et il présente un corps argenté devenant argent sur les flancs et blanc sur le ventre, ainsi qu'une tache foncée de chaque côté au milieu de la fin du pectoral, juste sous la ligne latérale (Bigelow & Schroeder, 1953). Le corps de l'églefin est lourd, allongé et comprimé latéralement. La tête est large, le museau arrondi avec une bouche légèrement inférieure et petite avec un seul petit barbeau près de l'extrémité de la mâchoire inférieure. Ses yeux sont modérément grands (Svetovidov, 1986; Björnsson *et al.*, 2010). L'églefin est réparti dans l'Océan Atlantique Nord. Dans l'est de l'Atlantique nord il va du golfe de Gascogne au Spitzberg; de la mer de Barents à la Nova Zemblaya; on le retrouve autour de l'Islande (Figure 21). Il est rare dans le sud du Groënland (Bigelow & Schroeder, 1953; Scott & Scott, 1988).

#### **Distribution**

L'églefin est une espèce benthodémersale qui vit sur substrats sableux, durs ou des graviers (Björnsson *et al.*, 2010). Ce type d'habitat est associé à la couleur du corps, peut-être parce qu'il offre une certaine protection contre les prédateurs par homochromie (Lough *et al.*, 1989). Les plus fortes concentrations se trouvent entre 50 et 200 m de profondeur.

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

Lors de la migration de la zone pélagique à la zone démersale, se produisant de 2 à 6 cm de longueur standard (Scott & Scott, 1988; Lough & Potter, 1993). Les églefins ne sont présents sur le littoral que de façon sporadique. Les populations d'églefin dans l'est de l'Océan Atlantique nord-est s'engagent dans de grandes migrations dans la mer de Barents et l'Islande, alors que dans l'ouest de l'Océan Atlantique nord, la migration est plus restreinte (Cohen *et al.*, 1990). Les grands poissons sont présents dans cet habitat à des températures comprises entre 1 et 13°C (Scott & Scott, 1988).

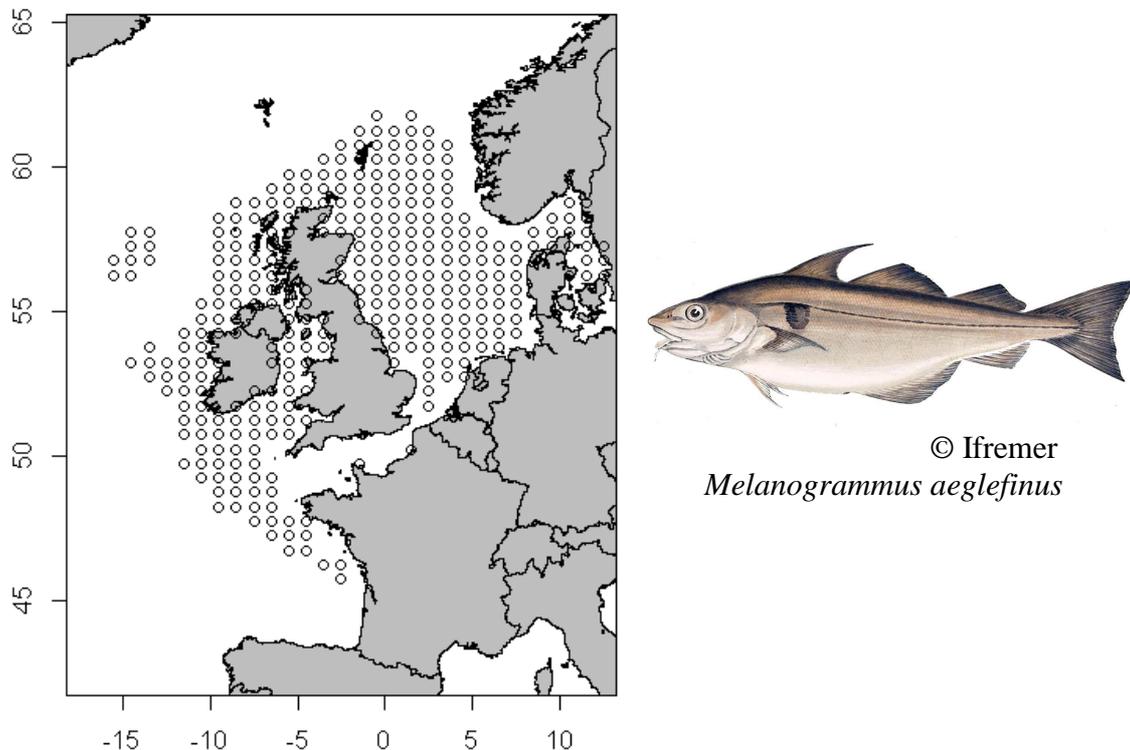


Figure 21. Présence de l'églefin dans les captures des campagnes de pêche scientifique IBTS, de 1971 à 2015. Source : Datras.

### Alimentation

Les églefins se nourrissent principalement de petits organismes benthiques y compris de crustacés, de mollusques, d'échinodermes et de vers (Albert, 1994; Björnsson *et al.*, 2010). Les grands poissons se nourrissent aussi de poissons tels que le lançon, le tacaud norvégien, la plie canadienne, le gobie, le sprat et le hareng. Les églefins constituent des proies importantes pour les poissons piscivores, principalement les grands gadidés et les autres espèces démersales. Dans d'autres parties du monde (Nouvelle-Écosse et banc des Faroe), un lien a été établi entre la quantité de chlorophylle ou la production primaire et la taille de la cohorte de l'églefin.

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

### **Période de reproduction**

La période de reproduction connue pour l'églefin s'étend de février à juin avec un pic observé entre mars et avril en mer du Nord (Hislop, 1984; Cohen *et al.*, 1990; Wright & Gibb, 2005). Une expérience de manipulation de la photopériode en laboratoire au Royaume-Uni indique que la maturation se produit jusqu'à 5 à 6 mois avant la ponte, à la fin de mois de juin, avec une diminution lors du solstice (Davie *et al.*, 2007). Les églefins forment de grandes agrégations à mi-profondeur et produisent de grandes quantités d'œufs planctoniques qui prendent une à trois semaines pour l'éclosion (Russell, 1976). La ponte se produit dans une eau dont la salinité atteint 35 psu et à une profondeur située entre 50 et 150 m (Björnsson *et al.*, 2010). Selon la littérature les mâles atteignent leur maturité sexuelle à l'âge de 4 ans et les femelles vers 5 ans. Les adultes reproducteurs se trouvent le plus souvent entre 80 et 200 m, à une température comprise entre 4° et 10 °C. La ponte est liée aux températures plus élevées. Les églefins ne semblent pas avoir de zones d'alevinage spécifiques. Les facteurs liés à la maturation peuvent varier en réponse à des effets non génétiques, tels que l'augmentation en approvisionnement alimentaire, l'abondance des populations et la température.

### **Croissance**

Dans cette espèce, la croissance observée est variable et semble être propre à chaque cohorte (ICES, 2006). Il est tout à fait plausible que la croissance de l'églefin soit dépendante de la densité, en particulier en fonction des classes d'âge. La croissance de l'églefin est liée à la température et à l'approvisionnement alimentaire. Le taux de croissance varie considérablement d'une région à l'autre. En moyenne, l'églefin croît de 7 à 9 cm chaque année avant d'arriver à maturité, après quoi on note une baisse du taux de croissance (Olsen *et al.*, 2010).

### ***Solea solea***

#### **Répartition géographique**

La sole commune *Solea solea* est un Téléostéen, Pleuronectiforme, de la famille des soléidés. Cette espèce présente un corps ovale avec les deux yeux situés sur le côté droit des individus. Sa bouche est située dans la partie inférieure du corps; la narine de la face aveugle est simple et non élargie.

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

Les nageoires pectorales sont bien développées, et celle de la face oculée présente une tache noire dans sa moitié distale. La sole commune présente une ligne latérale rectiligne avec une branche supra-temporale incurvée (Fischer *et al.*, 1981).

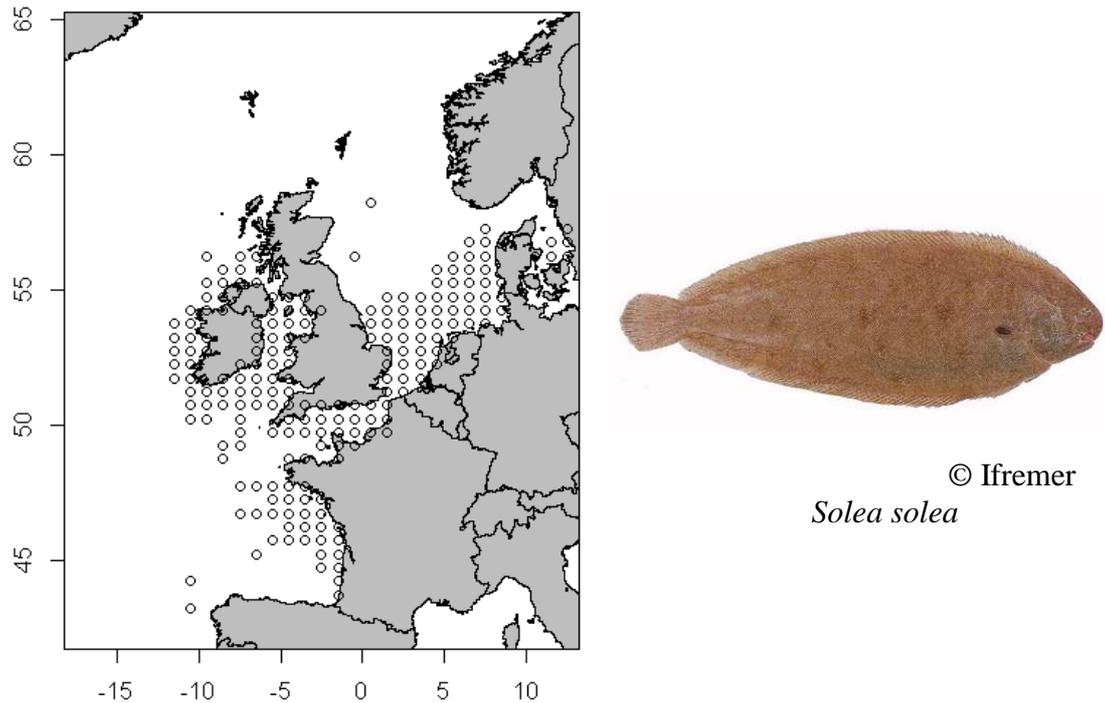


Figure 22. Présence de la sole commune dans les captures des campagnes de pêche scientifique IBTS, de 1971 à 2015. Source : Datras

La sole est présente en abondance sur le plateau continental de l'Atlantique est. Sa distribution géographique s'étend de la Norvège aux côtes nord de l'Afrique et comprend le bassin méditerranéen (Figure 22). Si elle fréquente une grande partie du plateau continental, ses habitats sont plus ou moins disjoints selon la latitude avec, dans tous les cas, des nourriceries côtières et estuariennes (Quéro & Vayne, 1997; Rogers, 1994; Gibson, 2014).

### Distribution

Au cours de la métamorphose, les larves, initialement dispersées autour des frayères du large (Koutsikopoulos *et al.*, 1991), modifient leur répartition verticale et horizontale en se concentrant près du fond et dans la zone côtière (Amara *et al.*, 2000). Une fois métamorphosée, la sole adopte alors le mode de vie benthique qui caractérise les juvéniles et adultes de cette espèce.

## Chapitre 1 : Présentation des zones et des espèces étudiées

---

Les jeunes soles se concentrent dans les baies et estuaires, en sélectionnant spécifiquement les fonds meubles vaseux, sables fins et vaseux généralement inférieurs à 20 m de profondeur et faible salinité (Millner & Whiting, 1990; Dorel *et al.*, 1991). Différents auteurs confirment que la préférence de substrat est liée à la disponibilité de la nourriture. Après la ponte les adultes ont tendance à se rapprocher de la côte (< 20 m de profondeur) au printemps et à migrer vers des eaux plus profondes en hiver (200 m de profondeur).

### **Alimentation**

Les soles ont deux périodes d'alimentation pendant la nuit et à l'aube (Lagardère, 1987), mais sont des prédateurs principalement nocturnes (Kruuk, 1963). Le régime alimentaire, constitué de la faune d'invertébrés benthiques et épi-benthiques (polychètes, mollusques et crustacés), montre des variations qualitatives et quantitatives en fonction de la saison, de la zone et de la taille des individus (Lagardère 1987; Amara *et al.*, 2001).

### **Période de reproduction**

Le cycle de reproduction rapporté dans différentes régions pour la sole commune se déroule entre janvier et juin et peut avoir une saisonnalité très marquée (Rijnsdorp & Vingerhoed, 1994; Quéro & Vayne, 1997). La littérature rapporte une variabilité géographique de la période de ponte (Rijnsdorp & Vingerhoed, 1994; Witthames *et al.*, 1995; Mollet *et al.*, 2013). La ponte a été observée entre 40 et 100 m de profondeur sur des substrats hétérogènes. La reproduction a été rapportée à des températures supérieures à 9° C (Wegner, *et al.*, 2003).

### **Croissance**

La croissance varie selon la latitude, celle de la femelle est toujours plus rapide que celle du mâle. A 9 ans la taille moyenne des mâles est de 40 cm contre 42 cm pour les femelles. L'âge maximal de la sole dans le golfe de Gascogne est 25 ans et la taille peuvent atteindre 60 cm. Dans la Manche est et la mer du Nord l'âge maximal peut atteindre 27 ans pour la femelle et 24 ans pour le mâle, avec pour taille maximale 70 cm (Quéro & Vayne, 1997).

### **Synthèse**

La description détaillée des caractéristiques biologiques, écologiques et de la pêche, décrites ci-dessus ont permis de trier les espèces selon plusieurs critères (Blanchard, 2006, Gibson, 2005). Selon la la distribution géographique (boréale, tempérée, subtropicale, tropical), le mode de vie (benthique = sur le fond, démersal = près du fond, pélagique = en pleine eau), le type d'habitat, la vitesse de croissance, la durée de vie (courte < 10 ans, longue > 10 ans). Selon les objectifs exposés dans l'introduction, ces critères peuvent conduire les espèces à être plus ou moins sensibles aux facteurs biotique et abiotique.

**CHAPITRE 2 :**  
**Variations temporelles des paramètres**  
**de croissance de la sardinelle ronde**  
**dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes**



## Chapitre 2 : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.

---

### Contexte et problématique

Dans ce chapitre sont étudiées les variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde et la relation entre la mortalité totale et les captures. L'exploitation de cette ressource a connu un développement important au cours des dernières décennies. Selon les chiffres officiels, les captures totales de l'Océan Atlantique dans la période 2000-2005 se situaient à une moyenne de 450 000 tonnes par an. Le Venezuela et le Sénégal contribuaient à la majorité plus grand nombre des captures de sardinelle, avec un pourcentage combiné équivalent à 50% du total. Dans la période 1990-2008 au Venezuela la production se situait à une moyenne de 114 752 tonnes, avec un maximum de 204 000 t en 2004. Les captures diminuent soudainement à 37 000 t en 2008 (Figure 4). Néanmoins, ces dernières années les captures continuent en diminution (Gomez *et al.*, 2014; Mendoza, 2015). Les populations les plus importantes de cette espèce dans l'Atlantique sont associées à des zones d'upwelling, comme sur la plate-forme du nord-ouest de l'Afrique et la plate-forme du nord-est du Venezuela (Cury & Roy, 1991; Fréon & Mendoza, 2003; Rueda-Roa, 2012). Depuis ses commencements, la pêche vénézuélienne de sardinelle a un caractère strictement artisanal et utilise des embarcations relativement petites avec des filets ou sennes de plage de style artisanal qui sont opérés manuellement depuis la côte (Rueda-Roa, 2012). Les captures sont principalement destinées à l'industrie de la conserverie. Cette sardinelle qui se consomme également sous la forme de poisson frais sert par ailleurs d'appât pour d'autres pêches à caractère commercial (Novoa *et al.*, 1998; Mendoza, 1999). En raison des niveaux élevés de production obtenus par cette pêche jusqu'en 2003, cette ressource est devenue l'une des principales sources de protéines à bon marché pour la population vénézuélienne. Compte tenu de ce qui précède, et particulièrement en considérant la diminution récente dans les niveaux de capture et ses implications sociales, économiques et écologiques, il a été recommandé de maintenir un suivi et de renforcer la surveillance en mettant en place un programme permanent de prospections hydroacoustiques. Bien que des campagnes acoustiques aient été faites dans les décennies précédentes par La Fondation la Salle (1974, 1992, 2002), le Fridtjof Nansen (1989), l'ORSTOM (1993) (actuellement, IRD) et un consortium regroupant : l'Université de Oriente, INIA, FUNDATUN, Conservation naturelle et la Fondation la Salle (2009), la proposition d'un programme permanent a été soumise aux instances gouvernementales, mais n'a pas été mise en œuvre pour le moment.

## Chapitre 2 : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.

---

Ici, nous nous sommes intéressés à déterminer les paramètres de croissance, et la relation entre la mortalité totale et la capture de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco.

### **Comment la croissance juvénile et la survie de la sardinelle ont-elles varié entre 1990 et 2008 ?**

Cette étude a fait l'objet d'un article paru dans la revue *Zoocenia Tropical*, 28 (4) 457-466, 2010). Cet article est écrit en espagnol (titre : Parámetros de crecimiento y mortalidad total de la sardina *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1810) en el Nororiente Venezolano durante el período 1990 a 2008). Le texte ci-dessous est une traduction de l'article en français.

Annexe 7. Version originale de l'article.

#### **Paramètres de croissance et de mortalité totale de la sardinelle *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1810) dans le nord-est vénézuélien entre 1990 et 2008.**

Alexander Barrios<sup>1</sup>, Ramón Guzmán<sup>2</sup>, Jeremy Mendoza<sup>1</sup>, Gabriel Gómez<sup>2</sup> y German Vizcaino<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Universidad de Oriente, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Cumaná, estado Sucre, Apartado postal 6101, Venezuela.

<sup>2</sup>Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, Edificio INIA. Av. Carupano-Sector Caigüire, Cumaná, estado Sucre. Apartado postal Cumana 6101, Venezuela.

#### **Résumé**

La *Sardinella aurita* qu'on pêche de manière artisanale dans le nord-est du Venezuela est l'espèce la plus importante économiquement et socialement parce qu'elle constitue pour les Vénézuéliens une source essentielle de protéines bon marché. A cause de sa variabilité naturelle et de son importance économique, sociale et écologique, cette ressource fait l'objet d'un suivi régulier aux plans biologique et halieutique. Dans ce contexte et dans le but d'actualiser les données, notre travail a consisté à déterminer les paramètres de l'équation de croissance de Von Bertalanffy ( $L_{inf}$  et  $K$ ) et la mortalité totale ( $Z$ ) en utilisant les données collectées entre 1990 et 2008 sur la longueur des prises. Pour déterminer les paramètres de croissance par la méthode de Fabens (1965) nous avons procédé à la décomposition modale des fréquences de longueur en utilisant les croissances mensuelles. L'estimation des paramètres a été faite pour l'ensemble de la période ( $L_{inf} = 326$  mm et  $K = 0,66$  an<sup>-1</sup>) et pour trois sous-périodes : (1) 1990-1995 ( $L_{inf} = 375$  mm et  $K = 0,45$  an<sup>-1</sup>), (2) 1996-2001 ( $L_{inf} = 348$  mm et  $K = 0,62$  an<sup>-1</sup>), (3) 2002-2008 ( $L_{inf} = 266$  mm et  $K = 1,30$  an<sup>-1</sup>). Les intervalles de confiance ont été déterminés par le biais de l'ensemble des profils de vraisemblance. La mortalité totale ( $Z$ ) a été déterminée selon la méthode proposée par Ehrhardt & Ault (1992).

## Chapitre 2 : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.

---

Nous obtenons une moyenne de  $5,4 \text{ an}^{-1}$  (2,0-9,3) avec une tendance à l'augmentation sur l'ensemble de la période étudiée. La variabilité de la croissance et du taux de mortalité de *Sardinella aurita* dans le nord-est vénézuélien est due à une combinaison de facteurs environnementaux et à l'exploitation halieutique.

*Mots clés* : *Sardinella aurita*, croissance, mortalité totale, nord-est Vénézuélien

### **Growth Parameters and Total Mortality of the Sardine *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1810) in Northeastern Venezuela in 1990-2008**

#### **ABSTRACT**

*Sardinella aurita* is the main species exploited by small-scale fisheries in northeastern Venezuela and represents an important source of low cost protein on the Venezuelan market. Due to natural variability and to its economic, social and ecological relevance this resource is under a regular monitoring program to obtain biological and fishery information. In this context, in this study growth parameters ( $L_{inf}$  and  $K$ ) of the von Bertalanffy growth equation and total mortality ( $Z$ ) were estimated from length frequency data. We used modal decomposition of length frequencies and monthly growth increments to estimate  $L_{inf}$  and  $K$  by the method of Fabens (1965). Parameter estimates were obtained for the total study period ( $L_{inf} = 326 \text{ mm}$  and  $K = 0.66 \text{ year}^{-1}$ ) and for three subperiods: 1) 1990-1995 ( $L_{inf} = 375 \text{ mm}$  and  $K = 0.45 \text{ year}^{-1}$ ); 2) 1996-2001 ( $L_{inf} = 348 \text{ mm}$  and  $K = 0.62 \text{ year}^{-1}$ ) and 3) 2002-2008 ( $L_{inf} = 266 \text{ mm}$  and  $K = 1.30 \text{ year}^{-1}$ ). Confidence intervals were estimated from joint likelihood profiles. Total mortality ( $Z$ ) was determined by the method proposed by Ehrhardt & Ault (1992), with an average  $Z$  of  $5.4 \text{ y}^{-1}$  (range  $2.0 - 9.3 \text{ y}^{-1}$ ) with an increasing trend during the study period. The variability of the growth and mortality rate of *Sardinella aurita* in the northeastern region, is due to a combination of environmental factors and fishing exploitation.

Keywords: *Sardinella aurita*, growth, total mortality, Venezuela.

### **2.1. Introduction**

La sardinelle (*Sardinella aurita*) est une espèce des zones pélagiques-côtières. Sa présence en grands bancs se limite aux aires d'upwelling et de grande production primaire comme c'est le cas dans le nord-est du Venezuela (Figure 23), où cette ressource halieutique joue un rôle important dans l'écosystème marin et dans l'économie régionale, puisqu'elle est l'espèce la plus mise en boîte par l'industrie de la conserverie. Cette sardinelle qui se consomme également sous la forme de poisson frais sert par ailleurs d'appât pour d'autres pêches à caractère commercial.

## Chapitre 2 : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.

Cette espèce est largement présente dans les zones tropicales et subtropicales depuis Cape Cod aux Etats Unis d'Amérique, jusqu'au Brésil où elle cède la place à *Sardinella brasiliensis*. Du fait de sa variabilité naturelle et de son importance sociale et écologique cette espèce fait l'objet d'un suivi incluant des études biologiques et halieutiques qui génèrent, pour cette ressource, des informations actualisées. De ce même suivi, sont issues des connaissances sur la dynamique démographique et halieutique, les interrelations trophiques dans l'écosystème du nord-est du Venezuela, la maturité sexuelle et les périodes de reproduction (Gerlotto & Gines, 1988; Guzmán *et al.*, 1993; Mendoza *et al.*, 1994; Freón *et al.*, 1997; Mendoza & Guzmán, 1997; Guzmán *et al.*, 1998; Guzmán *et al.*, 1999; Guzmán *et al.*, 2001; Guzmán *et al.*, 2003; Freón *et al.*, 2003b); la croissance étudiée par utilisation de structures dures (Heald & Griffith, 1967; Gonzalez, 1985), et le taux de mortalité (Mendoza *et al.*, 1994; Guzmán & Gómez, 2000).

Dans le cas de petits poissons pélagiques comme la sardinelle, cette information est d'une grande importance du fait des fluctuations spatio-temporelles de la ressource ; variations qui pourraient être dues entre autres aux effets des changements climatiques généraux. D'où la nécessité de réviser et redéfinir régulièrement, avec précision, des paramètres démographiques comme l'accroissement et la mortalité.

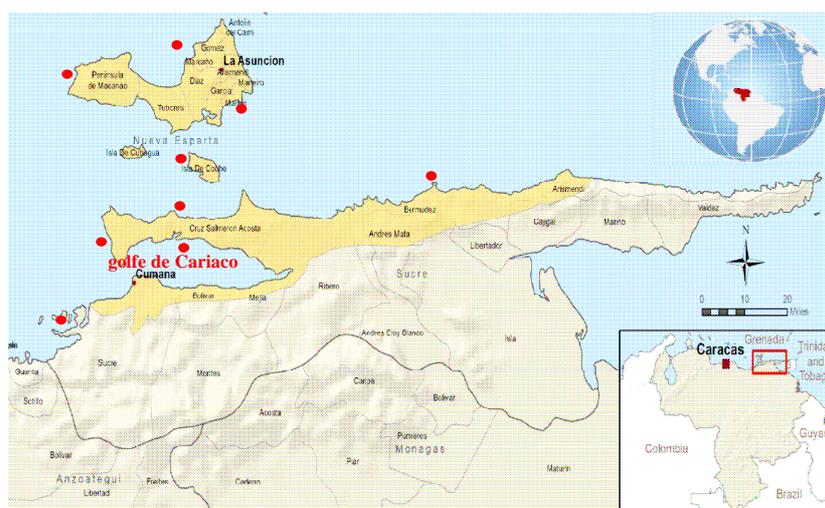


Figure 23. Zones de pêche de la sardinelle *Sardinella aurita* (points rouges) dans le nord-est vénézuélien (d'après FIDA, 2012).

## Chapitre 2 : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.

---

### 2.2 Méthodologie

#### 2.2.1 Protocole de collecte des données

Nous avons utilisé des données relatives à la longueur totale, au poids (223 617 individus) et aux tonnages de la pêche commerciale réalisés entre 1990 et 2008 dans le nord-est du Venezuela (plus de 400 individus échantillonnés par mois). Les données sont fournies par l'Institut National de Recherches Agricoles (INIA) dans le cadre de son programme de surveillance de la ressource. Les données sur la longueur totale et le poids ont été utilisées pour déterminer par régression linéaire la relation longueur-poids et le type de croissance. Initialement les paramètres de croissance ( $L_{inf}$  et  $K$ ) ont été déterminés par décomposition modale des fréquences de taille selon la méthodologie de Gulland & Holt (1959). Postérieurement, en utilisant les augmentations de taille mensuelles, les paramètres ( $L_{inf}$  et  $K$ ) ont été définis par la méthode de Fabens (1965) et l'ajustement des valeurs ont été par maximum vraisemblance et ensuite ajustés à l'équation de von Bertalanffy afin de pouvoir estimer la longueur à un âge de référence. Les intervalles de confiance à 95% calculés selon la méthode proposée par Venzon *et al.*, 1988. Les estimations de ces paramètres ont été réalisées pour l'ensemble de la période (1990-2008) et pour trois sous-périodes : 1990-1995, 1996-2001, 2002-2008. La sélection de ces périodes sont liée aux changements des facteurs environnementaux observés. La mortalité totale ( $Z$ ) a été déterminée selon la méthode proposée par Ehrhardt & Ault (1992), basée sur la distribution de fréquence des longueurs.

### 2.3 Résultats et discussion

#### 2.3.1 Incrément de la longueur

La longueur totale de *Sardinella aurita* a varié entre 80 et 266 mm. Nous avons pris en compte, intégralement, les croissances observées mois après mois pour savoir la tendance de la croissance mensuelle. Entre 1990 et 2008 on observe une augmentation constante de la longueur pendant les premier et second trimestres puis un ralentissement progressif jusqu'au milieu du troisième trimestre suivi d'une reprise à partir du milieu du quatrième (Figure 24). La croissance mensuelle moyenne aux premier et second trimestres a été de 9,1 mm et 9,8 mm et de 7,3 mm et 8,3 mm au troisième et quatrième. Pour l'ensemble de la période la croissance moyenne mensuelle a été de 8,6 mm.

## Chapitre 2 : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.

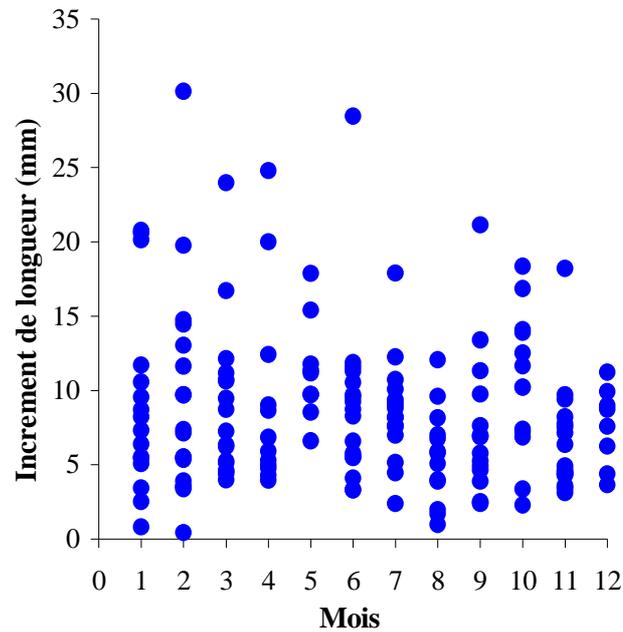


Figure 24. Augmentations mensuelles de longueur de la sardinelle *Sardinella aurita* dans le nord-est Vénézuélien entre 1990 et 2008.

### 2.3.2 Paramètre de croissance

Les paramètres de croissance de cette espèce ajustés avec la méthode de Fabens (1965) donnent pour  $L_{inf}$  et  $K$  les résultats suivants  $L_{inf} = 326$  mm et  $K = 0,056$  mois<sup>-1</sup> entre 1990 et 2008 (Figure 25).

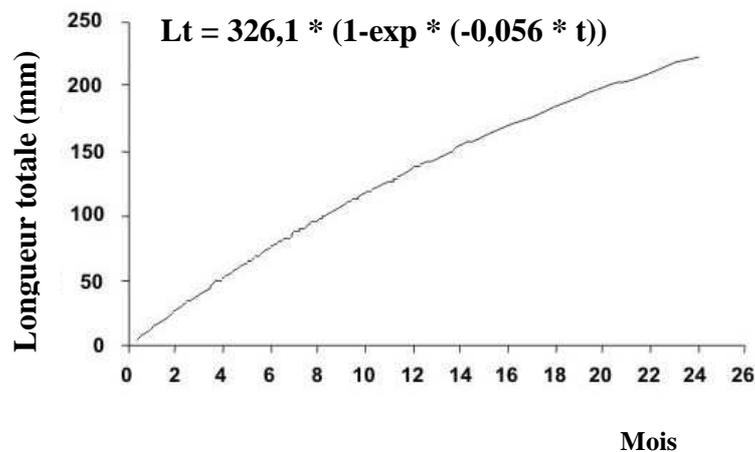


Figure 25. Equation de croissance de la sardinelle *Sardinella aurita* dans le nord-est vénézuélien entre 1990 et 2008.

Chapitre 2 : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.

---

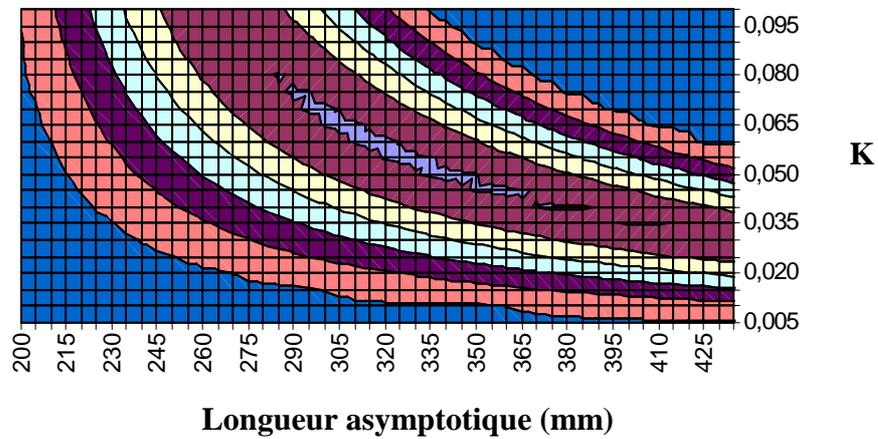


Figure 26. Intervalles de confiance à 95 % de  $L_{inf}$  et de  $K$  de *Sardinella aurita* entre 1990 et 2008. Au centre la frange bleu clair identifie les intervalles de confiance.

Les intervalles de confiance estimés se situent entre 285 et 365 mm de longueur totale pour  $L_{inf}$  et entre 0,045 et 0,075 mois<sup>-1</sup> pour le taux d'accroissement  $K$  (Figure 26). Les individus de 2,5 ans (30 mois) atteignent une longueur totale de 265 mm. Entre 1990 et 1995, les paramètres de croissance d'estimés sont  $L_{inf} = 375$  mm et  $K = 0,038$  mois<sup>-1</sup> (Figure 27).

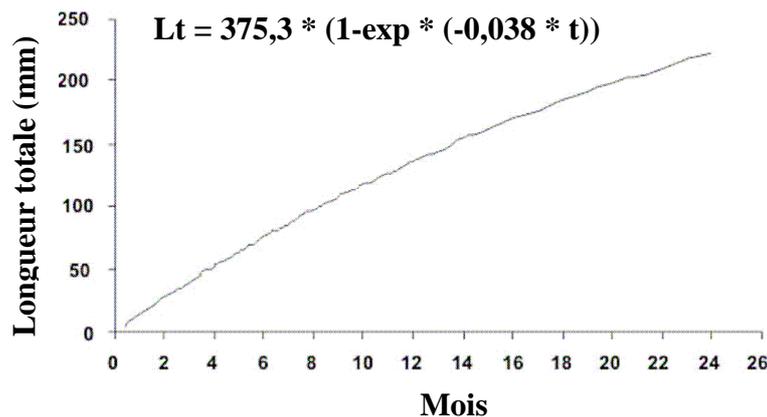


Figure 27. Equation de croissance de la sardinelle *Sardinella aurita* dans le nord-est vénézuélien entre 1990 et 1995.

## Chapitre 2 : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.

Les intervalles de confiance estimés se situent entre 300 et 400 mm de longueur totale pour  $L_{inf}$  et entre 0,035 et 0,060 mois<sup>-1</sup> pour le taux de croissance (Figure 28). Les individus de 2 ans (24 mois) atteignent une longueur totale de 222 mm.

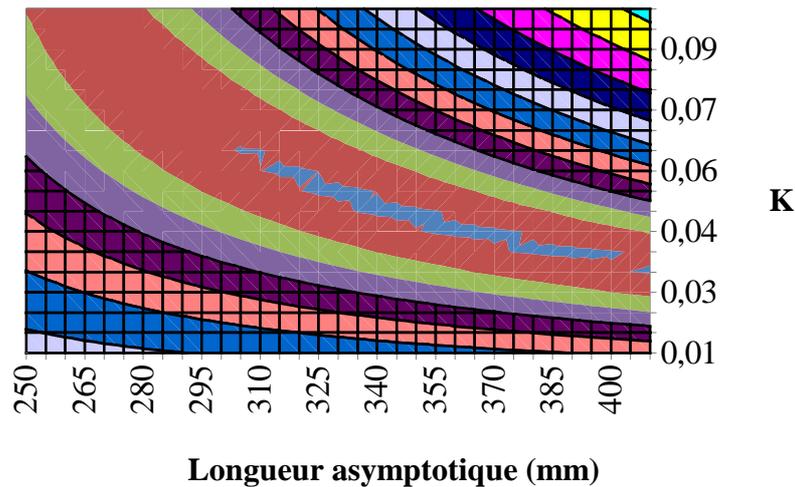


Figure 28. Intervalles de confiance à 95 % de  $L_{inf}$  et de  $K$  de *Sardinella aurita* entre 1990 et 1995.

Entre 1996 et 2001 les paramètres de croissance ajustés, donnent les résultats suivants  $L_{inf} = 348,15$  mm et  $K = 0,095$  mois<sup>-1</sup> (Figure 29). Les intervalles de confiance des paramètres de croissance  $L_{inf}$  et  $K$  pour cette période ne s'ajustent pas. Nous observons sur la figure 30 la non convergence des deux paramètres.

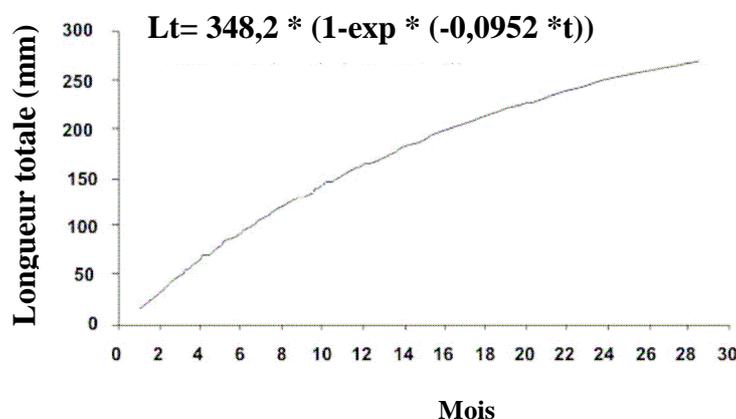


Figure 29. Equation de croissance de la sardinelle *Sardinella aurita* dans le nord-est vénézuélien entre 1996 et 2001.

Chapitre 2 : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.

---

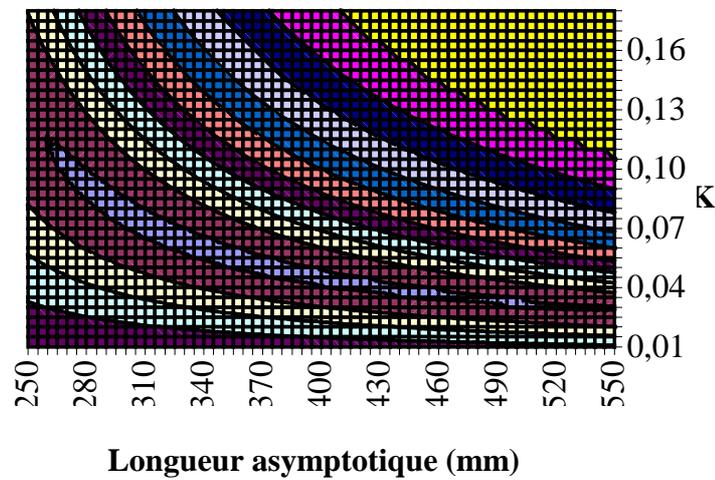


Figure 30. Intervalles de confiance à 95 % de  $L_{inf}$  et de  $K$  de *Sardinella aurita* entre 1996 et 2001.

Entre 2002 et 2008 les paramètres de croissance ajustés donnent les résultats suivants :  $L_{inf} = 267$  mm et  $K = 0,109$  mois<sup>-1</sup> (Figure 31). Les intervalles de confiance estimés se situent entre 240 et 345 mm pour  $L_{inf}$  et entre 0,06 et 0,18 mois<sup>-1</sup> pour  $K$  (Figure 32). Une sardinelle de 197 mm de longueur totale a un an (12 mois).

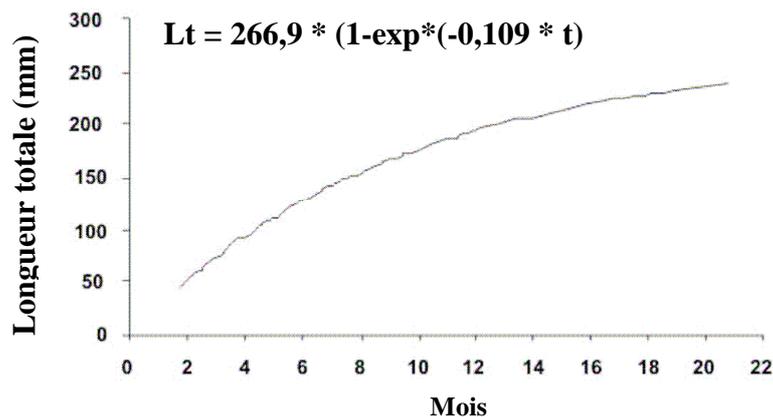


Figure 31. Equation de croissance de la sardinelle *Sardinella aurita* dans le nord-est vénézuélien entre 2002 et 2008.

Chapitre 2 : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.

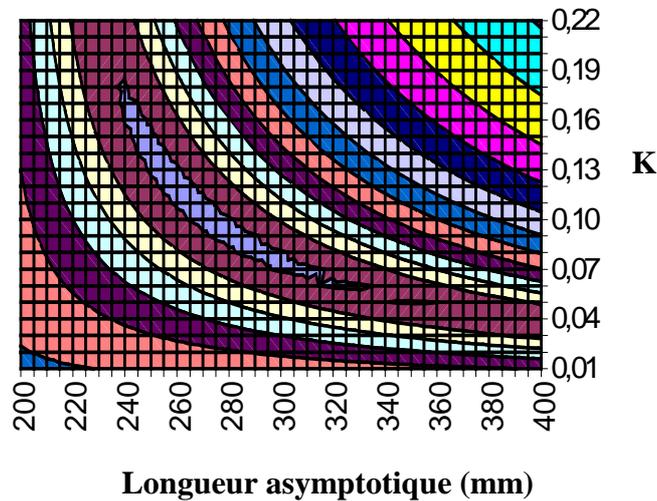


Figure 32. Intervalles de confiance à 95 % de  $L_{inf}$  et de  $K$  de *Sardinella aurita* entre 2002 et 2008.

La figure 33 porte sur l'évolution de la mortalité totale ( $Z$ ) année par année dans le nord-est vénézuélien. Pour la période 1990-1993 on observe une tendance à la baisse.

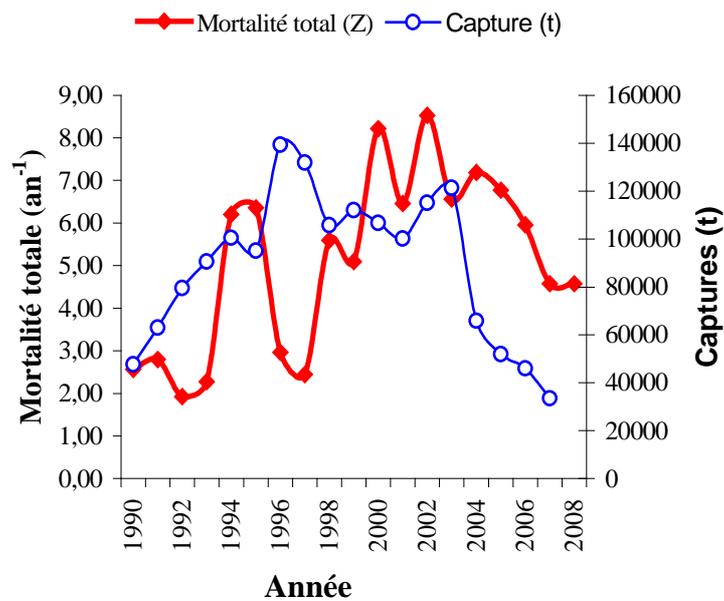


Figure 33. Variation des captures (t) et mortalité totale ( $an^{-1}$ ) de *Sardinella aurita* dans le nord-est vénézuélien entre 1990 et 2008.

## Chapitre 2 : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.

---

En 1994-1995 la mortalité est beaucoup plus importante que pendant la période précédente, puis on observe en 1995-1996 une nouvelle baisse suivie d'une nouvelle hausse entre 1997 et 2000, l'année 2002 étant celle du pic de mortalité le plus élevé. Pour les années suivantes on n'observe pas de tendance claire : fluctuations de 2001 à 2005 puis diminution vers 2008. Les résultats estimés des paramètres de croissance  $K$  et  $L_{inf}$  pour l'ensemble de la période ne correspondent pas à ceux obtenus dans les études de croissance par distribution des fréquences de tailles et indiquent pour *Sardinella aurita* une croissance rapide dans le nord-est vénézuélien avec des valeurs proches de  $1 \text{ an}^{-1}$  pour  $K$  (Mendoza & Guzman, 1992; Mendoza *et al.*, 1994; Mendoza & Guzman, 1997; Guzman & Gomez, 2000).

Néanmoins, les estimations des paramètres ( $K$  et  $L_{inf}$ ) montrent une croissance rapide, ce qui est mis en évidence quand on détermine la longueur à un âge de référence correspondant. Cette affirmation est valable pour les sous-périodes analysées. Il est important de noter que les estimations de longueur par rapport à l'âge selon l'analyse des fréquences de longueur sont similaires à celles obtenues par d'autres auteurs (Guzman & Gomez, 2000; Fréon & Mendoza, 2003). Des études portant sur l'âge et la croissance par les anneaux de croissance journaliers montrent que *Sardinella aurita* à l'âge d'un an atteint 195 mm (Barrios, 2002), ce qui atteste de la croissance rapide de cette espèce dans la région nord orientale. Pour la période étudiée on observe une augmentation constante de la taille pendant les deux premiers trimestres, un ralentissement au troisième et un rebond au quatrième qui serait à mettre en relation avec la période d'upwelling dans la région qui est plus intense durant les premiers mois de l'année, puis en octobre et novembre mais avec une intensité variable.

La croissance rapide de *Sardinella aurita* est directement liée à la présence de l'upwelling (Fréon *et al.*, 2003a; Mendoza *et al.*, 1994; Guzman *et al.*, 2003) mais également aux prédatations auxquelles est soumise l'espèce (Mendoza *et al.*, 1994). En ce qui concerne les variations observées en matière de mortalité, elles seraient liées à la disponibilité, l'accessibilité, la vulnérabilité de l'espèce et à sa répartition par tranche d'âge dans les zones traditionnelles de pêche. On signale que depuis le milieu de l'année 2005 les captures de sardinelles se sont effondrées : moins 90% dans l'Etat de Nueva Esparta, ce qui est considérable quand on sait qu'on y réalisait 50 % des prises de tout le pays. Dans l'Etat de Sucre on observe la même tendance à la baisse.

## Chapitre 2 : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.

---

L'abondance de la ressource dans le nord-est du Venezuela est directement conditionnée par un régime de vents cycliques qui contrôlent l'hydrodynamique du système marin côtier et induisent le phénomène d'upwelling et de fertilisation des eaux donnant naissance aux plus grandes concentrations de l'espèce qui alimentent à leur tour l'essentiel de l'industrie de la conserverie (Fréon *et al.*, 2003a). En relation avec le profil océanographique, on a remarqué qu'avec une périodicité variable, se produisent des changements, qui affectent le recrutement et par voie de conséquence l'abondance de la ressource dans les zones mentionnées. Illustration de cela, ce qu'on a observé au cours des cinq dernières années serait dû à une combinaison de facteurs environnementaux (température de la colonne d'eau, diminution de l'intensité d'upwelling, qualité du plancton, des matériaux inorganique en suspension, courants, etc) et halieutique (surpêche), qui affecteraient la disponibilité de la ressource et par voie de conséquence la pêche dans des zones traditionnellement importantes (Margarita et l'axe La Esmeralda-Morro de Puerto Santo; Guzman, 2002). L'intensité de la pêche dans des zones comme l'axe La Esmeralda-Morro de Puerto Santo dans l'Etat de Sucre affecterait le comportement, les dimensions et la structure en taille des bancs de poissons dans cette zone réduite et sensible.

Il convient de noter que la pêche s'est significativement intensifiée après 1996, du fait d'une nouvelle demande de l'industrie de conserverie de sardinelle, couverte par 52 chalutiers qui opéraient exclusivement entre La Esmeralda et Morro de Puerto Santo. Les rendements ont baissé passant entre 1996 et 2005 de 53 t par prise à 15 t. Pour les trois années qui ont suivi, ces mêmes chiffres ont été reconduits à peu de choses près (Guzman, 2008).

### 2.4 Conclusions

La croissance rapide de *Sardinella aurita* dans le nord-est du pays est étroitement liée aux périodes où le phénomène d'upwelling est le plus marqué à savoir aux premier et deuxième trimestres.

Les changements observés en matière de mortalité, pendant la période considérée, sont étroitement liés à la disponibilité, accessibilité et vulnérabilité de la ressource et à la structure en âge des populations dans les zones traditionnelles de pêche.

## Chapitre 2 : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.

---

### **2.5 Recommandations**

Du fait de la variabilité naturelle de l'espèce, de son importance économique, sociale, écologique et de l'impact des changements climatiques sur la ressource, il est important de maintenir un suivi et de renforcer la surveillance en mettant en place un programme permanent de prospections hydroacoustiques. Cela permettra de connaître sur des périodes plus courtes le comportement de l'espèce, la répartition et les niveaux de biomasse disponible.



## **CHAPITRE 3 :**

**Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du Merlan (*Merlangius merlangus*), de l'Eglefin (*Melanogrammus aeglefinus*), et de la Sole commune (*Solea solea*) capturés dans l'Atlantique Nord-Est.**



## Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

---

### **Les variations des conditions environnementales dans la première année de vie (année de naissance) ont-elles un impact sur les paramètres de croissance ?**

#### **3.1 Introduction**

Certaines études ont montré que les espèces commercialement exploitées présentent des modifications de leurs populations, telles que : diminution de l'abondance et biomasse (Perälä & Kuparinen, 2015), changements dans la structure en longueur au âge, croissance rapide (Rochet & Trenkel, 2003; Rochet, 2009), maturité précoce, ou modification de leur répartition géographique (Overholtz, 2002; Andersen & Brander, 2009). Ces variations ont été attribuées aux changements environnementaux (Perry *et al.*, 2005; Cheung *et al.*, 2009) et quand ceux-ci ne sont pas apparus comme suffisants pour expliquer les variations dans les stocks, l'hypothèse d'une adaptation évolutive à la pêche a marqué des points. Les principaux effets de la pêche sur les populations et communautés de poissons sont bien connus par les indicateurs de l'impact de la pêche (Hall, 1999, Rochet & Trenkel, 2003; Rochet, 2009). Pour quantifier les impacts de la pêche il existe différents indicateurs utiles tels que : mortalité par pêche, tailles minimales de débarquement, effort de pêche, caractéristiques biologiques des espèces, entre autres (Rice & Rochet, 2005; Rochet & Trenkel, 2003; Shin *et al.*, 2005). La pêche peut accélérer la dérive génétique affectant la composition génétique à la fois neutre et fonctionnelle des populations exploitées, en réduisant la compétition intraspécifique, encourageant ainsi la plasticité phénotypique, ce qui peut conduire à une croissance accélérée et maturité précoce dans les espèces (Trippel, 1995; Lorenzen & Enberg, 2001). L'existence d'une plasticité phénotypique de la croissance chez les poissons a été mise en évidence par de nombreuses études. La plasticité phénotypique est définie comme la variabilité de l'expression phénotypique d'un génotype dans différents environnements (Shin & Rochet, 1998). Les variations génétiques peuvent se produire entre des populations, entre cohortes, ou à l'intérieur de ces populations et cohortes. Lorsque des ressources halieutiques sont surexploitées, la première et principale action de gestion est de réduire les effets de la pression de pêche. Néanmoins, malgré cette action l'impact de la pêche sur les populations n'a pas toujours diminué.

### Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

---

Il est important de mentionner que la variabilité de la croissance est liée aux effets climatiques et de la pêche (Perry *et al.*, 2005; Dulvy *et al.*, 2008), mais aussi leur interaction potentielle qui a été soulignée (Perry *et al.*, 2010). Les traits des animaux sont influencés par les premières expériences de vie. Les effets des facteurs environnementaux dans les premières années de vie peuvent provoquer des altérations irréversibles dans le métabolisme des poissons et plus elles sont précoces, plus l'effet de perturbations environnementales est durable (Desai & Hales, 1997; Lindström, 1999). Par exemple, des conditions environnementales pauvres peuvent donner des paramètres de croissance faibles, une petite longueur de poisson adulte et une réserve d'énergie limitée (Taborsky, 2006).

Les premières influences des facteurs environnementaux ont une incidence sur la différenciation sexuelle, le taux de croissance, les caractéristiques de leur cycle de vie et le comportement des poissons. Ces questions ont reçu peu d'attention avant que la théorie sur l'évolution de l'histoire de la vie et de la flexibilité soit développée dans la dernière partie du 20<sup>ème</sup> siècle (Jhonsson & Jhonsson, 2014).

Dans cette étude les questions suivantes ont été considérées : (i) Les variations environnementales dans la première année de vie ont-elles un impact sur les paramètres de croissance ? (ii) Les facteurs environnementaux jouent-ils un rôle important dans le dimorphisme sexuel dans les stocks de chaque région ? Il a été mis en évidence que les conditions environnementales expérimentées dans la première année de vie ont une forte influence sur l'histoire de vie dans une grande variété d'espèces (Schlichting & Pigliucci, 1998). Lorsque la variabilité d'un caractère n'a aucune base génétique, elle est qualifiée de variabilité épigénétique. L'épigénétique est définie comme la variabilité à long terme qui n'implique pas de changement dans l'ADN (Haig, 2012). Chez de nombreux poissons les schémas du développement sexuel sont flexibles et peuvent être influencés par les facteurs environnementaux. La température a été décrite comme le principal facteur qui influe sur le dimorphisme sexuel (Devlin & Nagahama, 2002; Ospina-Alvarez & Piferrer, 2008).

## Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

---

Dans ce contexte, l'objectif proposé est de déterminer les variations des paramètres de croissance du merlan (*Merlangius merlangus*), de l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*), et de la sole commune (*Solea solea*) capturés dans l'Atlantique Nord-est. Nous nous sommes focalisé sur les conséquences possibles des variations spatiales de la température moyenne annuelle sur la variabilité des paramètres de croissance par sexe expérimentés par les stocks. La latitude et la concentration en chlorophylle *a* ont également été prises en compte. L'influence des variations environnementales temporelles sur la variabilité des paramètres de croissance par cohorte a aussi été analysée. L'abondance de la population, le recrutement et la concentration en chlorophylle *a* ont également été prises en compte. Nous utilisons l'équation de croissance de von Bertalanffy pour estimer les paramètres de croissance par sexe et par cohorte pour les trois espèces. Les données de longueur et âge sont disponibles annuellement de 1971 à 2015. Les paramètres de croissance par région ont été ajustés à l'aide d'un modèle non linéaire à effets mixtes qui considère la longueur asymptotique et le taux de croissance aléatoires. La longueur asymptotique estimée au niveau spatial a été fixée pour estimer le taux de croissance au niveau temporel. Les relations entre les facteurs environnementaux, l'abondance, le recrutement et la concentration en chlorophylle *a* d'une part et la variabilité des paramètres de croissance d'autre part ont été examinées en utilisant le modèle linéaire, afin de déterminer si les variables environnementales pourraient expliquer la variabilité observée dans la croissance de *M. merlangius*, *M. aeglefinus* et *S. solea* dans l'Atlantique Nord-est.

### 3.2 Matériels et Méthodes

#### 3.2.1 Présentation des zones et des espèces étudiées

On trouvera dans les tableaux ci-après un récapitulatif de la base de données qui a été utilisée pour la détermination des paramètres de croissance des espèces sélectionnées dans les différentes régions définies par le Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM). (Figure 34). Dans le tableau 3, on trouvera l'identification des stocks par région; dans le tableau 4, le nombre d'individus par espèce, stock et sexe, et dans le tableau 5 la série temporelle utilisée dans la présente étude.

Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

Les données biométriques des poissons et les variables associées aux captures qui ont été utilisées dans la présente étude sont enregistrées dans les bases de données Datras (Database of Trawl Surveys) et Bargeo (Base d'Archivage et de Gestion des Otolithes).

Tableau 3.- Liste des stocks par région utilisés dans l'étude

Espèces	Stock	Régions
<i>Merlangius merlangus</i> <i>Melanogrammus aeglefinus</i>	Mer du Nord	4a, 4b et 4c
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	Rockall	6b
<i>Solea solea</i>	Mer d'Irlande	7a
<i>Merlangius merlangus</i> <i>Solea solea</i>	Manche est	7d
<i>Merlangius merlangus</i> <i>Melanogrammus aeglefinus</i>	Mer Celtique	7f, 7g, 7h et 7j
<i>Merlangius merlangus</i> <i>Solea solea</i>	Golfe de Gascogne Nord	8ab
<i>Solea solea</i>	Golfe de Gascogne Sud	8cd

Tableau 4.- Nombre d'individus par espèce, stock, et sexe. F= femelles, M=mâles et T=Total.

Espèces	<i>Merlangius merlangus</i>			<i>Melanogrammus aeglefinus</i>			<i>Solea solea</i>		
	F	M	T	F	M	T	F	M	T
<b>Régions</b>									
<b>Sexe</b>									
4a	16045	14316	30361	23487	25063	48550			
4b	26721	24738	51459	18475	18848	37323			
4c	6732	5437	12169						
6b				1754	1942	3696			
7a							2621	2497	5118
7d	1882	1082	2964				3792	2921	6713
7fghj	1350	1669	3019	3323	2896	6219			
8ab	404	394	798				1360	786	2146
8cd							388	184	572

Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

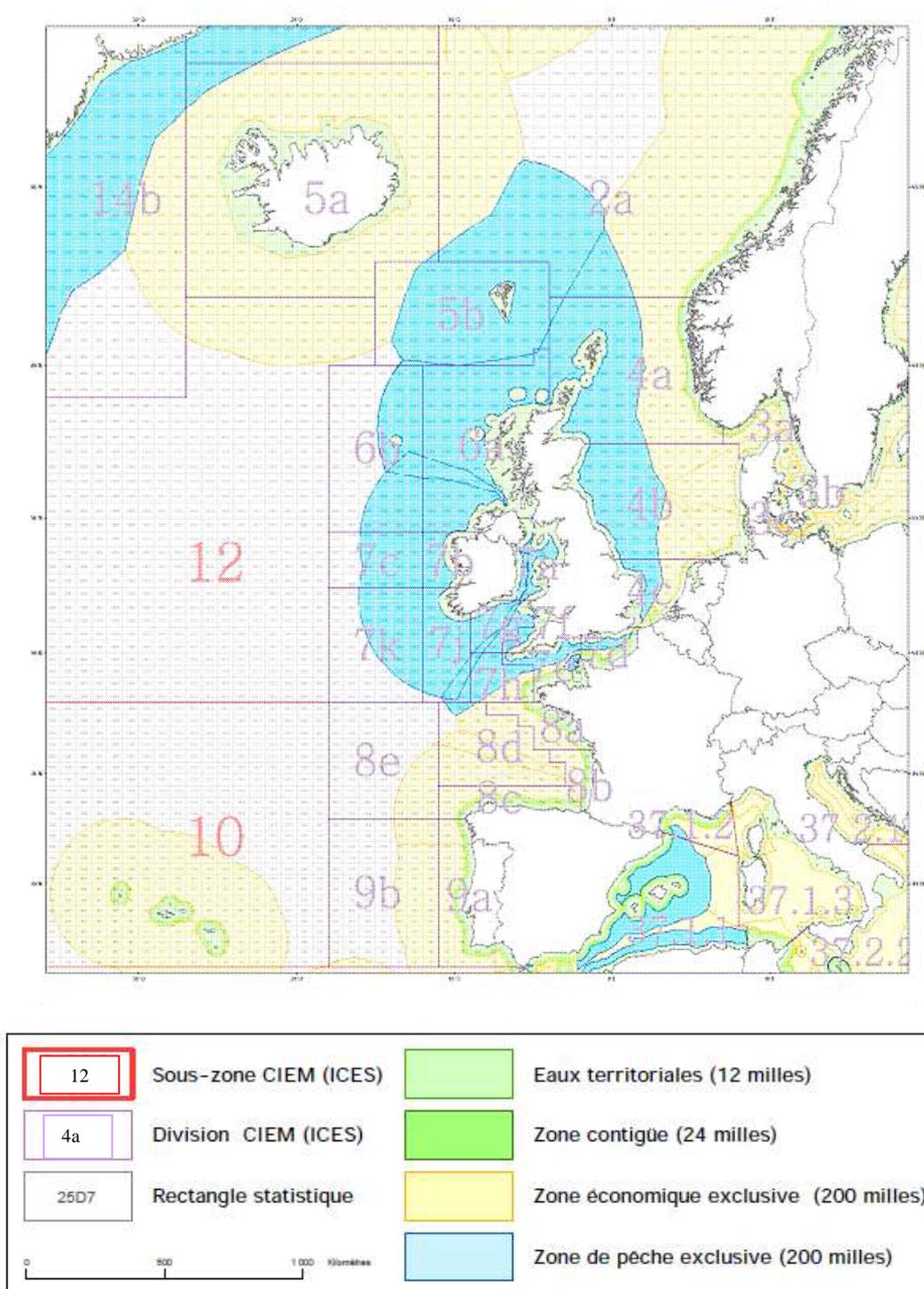


Figure 34. Carte des zones réglementaires de l'Atlantique Nord-Est et de la Méditerranée (d'après Mahé *et al.*, 2009).

### Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

Tableau 5.- Séries temporelles (années de capture) utilisées dans la présente étude par espèce et par division CIEM.

Espèce/Division CIEM	<i>Merlangius merlangus</i>	<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	<i>Solea solea</i>
4a	1972-2015	1972-2015	
4b	1971-2015	1972-2015	
4c	1974-2015		
6b		1999-2015	
7a			1993-2015
7d	2007-2015		1990-2015
7fghj	1996-2015	1996-2015	
8ab	2008-2015		2007-2015
8cd			2007-2015

#### 3.2.2 Sélection du modèle de croissance

La méthode utilisée pour ajuster le modèle de croissance dépend du type de données modélisées et la structure d'erreur supposés (Kolody *et al.*, 2016). Les deux types les plus communs de données utilisées dans l'estimation des paramètres de croissance sont la longueur et l'âge (observations de la longueur et l'âge de chaque poisson), et la composition en longueur (distribution en longueur des captures annuelles). Les incréments en longueur sont aussi parfois utilisés (Francis, 2016).

Pour cette étude, le modèle de croissance de von Bertalanffy a été choisi et ajusté aux données de longueur et d'âge continu (en prenant comme date de naissance le milieu de la période de ponte, présentée dans le tableau 6) par région, stock, cohorte, et sexe en raison du dimorphisme sexuel des espèces. Ce modèle comprend des aspects physiologiques et suppose que la croissance d'un individu est le produit de deux processus métaboliques opposés, catabolisme et anabolisme (von Bertalanffy 1938).

Le principe du modèle est que la croissance du poisson tend à ralentir avec sa longueur.

$$L_t = L_{inf} \times \left(1 - \exp(-K \times (t - t_0))\right) \quad \text{Eq. 1}$$

L(t) représente la longueur à l'âge t.

L<sub>inf</sub> est la longueur théorique asymptotique.

### Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

---

K = coefficient de croissance. Il caractérise la vitesse à laquelle le poisson croît vers la longueur asymptotique.

$t_0$  = le temps hypothétique auquel l'animal aurait eu une taille égale à 0.

Tableau 6.- Période de ponte utilisée pour l'estimation des âges continus par espèce.

Espèce/Division CIEM	Mer du Nord	Rockall	Mer d'Irlande	Mer Celtique	Manche Est	Golfe de Gascogne	Références
<i>M. merlangus</i>	Avril Juin			Février Avril	Février Mars	Janvier	Hislop, 1984 Hehir, 2003 Carpentier <i>et al.</i> , 2009
<i>M. aeglefinus</i>	Février Mai	Mars Mai		Mars			Wright & Gibb, 2005 Filina <i>et al.</i> , 2009 Armstrong <i>et al.</i> , 2004
<i>S. solea</i>			Mars Juin		Février Juin	Janvier Mai	Carpentier <i>et al.</i> , 2009 Amara <i>et al.</i> , 1994 Arbault <i>et al.</i> , 1986

Le modèle a été ajusté par la méthode des moindres carrés en utilisant la fonction nls. Le paramètre  $t_0$  est de peu de valeur pratique (Johnson *et al.*, 2005) et il est difficile à interpréter.  $L_{inf}$  et K ont été considérés comme variables de réponse dans le reste de l'analyse. Les paramètres de croissance varient d'une espèce à l'autre, peuvent varier à l'intérieur de la même espèce pour différentes populations, et des différences entre les sexes peuvent exister. Dans ce cas particulier, les modèles non linéaires à effets mixtes se comportent comme un modèle à paramètres variables qui évalue les variations des paramètres de croissance des espèces. Pour ajuster les modèles la librairie nlme de Pinheiro & Bates (2000) a été utilisée. La relation entre la longueur et l'âge a été pondérée par le nombre d'individus de chaque stock dans l'analyse, afin d'équilibrer les données de longueur et d'âge. Il y a deux raisons importantes pour la pondération des données selon Francis (2011). La première et la plus importante est que cela peut affecter substantiellement les résultats des évaluations de stock. La deuxième raison est qu'il peut faire changer les mesures d'incertitude et donc la conclusion finale d'une inférence fondée sur l'AIC.

### Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

---

Trois variantes du modèle non linéaire à effets mixtes ont été évaluées par le critère d'Information d'Akaike (AIC) (Akaike, 1983) et par le critère d'Information bayésienne (BIC) (Schwarz, 1978).

$$AIC = -2 \times \log(Lik) + 2k \quad \text{Eq. 2}$$

$$BIC = -2 \times \log(Lik) + \log(n) \times k \quad \text{Eq. 3}$$

Avec

Lik = vraisemblance maximisée (somme des carrés résiduels /n)

k = nombre de paramètres dans le modèle

n = nombre d'observations dans l'échantillon étudié.

#### 3.2.2.1 Modèles

##### Modèle 1

Effet Mixte ( $L_{inf}$  fixe et K aléatoire)

$$\begin{aligned} K &\sim N(\mu, \sigma^2) \\ L_{inf} &\sim 1 \\ t_0 &\sim 1 \end{aligned}$$

##### Modèle 2

Effet Mixte ( $L_{inf}$  aléatoire et K fixe)

$$\begin{aligned} L_{inf} &\sim N(\mu, \sigma^2) \\ K &\sim 1 \\ t_0 &\sim 1 \end{aligned}$$

##### Modèle 3

Effet Mixte ( $L_{inf}$  et K aléatoires)

$$\begin{aligned} L_{inf} &\sim N(\mu, \sigma^2) \\ K &\sim N(\mu, \sigma^2) \\ t_0 &\sim 1 \end{aligned}$$

Le premier modèle suppose que tous les individus de même espèce atteignent la même longueur asymptotique dans des environnements différents. Le deuxième modèle suppose que

### Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

---

selon l'environnement, la longueur asymptotique est différent mais le taux de croissance est le même pour tous les individus des espèce. Le troisième modèle suppose que la longueur asymptotique et le taux de croissance des individus sont différents selon l'environnement.

Les intervalles de confiance sont obtenus par rééchantillonnage des données observées (Efron & Tibshirani, 1993). Pour rééchantillonner les données, les individus sont tirés aléatoirement avec remise parmi les données observées, par classe d'âge et par zone. Les effectifs par classe sont ceux des données originales. Pour chaque nouveau jeu de données, on réestime les paramètres de croissance. On répète la procédure 1000 fois. Les 950 valeurs centrales donnent l'intervalle de confiance à 95 % de l'estimation. Afin de mettre en relation les paramètres de croissance avec des variables environnementales marines, les données de température de la colonne d'eau provenant du modèle physique MARS-3D (Huret *et al.*, 2013) et la concentration en chlorophylle *a* (trois premiers mètres) ont été extraites de la base de données Myocean (<http://marine.copernicus.eu/>). La moyenne annuelle de la température et de la chlorophylle *a* sont utilisées pour analyser les variations des paramètres de croissance par sexe et par cohorte (1970 à 2015). Les paramètres de croissance de chaque stock a été standardisé et mis en relation avec les facteurs environnementaux. Les paramètres de croissance au niveau spatio-temporel ont été liés avec les facteurs environnementaux en utilisant un modèle linéaire. La standardisation des paramètres de croissance a été réalisée par la soustraction de la moyenne globale aux estimations régionales. Pour les analyses temporelles, les séries chronologiques les plus longues ont été sélectionnées. Les hypothèses des modèles linéaires ont été vérifiées et quand elles n'étaient pas remplies, des transformations simples (logarithme) ont été appliquées. Pour évaluer l'auto-corrélation au niveau temporel la formule de Pyper & Peterman, (1998) a été utilisée :

$$\frac{1}{n^*} = \frac{1}{n} + \frac{2}{n} \sum_{j=1}^n r_{XX}(j)r_{YY}(j) \quad \text{Eq. 4}$$

$$r_{XX}(j) = \frac{n}{n-j} \frac{\sum_{t=1}^n (X_t - \bar{X})(X_{t+1} - \bar{X})}{\sum_{t=1}^n (X_t - \bar{X})^2} \quad \text{Eq. 5}$$

### Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

---

n = Taille de l'échantillon

n\* = Taille effective de l'échantillon

j = lag

X<sub>t</sub> = Variables explicatives

$\bar{\bar{X}}$  = Moyenne de la variable

r<sub>XX</sub> et r<sub>YY</sub> = Auto-corrélation de X et Y

La p-valeur a été corrigée en utilisant le test t de Student afin de déterminer la signification de la corrélation entre le taux de croissance et les facteurs environnementaux. Pour déterminer la relation entre les paramètres de croissance et la densité de population, des indices d'abondance pour chaque stock, zone et année issus des campagnes ont été obtenus des rapports des groupes de travail du CIEM (Tableau 7) et du SIH (Système d'informations halieutiques) de l'ifremer (<http://sih.ifremer.fr/>). Pour l'analyse de la relation des paramètres de croissance avec le recrutement, les estimations de recrutement ont été obtenues des rapports de groupes de travail du CIEM.

Tableau 7. Référence de groupes de travail de CIEM et SIH :

Espèces	Stocks	Group	Campagne	Tableau	Report
Merlan	4a		IBTS		IBTS
	4b		IBTS		IBTS
	4c	SIH	EVHOE		SIH
	7d		CGFS		CGFS
	7fghj	WGSE	IGFSEVHOE	7.15.7	2014
	8a,b		EVHOE		SIH
Eglefin	4a		IBTS		IBTS
	4b		IBTS		IBTS
	6b	WGCSE	SCOGFS	4.3.6	2014
	7fghj	SIH	EVHOE		SIH
Sole	7d	SIH	CGFS		SIH
	7a	WGCSE	BTS-Q3	6.8.8	2014
	8a,b	SIH	EVHOE		SIH
	8c,d		Datras		

## Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

### 3.3 Résultats

#### 3.3.1 Sélection du modèle de croissance

Dans cette étude le troisième modèle a été choisi pour déterminer les paramètres de croissance par sexe et par cohorte, en raison d'un meilleur ajustement aux données de longueur et d'âge (Figures 35).

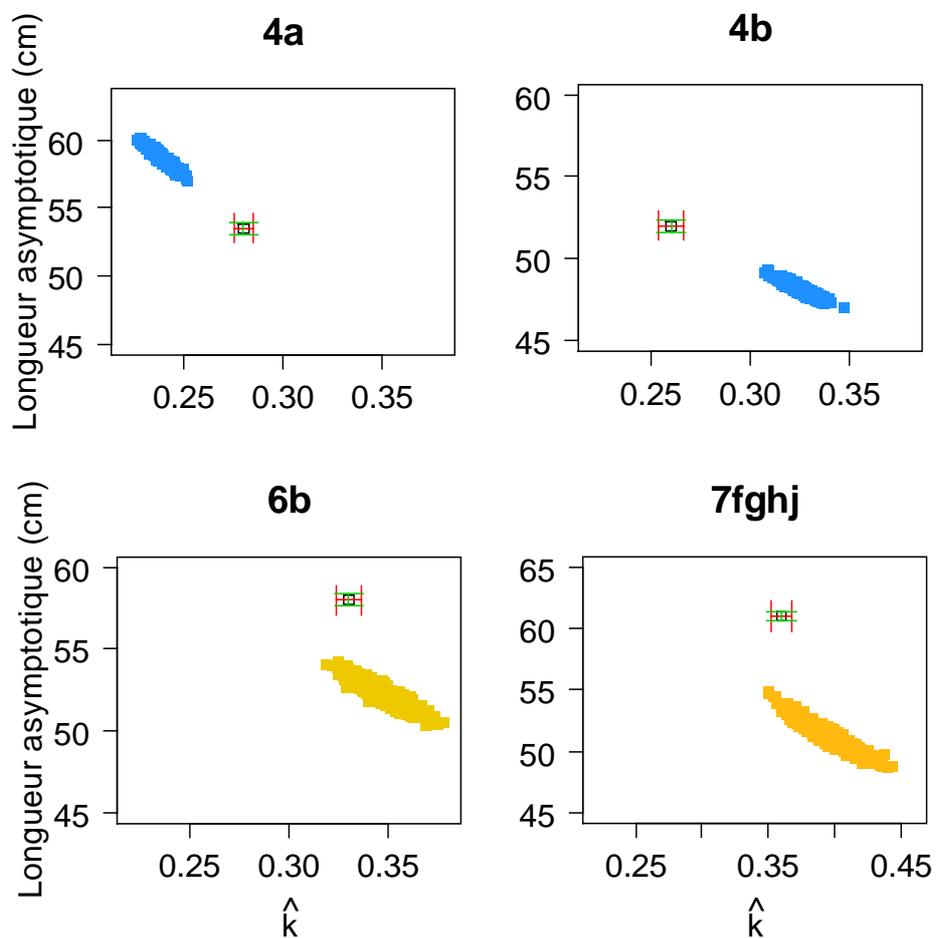


Figure 35. Résultats des modèles de von Bertalanffy proposés pour estimer les paramètres de croissance de l'églefin. M1 (rouge) =  $K$  aléatoire et  $L_{inf}$  fixe, M2 (vert) =  $L_{inf}$  aléatoire et  $K$  fixe et M3 =  $K$  et  $L_{inf}$  aléatoires (Graphiques bananoïdes).

### Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

---

Le premier modèle où on suppose que tous les individus de même espèce atteignent la même longueur asymptotique dans des environnements différents, sous-estime le taux de croissance dans les régions où les données sont insuffisantes. Le deuxième modèle où on suppose que selon l'environnement, la longueur asymptotique est différente mais le taux de croissance est le même pour tous les individus de l'espèce, surestime la longueur asymptotique dans les régions où les données sont insuffisantes. L'absence de grands poissons empêche une bonne estimation de la longueur asymptotique. Les annexes montrent les résultats obtenus pour le merlan et la sole commune (Annexes 2 et 3).

#### 3.3.2 Estimation des paramètres de croissance

Le modèle avec longueur asymptotique et taux de croissance aléatoires est suffisant pour la comparaison des paramètres de croissance par sexe et cohorte (Tableau 8). Pour tous les stocks il a été constaté que la taille moyenne des femelles est supérieure à celle des mâles.

Tableau 8. Résultats des trois variantes du modèle non linéaire à effets mixtes ont été évaluées par le critère d'Information d'Akaike (AIC) et par le critère d'Information bayésienne (BIC).

Modèle	AIC	BIC	Log (likelihood)	Sexe
1. Effet aléatoire (k)	37 299.3	37 303.4	-19 649.1	Femelle
2. Effet aléatoire (L <sub>inf</sub> )	36 376.8	36 381.9	-18 687.9	Femelle
3. Effet aléatoire (L <sub>inf</sub> et K)	35 143.0	35 152.3	-17 570.5	Femelle

Ces résultats indiquent une différence significative entre les deux tailles moyennes, ce qui confirme l'existence d'un dimorphisme sexuel. La longueur asymptotique a présenté une forte variabilité entre sexes et régions, plus élevée chez femelles que chez les mâles. La variabilité du taux de croissance entre sexe et régions est faible. Pour le merlan la longueur asymptotique la plus élevée a été observée en mer Celtique et dans le golfe de Gascogne (Figure 36), tandis que les taux de croissance sont similaires à l'exception de la Manche. Pour l'églefin la longueur asymptotique la plus élevée a été déterminée en mer du Nord dans la division 4a (Annexe 4) et pour la sole dans le golfe de Gascogne (Annexe 5). Le taux de croissance le plus élevé pour l'églefin a été trouvé en mer Celtique et pour la sole commune en mer d'Irlande.

Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

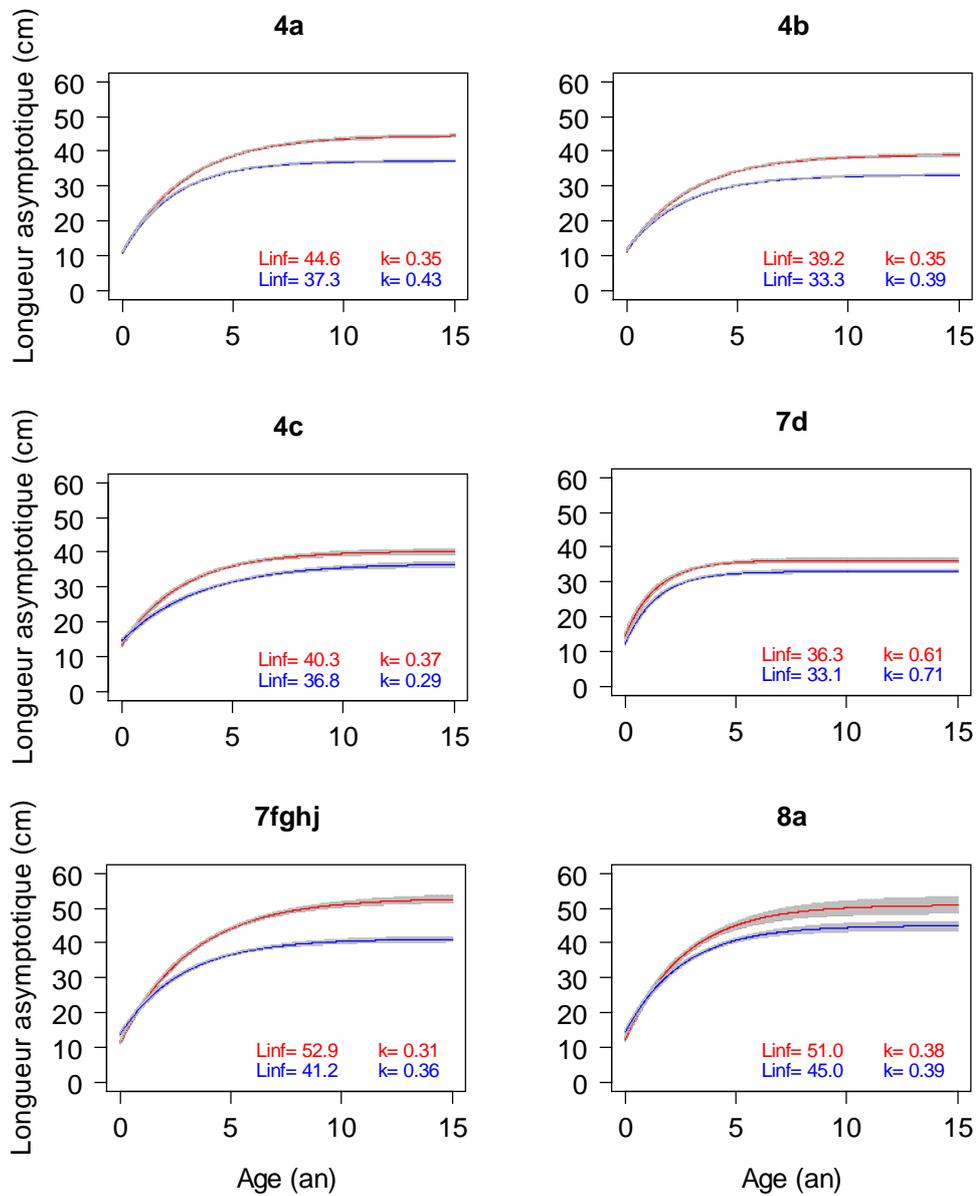


Figure 36. Courbes de croissance de merlan femelle (rouge) et mâle (bleu), estimées par le modèle à effets mixtes avec  $L_{inf}$  et  $K$  aléatoires pour six régions au cours de périodes comprises entre 1971 et 2015. La bande grise représente l'intervalle de confiance à 95%.

### Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

#### 3.3.3 Variation latitudinale

La variabilité des paramètres de croissance de chaque espèce et zone entre 1971 et 2015 est présentée dans les figures 37 et 38. On peut observer les mêmes variations des paramètres de croissance pour les femelles et les mâles. Les résultats montrent que les stocks qui atteignent des valeurs faibles du taux de croissance et de grandes longueurs sont présentes aux hautes latitudes; les valeurs les plus élevées du taux de croissance et des longueurs asymptotiques plus petites sont observées à des latitudes plus basses. Les stocks avec le taux de croissance le plus faible et de grandes longueurs ont été observés en mer du Nord et le taux de croissance le plus élevé en Manche-est, et la plus petite longueur dans le golfe de Gascogne. Dans la présente étude, on a pu observer que tous les stocks présentent un gradient latitudinal du taux de croissance à l'exception de la sole commune. Cependant, la longueur asymptotique n'a pas de relation significative avec la latitude.

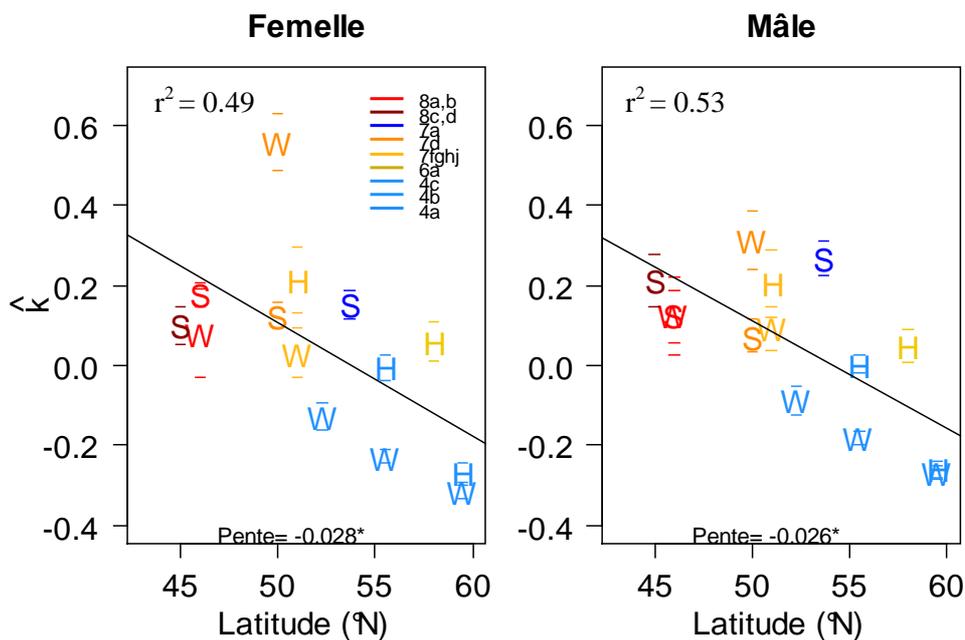


Figure 37. Relation entre le taux de croissance standardisé et la latitude pour *Merlangius merlangus* (W), *Melanogrammus aeglefinus* (H) et *Solea solea* (S). Le taux de croissance est estimé par le modèle à effets mixtes avec  $L_{inf}$  et K aléatoires. Le tiret inférieur représente le quantile 2,5% et le tiret supérieur le quantile 97,5% (obtenus par rééchantillonnage), soit l'intervalle de confiance à 95%. La lettre représente la moyenne. \* P-valeur < 0.05. La ligne continue représente l'ajustement linéaire.

Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

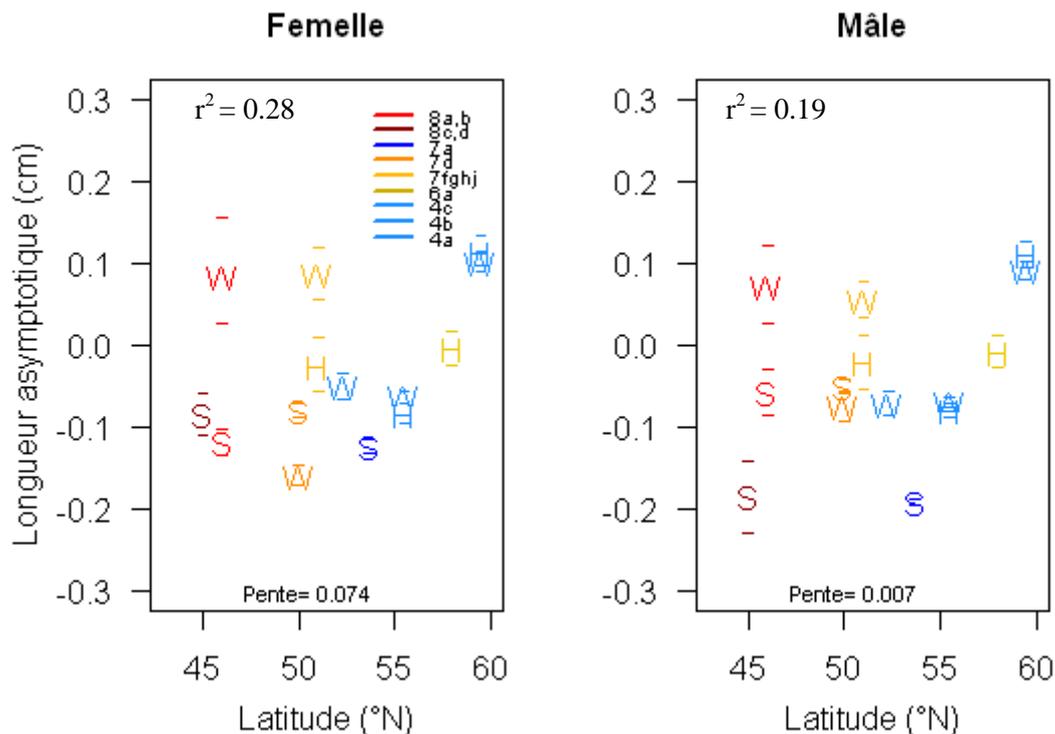


Figure 38. Relation entre la longueur asymptotique standardisée et la latitude pour *Merlangius merlangus* (W), *Melanogrammus aeglefinus* (H) et *Solea solea* (S). Le taux de croissance est estimé par le modèle à effets mixtes avec  $L_{inf}$  et K aléatoires. Le tiret inférieur représente le quantile 2,5% et le tiret supérieur le quantile 97,5% (obtenus par rééchantillonnage), soit l'intervalle de confiance à 95%. La lettre représente la moyenne. La ligne continue représente l'ajustement linéaire.

### 3.3.4 Relation avec la température

Pour ce qui concerne la relation du taux de croissance avec la température, les résultats sont assez semblables pour toutes les espèces. Une corrélation positive a été trouvée ( $P$ -valeur  $< 0,05$ ) entre la température et les paramètres de croissance pour le merlan, l'églefin et la sole commune (Figure 39). Les valeurs du taux de croissance les plus élevées ont été observées à des températures supérieures à  $11^{\circ}\text{C}$ . Pour le merlan et la sole commune, les taux de croissance les plus élevés ont été observés à des températures supérieures à  $12^{\circ}\text{C}$ , tandis que pour l'églefin, elles ont été observées à des températures supérieures à  $11^{\circ}\text{C}$ . Les plus petites longueurs ont été observées à des températures plus élevées pour les deux sexes.

Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

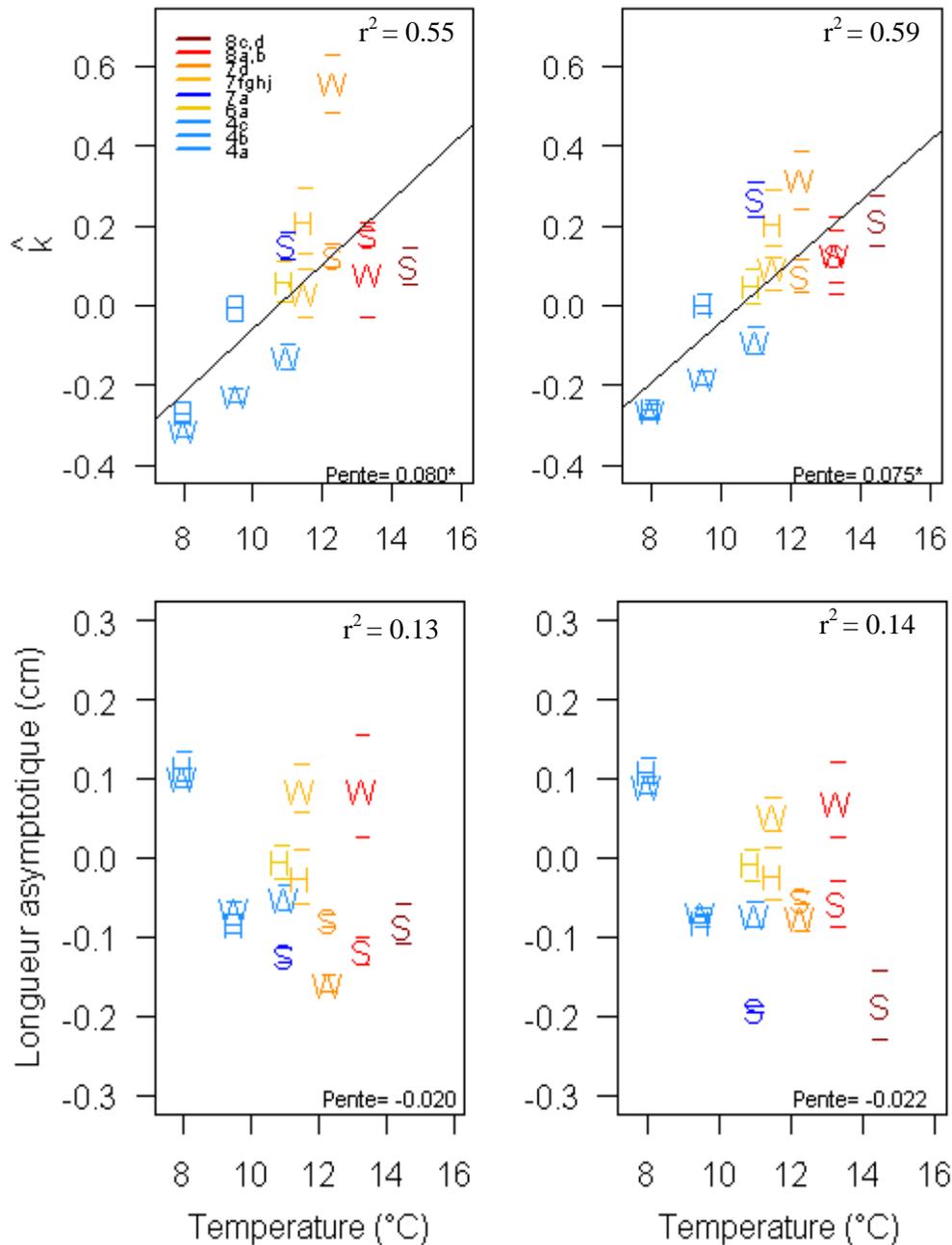


Figure 39. Relation entre les paramètres de croissance standardisés et la température pour *Merlangius merlangus* (W), *Melanogrammus aeglefinus* (H) et *Solea solea* (S). Le taux de croissance est estimé par le modèle à effets mixtes avec  $L_{inf}$  et  $K$  aléatoires. Le tiret inférieur représente le quantile 2,5% et la ligne supérieur le quantile 97,5% (obtenus par rééchantillonnage), soit l'intervalle de confiance à 95%. La lettre représente la moyenne. \* P-valeur <math><0.05</math>. La ligne continue représente l'ajustement linéaire.

### Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

#### 3.3.5 Relation avec la chlorophylle *a*

Les valeurs les plus élevées en chlorophylle *a* ont été trouvées en Manche Est, avec une moyenne de 1,44 mg/m<sup>3</sup> et en mer d'Irlande avec en moyenne 1,42 mg/m<sup>3</sup>. Les valeurs plus faibles ont été trouvées en mer du Nord et en golfe de Gascogne sud. Les résultats obtenus ne nous ont pas permis de mettre en évidence un effet de la concentration en chlorophylle *a* sur les paramètres de croissance des espèces étudiées (P-valeur > 0,05) pour aucun des deux sexes (Figures 40 et 41). Néanmoins, la tendance générale au niveau spatial tendrait à montrer une augmentation du taux de croissance quand on augmente la concentration en chlorophylle *a*.

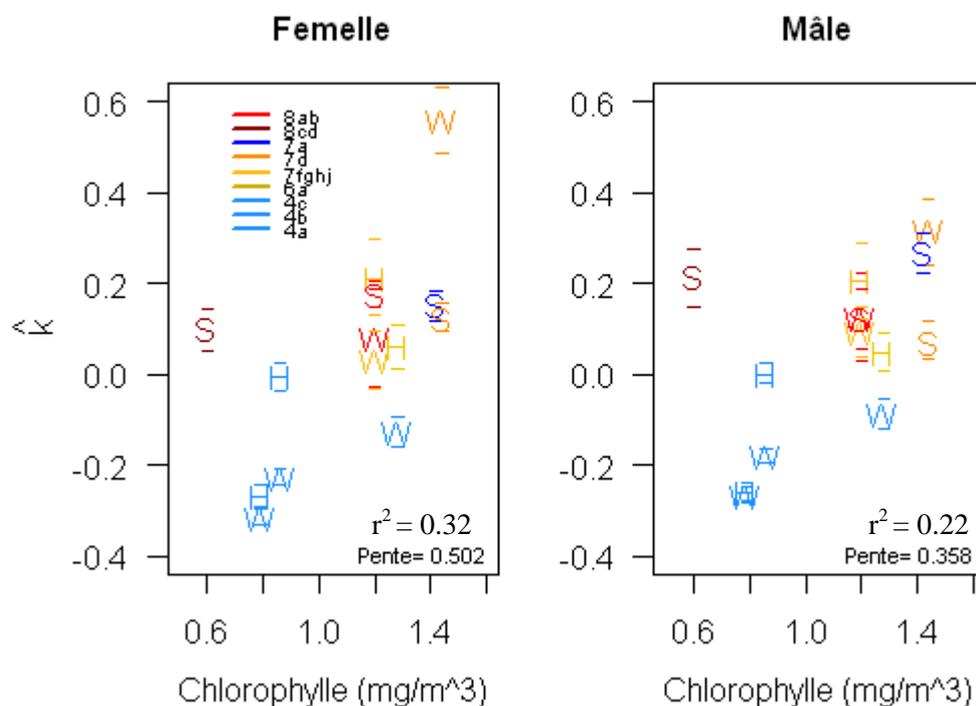


Figure 40. Relation entre le taux de croissance standardisé et la concentration en Chlorophylle *a* pour *Merlangius merlangus* (W), *Melanogrammus aeglefinus* (H) et *Solea solea* (S). Le taux de croissance est estimé par le modèle à effets mixtes avec  $L_{inf}$  et  $K$  aléatoires. Le tiret inférieur représente le quantile 2,5% et le tiret supérieur le quantile 97,5% (obtenus par rééchantillonnage), soit l'intervalle de confiance à 95%. La lettre représente la moyenne. La ligne continue représente l'ajustement linéaire.

Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

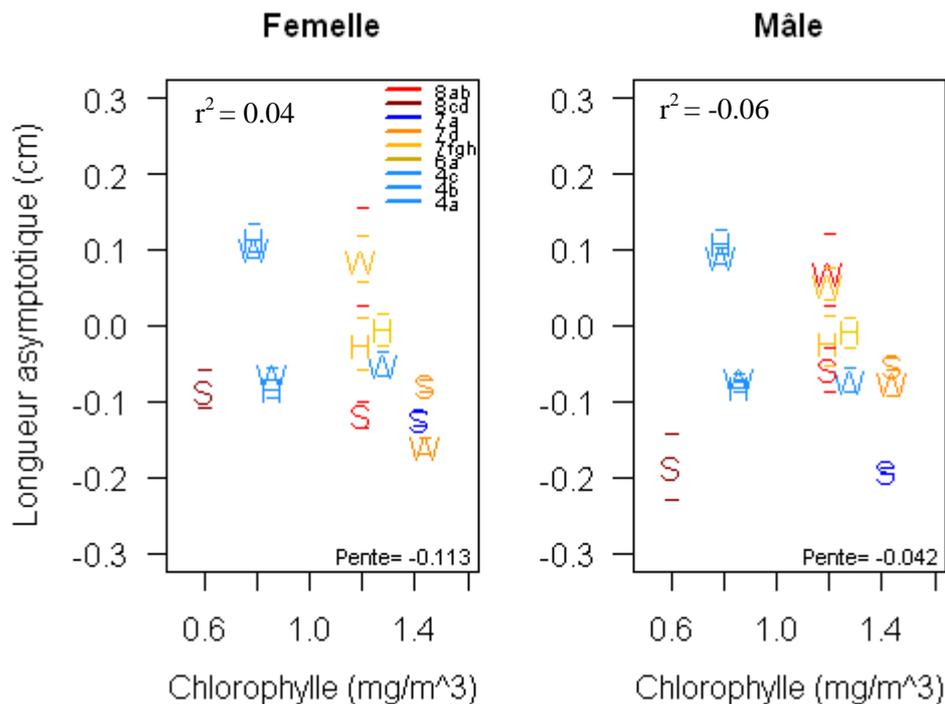


Figure 41. Relation entre la longueur asymptotique standardisée et la concentration en Chlorophylle *a* pour *Merlangius merlangus* (W), *Melanogrammus aeglefinus* (H) et *Solea solea* (S). Le taux de croissance est estimé par le modèle à effets mixtes avec  $L_{inf}$  et  $K$  aléatoires. Le tiret inférieur représente le quantile 2,5% et le tiret supérieur le quantile 97,5% (obtenus par rééchantillonnage), soit l'intervalle de confiance à 95%. La lettre représente la moyenne. La ligne continue représente l'ajustement linéaire.

### 3.3.6 Variations temporelles des paramètres de croissance

#### 3.3.6.1 Merlan

Pour le stock de merlan, le taux de croissance moyen a été estimé par cohorte (année de naissance). La moyenne du taux de croissance pour le stock de merlan en mer de Nord (4a, 4b et 4c) présente un comportement cyclique au niveau temporel, avec deux périodes de diminution et deux périodes d'augmentation. La période la plus longue a été observée entre les années 1980 et 1985, en atteignant les valeurs les plus faibles du taux de croissance (0,23) pour le stock de la mer du Nord. Les valeurs les plus élevées du taux de croissance sont observées entre 2004 et 2008, avec une moyenne de 0,31 pour le stock de la mer du Nord.

### Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

Pour la Manche Est (7d), une diminution marquée du taux de croissance par sexe a été observée. Pour le stock de mer Celtique le taux de croissance a présenté un comportement oscillatoire (Figure 42).

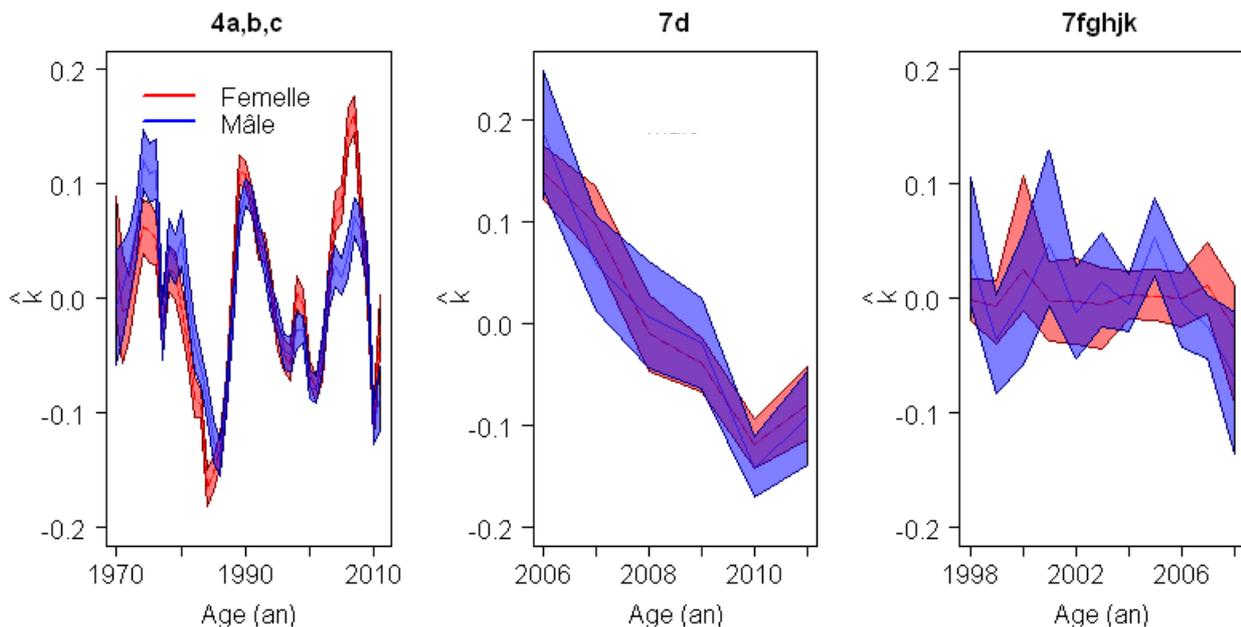


Figure 42.- Variations temporelles du taux de croissance standardisé par cohorte des stocks de merlan par sexe, estimées par le modèle à effets mixtes avec  $L_{inf}$  et  $K$  aléatoires au cours de périodes comprises entre 1970 et 2011. Les bandes représentent l'intervalle de confiance à 95%. La ligne centrale représente la moyenne.

#### 3.3.6.2 Eglefin

Pour cette espèce le taux de croissance a été estimé pour les stocks de mer du Nord (4a et 4b), mer Celtique (7fghj) et Rockall (6b). Pour le stock en mer du Nord le taux de croissance montre une tendance particulière, diminuant progressivement au cours de la période étudiée, pour atteindre les valeurs les plus faibles au cours des années 1999-2001. Néanmoins, au cours des dernières années les variations du taux de croissance pour le stock de la mer de Nord (4a et 4b) ont été faibles, tandis que le taux de croissance du stock en mer Celtique a montré une augmentation progressive (Figure 43).

### Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

Pour les stocks d'églefin de Rockall le taux de croissance n'a présenté aucune tendance, peut-être en raison des petits échantillons disponibles.

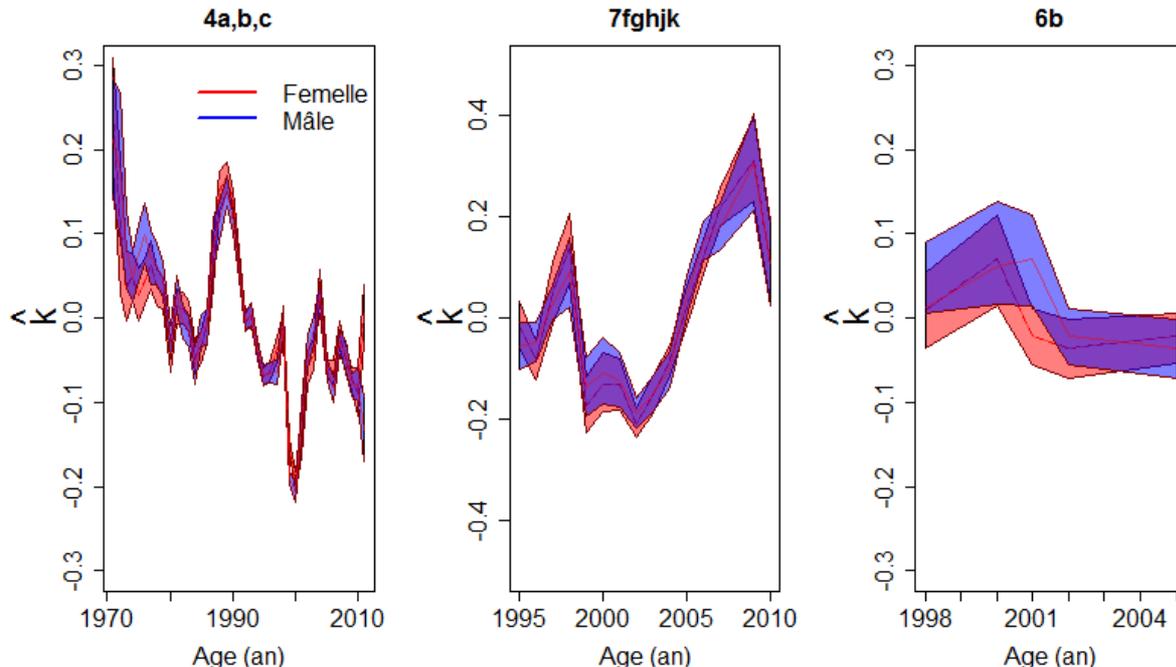


Figure 43.- Variations du taux de croissance standardisé par cohorte des stocks d'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*) par sexe, estimés par le modèle à effets mixtes avec  $L_{inf}$  et  $K$  aléatoires au cours de périodes comprises entre 1970 et 2011. Les bandes représentent l'intervalle de confiance à 95%. La ligne centrale représente la moyenne.

#### 3.3.6.3 Sole

Pour les stocks de sole commune en mer d'Irlande, Manche Est et golfe de Gascogne au cours de la période d'étude, en moyenne les taux de croissance ont varié de façon synchrone. (Figure 44). La moyenne du taux de croissance pour les trois stocks ont été comprise entre 0,3 pour les femelles et 0,4 pour les mâles. On peut observer pour le stock de mer d'Irlande une augmentation progressive du taux de croissance pour les deux sexes. Pour le stock de la Manche on peut observer un comportement oscillatoire, tandis que le stock du golfe de Gascogne ne présente aucune tendance claire.

### Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

---

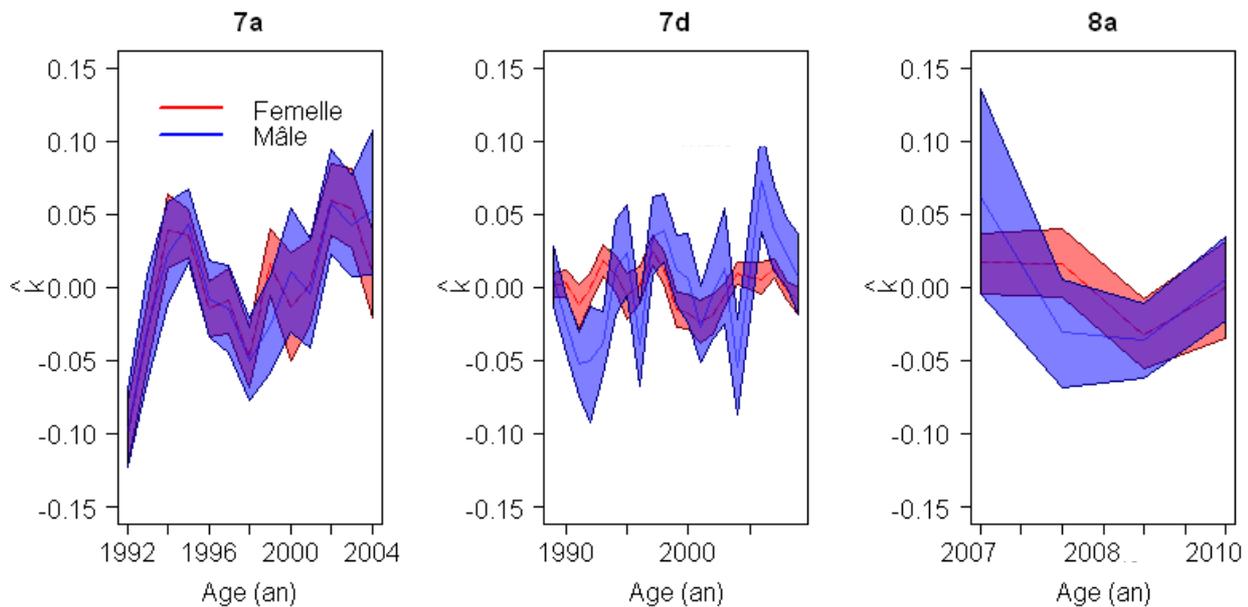


Figure 44.- Variations du taux de croissance standardisé par cohorte des stocks de sole (*Solea solea*) par sexe, estimées par le modèle à effets mixtes avec  $L_{inf}$  et  $K$  aléatoires au cours de périodes comprises entre 1970 et 2011. Les bandes représentent l'intervalle de confiance à 95%. La ligne centrale représente la moyenne.

#### 3.4 Relation du taux de croissance des femelles avec les variations temporelles facteurs environnementaux.

L'influence des facteurs environnementaux (température et chlorophylle *a*), des effets densité-dépendants et du recrutement sur le taux de croissance ont été étudiés pour le merlan, l'églefin et la sole commune. La température et l'effet densité-dépendant affectent significativement le taux de croissance pour les femelles de merlan, ainsi que la concentration en chlorophylle *a* pour les mâles de merlan et l'églefin. La relation entre le taux de croissance et le recrutement a été analysée pour toutes les espèces étudiées, mais aucune corrélation significative n'a été observée (Figure 45).

Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

---

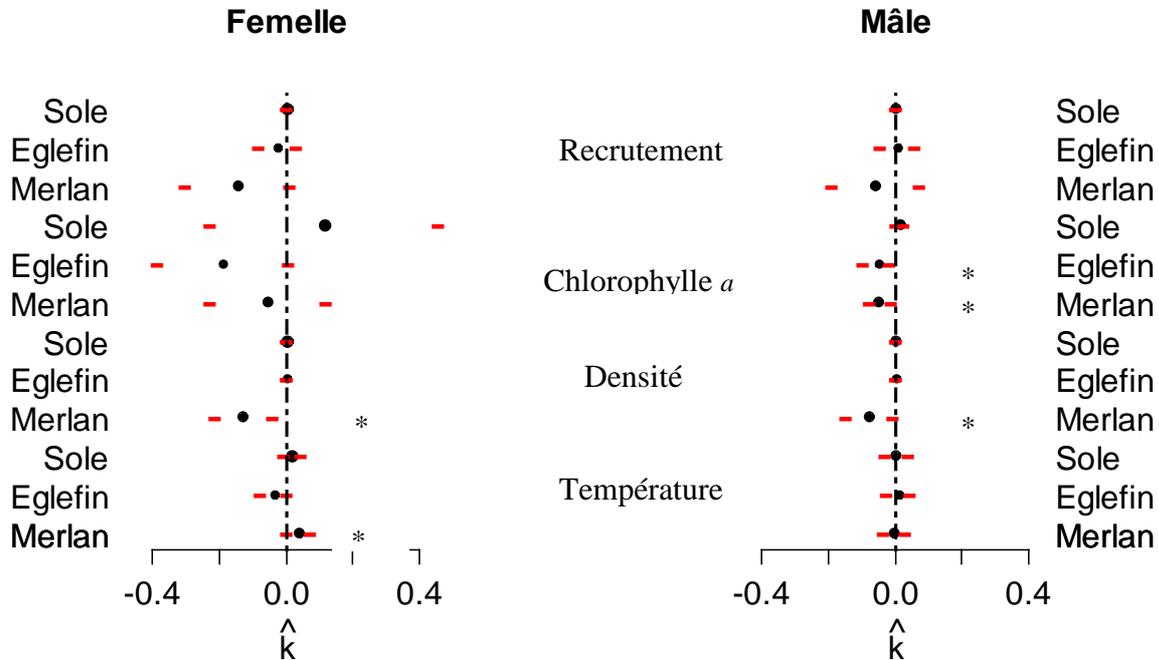


Figure 45. Corrélation temporelle du taux de croissance standardisé de *Merlangius merlangus*, *Melanogrammus aeglefinus*, et *Solea solea* avec les facteurs environnementaux. Le taux de croissance a été estimé par modèle à effets mixtes avec  $L_{inf}$  et  $K$  aléatoires. La ligne rouge représente l'intervalle de confiance à 95%. \* P-valeur < 0.05.

## Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

---

### 3.5 Discussion

Les paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole commune ont été estimés sur la base de la longueur et de l'âge continu par sexe, cohorte et région avec le modèle non linéaire à effets mixtes qui considère la longueur asymptotique et K aléatoires. Les résultats obtenus par rapport à d'autres régions ont permis de mettre en évidence des similitudes dans certains cas et des divergences dans d'autres, ce qui traduit une variation géographique du paramètres de croissance des différentes espèces dans l'Atlantique Nord-Est.

Des études récentes ont fourni de nombreux résultats sur l'influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les paramètres de croissance. Les conditions du poisson pendant les premières années de vie entraînent des effets à long terme, non seulement sur la morphologie et le comportement, mais aussi sur la croissance. La température a joué un rôle important dans la variabilité de la croissance des juvéniles et chez les grands individus. Les analyses au niveau spatial ont montré que les paramètres de croissance du merlan et de l'églefin pour les deux sexes sont affectés significativement par les variations de la température, tandis qu'au niveau temporel seule la femelle du merlan en mer du Nord est affectée. L'effet de la température sur les paramètres de croissance a été bien mis en évidence par Baudron *et al.*, 2011, 2014; Eriksen *et al.*, (2012); Peck *et al.*, (2003, 2005) (*Melanogrammus aeglefinus*), Baudron *et al.*, (2014) (*Merlangius merlangus*), Henderson & Seaby, (2005); Mollet *et al.*, (2013) (*Solea solea*). Les résultats obtenus corroborent l'hypothèse que la température affecte les paramètres de croissances des espèces, ce qui est bien connu pour affecter le métabolisme basal et par conséquent le catabolisme. La réponse de la variation latitudinale de la croissance observée dans cette étude est probablement liée aux effets de la température comme dans autres espèces (Kimura, 2008; Brunel & Dickey-Collas, 2010). L'un des principaux facteurs qui ont aussi une influence sur les paramètres de croissance est l'abondance de la population, qui affecte la disponibilité de la nourriture et par conséquent, la longueur asymptotique (processus de l'anabolisme), mais pas le taux de croissance (Beverton & Holt, 1957, Gjosaeter *et al.*, 2002).

### Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

---

La croissance densité-dépendante chez les poissons semble être un phénomène commun (Lorenzen & Enberg, 2001; Rochet, 2009). Les résultats de cette étude supportent l'hypothèse de la densité dépendance chez le merlan en mer du Nord, mais pas chez l'églefin. Cependant d'autres auteurs ont suggéré que la croissance de l'églefin est densité-dépendante (Cook & Armstrong, 1986 ; Bromley, (1997); Marshall & Frank, (1999); Lorenzen & Enberg, (2001); Baudron *et al.*, (2011) dans d'autres régions.

Différentes études ont été rapportées, montrant pour certaines espèces de poissons marins l'absence de densité dépendance dans la croissance (Rijnsdorp, 1994). Cette étude n'a montré aucune relation entre la densité et le taux de croissance de l'églefin et de la sole commune (Rogers, 1994; Amara, 2003; 2004; Bolle *et al.*, 2004). Apparemment, le manque de densité-dépendance dans la croissance de la sole commune pourrait s'expliquer par les niveaux élevés d'exploitation de cette espèce. De nombreuses espèces présentent un taux de croissance élevé avec une augmentation du niveau d'exploitation (Rijnsdorp, 1994). En effet, la densité dépendance du taux de croissance de la sole commune en mer du Nord, est soupçonnée d'être l'effet de la pêche qui induit une diminution de la densité et une augmentation dans la disponibilité en nourriture (Rochet, 2009).

Le dimorphisme sexuel a été décrit dans différentes espèces et il est fréquent que les femelles soient plus grandes (Amstrong *et al.*, 2004; Milic & Kraljevic, 2011). Les résultats obtenus dans cette étude mettent en évidence le dimorphisme sexuel des trois espèces étudiées. Des résultats similaires ont été rapportés par différents chercheurs (Rijnsdorp & Witthames, 2005; Keyl *et al.*, 2015, Lauerbug *et al.*, 2015). Les évaluations et la gestion des stocks ne prennent pas en compte la croissance spécifique par sexe, ce qui peut induire un biais dans leurs résultats, mais la magnitude de ces biais n'a pas été bien décrite. Pour d'autres espèces (comme par exemple de grands pélagiques) la mortalité naturelle spécifique par sexe a été utilisée récemment dans les évaluations des stocks, mais pas la croissance spécifique par sexe. Désagréger les évaluations par sexe peut conduire à une évaluation plus réaliste du stock et donc une gestion efficace.

### Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

---

La possibilité d'estimer les paramètres de croissance à l'intérieur des modèles d'évaluation a été récemment souligné (Mauder & Punt, 2013; Method & Wetzel, 2013). Cette approche a clairement certains avantages, comme de réduire le biais dans l'estimation des paramètres de croissance causé par l'effet de la sélectivité et également d'utiliser les données conditionnelles incomplètes (Francis, 2016; Kolody *et al.*, 2016).

Nos résultats sont en partie déterminés par les données et méthodes utilisées. L'estimation des paramètres de croissance spécialement au niveau cohorte peut être moins précise pour les stocks et régions qui n'ont pas assez données de longueur et d'âge (tableau 4). Le manque de données dans certaines régions pourrait limiter notre analyse et peut expliquer en partie l'absence de relation observée avec les facteurs environnementaux. Cependant, l'estimation de la croissance provenant de différentes sources (otolithe, marquage et recapture, composition en longueur ou âge, etc) peuvent différer (Chang & Maunder, 2012), mais on ne sait pas clairement laquelle est correcte. En ce qui concerne l'utilisation du modèle pour estimer les paramètres de croissance par sexe séparé, nous avons utilisé le modèle traditionnel de von Bertalanffy, car il a été amplement utilisé et généralement il s'adapte raisonnablement bien aux données de longueur et d'âge.

## Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.

---

### 3.6 Conclusions

Les paramètres de croissance des différentes espèces sélectionnées dans cette étude varient dans le temps, entre les régions, entre sexes en raison de leur plasticité aux effets des conditions environnementales et à la pression élevée de la pêche dans l'Atlantique Nord-Est. En effet, les variations spatial-temporelles des paramètres de croissance de stocks varient en réponse aux facteurs biotiques (la densité-dépendance) et aux facteurs abiotiques (la latitude et la température). La température joue un rôle important dans la variabilité des paramètres de croissance au niveau spatial-temporel. En effet, les variations de température ont eu un impact direct sur la croissance du merlan et l'églefin, mais n'ont eu aucun effet sur la sole commune au niveau spatial, tandis qu'au niveau temporel seule affecte les femelles du merlan en mer du Nord. La latitude et la densité de la population jouent également un rôle important sur les variations des paramètres de croissance des espèces, mais ces variables peuvent être corréliées à autres paramètres tels que la présence de proies. Des effets densité dépendants plus marqués ont été trouvés dans les zones moins productives. Pour confirmer ces résultats seraient nécessaires des séries temporelles plus longues pour les autres régions.

**CHAPITRE 4 :**  
**Analyses des variations individuelles de  
croissance pour examen des otolithes.**



Chapitre 4.1 : Détermination de la croissance post-larvaire du tinicalo *Atherinella brasiliensis* (Quoy & Gaimard) par l'analyse de ses otolithes.

---

## **Quelle dimension de l'otolithe mesurer pour optimiser la relation avec l'âge?**

Cette étude a fait l'objet d'un article paru dans la revue : “*Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 49: 17-22.”

### **Cet article est écrit en espagnol :**

“Determinación del crecimiento post-larvario del tinicalo *Atherinella brasiliensis* (Quoy y Gaimard) (Pisces: Athérinidés) utilizando el análisis de sus otolitos.”

Annexe 8 : Version originale de l'article.

Le texte ci-dessous est un résumé étendu en français de cet article :

### **4.1.1 Introduction**

L'espèce *Atherinella brasiliensis* ou tinicalo fait partie de la famille des Athérinidés qui est abondante dans les plages ou lagunes littorales et sableuses peu profondes du Nord-Est Vénézuélien.

Cette espèce en tant qu'aliment pour les humains a un intérêt commercial réduit. Par contre, du fait de son abondance, elle constitue un important maillon dans la chaîne trophique de l'écosystème pélagique côtier du nord-est vénézuélien entre le zooplancton et les prédateurs ichtyophages (Cervigon, 1991). Bien qu'il n'existe pas pour *Atherinella brasiliensis* d'antécédents sur l'étude de la croissance larvaire par les otolithes, on dispose d'informations pour d'autres espèces de la famille des Athérinidés signalant une croissance journalière de cette structure. Aussi, sur la base de plusieurs études qui ont montré que l'examen microstructural de l'otolithe et des accroissements quotidiens permettaient de déterminer l'âge des poissons, les objectifs fondamentaux de ce travail ont été fixés, à savoir :

- Estimer l'âge, en jours, et la croissance post-larvaire de *Atherinella brasiliensis*
- Identifier les variables morphométriques corporelles qui mettent le plus en évidence la croissance.

## Chapitre 4.1 : Détermination de la croissance post-larvaire du tinicalo *Atherinella brasiliensis* (Quoy & Gaimard) par l'analyse de ses otolithes.

---

### 4.1.2 Méthodologie

#### 4.1.2.1 Protocole de collecte des données

Les individus utilisés dans cette étude ont été capturés dans les eaux peu profondes des criques de Tunantal et Punta de Guaracayal sur la côte sud du golfe de Cariaco, dans la province de Sucre au Vénézuéla entre octobre 2001 et novembre 2002. Les captures ont été réalisées à l'aide d'un filet en coton de 2 m de longueur et d'1,50 m de hauteur. Les exemplaires ont été préservés dans de l'éthanol (70%) jusqu'à leur analyse. On mesure la longueur totale (LT), la longueur standard (LS), le diamètre de l'œil (DO), la hauteur du corps (AC) et le diamètre de l'otolithe (DOT) à l'aide d'un micromètre oculaire et d'un microscope stéréoscopique pour les post-larves et un pied à coulisse digital pour les juvéniles. Les otolithes sagitta des individus ont été fixés avec de la résine synthétique thermoplastique pour l'observation des anneaux de croissance directement et par polissage de la surface. On examine la formation journalière des accroissements et on réalise leur décompte à partir de la première marque qui entoure le nucleus, qui est considérée comme la marque d'éclosion (Brown et Fuentes 2001). La moyenne de deux comptages, réalisés indépendamment l'un de l'autre, est admise comme étant l'âge en jours si la différence n'excède pas 5 anneaux (Iglesias *et al.*, 1997). On applique l'analyse de régression (Sokal & Rohlf 1981) pour établir la meilleure correspondance entre les renseignements obtenus et une courbe de croissance, en utilisant la longueur standard (LS) des individus par rapport à l'âge en jours.

#### 4.1.3 Résultats et discussion

Au total, ont été utilisés 140 individus ayant une LS comprise entre 7 et 32,9 mm et un âge compris entre 23 et 73 jours. Les otolithes présentent un nucleus arrondi d'une moyenne de 13 microns. La morphologie des otolithes est similaire à celle d'autres athérinidés, montrant une forme semi-concave, légèrement aplanie avec un sulcus peu prononcé. Des paramètres morphométriques examinés, c'est la relation LS/Âge qui présente le meilleur ajustement. La croissance s'ajuste à un modèle linéaire :  $LS = 0,460 E - 1,234$  ( $r^2 = 0,903$  ;  $p < 0,001$ ) qui a permis de déterminer l'âge à partir des tailles individuelles mesurées. La croissance de l'espèce a été de 0,46 mm / jour, ce qui constitue une croissance plus rapide que celle d'autres

#### Chapitre 4.1 : Détermination de la croissance post-larvaire du tinicalo *Atherinella brasiliensis* (Quoy & Gaimard) par l'analyse de ses otolithes.

---

espèces de la zone. Par contre, chez d'autres espèces, on a pu signaler des croissances relativement rapides et changeantes, potentiellement influencées par des variations des facteurs environnementaux, responsables de l'augmentation ou diminution de la nourriture (Febres-Ortega & Herrera 1975; Okuda, 1974; Muller *et al.*, 1989). Pour la même espèce, dans des conditions contrôlées en laboratoire, on a enregistré une croissance inférieure à 0,21 mm / jour jusqu'à 40 jours après l'éclosion. De tels résultats pourraient montrer le rôle déterminant de la productivité environnementale dans la croissance de cette espèce. Le taux de croissance élevé de *Atherinella brasiliensis* dans la zone est apparu comme équivalent à celui d'autres espèces tropicales comme les clupéidés et les engraulidés, comme par exemple les larves de *Sardinella aurita* (Balza *et al.*, 2007). Les résultats suggèrent que la croissance post-larve rapide de *Atherinella brasiliensis* constitue un avantage physiologique qui explique le succès démographique de cette espèce sur les côtes vénézuéliennes, et qui pourrait être une réponse au niveau élevé de prédation dans les zones côtières où se déroule son cycle de vie.



## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

---

### **Quelles sont les contributions relatives des différences individuelles et des facteurs environnementaux dans la variabilité des paramètres de croissance ?**

Annexe 9. Cette étude a fait l'objet d'un article paru dans la revue Fisheries research (Fisheries Research 190 (2017) 132–139).

#### **4.2.1 Introduction**

L'un des objectifs de l'écologie moderne est de comprendre les phénomènes de population en termes de comportement des individus. De nombreuses espèces présentent des différences individuelles marquées dans les paramètres de croissance, souvent en réponse à la variation des ressources. Néanmoins, même lorsque les animaux sont dans des conditions contrôlées, la variation des trajectoires de croissance peut persister (Webber & Thorson, 2016). La variabilité de la croissance est un élément clé des systèmes biologiques qui a des implications importantes pour la dynamique évolutive et écologique. En termes écologiques, les variations individuelles peuvent modifier les prévisions des modèles de croissance de la population, dont les paramètres sont essentiels dans la gestion et la conservation. En termes d'évolution, les changements phénotypiques et génotypiques dépendent fortement des variations individuelles présentes dans la population ainsi que de l'héritabilité de la plasticité des traits et de la sélection naturelle (Lorenzen, 2016). Il y a un intérêt croissant à inclure la variation entre individus dans la modélisation de la croissance de la population. Néanmoins, les modèles de croissance de la population fournissent une valeur moyenne des paramètres de croissance (croissance constante décrivant une courbe invariante dans le temps) et ignorent la variabilité du taux de croissance entre individus, qui peut être persistante (liée aux facteurs environnementaux) ou temporelle (génétique) (Webber & Thorson, 2016). Ces modèles ne peuvent pas déterminer si la variation de la croissance est due à des erreurs de mesure, aux variations de la croissance entre les individus ou à l'influence des facteurs environnementaux (Ortiz de Zarate & Babcock, 2015). De nombreuses études ont examiné les biais qui peuvent résulter de la non prise en compte des variations individuelles et des facteurs environnementaux dans la variabilité des paramètres de croissance (Sainsbury, 1980; Eveson *et al.*, 2007).

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

---

L'intégration des connaissances au niveau de la variabilité individuelle de la croissance peut améliorer les évaluations (Wang & Ellis, 1998). La variabilité individuelle de la croissance pourrait être estimée de plusieurs façons. Idéalement, on voudrait observer la croissance de chaque poisson directement, tout au long de leur vie. De telles mesures, habituellement obtenues par des études en captivité ou parfois par des programmes de marquage et recapture, permettent d'estimer une courbe de croissance pour chaque individu (Shackell *et al.*, 1997). Néanmoins, avec les études en captivité, il est généralement difficile de savoir si les taux de croissance obtenus sont vraiment représentatifs et il est nécessaire de faire de multiples recaptures pour déterminer la courbe de croissance individuelle, et pour de nombreuses espèces elles sont logistiquement impossibles. D'autres méthodes utilisées pour fournir des informations précises sur la variabilité de la croissance entre individus et le changement des paramètres de croissance au long du cycle de vie sont les méthodes de rétro-calcul. Les méthodes de rétro-calcul sont utilisées pour l'estimation de longueurs-aux-âges d'un poisson sur la base de lecture d'âge de structures calcifiées telles que : des écailles, épines des nageoires, otolithes et autres structures du squelette (Francis, 1990; Wilson *et al.*, 2009). Cette méthode recrée l'histoire de la vie du poisson. Cette méthode suppose qu'il existe une relation entre le rayon (distance nucleus de l'otolithe-bord (Edge)) de l'otolithe et la longueur totale (Lt, mm) du poisson (Wilson *et al.*, 2009). De nombreuses méthodes de rétro-calcul ont été proposées ; Vigliola & Meekan (2009) listent vingt-deux méthodes de rétro-calcul qui utilisent différentes approches pour traiter des artefacts statistiques, la non-linéarité et les variations temporelles. Néanmoins, les méthodes de rétro-calcul classiques ne prennent pas en compte le fait que les incréments annuels sont des mesures répétées sur un individus. Récemment, des modèles à effets mixtes ont été développés pour l'estimation de la croissance des poissons (Weisberg *et al.*, 2010). Ces modèles facilitent l'incorporation de différentes causes de variabilité de la croissance en incluant les effets fixes associés à la population, qui peuvent varier dans l'espace, et les effets aléatoires, associées à la variabilité individuelle (Pinheiro & Bates, 2002). Ces modèles ont été de plus en plus utilisés pour l'analyse de la croissance appliquée aux pêcheries pour les raisons suivantes : (a) leur flexibilité pour le modèle d'auto corrélation intra-individuelle, (b) la possibilité d'utiliser des données pondérées et non pondérées, et (c) la disponibilité de logiciel pour estimer les paramètres de croissance (Lindstrom & Bates, 1990).

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

Dans ce contexte, l'objectif proposé est de déterminer les variations des paramètres de croissance individuelle du Merlan (*Merlangius merlangus*), capturé dans l'Atlantique Nord-est. Nous nous sommes focalisé sur les conséquences possibles des variations spatiales, par cohorte et par sexe en utilisant une série de mesures taille-âge individuelles. Tout d'abord nous montrons les patrons spatiaux révélés par les données et ensuite nous discutons les facteurs liées à la variabilité spatiale. Puis nous utilisons des modèles non linéaires à effets mixtes afin d'analyser la variation spatiale et individuelle par sexe et cohorte dans les patrons de croissance observés. Nous évaluons la corrélation entre les paramètres de croissance ( $L_{inf}$  et  $k$ ). Finalement nous discutons des implications de nos résultats pour déterminer quelles sont les contributions relatives des différences individuelles et des facteurs environnementaux dans la variabilité des paramètres de croissance.

### **4.2.2 Matériel et méthodes**

#### **4.2.2.1 Collecte et traitement des données**

L'étude porte sur 627 cas individuels de merlan entre 2007 et 2015 (dates de captures). Les données proviennent de différentes zones sélectionnées où habite le merlan : mer du Nord (4b et 4c), mer Celtique (7fghj) et Manche Orientale (7d) (Tableau 9). Les données biométriques des poissons et les variables associées aux captures utilisées dans la présente étude sont enregistrées dans la base de données Bargeo (Base d'Archivage et de Gestion des Otolithes). Des prélèvements d'otolithes sont effectués afin de constituer des clés taille-âge de merlan. Les otolithes sont de petites structures calcaires présentes dans l'oreille interne des Téléostéens (poissons osseux). Chaque individu possède trois paires d'otolithes; ce sont les plus volumineux, les sagittaux, qui sont les plus étudiés. Les otolithes ont été prélevés par incision crânienne, puis nettoyés, lavés et séchés. La coupe de l'otolithe doit passer par le noyau ou nucleus pour ne pas sous-estimer l'âge. Collé sur lame de verre, l'otolithe coupé est observé à l'aide d'un microscope photonique en lumière transmise, relié au logiciel de traitement d'image TNPC (traitement numérique des pièces calcifiées). Les otolithes ont été préparés et analysés selon la méthode proposée par Mahé *et al.*, 2009 au pôle de Sclérochronologie du laboratoire Ressources Halieutiques de Boulogne-sur mer (Figure 46).

Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.



Figure 46. Système de coupe, d'estimation de l'âge et de la croissance assistées par ordinateur (D'après Mahé *et al.*, 2009).

Tableau 9. Séries temporelles (dates de naissance) utilisées dans la présente étude pour déterminer la trajectoire individuelle du merlan par sexe.

Année	Femelles				Mâles			
	4b	4c	7d	7fghj	4b	4c	7d	7fghj
1997	0	0	0	0	0	0	3	0
1998	0	2	0	0	0	0	2	2
1999	0	1	11	1	0	0	4	1
2000	0	3	11	1	0	0	31	5
2001	1	8	26	1	0	1	23	8
2002	0	3	10	0	0	1	8	1
2003	6	3	7	0	0	0	2	0
2004	2	15	39	0	1	1	3	0
2005	4	20	36	0	1	4	13	1
2006	6	43	8	0	2	26	18	0
2007	18	10	10	6	4	25	13	3
2008	21	2	10	6	12	1	16	1
2009	9	0	0	16	8	0	13	0

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

---

L'âge est une donnée essentielle pour suivre et évaluer les populations de poissons. L'estimation de l'âge est réalisée en identifiant les structures de croissance visibles sur les otolithes (Campana & Thorrold, 2001) : une zone opaque est formée au cours de la période de croissance (été-automne), et une zone translucide au cours de la période de croissance lente (annulus) (Figure 47a). Ces estimations doivent être validées pour confirmer l'exactitude des âges observés (Beamish & McFarlane, 1983). Pour cela, il est nécessaire d'une part d'identifier les marques de croissance et d'autre part leur formation. Ainsi, la périodicité de formation des anneaux de croissance a pu être suivie tout au long de l'année à partir de l'indice de l'allongement marginal mensuel (Figure 47b).

### 4.2.2.2 Hypothèse du rétro-calcul

Le rétro-calcul de la longueur du poisson à partir des anneaux de croissance repose sur trois hypothèses principales (Panfili *et al.*, 2002) :

- 1.- Le taux de déposition des otolithes est constant. Cette hypothèse a été validée par la présence d'incrément annuels qui peut être interprétée avec précision (Stevenson & Campana, 1992).
- 2.- La périodicité d'apparition des anneaux de croissance sur les otolithes a été vérifiée en calculant l'accroissement entre la dernière et l'avant-dernière anneaux ou allongement marginal (AM) calculé selon la formule :

$$AM = \frac{R - R_n}{R_n - R_{n-1}} \quad \text{Eq 6}$$

Où :

R = rayon total des otolithes

R<sub>n</sub> = rayon du dernier annulus

R<sub>n-1</sub> = rayon de l'avant dernier annulus

- 3.- L'hypothèse de proportionnalité entre la croissance de l'otolithite et croissance somatique a été vérifiée sur les individus capturés entre 2007 et 2015.

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

### 4.2.2.3 Rétro-calcul de la longueur aux âges

Pour cette étude, le modèle de rétro-calcul modifié de Fry (Vigliola *et al.*, 2000) a été choisi pour estimer la longueur ( $L_i$ ) de chaque individu à l'âge  $i$ , afin d'obtenir la trajectoire de croissance individuelle. La longueur moyenne  $L_0$  du poisson à l'âge 0 (0,34 cm) et le rayon moyen  $R_0$  de l'otolithe à l'âge 0 (0,0096 mm) ont été choisis à partir des données de la sole commune (*Solea solea*) (Claireaux, 2012). Une analyse de sensibilité, avec variation de  $R_0$  (0,0048 à 0,0192) a montré que cette valeur fournissait le meilleur ajustement pour reconstruire la trajectoire de croissance individuelle (0,0096 mm).

$$L_t = a + \exp \left[ \ln(L_0 - a) + \frac{[\ln(L_t - a) - \ln(L_0 - a)] \times [\ln(R_t) - \ln(R_0)]}{[\ln(R_t) - \ln(R_0)]} \right] \quad \text{Eq 7}$$

$L_i$  = La longueur de chaque individu à l'âge  $i$

$L_0$  = La longueur moyenne du poisson à l'âge 0

$L_t$  = La longueur du poisson capturé

$R_0$  = Le rayon moyen de l'otolithe à l'âge 0

$R_t$  = Le rayon de l'otolithe du poisson capturé

$a$ ,  $b$  et  $c$  = intercept et pente de la régression de  $L_i - R_t$ .

La relation entre la longueur du poisson et le rayon de l'otolithe peut être représentée par une fonction puissance (8a) ou par une régression linéaire simple (8b). Ces deux équations nous permettent l'estimation de trois coefficients ( $a$ ,  $b$  et  $c$ ) :

$$L_t = L_0 - bR_0^c + bR_t^c \quad (8a)$$

$$L_t = L_0 - dR_0 + dR_t \quad (8b)$$

Si le coefficient  $c$  est significativement différent de 1, la relation suivante est utilisée pour déterminer le coefficient  $a$  :

$$a = L_0 - bR_0^c \quad (8c)$$

Dans le cas contraire, on utilise une équation linéaire :

$$a = L_0 - dR_0$$

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

---

Dans notre cas, la relation entre la longueur du poisson et le rayon de l'otolithe est une régression puissance; ces régressions nous permettent de déterminer les coefficients b et c. Pour déterminer le coefficient a nous avons utilisé l'équation 8c.

### 4.2.2.4 Modèle de croissance individuelle

La courbe de croissance de von Bertalanffy a été ajustée à des données de longueurs rétro-calculées et âges décimaux pour chaque *M. merlangius*. Le modèle non linéaire à effets mixtes a été utilisé pour déterminer la variation des paramètres de croissance individuelle.

$$L_{ti} = L_{infi} \left( 1 - \exp(-K_i(t_i - t_{0i})) \right) \quad \text{Eq 9}$$

$$\begin{aligned} L_{infi} &\sim N(\mu, \sigma^2) \\ K &\sim (\mu, \sigma^2) \\ t_0 &\sim 1 \end{aligned}$$

$L_{ti}$  = longueur à l'âge t pour chaque poisson i

$L_{infi}$  = longueur asymptotique pour chaque poisson i

$K_i$  = coefficient de croissance pour chaque poisson i

$t_i$  = l'âge pour chaque poisson i

$t_{0i}$  = le temps hypothétique auquel l'animal aurait eu la taille égale à 0.

## 4.2.3 Résultats

### 4.2.3.1 Age et distribution en longueur

Les anneaux de croissance émanant des otolithes sagitta étaient généralement facilement et clairement identifiables (Figure 47a). La longueur totale des femelles a varié de 26 à 63 cm (S.D = 7,45) avec une moyenne de 39,5 cm. Les mâles ont varié de 25 à 52 cm avec une moyenne de 32,9 cm (SD = 3,35). Les âges ont varié de 6 à 14 années avec une moyenne de 7,2 années (SD = 1,6) pour les femelles et de 6 à 11 années avec une moyenne de 7,1 années (SD = 1,5) pour les mâles.

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

### 4.2.3.2 Périodicité d'apparition des anneaux de croissance

La détermination de la période de formation des anneaux de croissance sur les otolithes sagitta de *M. merlangus* est réalisée à partir de l'analyse de l'accroissement entre la dernière et l'avant-dernière strie ou allongement marginal. Ces observations confirment l'identification des anneaux translucides comme marque hivernale et leur utilisation possible comme marques annuelles dans la détermination de l'âge. Les coupes d'otolithes de merlan présentent des anneaux qui ne sont pas liés à la croissance appelés aussi faux anneaux (Figure 47a). Ces petites zones opaques ont été appelées "Humphries's shadow", lors d'un atelier en 1987 à Dublin, en référence à anglais Colan Humphries qui présenta oralement cette particularité (Mahé *et al.*, 2009).

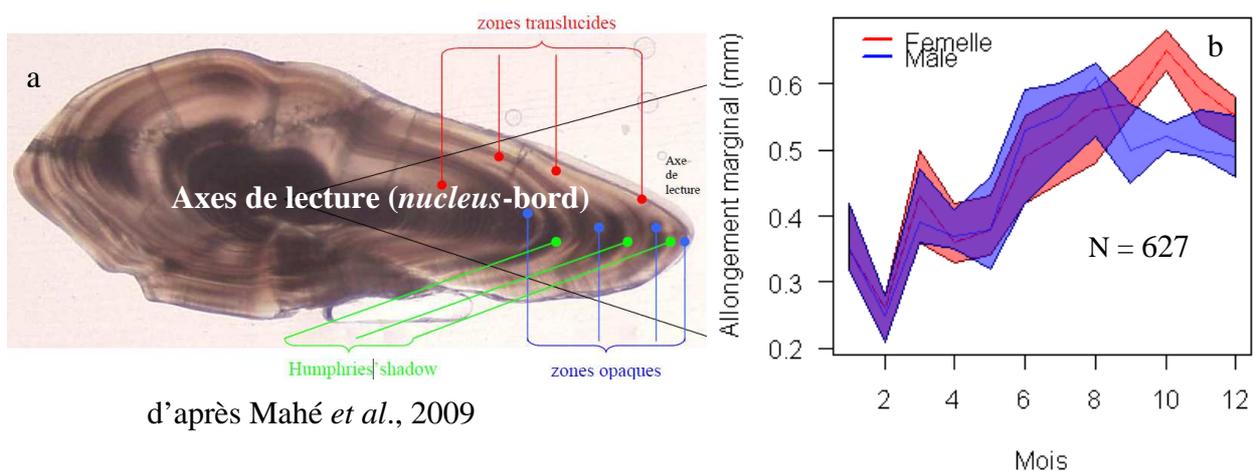


Figure 47. (a) Axe de lecture d'âge des otolithes de merlan. (b) Variations mensuelles de l'allongement marginal par sexe (femelle= rouge et mâle=bleu) en mer du Nord. Les bandes représentent l'intervalle de confiance à 95%. La ligne centrale représente la moyenne.

L'analyse des variations mensuelles de l'allongement marginal a permis de montrer que la période d'apparition des anneaux d'arrêt de croissance est située au premier trimestre. Les valeurs les plus faibles de l'allongement marginal (0,26-0,34 mm) sont enregistrées au mois de février. L'examen des variations mensuelles de l'allongement marginal permet de constater des ralentissements en février et en avril, pendant la période de ponte du merlan (février à juin).

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

Puis on observe au dernier trimestre un ralentissement qui coïncide avec la période de transition (chaud-froid) qui se caractérise par la formation des zones de contrastes thermiques (Figure 47b). L'anneau annuel de ralentissement de la croissance se forme donc en hiver, période où les conditions sont défavorables à la croissance du poisson. De mai à août pour male et mai à octobre pour femelle il y a une période active d'allongement marginal qui coïncide avec la saison chaude.

### 4.2.3.3 Relation entre rayon de l'otolithe et longueur du poisson

Le calcul de la longueur du poisson à divers moments de sa vie est basé sur le principe de la relation entre la croissance de l'otolithe et celle du corps. Pour cette raison, nous avons établi l'équation qui relie le rayon de l'otolithe et la longueur  $L = f(Rt)$  par sexe. Il est important de signaler que les valeurs du coefficient de corrélation (Tableau 10) sont élevées; cela explique que la liaison entre le rayon de l'otolithe et la longueur du poisson est très étroite et suggère que les otolithes peuvent être utilisés comme un proxy fiable de la longueur afin de reconstruire les trajectoires individuel de la croissance (Panfili *et al.*, 2002). Le rayon de l'otolithe augmente continuellement en fonction de la longueur et de l'âge (Figure 48).

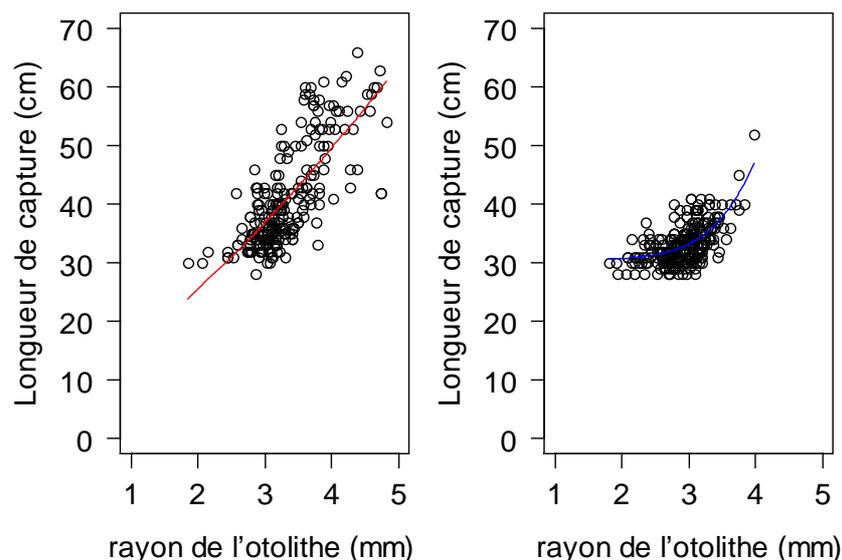


Figure 48. Relation entre rayon de l'otolithe (mm) et longueur totale (cm) par sexe (femelles en rouge, mâles en bleu) pour le merlan dans l'Atlantique Nord-Est au cours de la période 2007 et 2015.

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

Les résultats de la régression entre la longueur et le rayon de l'otolithe pour estimer la longueur ( $L_i$ ) de chaque individu à l'âge  $i$  des différentes régions sont regroupés dans le tableau 10.

Tableau 10. Résultats de la régression puissance entre la longueur de capture et le rayon de l'otolithe de poisson par sexe.

Sexe	Coefficient de régression					
	a	b	c	$R^2$	n	P
Femelles	0,31	6,12	1,35	0,75	376	0,01
Mâles	0,33	3,53	2,57	0,76	258	0,001

### 4.2.3.4 Rétro-calcul des longueurs

Les valeurs des longueurs totales observées du merlan sont très proches de celles qui ont été déterminées par la méthode de rétro-calcul. Les valeurs du coefficient de corrélation "r" sont très proches de 1 (0,99 pour femelle et mâles). Ces résultats indiquent que le modèle de rétro-calcul modifié par Fry génère des estimations précises (Figure 49).

Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

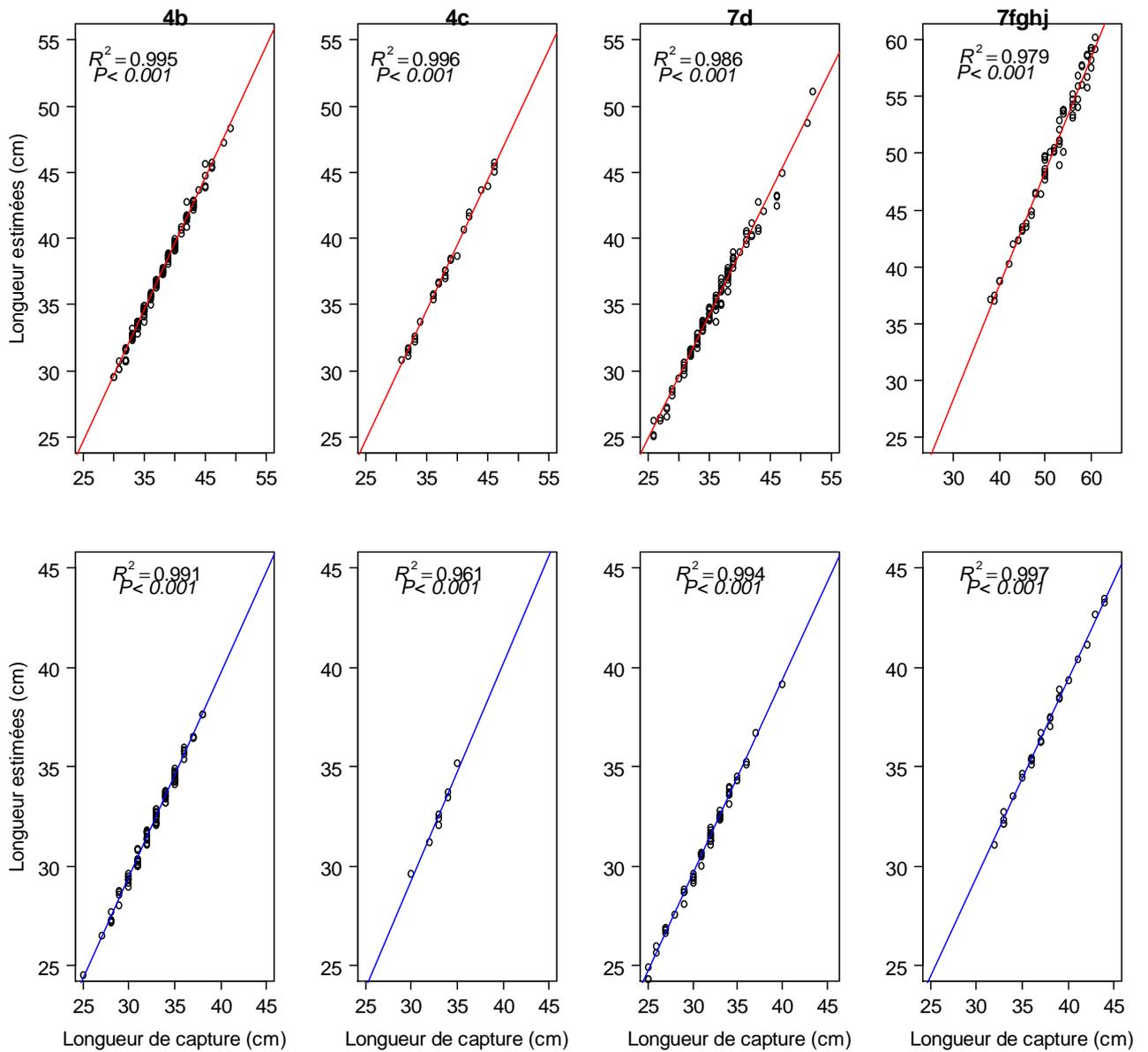


Figure 49. Corrélation entre la longueur estimée par le modèle de r tro-calcul modifi  de Fry et la longueur de capture par sexe (rouge=Femelles, bleu= M les) de merlan en mer du Nord.

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

### 4.2.3.5 Formation des trajectoires de croissance par cohorte

Pour décrire la trajectoire de croissance individuelle par sexe les individus âgés de plus de 6 ans ont été utilisés dans les différentes régions (Figure 50).

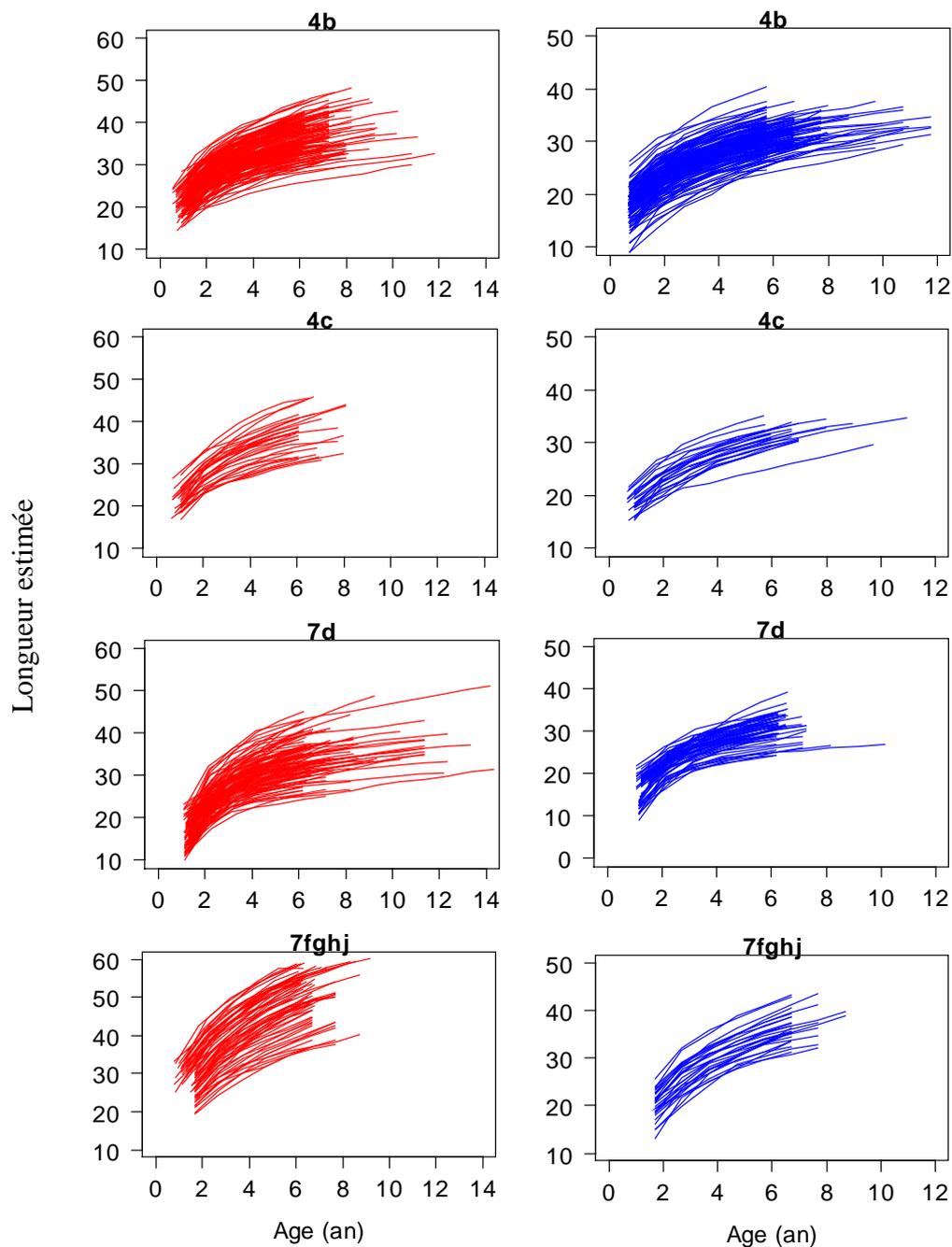


Figure 50. Trajectoires de croissance individuelle par sexe (rouge= Femelles, bleu= mâles) et région de merlan.

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

Les trajectoires de croissance individuelle du merlan montrent une forte variabilité entre les régions, les cohortes et les individus, aussi bien pour les mâles que pour les femelles. On a pu observer que les individus de même région, sexe et cohorte ont des trajectoires de croissance différentes. La croissance d'un individu à une date donnée dépend non seulement des caractéristiques de son environnement mais aussi de son histoire de croissance antérieure et éventuellement d'autres caractéristiques individuelles.

### 4.2.3.6 Paramètres de croissance individuelle par région

La sélection du modèle de la trajectoire de croissance individuelle (Tableau 11) et les paramètres de croissance diffèrent entre sexes, cohortes et régions est présenté dans les tableaux 12. On a pu observer une corrélation négative entre la longueur asymptotique et le taux de croissance (Figure 51). Le résumé statistique des paramètres de croissance individuelle a été calculé par un modèle non linéaire à effets mixtes et est présenté dans le tableau 12.

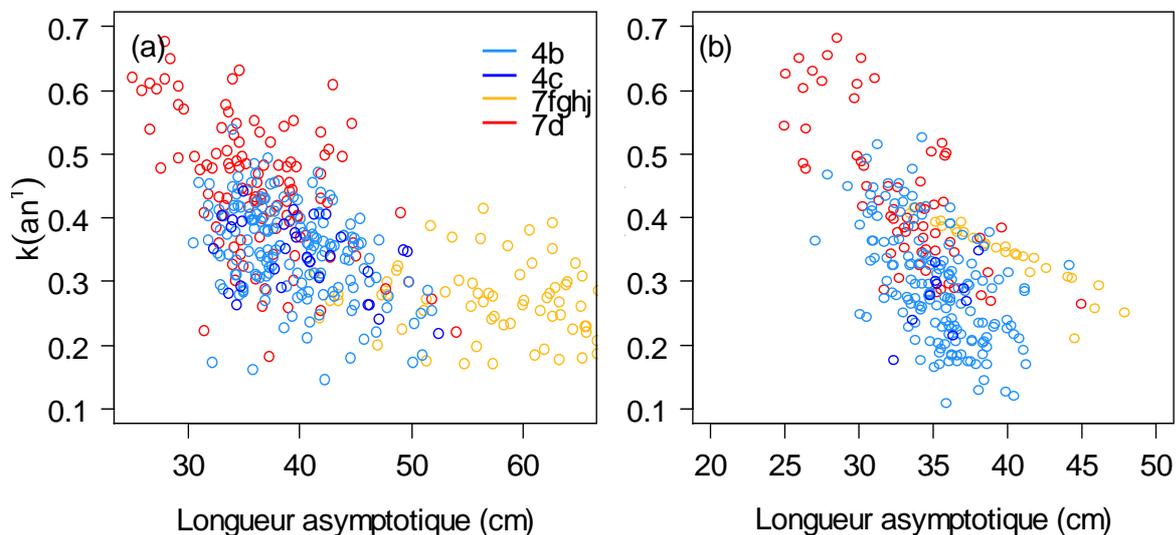


Figure 51. Corrélation entre la longueur asymptotique et le taux de croissance pour sexe séparé (a= Femelles ; b = Mâles) de merlan dans différentes régions.

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

La corrélation négative entre les paramètres de croissance ( $L_{inf}$  et  $K$ ) a été confirmée par l'ajustement du modèle de Schnute (Annexe 6). Les valeurs les plus élevées du taux de croissance proviennent d'individus capturés dans la Manche, et les longueurs asymptotiques les plus grandes ont été trouvées pour des merlans qui proviennent de mer Celtique et de mer du Nord. Ce comportement a été observé pour les deux sexes.

Tableau 11. Sélection du modèle de la trajectoire de croissance individuelle. Modèle par sexe avec (a) effet aléatoires individuels et (b) effets aléatoires entre individus et zones pour les trois paramètres de croissance.

Modèle	Degré de liberté	AIC	BIC	Maximum de vraisemblance	Test Ratio	p-valeur
Femelle						
(a) Individus	10	8641,1	8699,7	-4310,5		
(b) Zones/ind	16	8147,5	8241,3	-4057,7	505,6	<0,001
Males						
(a) Individus	10	4876,2	4931,0	-2428,1		
(b) Zones/ind	16	4711,5	4799,2	-2339,7	176,7	<0,001

AIC= Critère d'information d'Akaike.

BIC= Critère d'information Bayésienne.

Test du rapport de vraisemblance avec P-valeur

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

Tableau 12. Résumé statistique des paramètres de croissance pour les individus de merlan estimés par un modèle non linéaire à effets mixtes.

Zones	Paramètres	Femelles				Mâles			
		Moyen	E-type	2,5%	97.5%	Moyen	E-type	2,5%	97.5%
<b>4b</b>	Linf	39,3	0,38	38,5	40,1	35,0	0,29	34,4	35,6
	K	0,35	0,01	0,33	0,37	0,29	0,01	0,27	0,31
	t <sub>0</sub>	-1,41	0,06	-1,53	-1,29	-1,94	0,07	-2,08	-1,80
	Cor(Linf, k)	-0,64	0,09	-0,82	-0,36	-0,56	0,10	-0,76	-0,36
	Cor(Linf, t <sub>0</sub> )	-0,14	0,70	-1,54	1,26	-0,41	0,82	-2,05	1,23
<b>4c</b>	Linf	40,2	0,98	38,2	42,2	35,7	0,49	34,7	36,7
	K	0,34	0,01	0,32	0,36	0,27	0,02	0,23	0,31
	t <sub>0</sub>	-1,37	0,12	-1,61	-1,13	-2,06	0,17	-2,40	-1,72
	Cor(Linf, k)	-0,51	0,08	-0,67	-0,25	-0,67	0,74	-2,15	-0,81
	Cor(Linf, t <sub>0</sub> )	-0,15	0,60	-1,35	1,05	-0,58	0,74	-2,06	0,9
<b>7d</b>	Linf	36,2	0,53	35,1	37,3	32,8	0,54	31,7	33,9
	K	0,45	0,01	0,43	0,47	0,43	0,02	0,39	0,47
	t <sub>0</sub>	-0,22	0,06	-0,34	-0,10	-0,59	0,09	-0,77	-0,41
	Cor(Linf, k)	-0,59	0,11	-0,71	-0,27	-0,73	0,13	-0,99	-0,47
	Cor(Linf, t <sub>0</sub> )	-0,10	0,56	-1,22	1,02	-0,45	0,63	-1,71	0,81
<b>7fghj</b>	Linf	58,1	1,02	56,6	60,1	40,6	0,89	38,8	42,4
	K	0,27	0,01	0,25	0,29	0,31	0,02	0,27	0,35
	t <sub>0</sub>	-1,13	0,06	-1,25	-1,01	-0,51	0,13	-0,77	-0,25
	Cor(Linf, k)	-0,44	0,01	-0,36	-0,32	-0,40	0,01	-0,12	-0,08
	Cor(Linf, t <sub>0</sub> )	-0,47	0,07	-0,61	-0,33	-0,63	0,01	-0,61	-0,65

### 4.2.3.7 Paramètres de croissance individuelle par cohorte

Pour cette espèce la longueur asymptotique et le taux de croissance ont été estimés par cohorte (année de naissance) pour les stocks de mer du Nord (4b et 4c), Manche (7d) et mer Celtique (7fghj). Les valeurs les plus faibles de la longueur asymptotique dans les deux sexes ont été trouvées entre 1997 et 2002 pour les stocks en mer du Nord et Manche.

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

Les valeurs les plus élevées de la longueur asymptotique sont observées entre 2004 et 2007 pour le stock de mer du Nord et puis elle diminuent. Dans la mer Celtique, une diminution marquée de la longueur asymptotique par sexe a été observée. Pour les stocks de merlan la longueur asymptotique n'a présenté aucune tendance jusqu'à 2005 pour les femelles, ensuite elle augmente (Figure 52).

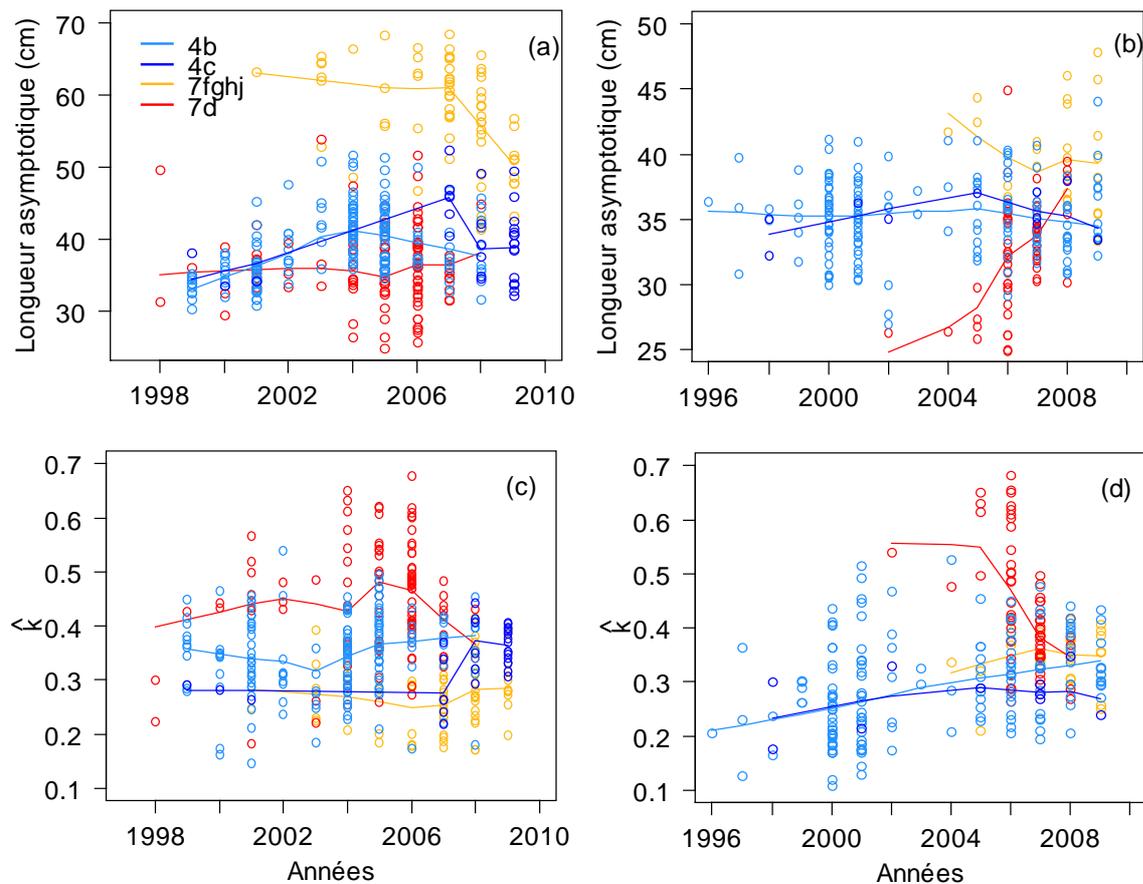


Figure 52. Variations temporelles de la longueur asymptotique et du taux de croissance par cohorte et par sexe (a, b = Femelles; c, d = Mâles) de merlan dans différentes régions.

### 4.2.3.8 Paramètres de croissance individuels et de la population

Les estimations des paramètres de croissance aux niveaux de la population et individuels de merlan sont présentés dans la figure 53. Les données utilisées pour déterminer les paramètres de croissance de la population proviennent de la longueur mesurée au laboratoire et l'âge déterminé par les otolithes, tandis que les données utilisées pour déterminer les paramètres de

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

croissance au niveau individuel sont la longueur obtenue par l'équation 7 (rétro-calcul) et l'âge sur les annulus converti en âge décimal. Tous les résultats ont été obtenus par un modèle non linéaire à effets mixtes. On peut observer une grande différence entre les paramètres de croissance de la population et individuels pour les deux sexes dans les différentes régions. Pour toutes les régions étudiées les trajectoires de croissance individuelle montrent des variations importantes de la longueur asymptotique et du taux de croissance.

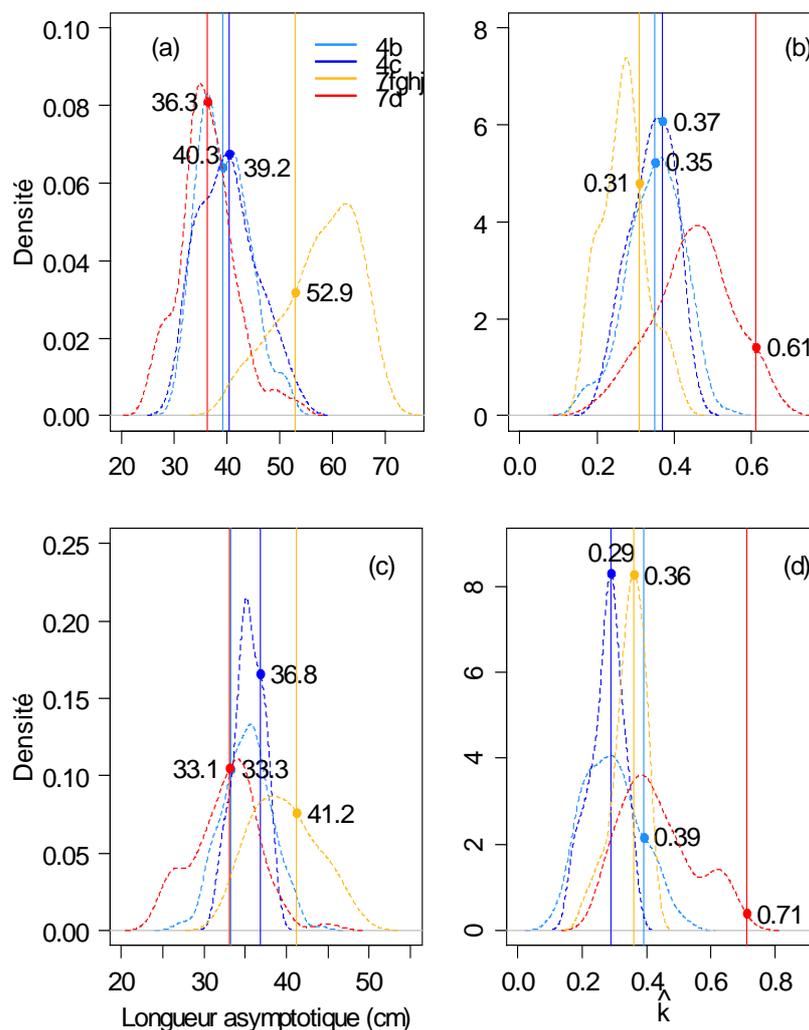


Figure 53. Lignes pointillées : distribution des estimations des paramètres de croissance individuelle par sexe séparé (a, b= femelles; c, d = mâles) de merlan dans différentes régions. Lignes continues : estimations des paramètres de croissance de la population. Les points représentent les valeurs estimées pour la longueur asymptotique (a, c) et le taux de croissance (b, d) de la population.

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

---

### 4.2.4 Discussion

La croissance rétro-calculée à partir des otolithes a été une approche appropriée pour différentes espèces de poisson démersaux (Rijnsdorp & Leeuwen, 1992; Smedstad & Holm, 1996; Sinclair *et al.*, 2002; Bolle *et al.*, 2004; Swain *et al.*, 2007). Le rétro-calcul est une méthode importante pour obtenir des estimations de la croissance individuelle. La technique de rétro-calcul peut être utilisée pour tous les poissons capturés de la population, afin d'estimer leur croissance. Cette méthode présente de grands avantages par rapport à d'autres méthodes existantes. Le rétro-calcul des structures calcifiées peut fournir davantage de données puisque l'annulus englobe les informations de longueur pour tous les âges passés. L'application du rétro-calcul peut également être intéressante pour d'autres espèces d'une valeur commerciale élevée où la gamme de taille est limitée dans les captures, et par conséquent empêche d'avoir l'information concernant la croissance complète. Le rétro-calcul a été aussi spécifiquement utilisé pour corriger les effets de la sélectivité en taille et en âge, ainsi que les variations de la croissance dans le temps. Les résultats obtenus pour la relation entre la longueur totale et le rayon de l'otolithe coïncident avec d'autres études précédentes montrant une forte relation entre la longueur et le rayon de l'otolithe des poissons démersaux (Wilson *et al.*, 2009; Alos *et al.*, 2010; Claireaux, 2014, Khoufi, 2015). D'autres structures calcifiées ont été liées à la longueur et ont également montré une relation significative avec la longueur des poissons. La corrélation entre le rayon des otolithes et la longueur totale peut être une relation linéaire. Cependant, quand la gamme de tailles échantillonnée, inclut de grands poissons, la relation entre la longueur totale et le rayon des otolithes est une fonction puissance, comme constaté pour Claireaux (2014) et la présente étude. Vigliola & Meekan (2009) ont indiqué l'importance de déterminer si la relation entre la longueur et le rayon d'otolithe est linéaire ou puissance.

Nos résultats montrent une variabilité importante de la trajectoire de croissance entre individus, sexes et régions. La variabilité de la croissance individuelle dans les populations est naturelle. La littérature rapporte différents facteurs liés à la variabilité de la croissance individuelle des poissons. Dans certains cas, toute la variation est attribuée à des différences intrinsèques entre individus, d'origine génétique (Vincenzi *et al.*, 2014; Ortiz de Zarate & Babcock, 2015).

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

---

Dans d'autres cas il y a une variabilité supplémentaire affectant chaque trajectoire de la croissance individuelle comme par exemple les facteurs environnementaux, la compétition inter ou intra spécifique et la mortalité par pêche sélective (Sinclair *et al.*, 2002). La variabilité de la croissance individuelle a aussi été observée dans des organismes benthiques sédentaires habitant des environnements hétérogènes dans l'espace (Richardson, 2001). Un résultat plus étonnant de notre analyse est que les paramètres de croissance individuels varient considérablement entre individus. Néanmoins ces paramètres ne sont pas directement comparables avec des études précédentes parce qu'ils sont les premiers résultats obtenus par cette méthode pour cette espèce. On a pu observer aussi une corrélation négative entre la longueur asymptotique et le taux de croissance estimé en utilisant un modèle à effets mixtes. Les corrélations négatives sont fréquemment causées par un artefact d'estimation: une paire donnée de paramètres  $K$  et  $L_{inf}$  produit une courbe de croissance similaire à celle avec  $K$  légèrement plus petit et  $L_{inf}$  légèrement plus grand. La reparamétrisation du modèle peut être une solution. Schnute (1981) a proposé un modèle générique de croissance basé sur 4 paramètres ayant une interprétation biologique et qui permet de représenter une large gamme de modèles de croissance. Le modèle de Schnute a été appliqué et a confirmé la corrélation négative entre les paramètres de croissance au niveau individuel qui n'est donc pas un artefact statistique. L'augmentation du taux de croissance et la diminution de la longueur asymptotique (corrélation négative) a été liée à une augmentation des investissements dans la reproduction peut-être en réponse à la pression de la pêche (van Walraven *et al.*, 2010; Brunel *et al.*, 2013; Vincenzi *et al.*, 2014).

## Chapitre 4.2 : Estimation de la variation des paramètres de croissance individuelle du merlan (*Merlangius merlangus*) dans l'Atlantique Nord-Est.

---

### 4.2.5 Conclusions

Les résultats obtenus ont mis en évidence que le modèle modifié par Fry peut être utilisé pour prédire la longueur à un âge donné à partir d'un otolithe individuel de *M. merlangus*. Les trajectoires complètes de croissance individuelle de la naissance à l'âge adulte peuvent fournir une information sur l'ontogénie de la variation de la longueur asymptotique. Le modèle non linéaire à effets mixtes a été utilisé pour déterminer la variation des paramètres de croissance individuelle pour chaque région. Dans cette étude a été trouvé que les paramètres de croissance individuelle varient significativement entre individus, sexe et région, et il a été mis en évidence une corrélation négative d'origine biologique entre la longueur asymptotique et le taux de croissance.

**CHAPITRE 5 :**  
**Discussion générale et perspectives**



## Discussion générale et perspectives

---

Durant ce travail de thèse nous avons étudié les variations des paramètres de croissance individuelle et de la population à deux niveaux : spatial et temporel, pour une sélection d'espèces présentes dans plusieurs régions de l'Atlantique. Notre contribution a été l'actualisation des informations sur les paramètres de croissance et l'amélioration de la compréhension du rôle des facteurs environnementaux, de la densité de la population et du recrutement dans les variations des paramètres de croissance individuelle et de la population grâce à l'utilisation de modèles.

Une contribution de ce travail est l'estimation de la variabilité individuelle de la croissance entre les individus, cohortes et régions. Notre approche de la détermination de la croissance individuelle permet d'avancer dans la compréhension de la croissance en utilisant des modèles à effets aléatoires, en raison de leur potentiel pour réduire le biais de l'analyse. Voici un bilan des réponses apportées par nos résultats.

### **Comment varient la croissance juvénile et la survie ?**

Pour mieux affiner les connaissances sur l'écologie et la biologie de la sardinelle, une maîtrise de certains paramètres tels que le taux de croissance et la mortalité qui sont actuellement mal appréciés est nécessaire au Venezuela. En effet, à propos de la croissance de la sardinelle, la détermination de l'âge par la lecture des otolithes présente toujours quelques problèmes, dans la mesure où elle nécessite un équipement coûteux (tronçonneuse de précision, polisseur, matériel d'observation entre autres) et des lecteurs expérimentés car le comptage des anneaux est plus ou moins facile selon les espèces, en raison de la prédominance des jeunes poissons (0, 1 et 2 ans), qui peuvent montrer de faux anneaux (Panfili *et al.*, 2002). Néanmoins les outils avancés d'aujourd'hui ont permis de lire avec exactitude et précision les otolithes.

L'abondance de la ressource dans le nord-est du Venezuela est directement conditionnée par un régime de vents cycliques qui contrôlent l'hydrodynamique du système marin côtier et induisent le phénomène d'upwelling et de fertilisation des eaux. La croissance de la sardinelle ronde au large des côtes au Venezuela est donc extrêmement rapide. Cette espèce atteint presque sa longueur asymptotique en deux à trois années de vie avec une tendance au ralentissement de la croissance avec l'âge (Barrios *et al.*, 2010).

## Discussion générale et perspectives

---

A partir de la troisième année, la croissance est pratiquement terminée. La croissance rapide de *Sardinella aurita* est directement liée à la présence de l'upwelling (Fréon *et al.*, 2003a; Mendoza *et al.*, 1994; Guzman *et al.*, 2003; Rueda-Roa, 2012) mais également aux prédatons auxquelles est soumise l'espèce (Mendoza *et al.*, 1994). L'activité de la pêche a un impact sur les variations de la croissance.

### **Quelle dimension de l'otolithe mesurer pour optimiser la relation avec l'âge ?**

L'âge des poissons joue un rôle essentiel pour une grande partie des biologistes des pêches qui s'efforcent de répondre à des questions sur la population. L'âge des poissons est essentiel pour construire avec exactitude une représentation de la dynamique de la population (Shafer, 1989) et pour estimer la structure en âge d'une population (Fossum *et al.*, 2000). Depuis plusieurs décennies, de nombreuses études ont mis en évidence la relation entre la longueur et l'âge du poisson, mais il existe aussi différentes études qui ont mis en évidence un lien significatif entre la morphométrie ou la morphologie des otolithes et l'âge; ils peuvent être utilisés comme proxy pour le comptage des anneaux des otolithes (Boehlert, 1985; Buthler & Folkvord, 2000; Newman *et al.*, 2000). Si la morphométrie des otolithes peut être utilisée pour estimer les âges, les coûts pour déterminer les paramètres de la population pourraient être considérablement réduits.

Différentes dimensions de l'otolithe ont été mesurées pour être mis en relation avec l'âge, par exemple, le rayon ou le poids des otolithes. Les changements ontogénétiques dans la morphologie des otolithes indiquent que certaines dimensions peuvent être utilisées plus que d'autres. Les résultats obtenus dans cette section, où nous avons observé et comparé les relations de morphométrie du Tinicalo et l'âge, nous ont permis de mettre en évidence qu'après la longueur des individus c'est le diamètre des otolithes qui est le meilleur prédicteur de l'âge. Différents auteurs ont suggéré que la combinaison de plusieurs paramètres tels que la longueur, le poids, le sexe du poisson et le diamètre des otolithes permet d'obtenir un modèle qui prédit de façon précise et fiable l'âge du poisson (Steward *et al.*, 2009).

### **Les variations des conditions environnementales dans la première année de vie ont-elles un impact sur les paramètres de croissance ?**

De tous les facteurs qui influent sur la croissance dans les premières années de vie dans les populations de poissons, la température et l'alimentation sont probablement les plus importants. Les résultats obtenus au niveau spatial dans cette étude ont mis en évidence que la température impacte les paramètres de croissance des espèces étudiées. Les effets de la température sur la croissance sont bien documentés (Brander, 1995; Baudron *et al.*, 2011; 2014). Les effets de l'alimentation sont également bien connus (Shin & Rochet, 1998). Néanmoins, ce n'est pas ce que nous avons observé ici. Dans cette étude, la concentration en chlorophylle a été utilisée comme proxy de la disponibilité en nourriture et on n'a pas observé un effet significatif, ni sur le taux de croissance ni sur la longueur asymptotique des espèces sélectionnées (Figures 40 et 41). Différentes études indiquent que l'interaction entre les facteurs environnementaux et la densité de la population (Rich *et al.*, 2009) et l'interaction entre la température et la densité influent sur la croissance (Berum *et al.*, 2013).

La croissance densité-dépendante a aussi été bien documentée chez les stocks de poissons *Merlangius merlangus* et *Melanogrammus aeglefinus* (Lorenzen & Enberg, 2001), *Gadus morhua* (Sinclair *et al.*, 2002) *Pleuronectes platessa* (Rijnsdorp & van Leeuwen, 1992), et *Scomber scombrus* (Jansen & Burns, 2015). Ces études ont mis en évidence que les facteurs environnementaux et la densité-dépendance impactent la croissance des poissons, mais signalent que la densité-dépendance exerce un effet fort, souvent dominant. C'est ce qui a été observé dans notre étude seulement pour le merlan au niveau temporel. Apparemment, le manque de densité-dépendance dans la croissance pourrait s'expliquer par les niveaux élevés d'exploitation. Les résultats obtenus tendent à montrer que les espèces sélectionnées sont peu sensibles aux variations environnementales observées dans les différentes zones d'étude, et ce quels que soient leurs affinités et leurs traits d'histoire de vie. Néanmoins, il faut tout de même rappeler que les séries temporelles dont nous disposons sont relativement restreintes (Tableau 5), peut être un échantillonnage supplémentaire permettrait d'affiner ces résultats. En résumé une perturbation environnementale dans la première année de vie change le patron de la croissance.

### **Quelles sont les contributions relatives des différences individuelles et des facteurs environnementaux dans la variabilité des paramètres de croissance ?**

Différentes études indiquent que les stocks avec des taux d'exploitation élevés présentent une variation considérable de la croissance (Thorson & Minte-Vera, 2016; Francis, 2016). Dans cette étude nous nous sommes concentré sur l'estimation de la variation de la croissance individuelle de merlan dans différentes régions. Le modèle non linéaire à effets mixtes a été utilisé. Le résultat le plus remarquable de notre analyse est que les paramètres de croissance varient considérablement entre individus, cohortes et régions par sexe.

Peut-être que différentes conditions environnementales dans différentes régions et des dates de naissance différentes expliquent les résultats obtenus pour les différences de trajectoires de croissance entre individus, qui conduisent à la variation de la longueur asymptotique et du taux de croissance.

#### **Contribution pour les connaissances**

Historiquement pour leurs évaluations et la gestion, les espèces ont été séparées en stocks. Certains stocks ont été bien identifiés, mais la séparation d'autres stocks est moins évidente. Ainsi *Merlangius merlangius* est l'un des gadidés les plus abondants et les plus largement distribués en mer du Nord (Knijn *et al.*, 1993) et certaines études tendent à confirmer la séparations entre stocks du Nord et du Sud (Hislop & McKenzie, 1976; Lang, 1990; Rico *et al.*, 1997; Charrier *et al.*, 2007; Tobin *et al.*, 2010). Néanmoins, il existe des études qui tendent à remettre ces séparations en question, et suggèrent que les stocks pourraient effectivement être séparés par exemple, par des paramètres biologiques tels que les paramètres de croissance, la saison de ponte ou par marquage et recapture (Tobin *et al.*, 2010). Les travaux de cette étude permettent d'estimer les paramètres de croissances des populations et au niveau individuel pour le merlan dans différentes régions de l'Océan Atlantique.

Lors de cette étude, nous avons principalement utilisé les données issues des campagnes d'évaluation halieutique. Ce choix était motivé par l'avantage que présentaient les données des campagnes d'évaluation halieutique, par exemple collecte d'échantillonnage standardisé.

## Discussion générale et perspectives

---

Les données collectées lors des campagnes sont consignées dans des bases de données facilement accessibles (DATRAS et BARGEO) et regroupent à la fois les données biologiques et physiques.

Les résultats de cette étude ne permettent pas de mettre en évidence d'effet systématique des facteurs environnementaux, de la densité-dépendance, ou du recrutement sur toutes les populations étudiées, mais la variabilité spatiale de la croissance est évidente, indiquant que les stocks ne sont pas mélangés rapidement. Ces résultats pourraient justifier les évaluations et la gestion spatiale des stocks (Kolody *et al.*, 2016).

### **Perspectives de recherche**

Les résultats présentés dans ce mémoire auront permis de répondre à quelques-unes des questions posées en introduction et également de comprendre les effets des facteurs biotiques et abiotiques sur la variabilité des paramètres de croissance au niveau individuel et de la population de différents stocks de l'Océan Atlantique. Au niveau spatial nous avons pu mettre en évidence les effets significatifs de la latitude et de la température sur le taux de croissance et au niveau temporel de la température et de la densité de la population. Pour compléter ces travaux de thèse, il serait intéressant de réaliser une étude des préférences d'habitat à des latitudes plus élevées, et de déterminer si les effets des variations environnementales, et notamment les variations des paramètres de croissance sont plus élevées dans cette zone que dans les régions étudiées.

L'analyse et la prévision des performances d'un poisson dans son milieu nécessitent d'une part de développer des modèles bio-énergétiques et d'autre part, de connaître ses réactions et adaptations comportementales. Ces informations sont essentielles à la démarche actuelle visant à une modélisation de type IBM ("Individual-Based Model") qui devrait permettre d'accroître la précision des outils de prédiction et donc de gestion des populations d'organismes marins. Les résultats obtenus ici ne permettent pas de savoir si la variabilité de la croissance individuelle est génétique. Des travaux complémentaires pourraient être réalisés pour préciser ces aspects. Comme le souligne Dobzhansky (1973), "Rien n'est compréhensible dans l'écologie sauf à la lumière de l'individu".



**CHAPITRE 6:**  
**Bibliographie générale**



## Bibliographie générale

---

- Agoumi, A., Enderlé, M.J. & Gras, R.A., 1983. "Modélisation du régime thermique de la Manche." *Oceanologica Acta* 6(4): 393-406.
- Albert, O., 1994. "Ecology of haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.) in the Norwegian Deep." *ICES Journal of Marine Science* 51 (1): 31-44. doi:10.1006/jmsc.1994.1004.
- Alcala, L., 1999. "Estudio hidroquímico del sector oriental del golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela, durante el período comprendido entre septiembre de 1995 y mayo de 1996." *Trabajo de Grado*, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela 64 p.
- Alos, J., Palmer, M., Balle, S., Grau, A.M. & Morales-Nin, B., 2010. "Individual growth pattern and variability in *Serranus Scriba*: A bayesian analysis." *ICES Journal of Marine Science* 67 (3): 502–12. doi:10.1093/icesjms/fsp265.
- Amara, R., Lagardere, F., Desaunay, Y. & Marchand, J., 2000. "Metamorphosis and estuarine colonisation in the common Sole, *Solea solea* (L.): Implications for recruitment regulation." *Oceanologica Acta* 23 (4): 469-84. doi:10.1016/S0399-1784(00)00134-1.
- Amara, R., Laffargue, P., Dewarumez, J.M. & Maryniak, C., Lagardere, P. & Luzac, C., 2001. "Feeding ecology and growth of O-group Flatfish (Sole, Dab and Plaice) on a Nursery Ground (Southern Bight of the North Sea)." *Journal of Fish Biology* 58 (3): 788–803. doi:10.1111/j.1095-8649.2001.tb00531.x.
- Amara, R., 2003. "Seasonal ichthyodiversity and growth patterns of juvenile flatfish on a nursery ground in the Southern Bight of the North Sea (France)." *Environmental Biology of Fishes* 67 (2): 191–201. doi:10.1023/A:1025646622066.
- Andersen, K.H. & Brander, K., 2009. "Expected rate of fisheries-induced evolution is slow." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 106: 11657–11660.
- Arbault, S., Camus, P. & Le Bec, C. 1986. Estimation du stock de sole (*Solea vulgaris*, Quensel 1806) dans le Golfe de Gascogne à partir de la production d'œufs. *Journal Applied Ichthyology*, 4: 145-146.
- Armstrong, M.J., Gerritsen, H.D., Allen, M., McCurdy, W.J. & Peel, J.A.D., 2004. "Variability in maturity and growth in a heavily exploited stock: cod (*Gadus morhua* L.) in the Irish Sea." *ICES Journal of Marine Science* 61, 98–112.
- Atkinson, C.J.L., Bergmann, M. & Kaiser, M.J., 2004. "Habitat selection in Whiting." *Journal of Fish Biology* 64 (3): 788–93. doi:10.1111/j.1095-8649.2004.00340.x.
- Ávila, R., Herrera, L., Febres, G. & Tonda, H., 1980. "Régimen de las mareas en las aguas costeras de Venezuela, en especial la zona del delta del Orinoco." *Informacion Técnica de INTEVEP*. Caracas, Venezuela. 83 p.

## Bibliographie générale

---

- Balza, M., Lemus, M. & Marin, B., 2007. “Tasa de crecimiento de larvas de *Sardinella aurita* Valenciennes 1847(Pises: Clupeide) del Morro de Puerto Santo, Venezuela.” *Interciencia* 32(5): 333-338.
- Barkman, R.C., 1978. “The Use of otolith growth rings to age young Atlantic Silversides, *Menidia menidia*.” *Transactions of the American Fisheries Society* 107 (6): 790–92. doi:10.1577/1548-8659(1978)107<790:TUOOGR>2.0.CO;2.
- Baroiller, J.F., Guiguen, Y. & Fostier, A., 1999. “Endocrine and environmental aspects of sex differentiation in Fish.” *Cellular and Molecular Life Sciences* 55 (7): 910. doi:10.1007/s000180050344.
- Baroiller, J.F., D'cotta, H., & Saillant, E., 2009. “Environmental effects on fish sex determination and differentiation.” *Sexual Development* 3 (2–3): 118–35. doi:10.1159/000223077.
- Barrios, A., 2002. “Periodicidad del reclutamiento y formacion de cohortes juveniles en la sardina, *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 (Pisces: Clupeidae).” *Trabajo de Grado*.” Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 50 p.
- Barrios, A., Guzmán, R., Mendoza, J., Gómez, G. & Vizcaino, G., 2010. “Paramètres de croissance et de mortalité totale de la sardinelle *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1810) dans le nord-est vénézuélien entre 1990 et 2008.” *Zootecnia tropical* 28 (4) 457-466.
- Barnes, M.K., Coombs, S.H., Halliday, N.C. & Pingree R.D., 2009. “Distribution of plankton and hydrography in relation to great Dole, Cockburn and Little Sole Bank.” *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89 (1): 11–18.
- Basilone, G., Guisande, C., Patti, B., Mazzola, S., Cuttitta, A., Bonanno, A. & Kallianiotis, A., 2004. “Linking habitat conditions and growth in the european anchovy (*Engraulis encrasicolus*).” *Fisheries Research* 68 (1-3): 9-19. doi:10.1016/j.fishres.2004.02.012.
- Baudron, A.R., Needle, C.L. & Marshall, C.T., 2011. “Implications of a warming north sea for the growth of Haddock *Melanogrammus aeglefinus*.” *Journal of Fish Biology* 78 (7): 1874–89. doi:10.1111/j.1095-8649.2011.02940.x.
- Baudron, A.R., Needle, C.L., Rijnsdorp, A.D. & Marshall, C.T., 2014. “Warming temperatures and smaller body sizes: synchronous changes in growth of North Sea fishes.” *Global Change Biology* 20 (4): 1023–31. doi:10.1111/gcb.12514.
- Beamish, R.J. & McFarlane, G.A., 1983. “The forgotten requirement for age validation in fisheries biology.” *Transactions of the American Fisheries Society* 112 (6): 735–43. doi:10.1577/1548-8659(1983)112<735:TFRFAV>2.0.CO;2.
- Benitez, J., 1974. Golfo de Cariaco. “Revisión de los datos oceanográficos en el Mar Caribe Sur-oriental, especialmente en el margen continental de Venezuela.” *Cuadernos Azules* 15(8): 110-124 p.

## Bibliographie générale

---

- Berum, K.M., Thron, O., Kiffney, H., Olsen, E.M., & Vøllestad, L.A., 2013. “Interacting effects of temperature and density on individual growth performance in a wild population of brown trout.” *Freshwater Biology* 58 (7): 1329–39. doi:10.1111/fwb.12130.
- Bervian, G. & Fontoura, N.F., 2007. “Growth of the Silverside *Atherinella brasiliensis* in Tramandaí Estuary, Southern Brazil (Actinopterygii: Atherinopsidae).” *Neotropical Ichthyology* 5 (4): 485–90. doi:10.1590/S1679-62252007000400008.
- Beverton, R.J.H. & Holt, S.J., 1957. “On the dynamics of exploited fish populations.” *Fisheries Investigation London*, 2, 19: 533 p.
- Bigelow, H.B. & Schroeder, W.C., 1953. “Fishes of the Gulf of Maine. *Fishery Bulletin* 53. 577 p.
- Biseau, A. & Benoit, M., 2008. “Etude sur les modalités et les conséquences de la mise en oeuvre d'une gestion des pêches maritimes françaises au niveau du rendement maximal durable.” <http://archimer.ifremer.fr/doc/00069/18058/>.
- Biseau, A., 2015. “Résumé graphique des diagnostics et avis émis par le CIEM en 2015.” <http://archimer.ifremer.fr/doc/00318/42929>.
- Björnsson, B. & Steinarsson, A., 2002. “The food-unlimited growth rate of Atlantic cod (*Gadus morhua* ).” *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59 (3): 494–502. doi:10.1139/f02-028.
- Björnsson, B., Litvak, M., Trippel, E.A. & Suquet, M., 2010. “The Codfishes (Family: Gadidae).” In *Finfish Aquaculture Diversification*. (eds). Le François, N., Jobling, M., Carter, C. & Blier, P. 290-22. Wallingford: CABI. <http://www.cabi.org/cabebooks/ebook/20103134886>.
- Blacker, R.W., 1982. ”Rockall and its fishery as laboratory Leaflet No. 55.” Lowestoft: Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Directorate of Fisheries Research.
- Blanchard, J.L., Millis, C., Jennings, S., Fox, C.J., Rackham, B.D., Eastwood, P.D. & O'Brien, C.M., 2005. “Distribution-abundance relationships for North Sea Atlantic cod (*Gadus morhua*): observation versus theory.” *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences* 62(9): 2001-2009.
- Bode, A., Varela, M., Casas, B. & González, N., 2002. “Intrusions of eastern north Atlantic central waters and phytoplankton in the North and Northwestern Iberian shelf during spring.” *Journal of Marine Systems* 36 (3–4): 197–218. doi:10.1016/S0924-7963(02)00187-2.
- Boehlert, G.W., 1985. “Using objective criteria and multiple regression models for age determination in fishes.” *Fishery. Bulletin*. 83(2): 103-117.

## Bibliographie générale

---

- Bolle, L.J., Rijnsdorp, A.D., van Neer, W., Millner, R.S., van Leeuwen, P.I., Eryynck, A., Ayers, R. & Ongenae, E., 2004. "Growth changes in plaice, cod, haddock and saithe in the North Sea: A comparison of (Post-)medieval and present-day growth rates based on otolith Measurements." *Journal of Sea Research* 51 (3-4): 313-28. doi:10.1016/j.seares.2004.01.001.
- Borges, L., Rogan, E. & Officer, R., 2005. "Discarding by the demersal fishery in the waters around Ireland." *Fisheries Research* 76 (1): 1–13. doi:10.1016/j.fishres.2005.05.011.
- Bowden, K.F., 1980. *In The North-West European Shelf Seas: The Sea Bed and the Sea in Motion*. II. Physical and Chemical Oceanography and Physical Resources. (eds.). Banner, F.T., Collins, M. B. & Massie, K.S. Elsevier Oceanography Series 24A-B. Amsterdam, 391-413 p.
- Bracho, C. & Moretti, J., 1988. "El sistema de las mareas en el golfo de Venezuela." *Boletín de la Dirección de Hidrografía y Navegación de la Armada* 1(1): 3-30.
- Brander, K., 1977. The management of irish sea fisheries –A review. Laboratory Leaflet. N° 36. Lowestoff, 40 p.
- Brander, K., 1995. "The Effect of temperature on growth of Atlantic Cod (*Gadus morhua* L.)." *ICES Journal of Marine Science* 52 (1): 1-10. doi:10.1016/1054-3139(95)80010-7.
- Brett, J.R., 1979. "Environmental factors and growth." *In: Fish Physiology vol. VIII, Bioenergetics and growth*. (eds). Hoar, W.S., Randall, D.J. & Brett, J.R. Academic Press, New York, 599–675 p.
- Briggs, R.P., 1985. "Catch composition in the Northern Ireland *Nephrops* Fishery." *Fisheries Research* 3: 47-60.
- Bromley, P.J., 1988. "Gastric digestion and evacuation in whiting, *Merlangius merlangus* (L.)." *Journal of Fish Biology* 33 (2): 331–38. doi:10.1111/j.1095-8649.1988.tb05475.x.
- Bromley, P., Watson, T. & Hislop, J.R.G., 1997. "Diel feeding patterns and the development of food webs in pelagic 0-group cod (*Gadus morhua* L.), haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.), whiting (*Merlangius merlangus* L.), saithe (*Pollachius virens* L.), and norway pout (*Trisopterus esmarkii* Nilsson) in the Northern North Sea." *ICES Journal of Marine Science* 54 (5): 846–53. doi:10.1006/jmsc.1996.0211.
- Brothers, E.B., Mathews, C.P. & Lasker, R., 1976. "Daily growth increments in otoliths from larvae and adult fishes." *Fishery Bulletin* 74(1): 1-8.
- Brown, D. & Fuentes, C., 2001. "Validación de los depósitos diarios de incrementos en otolitos de larvas del pejerrey bonaerense *Odontesthes bonariensis* (Pisces, Atherinidae)." *Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero*. Informe Técnico 69: 1-13.

## Bibliographie générale

---

- Brunel, T. & Dickey-Collas, M., 2010. "Effects of temperature and population density on Atlantic herring von Bertalanffy growth parameters: a macro-ecological analysis." *Marine Ecology progress Series* 405: 15-28.
- Brunel, T., Ernande, B., Mollet, F. & Rijnsdorp, A.D., 2013. "Estimating age at maturation and energy-based life-history traits from individual growth trajectories with nonlinear mixed-effects models." *Oecologia* 172 (3): 631-43. doi:10.1007/s00442-012-2527-1.
- Bruzual, M.J., 1984. "Aspectos alimenticios de la sardina, *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847, (Pisces: Clupeidae) de los golfos de Cariaco y Santa Fé, estado Sucre, Venezuela." Trabajo de Grado. Licenciatura en Biología. Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 146 p.
- Butler, J.L, Folkvord A., 2000. Section 2: estimation of fish age and growth. *Fisheries Research* 46: 51-52.
- Cabioch, L., 1968. "Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale." *Cahiers de Biologie Marine* 9(5): 489-720.
- Caddy, J.F. & Mahon, R., 1995. Reference points for fisheries management. *FAO Fisheries Technical Papers* 347, 83 p.
- Caldera, M., Huq, M.F. & Ramirez, Y., 1988. "Aspectos alimenticios de la sardina, *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 (Pisces: Clupeidae) de los alrededores de las Islas de Coche y Cubagua, Venezuela." *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 27 (1-2): 129-143.
- Cameron, T.D.J., Crosby, A., Balson, P.S., Jeffery, D.H., Lott, G.K., Bulat, J. & Harrison, D.J., 1992. United Kingdom offshore regional report: the geology of the southern North Sea. British geological survey (ed.), London, 152 p.
- Campana, S.E. & Thorrold, S.R., 2001. "Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations?" *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58 (1): 30-38. doi:10.1139/f00-177.
- Caraballo, L., 1982b. "Golfo de Cariaco. Parte III: Contenido de carbonatos y constituyentes de las partículas de los sedimentos. Su distribución por el fondo. Fauna característica." *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 21(1-2): 67-83.
- Carpentier, A., Martin, C.S. & Vaz, S., 2009. Channel habitat atlas for marine resources management, Final Report / Atlas des habitats des ressources marines de la Manche orientale, rapport final (CHARM phase II). Interreg 3a Programme. Ifremer, Boulogne-sur-mer, France. 626 p.
- Carreño, R., 1975. Algunos aspectos de la biología del tinícalo, *Xenomelaniris brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) del golfo de Cariaco, estado de Sucre (Pisces: Atherinidae). *Tesis de Biología*. Universidad de Oriente, Venezuela, 43 p.

## Bibliographie générale

---

- Cervigon, F., 1964. Los peces marinos de Venezuela del orden perciformes y la pesca en Venezuela. *Tesis de doctorado* Universidad de Barcelona, 506 p.
- Cervigon, F., 1991. Los Peces Marinos de Venezuela. 2<sup>da</sup> Edición. Volumen I. Fundación Científica de Los Roques, Caracas, Venezuela, 425 p.
- Cervigon, F., Cipriani, R., Fischer, W., Garibaldi, L., Hendrickx, M., Lemus, A.J., Marquez, R., Poutiers, J.M., Robaina, G. & Rodriguez, B., 1992. Fichas FAO de identificación de especies para los fines de la pesca. Guía de campo de las especies comerciales marinas y de aguas salobres de la costa septentrional de Sur América. Preparado con el financiamiento de la Comisión de Comunidades Europeas y de NORAD. Food and Agricultural Organization of the United Nations (FAO), Rome, Italy.
- Chang, S.K. & Maunder, M.N., 2012. "Aging material matters in the estimation of von Bertalanffy growth parameters for dolphinfish (*Coryphaena hippurus*)." *Fisheries Research* 119-120: 147–153.
- Charria, G., Lazure, P., Le Cann, B., Serpette, A., Reverdin, G., Louazel, S., Batifoulier, F., Dumas, F., Pichon, A. & Morel, Y., 2013. "Surface layer circulation derived from Lagrangian Drifters in the Bay of Biscay." *Journal of Marine Systems* 109–110 (January): S60–76. doi:10.1016/j.jmarsys.2011.09.015.
- Charrier, G., Coombs, S.H., McQuinn, I.H. & Laroche, J., 2007. "Genetic structure of whiting (*Merlangius merlangus*) in the north east Atlantic and adjacent waters." *Marine Ecology Progress Series*, 330: 201–211.
- Cheung, W., Vicky, W.L., Lam, W.Y., Sarmiento, J.L., Kearney, K., Watson, R. & Pauly, D., 2009. "Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios." *Fish and Fisheries* 10 (3): 235–51. doi:10.1111/j.1467-2979.2008.00315.x.
- Cheung, W., Sarmiento, J.L., Dunne, J., Frölicher, T.L., Lam, V.W., Deng, Palomares, M.L., Watson, R. & Pauly, D., 2012. "Shrinking of fishes exacerbates impacts of global ocean changes on marine ecosystems." *Nature Climate Change* 3 (3): 254–58. doi:10.1038/nclimate1691.
- Claireaux, 2013. Changements temporels de traits d'histoire de vie chez la sole de Manche Est. Mémoire de master 1. Université de Bretagne Occidentale, Brest, 27 p.
- Cohen, D.M., Inada, T., Iwamoto, T. & Scialabba, N., 1990. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes): An annotated and illustrated catalogue of Cods, Hakes, Grenadiers, and other gadiform fishes known to date. *FAO Fisheries Synopsis*, no. 125. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Collie, J.S. & Gislason, H., 2001. Biological reference points for fish stocks in a multispecies context. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 2167–2176.
- Conover, D.O. & Munch, S.B., 2002. "Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales." *Science* 297: 94–96. doi: 10.1126/science.1074085.

## Bibliographie générale

---

- Contente, R.F., Stefanoni, M.F. & Spach, H.L., 2011. "Feeding ecology of the Brazilian silverside *Atherinella brasiliensis* (Atherinopsidae) in a sub-tropical estuarine ecosystem." *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91 (6): 1197–1205. doi:10.1017/S0025315410001116.
- Cook, R.M. & Armstrong, D.W., 1986. "Stock-related effects in the recruitment of North Sea haddock and whiting." *ICES Journal of Marine Science* 42 (3): 272–80. doi:10.1093/icesjms/42.3.272.
- Cury, P.H. & Roy, C., 1991. *Pêcheries ouest africaines: Variabilité, instabilité et changement*. éditions de l'ORSTON, Paris. 525 p.
- Davie, A., Mazorra de Quero, C., Bromage, N., Treasurer, J. & Migaud, H., 2007. "Inhibition of sexual maturation in tank reared haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) through the use of constant light photoperiods." *Aquaculture* 270 (1-4): 379-9. doi:10.1016/j.aquaculture.2007.04.052.
- Del Río, V., Velásquez, A., Cabrera, T. & Rosas, J., 2014. "Desarrollo embrionario-larval y tiempo de metamorfosis del pez tropical, *Xenomelaniris brasiliensis*, (Pisces: Atherinidae)." *Revista de Biología Tropical* 53 (3–4): 503. doi:10.15517/rbt.v53i3-4.14618.
- Desai, M. & Hales, C.N., 1997. "Role of fetal and infant growth in programming metabolism in latter life." *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 72 (2): 329-48. doi:10.1017/S0006323196005026.
- Devlin, R. & Nagahama, Y., 2002. "Sex determination and sex differentiation in Fish: An overview of genetic, physiological, and environmental influences." *Aquaculture* 208 (3–4): 191–364. doi:10.1016/S0044-8486(02)00057-1.
- Dickson, R.R., Gould, W.J., Griffiths, C., Medler, K.J. & Gmitrowicz, E.M., 1986. "Seasonality in currents of the Rockall Channel." *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences* 88: 103-25. doi:10.1017/S0269727000004498.
- Dorel, D., Koutsikopoulos, C., Desaunay, Y. & Marchand, J., 1991. "Seasonal distribution of young Sole (*Solea solea* (L.)) in the Nursery ground of the Bay of Vilaine (Northern Bay of Biscay)." *Netherlands Journal of Sea Research* 27 (3–4): 297–306. doi:10.1016/0077-7579(91)90032-V.
- Dubrulle, C., Jouanneau, J.M., Lesueur, P., Bourillet, J.F. & Weber, O., 2007. "Nature and rates of fine-sedimentation on a Mid-Shelf: 'La Grande Vasière' (Bay of Biscay, France)." *Continental Shelf Research* 27 (16): 2099-2115. doi:10.1016/j.csr.2007.05.002.

## Bibliographie générale

---

- Dulvy, N.K., Rogers, S.I., Jennings, S., Stelzenmiller, V., Dye, S.R. & Skjoldal, H.R., 2008. "Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: A biotic indicator of warming seas." *Journal of Applied Ecology* 45 (4): 1029–39. doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01488.x.
- Dupuy, C., Talarmin, A., Hartmann, H.J., Delmas, D., Courties, C. & Marquis, E., 2011. "Community structure and grazing of the nano-microzooplankton on the continental shelf of the Bay of Biscay." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 95: 1-13. doi:10.1016/j.ecss.2011.05.002.
- Dutil, J.D., Jabouin, C., Larocque, R., Desrosiers, G. & Blier, P.U., 2008. "Atlantic cod (*Gadus Morhua*) from cold and warm environments differ in their maximum growth capacity at low temperatures." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65 (12): 2579-91. doi:10.1139/F08-159.
- Edwards, M., Bresnan, E., Cook, K., Heath, M., Helaouet, P., Lynam, C., Raine, R. & Widdicombe, C., 2013. "Impacts of climate change on plankton." *Marine climate change impacts partnership: Science Review* 98-112. doi:10.14465/2013.arc12.098-112.
- Efron, B. & Tibshirani, R.J., 1993. *An introduction of the Bootstrap*. Chapman and Hall/CRC: New York.
- Ehrhardt, N.M. & Ault, J.S., 1992. "Analysis of two length - based mortality models applied to bounded catch length frequencies." *Transactions of the American Fisheries Society* 121 (1):115-122.
- Ellett, D. J., Edwards, A. & Bowers, R., 1986. "The hydrography of the Rockall Channel an overview." *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences* 88: 61–81. doi:10.1017/S0269727000004474.
- Ellis, N.V., 1992. *Rockall. Geological conservation review, vol. 4: British Tertiary Volcanic Province, chapter. 7: Other Tertiary Sites, Site: Rockall. January 1992. 1-2 p.*
- Eriksen, E., Ingvaldsen, R., Stiansen, J.E. & Johansen, G.O., 2012. "Thermal habitat for 0-group fish in the Barents Sea; how climate variability impacts their density, length, and geographic distribution." *ICES Journal Marine Science* 69 (5): 870–79. doi:10.1093/icesjms/fsr210.
- Eveson, J. P., Polacheck, T. & Laslett, G.M., 2007. "Consequences of assuming an incorrect error structure in von Bertalanffy growth models: A simulation study." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64 (4): 602–17. doi:10.1139/f07-036.
- Fabens, A.J., 1965. "Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve." *Growth* 29: 265- 289.
- FAO, 2012. *La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture. Contribuer à la sécurité alimentaire et à la nutrition de tous*. Roma 224 p.

## Bibliographie générale

---

- Febres-Ortega, G. & Herrera, L., 1975. "Interpretación dinámica de algunas características oceanográficas de la Fosa de Cariaco, Mar Caribe." *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*, Universidad de Oriente 14(1): 3–29.
- Francis, R.I.C.C., 1990. "Back-calculation of fish length: A critical review." *Journal of Fish Biology* 36 (6): 883–902. doi:10.1111/j.1095-8649.1990.tb05636.x.
- Francis, R.I.C.C., 2011. "Data weighting in statistical fisheries stock assessment models." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68 (6): 1124–38. doi:10.1139/f2011-025.
- Francis, R.I.C.C., 2016. "Growth in age-structured stock assessment models." *Fisheries Research* 180 (August): 77–86. doi:10.1016/j.fishres.2015.02.018.
- Franz, H.G., Colebrook, J.M., Gamble, J.C. & Krause, M., 1991. "The zooplankton of the North Sea." *Netherlands Journal of Sea Research* 28 (1–2): 1–52. doi:10.1016/0077-7579(91)90003-J.
- Fischer, W., Bianchi, G. & Scott, W.B., 1981. "FAO Species identification sheets for fishery purposes: Volumes I-VII: Eastern Central Atlantic, Fishing Area 34 and Part of 47." In, Canada Fonds de Dépôt. Ottawa, Ministère des Pêcheries et Océans Canada, en accord avec l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture.
- Fossum, P., Kalish, J. & Moksness, E., 2000. Proceedings from an International symposium on fish otolith research and application, Bergen, Norway, 20–25 June 1998. *Special Issue of Fisheries Research*, 46: 1–374.
- Freites, L., Lodeiros, C., Guevara, M., Alio, J. & Graziani, C., 2012. "Experiencias en el cultivo de organismo marinos en el Golfo de Cariaco, Venezuela." *SABER-Universidad de Oriente* 24 (1) : 5-24.
- Fréon, P., El Khattabi, M., Mendoza, J. & Guzmán, R., 1997. "Unexpected reproductive strategy of *Sardinella aurita* off the Coast of Venezuela." *Marine Biology* 128 (3): 363-72. doi:10.1007/s002270050102.
- Fréon, P. & Mendoza, J., 2003. La sardina (*Sardinella aurita*), su medio ambiente y explotación en el Oriente de Venezolano. IRD Éditions. París, France, 549 p.
- Fréon, P., Mostafa, E.K., Mendoza, J. & Guzmán, R., 2003a. "Una estrategia reproductiva inesperada: el caso de *Sardinella aurita* de las costas de Venezuela y sus relaciones con la surgencia costera." In: *La sardina (Sardinella aurita) Su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela*. (eds) Fréon, P. & Mendoza, J. IRD Editions, Paris 2003, 357-400 p.
- Fréon, P., Guzmán, R. & Aparicio, R., 2003b. Relaciones entre capturas, esfuerzo pesquero y surgencia costera en la pesquería de sardina del oriente de Venezuela. In: *La sardina (Sardinella aurita) Su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela*. (eds) Fréon, P. & Mendoza, J. (eds). IRD Editions, París 2003, 451- 472 p.

## Bibliographie générale

---

- Gassman, J.P., López, D., Achury, A., Barrios, A., Cárdenas, A., Díaz, H., Hernández, L., González, L. & Mendoza, J., 2012. Seguimiento de la pesca de la sardina (*Sardinella aurita*) como recurso de interés estratégico: cuantificación de la biomasa mediante prospección acústica (Proyecto INPA 045). In: III Congreso Venezolano de Diversidad Biológica, Mayo 22, 2012, San Carlos, Venezuela.
- Gerlotto, F. & Gines, H., 1988. "Ecointegración y pesca sardinera: 10 años de investigación en EDIMAR." *Memoria de la Fundacion La Salle Ciencia. Naturales* 48 (Suppl. 3).
- Gerritsen, H.D, Armstrong, M.J., Allen, M., McCurdy, W.J. & Peel, J.A.D., 2003. "Variability in maturity and growth in a heavily exploited stock: Whiting (*Merlangius merlangus* L.) in the Irish Sea." *Journal of Sea Research* 49 (1): 69-2. doi:10.1016/S1385-1101(02)00197-1.
- Gibb, F.M., Wright, P.J., Gibb, I.M. & O'Sullivan, M., 2004. "Haddock and whiting spawning areas in the North Sea and Scottish west coast". *Fishery Research Services, Internal Report*, 11/04, 11 p.
- Gibson, R., Allan, N., Stoner, W. & Ryer, C.H., 2014. "The Behaviour of Flatfishes." In *Flatfishes*. (eds). Robin, N., Gibson, R, D.M., Nash, A., Geffen, J. & van der Veer, H.W. 314–45. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd. <http://doi.wiley.com/10.1002/9781118501153.ch12>.
- Gjørseter, H., Dalpadado, P. & Hassel, A., 2002. "Growth of barents sea capelin (*Mallotus villosus*) in relation to zooplankton abundance." *ICES Journal of Marine Science* 59 (5): 959–67. doi:10.1006/jmsc.2002.1240.
- Gomez, A., Mata, E. & Gomez, O., 2014. "Crisis de la pesca de sardina en Venezuela: variacion de la biomasa del fitoplancton en el este de Margarita una decada de estudio (2003-2012)." *Boletin del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 53 (1): 25-36.
- González, L.W., 1985. "Determinación de edad y crecimiento de la sardina *Sardinella aurita* de la región nororiental de Venezuela." *Boletin del Instituto Oceanográfico de Venezuela* UDO 24 (1 y 2): 111-128.
- González, L.W., 2006. Análisis de la pesquería artesanal de la sardina (*Sardinella aurita*) del estado Nueva Esparta, Venezuela: un enfoque bioeconómico precautorio. Tesis Ph.D., Centro de Investigación y de Estudios Avanzados, Instituto Politécnico Nacional, Mérida, México. 171 p.
- González, L.W., Eslava, N. & Gómez, E., 2007. "Parámetros poblacionales de la sardina (*Sardinella aurita*) del sureste de la Isla de Margarita." *Boletin del Centro de Investigacion Biologica* 41 (4): 457-470.
- Gowen, R.J., Stewart, B.M., Mills, D.K. & Elliott, P., 1995. "Regional differences in stratification and Its effect on phytoplankton production and biomass in the Northwestern Irish Sea." *Journal of Plankton Research* 17 (4): 753-69. doi:10.1093/plankt/17.4.753.

## Bibliographie générale

---

- Gowen, R.J. & Bloomfield, S.P., 1996. "Chlorophyll standing crop and phytoplankton production in the Western Irish Sea during 1992 and 1993." *Journal of Plankton Research* 18 (9): 1735–51. doi:10.1093/plankt/18.9.1735.
- Gowen, R.J. & Stewart, B.M., 2005. "The Irish Sea: Nutrient status and phytoplankton." *Journal of Sea Research* 54 (1): 36-50. doi:10.1016/j.seares.2005.02.003.
- Guérin, A., 2003. "La Normandie: la géologie, les milieux, la faune, la flore, les hommes." Delachaux & Niestlé (eds), Lausanne, 360 p.
- Guiselin, N., 2010. "Etude de la dynamique des communautés phytoplanctoniques par microscopie et cytométrie en flux, en eaux côtières de la Manche orientale." Thèse de doctorat Université du littoral côte d'opale 237 p.
- Gulland, J. & Holt, S.J., 1959. "Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals." *Journal of Conservation CIEM*, 25 (1): 47- 49.
- Guzmán, R., Penott, M. & Carmona, B., 1993. "La sardina: aspectos de su biología y pesquería en el nor-oriente de Venezuela." FONAIAP Divulga, 44: 33-34 p.
- Guzmán, R., Gómez, G. & Penott, M., 1998. "Aspectos biológicos y pesquería de la sardina, *Sardinella aurita* en el Golfo de Cariaco, Venezuela." *Zootecnia Tropical* 16 (2): 149-162.
- Guzmán, R., Gómez, G., Penott, M. & Vizcaíno, G., 1999. "Estructura de tallas y reproducción de la sardina, *Sardinella aurita* en el nororiente de Venezuela." *Zootecnia Tropical* 17(2): 175 –191.
- Guzmán, R. & Gómez, G., 2000. "Crecimiento, mortalidad y patrón de reclutamiento de la Sardina, *Sardinella aurita* en el nororiente de Venezuela." *Zootecnia Tropical* 18(2): 129-144.
- Guzmán, R., 2002. "Pesquería de sardinas en la franja costera La Esmeralda-Morro de Puerto Santo. Informe técnico." Realizado a solicitud de la oficina de Relaciones Exteriores y Comercio. Gobernación del estado Sucre, 4 p.
- Guzmán, R., Freón, P. & Mendoza, J.P., 2003. "La pesquería de sardina en el oriente de Venezuela, su variabilidad espacio-temporal." In: *La sardina (Sardinella aurita) Su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela.* (eds) Freón, P. & Mendoza, J. IRD Editions, Paris 2003, 427-450 p.
- Guzmán, R., 2008. "Análisis de la pesquería de la sardina en la región nororiental de Venezuela." *Informe Técnico INIA*. 25 p. (Mimeo).
- Haig, D., 2012. "The epidemiology of epigenetics : *International Journal of Epidemiology.* " 41 (1): 13–16. doi:10.1093/ije/dyr183.

## Bibliographie générale

---

- Hall, S.J., 1999. "The effect of fishing on marine ecosystems and communities. *Fish biology and Aquatic Resources Series*." Blackwell, Oxford. 274 p.
- Hamblin, R.J.O., Crosby, A., Balson, P.S., Jones, S.M., Chadwick, R.A., Penn, I.E. & Arthur, M.J., 1992. "United Kingdom offshore regional geology report: the geology of the English Channel." HMSO for the British Geological Survey, London.
- Harley, C.D.G., Hughes, R.A., Hultgren, K.M., Miner, B.J., Sorte, C.J., Thornber, C.S., Rodriguez, L.R., Tomanek, L. & Williams, S.W., 2006. "The impacts of climate change in coastal marine systems: Climate change in coastal marine systems." *Ecology Letters* 9 (2): 228–41. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x.
- Heald, E.J. & Griffiths, R.C., 1967. The age determination, from scale reading, of sardine, *Sardinella aurita*, of the gulf Cariaco, eastern Venezuela." *Serie Recursos Explotacion Pesqueros*. (MAC) 10 (1): 374 – 446 p.
- Heath, M., 2005b. "Regional variability in the trophic requirements of shelf sea fisheries in the Northeast Atlantic, 1973-2000." *ICES Journal of Marine Science* 62 (7): 1233-44. doi:10.1016/j.icesjms.2005.04.010.
- Hebbeln, D., Knudsen, K.L., Gyllencreutz, R., Kristensen, P., Klitgaard-Kristensen, D., Backman, J., Scheurle, C., Jiang, H., Gil, I., Smelror, M., Jones, P.D. & Sejrup, H.P., 2006. "Late holocene coastal hydrographic and climate changes in the Eastern North Sea." *The Holocene* 16 (7): 987–1001. doi:10.1177/0959683606h1989rp.
- Heino, M., Dieckmann, U. & Godo, O.R., 2002. "Estimating reaction norms for age and size at maturation with reconstructed immature size distributions: a new technique illustrated by application to Northeast Arctic cod." *ICES Journal of Marine Science* 59: 562-575. doi:10.1006/jmsc.2002.1192.
- Heino, M. & Dieckmann, U., 2008. "Detecting fisheries-induced life-history evolution: an overview of the reaction norm approach." *Bulletin Marine Science* 83: 69–93
- Hehir, I., 2003. Age, growth and reproductive biology of whiting *Merlangius merlangus* in 378 the Celtic Sea. Master of Science in Fisheries and Marine Biology. Galway-Mayo Institute 379 of Technology, Galway, Ireland.
- Henderson, P.A. & Seaby, R.M., 2005. "The role of climate in determining the temporal variation in abundance, recruitment and growth of sole *Solea solea* in the Bristol Channel." *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 85 (1): 197–204. doi:10.1017/S0025315405011069h.
- Hislop, J.R.G. & MacKenzie, K., 1976. "Population studies of the whiting *Merlangius merlangus* (L.) of the northern North Sea." *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 37: 98-111.

## Bibliographie générale

---

- Hislop, J.R.G., 1984. "A comparison of the reproductive tactics and strategies of cod, haddock, whiting and Norway pout in the North Sea." *In Fish reproduction: strategies and tactics*, 311–329 p. (eds). Potts, G.W. & Wootton, R.J. Academic Press, London.
- Hislop, J.R.G., Robb, A.P., Bell, M.A. & Armstrong, D.W., 1991. "The diet and food consumption of Whiting (*Merlangius merlangus*) in the North Sea." *ICES Journal of Marine Science* 48 (2): 139–56. doi:10.1093/icesjms/48.2.139.
- Howe, J.A., 2001. "Deep-marine seabed erosion and gravel lags in the northwestern Rockall Trough, North Atlantic Ocean." *Journal of the Geological Society* 158: 427-438.
- Howell, K.L., Davies, J.S., Jacobs, C. & Narayanaswamy, B.E., 2009. "Broad-scale survey of the habitats of Rockall Bank, and mapping of Annex I Reef Habitat." *Joint Nature Conservation Committee. Report Series* 422.
- Huret, M., Sourisseau, M., Petitgas, P., Struski, C., Léger, F. & Lazure, P., 2013. "A multi-decadal hindcast of a physical–biogeochemical model and derived oceanographic indices in the Bay of Biscay." *Journal of Marine Systems* 109-110 (January): S77-94. doi:10.1016/j.jmarsys.2012.02.009.
- ICES, 2005. Report of the Study Group on Stock Identity and Management Units of Whiting (SGSIMUW), 15–17 March 2005, Aberdeen, UK. ICES CM 2005/G:03. 50 pp.
- ICES, 2006. Report of the Workshop on Biological Reference Points for North East Arctic Haddock (WKHAD). ICES Document CM 2006/ACFM: 19. 104 p.
- ICES, 2008a. Report of the ICES Advisory Committee. ICES Advice, 2008. Book 5: Celtic Sea and West of Scotland, 267 p. Disponible en ligne: <http://www.ices.dk/products/icesadvice.asp>.
- ICES, 2008b. Report of the ICES Advisory Committee. ICES Advice, 2008. Book 6: North Sea, 326 p. Disponible en ligne : <http://www.ices.dk/products/icesadvice.asp>.
- ICES, 2008c. Report of the ICES Advisory Committee. ICES Advice, 2008. Book 7: Bay of Biscay and Western Iberian Seas, 122 p. Disponible en ligne: <http://www.ices.dk/products/icesadvice.asp>
- ICES. 2010. Report of the Working Group on Anchovy and Sardine (WGANSAs), 24 - 28 June 2010, Vigo, Spain. ICES CM 2010/ACOM:16.
- ICES, 2013a. Report of the Working Group on Mixed Fisheries Advice for the North Sea (WGMIXFISH). ICES Document, CM 2013/ACOM 22.
- ICES, 2015. Report of the Working Group for the Bay of Biscay and the Iberian waters Ecoregion (WGBIE). ICES Document, CM 2015/ACOM 11.

## Bibliographie générale

---

- Iglesias, M., Brothers E. & Morales-Nin, B., 1997. "Validation of daily increment deposition in otoliths. Age and growth determination of *Aphia minuta* (Pisces: Gobiidae) from the northwest Mediterranean." *Marine Biology* 129: 279-287.
- Jansen, T. & Burns, F., 2015. "Density dependent growth changes through juvenile and early adult life of North east Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*)." *Fisheries Research* 169 (September): 37-44. doi:10.1016/j.fishres.2015.04.011.
- Joint, I.R. & Pomroy, A.J., 1986. "Photosynthetic characteristics of nanoplankton and picoplankton from the surface mixed layer." *Marine Biology* 92 (4): 465-74. doi:10.1007/BF00392506.
- Joint I., Wollast, R., Chou, L., Batten, S., Elskens, M., Edwards, E., Hirst, A., Burkill, P., Groom, S., Gibb, S., Miller, A., Hydes, D., Dehairs, F., Antia, A., Barlow, R., Rees, A., Pomroy, A., Brockmann, U., Cummings, D., Lampitt, R., Loijens, M., Mantoura, F., Miller, P., Raabe, T., Alvarez-Salgado, X., Stelfox, C. & Woolfenden, J., 2001. "Pelagic production at the Celtic Sea Shelf Break." *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 48 (14-15): 3049-81. doi:10.1016/S0967-0645(01)00032-7.
- Johnson, J.H., McKenna, J.E., Dropkin, D.S. & Andrews, A.W., 2005. "A novel approach to fitting the von Bertalanffy relationship to a mixed stock of Atlantic sturgeon Harvested Off the New Jersey Coast." *Northeastern Naturalist* 12 (2): 195-202. doi:10.1656/1092-6194(2005)012[0195:ANATFT]2.0.CO;2.
- Jonsson, B. & Jonsson, N., 2014. "Early environment influences later performance in fishes: effects of early experiences." *Journal of Fish Biology* 85 (2): 151-88. doi:10.1111/jfb.12432.
- Kenyon, N.H., Akhmetzhanov, A.M., Wheeler, A.J., van Weering, T.C.E., de Haas, H. & Ivanov, M.K., 2003. "Giant carbonate mud mounds in the southern Rockall Trough." *Marine Geology* 195 (1-4): 5-30. doi:10.1016/S0025-3227(02)00680-1.
- Keyl, F., Kempf, A.J. & Sell, A.F., 2015. "Sexual size dimorphism in three North Sea gadoids." *Journal of Fish Biology* 86 (1): 261-75. doi:10.1111/jfb.12579.
- Kimura, D.K., 2008. "Extending the von Bertalanffy growth model using explanatory variables." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65 (9): 1879-91. doi:10.1139/F08-091.
- Knijn, R.J., Boon, T.W., Heesen, H.J.L. & Hislop, J.R.G., 1993. "Atlas of North Sea fishes." *ICES Cooperative Research Report No.194*. 268 p.
- Kolody, D.S., Eveson, J.P. & Hillary, R.M., 2016. "Modelling growth in tuna RFMO Stock assessments: Current approaches and challenges." *Fisheries Research* 180 (August): 177-93. doi:10.1016/j.fishres.2015.06.016.

## Bibliographie générale

---

- Koutsikopoulos, C., Fortier, L. & Gagne, J.A., 1991. "Cross-shelf dispersion of dover Sole (*Solea solea*) eggs and larvae in Biscay Bay and recruitment to inshore nurseries." *Journal of Plankton Research* 13 (5): 923–45. doi:10.1093/plankt/13.5.923.
- Koutsikopoulos, C. & Le Cann, B., 1996. Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Scientia Marina* 60 (S2): 9-19.
- Kruuk, H., 1963. "Diurnal periodicity in the activity of the common Sole, *Solea vulgaris* Quensel." *Netherlands Journal of Sea Research* 2 (1): 1–28. doi:10.1016/0077-7579(63)90002-4.
- Lagardere, J.P., 1987. "Feeding ecology and daily food consumption of common Sole, *Solea vulgaris* Quensel, juveniles on the french Atlantic coast." *Journal of Fish Biology* 30 (1): 91–104. doi:10.1111/j.1095-8649.1987.tb05735.x.
- Lake, I.R., Hooper, L., Abdelhamid, A., Bentham, G., Boxall, A.B.A., Draper, A., Fairweather-Tait, S., Hulme, M., Hunter, P.R., Nichols, G. & Waldron, K.W., 2012. "Climate change and food security: Health impacts in developed countries." *Environmental Health Perspectives* 120 (11): 1520-1526.
- Lampert, L., 2001. Dynamique saisonnière et variabilité pigmentaire des populations phytoplanctoniques dans l'Atlantique Nord (golfe de Gascogne). Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale: 294 p.
- Lang, T., 1990. Infestation of North Sea whiting (*Merlangius merlangus* L.) with externally visible parasites. ICES Document CM 1990/E: 31. 23 p.
- Larsonneur, C., Bouysse, P. & Auffret, J.P., 1982. "The Superficial sediments of the English Channel and Its Western Approaches." *Sedimentology* 29 (6): 851–64. doi:10.1111/j.1365-3091.1982.tb00088.x.
- Lauerburg, R.A., Keyl, M.F., Kotterba, P., Floeter, J. & Temming, A., 2015. "Sex-specific food intake in whiting *Merlangius merlangus*." *Journal of Fish Biology* 86 (6): 1729–53. doi:10.1111/jfb.12682.
- Law, R., 2000. "Fishing, selection, and phenotypic evolution." *ICES Journal of Marine Science* 57: 659-668. doi: 10.1006/jmsc.2000.0731.
- Lelièvre, S., Vaz, S., Martin, C.S. & Loots, C., 2014. "Delineating recurrent fish spawning habitats in the North Sea." *Journal of Sea Research* 91 (August): 1-4. doi:10.1016/j.seares.2014.03.008.
- Levitus, S., Antonov, J.I., Boyer, T.P., Baranova, O.K., Garcia, H.E., Locarnini, R.A., Mishonov, A.V., Reagan, J.R., Seidov, D., Yarosh, E.S. & Zweng, M.M., 2012. "World ocean heat content and thermocline sea level change (0-2000 M), 1955-2010: World Ocean heat content." *Geophysical Research Letters* 39 (10): doi:10.1029/2012GL051106.

## Bibliographie générale

---

- Lindström, J., 1999. "Early development and fitness in birds and mammals." *Trends in Ecology & Evolution* 14 (9): 343–48. doi:10.1016/S0169-5347(99)01639-0.
- Loots, C., Vaz, S., Planque, B. & Koubbi, P., 2011. "Understanding what controls the spawning distribution of North Sea Whiting (*Merlangius merlangus*) Using a multi-model approach: Spatial distribution of Whiting population." *Fisheries Oceanography* 20 (1): 18–31. doi:10.1111/j.1365-2419.2010.00564.x.
- Lorenzen, K. & Enberg, K., 2001. "Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: Evidence from among-population comparisons." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269 (1486): 49-54. doi:10.1098/rspb.2001.1853.
- Lorenzen, K., 2016. "Toward a new paradigm for growth modeling in fisheries stock assessments: Embracing plasticity and its consequences." *Fisheries Research* 180: 4-22. doi : 10.1016/j.fishres.2016.01.006.
- Lough, R.G., Valentine, P.C., Potter, D.C., Auditore, P.J., Bolz, G.R., Neilson, J.D. & Perry R.I., 1989. "Ecology and distribution of juvenile cod and haddock in relation to sediment types and bottom currents on eastern Georges Bank". *Marine Ecology Progress Serie* 56: 1-12.
- Lough, R.G. & Potter, D.C., 1993. "Vertical distribution patterns and diel migrations of larval and juvenile haddock *Melanogrammus aeglefinus* and Atlantic cod *Gadus morhua* on Georges Bank". *Fishery Bulletin* 91 (2): 281-03.
- Mackinson, S., 2002a. Representing trophic interaction in the North Sea in the 1880s using the Ecopath mass-balance approach. 35-98 p. In: *Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: models and analyses*. (eds). Guénette, S., Christensen, V., Pauly, D. Fisheries Centre Research Reports 9(4).
- Mackinson, S. & Daskalov, G., 2007. An ecosystem model of the North Sea to support an ecosystem approach to fisheries management: description and parameterisation. *Science Series Technical Report.*, Cefas Lowestoft, 142: 196 p.
- Mahé, K., Bellail, R., Dufour, J.L., Boiron-Leroy, A., Dimeet, J., Duhamel, E., Elleboode, R., Felix, J., Grellier, P., Huet, J., Labastie, J., Le Roy, D., Lizaud, O., Manten, M-L., Martin, S., Metral, L., Nedelec, D., Verin, Y. & Badts, V., 2009. Synthèse française des procédures d'estimation d'âge / French summary of age estimation procedures. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/7294>.
- Marín, B., Díaz, O. & Briceño, R., 1995. "Aspectos descriptivos de los ovocitos y postlarva de tinícalo, *Xenomelaniris brasiliensis* (Quoy y Gaimard) (Pisces: Atherinidae)." *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 34: 59-68.
- Marshall, C.T. & Frank, K.T., 1999. "Implications of density-dependent juvenile growth for compensatory recruitment regulation of haddock." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56 (3): 356–63. doi:10.1139/f99-018.

## Bibliographie générale

---

- Martin-Jézéquel, V. & Videau, C., 1992. "Phytoplankton and bacteria over transient area of the continental slope of the Celtic Sea in spring. I-Vertical distribution and productivity." *Marine Ecology Progress Series* 85: 289-301.
- Marquez A., Senior, W., Benitez, A, Fermin, I., Martinez, G., Gonzalez, A., Castaneda, J., Alcalá, L. & De la Cruz, R., 2011. "Sector oriental del golfo de Cariaco, Venezuela. Una descripción de su dinámica hidroquímica, procesos y del rol de la surgencia costera estacional." *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 50 (2) : 255-272.
- Maunder, M.N. & Punt, A.E., 2013. "A review of integrated analysis in fisheries stock assessment." *Fisheries Research* 142: 61–74. doi:10.1016/j.fishres.2012.07.025.
- Maunder, M.N. & Piner, K.R., 2015. "Contemporary fisheries stock assessment: many issues still remain." *ICES Journal of Marine Science* 72 (1): 7-18. doi:10.1093/icesjms/fsu015.
- Maunder, M.N., Crone, P.R., Punt, A.E., Valero, J.L. & Semmens, B.X., 2016. "Growth: theory, estimation, and application in fishery stock assessment models." *Fisheries Research* 180: 1-3. doi: 10.1016/j.fishres.2016.03.005.
- Mendoza, J. & Guzmán, R., 1992. "Estimaciones de crecimiento, mortalidad y biomasa disponible de la sardina en el oriente venezolano por medio de frecuencias de longitudes: período 1957-1985." 12 p (Mimeo).
- Mendoza, J., Freón, P. & Guzmán, R., 1994. "VPA Estimates of fishing mortality and exploited biomass from *Sardinella aurita* catch-at-length data in eastern Venezuela." NAGA The ICLARM. Quartely. October 1994: 32 –36.
- Mendoza, J., 1996. "Interacciones tróficas, dinámica poblacional y socio-económica de la explotación de la sardina (*Sardinella aurita*) en el Oriente de Venezuela." Trabajo de Ascenso. Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 126 p.
- Mendoza, J. & Guzmán, R., 1997. "Evaluación de la sardina, *Sardinella aurita* en el oriente de Venezuela." Informe. Técnico. Taller Regional de evaluación de pequeños pelágicos. Lima, Perú, 13 al 31 de octubre de 1997 (Mimeo), 24 p.
- Mendoza, J., 1999. "Análisis de la Pesca Artesanal Marítima en Venezuela : Situación Actual y Perspectiva." Informe técnico preparado para Ministerio de la Producción y Comercio Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, Caracas, 119 p.
- Mendoza, J., 2015. Rise and fall of Venezuelan industrial and artisanal marine fisheries: 1950-2010. In: 2015-27 (ed.), Working Paper Series. The University of British Columbia Fisheries Centre, Vancouver, Canada.

## Bibliographie générale

---

- Methot, R.D. & Wetzel, C.R., 2013. "Stock synthesis: A biological and statistical framework for fish stock assessment and fishery management." *Fisheries Research* 142 (May): 86–99. doi:10.1016/j.fishres.2012.10.012.
- Milic, D. & Kraljevic, M., 2011. "Biometry analysis of the whiting, *Merlangius merlangus* (Linnaeus, 1758) from the northern Adriatic Sea." *Acta Adriatica* 51(1): 9-34.
- Miller, C.B., 2004. *Biological Oceanography*. Blackwell Publishing, Oxford: 402 p.
- Millner, R.S. & Whiting, C.L., 1990. "Distribution and abundance of juvenile sole and plaice in the eastern English Channel from young fish surveys". ICES CMG: 38: ICES, Copenhagen.
- Mohn, C. & White, M., 2007. "Remote sensing and modelling of Bio-Physical distribution patterns at Porcupine and Rockall Bank, Northeast Atlantic." *Continental Shelf Research* 27 (14): 1875–92. doi:10.1016/j.csr.2007.03.006.
- Mollet, F.M., Engelhard, G.H., Vainikka, A., Laugen, A.T., Rijnsdorp, A.D. & Ernande, B., 2013. "Spatial variation in growth, maturation schedules and reproductive investment of female sole *Solea solea* in the Northeast Atlantic." *Journal of Sea Research* 84 (November): 109–21. doi:10.1016/j.seares.2012.12.005.
- Mora, C., López, M. & Okuda, T., 1968. "Algunas observaciones hidrobiológicas en la costa de Cumaná." *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 6: 303-327.
- Müller-Karger, F., McClain, C., Fisher, T., Esaias, W. & Varela, R., 1989. "Pigment distribution in the Caribbean Sea: observations from space." *Progress Oceanography* 23:23–64.
- Munk, P., Fox, C.J., Bolle, L.J., van Damme, C.J.G., Fossum, P. & Kraus, G., 2009. "Spawning of North Sea fishes Linked to Hydrographic Features." *Fisheries Oceanography* 18 (6): 458–69. doi:10.1111/j.1365-2419.2009.00525.x.
- Nauw, J., de Haas, H. & Rehder, G., 2015. "A Review of oceanographic and meteorological controls on the North Sea circulation and hydrodynamics with a view to the fate of North Sea methane from well site 22/4b and other seabed sources." *Marine and Petroleum Geology* 68: 861–82. doi:10.1016/j.marpetgeo.2015.08.007.
- Neves, L.M., Pereira, H.H., da Costa, M.R. & Araújo, F.G., 2006. "Uso do manguezal de Guaratiba, Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, pelo peixe-rei *Atherinella brasiliensis* (Quoy & Gaimard) (Atheriniformes, Atherinopsidae)." *Revista Brasileira de Zoologia* 23 (2): 421–28. doi:10.1590/S0101-81752006000200017.
- Newman, S.J., Cappo, M. & Williams, D., 2000a. Age, growth, mortality rates and corresponding yield estimates using otoliths of the tropical red snappers, *Lutjanus erythropterus*, *L. malabaricus* and *L. sebae*, from the central Great barrier reef. *Fisheries Research* 48 (1):1-14.

## Bibliographie générale

---

- North Sea Task Force, 1993. North Sea Quality Status Report 1993. Oslo & Paris Commission, London. Olsen & Olsen (eds), Fredensborg, 132 p.
- Novoa, D., Mendoza, J., Marcano, L. & Cárdenas, J., 1998. “El Atlas Pesquero Marítimo de Venezuela.” MAC-SARPA, Caracas, Venezuela. 197 p.
- Okuda, T., 1974. “Fosa de Cariaco. *Cuadernos Azules*.” III Conferencia de las Naciones Unidas sobre Derechos del Mar, Caracas, Venezuela. 15:91–109 p.
- Okuda, T., 1981. “Water exchange and the balance of phosphate in the Gulf of Cariaco, Venezuela.” *Coastal Upwelling* 274-281.
- Okuda, T., 1982. “Rate of water renewal and phosphate input in the Gulf of Cariaco, Venezuela.” *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 21 (1 & 2): 3-12.
- Olbert, A.I., Hartnett, M. & Dabrowski, T., 2010. “Assessment of Tc-99 monitoring within the Western Irish Sea using a numerical Model.” *Science of The Total Environment* 408 (17): 3671–82. doi:10.1016/j.scitotenv.2010.04.053.
- Olsen, E., Aanes, S., Mehl, S., Holst, J.C., Aglen, A. & Gjosaeter, H., 2010. “Cod, haddock, saithe, herring, and capelin in the Barents Sea and Adjacent Waters: A review of the biological value of the Area.” *ICES Journal of Marine Science* 67 (1): 87–101. doi:10.1093/icesjms/fsp229.
- Ortiz de Zárate, V. & Babcock, E.A., 2015. “Estimating individual growth variability in albacore (*Thunnus alalunga*) from the North Atlantic stock: aging for assessment purposes.” *Fisheries Research* 180 (August): 54–66. doi:10.1016/j.fishres.2015.07.030.
- OSPAR, 2000. Quality Status Report. Region II. Greater North Sea. OSPAR Commission, London, 136 p.
- OSPAR, 2010. OSPAR Commission quality status report 2010. OSPAR publication number 497/2010. 177 p. Available from <http://qsr2010.ospar.org/en/index.html>.
- Ospina-Álvarez, N. & Piferrer, F., 2008. “Temperature-dependent sex determination in fish revisited: prevalence, a single sex ratio response pattern, and possible effects of climate change.” Edited by Jerome Chave. *PLoS ONE* 3 (7): e2837. doi:10.1371/journal.pone.0002837.
- Overholtz, W.J., 2002. “The Gulf of maine–Georges Bank Atlantic herring (*Clupea harengus*): Spatial pattern analysis of the collapse and recovery of a Large Marine Fish Complex.” *Fisheries Research* 57 (3): 237–54. doi:10.1016/S0165-7836(01)00359-9.
- Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, J.P. & Wright P.J., 2002. Manual of fish sclerochronology Brest, France: IFREMER-IRD co-edition. 464 p.

## Bibliographie générale

---

- Parker-Humphreys, M., 2004. "Distribution and relative abundance of demersal fishes from beam trawl surveys in eastern English Channel (ICES division VII d) and the southern North Sea (ICES division IVc) 1993-2001." *Science Series Technical Report* 124: 92 p. Lowestoft: Cefas.
- Pauly, D., 2010. Gasping fish and panting squids: Oxygen, temperature and the growth of water-breathing animals. Excellence in ecology (22), International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany, XXVIII, 216 p.
- Pawson, M.G., Pickett, G.D. & Walker, P., 2002. "The coastal fisheries of England and Wales, Part IV: A review of their status 1999-2001." *Cefas Science Series Technical Report* 116: 83 p.
- Peck, M.A., Buckley, L.J., Caldarone, E.M. & Bengtson, D.A., 2003. "Effects of food consumption and temperature on growth rate and biochemical-based indicators of growth in early juvenile Atlantic Cod *Gadus morhua* and haddock *Melanogrammus aeglefinus*." *Marine Ecology Progress Series* 251: 233–43. doi:10.3354/meps251233.
- Peck, M.A., Buckley, L.J. & Bengtson, D.A., 2005. "Effects of temperature, body size and feeding on rates of metabolism in young-of-the-year haddock." *Journal of Fish Biology* 66 (4): 911–23. doi:10.1111/j.0022-1112.2005.00633.x.
- Pedersen, J., 1999. "Diet comparison between pelagic and demersal Whiting in the North Sea." *Journal of Fish Biology* 55 (5): 1096–1113. doi:10.1111/j.1095-8649.1999.tb00744.x.
- Perälä, T., & Kuparinen, A., 2015. "Detecting regime shifts in fish stock dynamics." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 72 (11): 1619-28. doi:10.1139/cjfas-2014-0406.
- Perry, A. L. 2005. "Climate change and distribution shifts in marine fishes." *Nature* 308 (5730): 1912–15. doi:10.1126/science.1111322.
- Perry, R.I., Cury, P., Brander, K., Jennings, S., Möllmann, C. & Planque, B., 2010. "Sensitivity of marine systems to climate and fishing: Concepts, issues and management responses." *Journal of Marine Systems* 79 (3–4): 427–35. doi:10.1016/j.jmarsys.2008.12.017.
- Pinheiro, J.C. & Bates, D.M., 2000. Mixed-effects models in S and S-PLUS. Statistics and Computing. New York: Springer.
- Pingree, R.D. & Le Cann, B., 1989. "Celtic and armorican slope and shelf residual currents." *Progress in Oceanography* 23 (4): 303–38. doi:10.1016/0079-6611(89)90003-7.
- Pingree, R D. & Le Cann, B., 1990. "Structure, strength and seasonality of the slope currents in the Bay of Biscay Region." *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 70 (4): 857. doi:10.1017/S0025315400059117.

## Bibliographie générale

---

- Pingree, R.D. & Le Cann, B., 1992b. "Three anticyclonic slope water oceanic eddies (SWODDIES) in the Southern Bay of Biscay in 1990." *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 39 (7-8): 1147-75. doi:10.1016/0198-0149(92)90062-X.
- Pinnegar, J.K., Jennings, S., O'Brien, C.M. & Polunin, N.V.C., 2002. "Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution." *Journal of Applied Ecology* 39 (3): 377-90. doi:10.1046/j.1365-2664.2002.00723.x.
- Pinot, J.P. & Vanney, J.R., 1972. Carte sédimentologique sous-marine des côtes de France-Feuille de Lorient. 1/ 100 000, IGN, CNEXO.
- Russell, F.S., 1976. The eggs and planktonic stages of British marine fishes. Academic Press, London. 524 p.
- Pyper, B.J. & Peterman, R.M., 1998. "Comparison of methods to account for autocorrelation in correlation analyses of fish data." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (9): 2127-40. doi:10.1139/f98-104.
- Quéro, J.C. & Vayne, J.J., 1997. Poisson de mer des pêches françaises. Delachaux & Niestlé (eds), Lausanne, 304 p.
- Quintero, A., Bonilla, J., Serrano, L., Amaro, A., Rodriguez, B., Terejova, G. & Figueroa, Y., 2004. "Características ambientales de la bahía de Mochima y adyacencias de la cuenca de Cariaco, Venezuela." *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 43 (1 & 2): 49-64.
- Rahikainen, M. & Stephenson, R.L., 2004. "Consequences of growth variation in Northern Baltic herring for assessment and management." *ICES Journal of Marine Science* 61 (3): 338-50. doi:10.1016/j.icesjms.2004.02.005.
- Ramirez, Y. & Huq, M.F., 1986. "Aspectos reproductivos de la sardina, *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 (Pisces: Clupeidae) del Golfo de Cariaco, Estado Sucre, Venezuela." *Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela* 25 (1-2): 3-20.
- Ramirez, Y., Huq, M.F., Bruzual, M., Caldera, M., García, O. & Oropeza, A., 1987. "Aspectos alimenticios de la sardina, *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae), del Nor-Oriente de Venezuela. Segundo Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar. Lima, Peru, 160 p.
- Reyes, D., 1981. "Aspectos reproductivos de *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae)." Trabajo de Grado. Licenciatura en Biología Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 56 p.
- Reyes, K.K., 2011. AquaMaps: Predicted range maps for aquatic species. World wide web electronic publication, www.aquamaps.org, Version 8/2013.

## Bibliographie générale

---

- Reynaud, J.Y., Tessier, B., Proust, J.N., Dalrymple, B., Marsset, T., Bourillet, J.F., de Batist, M. & Lericolais, G., 1999b. "Eustatic and hydrodynamic controls on the architecture of a Deep Shelf Sand Bank (Celtic Sea)." *Sedimentology* 46 (4): 703-21. doi:10.1046/j.1365-3091.1999.00244.x.
- Rice, J. & Rochet, M.J., 2005. "A framework for selecting a suite of indicators for fisheries management." *ICES Journal of Marine Science* 62 (3): 516-27. doi:10.1016/j.icesjms.2005.01.003.
- Rich, H.B., Quinn, T.P., Scheuerell, M.D. & Schindler, D.E., 2009. "Climate and intraspecific competition control the growth and life history of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in Iliamna Lake, Alaska." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66 (2): 238-46. doi:10.1139/F08-210.
- Richardson, C.A., 2001. "Molluscs as archives of environmental change." *Oceanography and Marine Biology*. 39, 103-164.
- Rico, C., Ibrahim, K.M., Rico, I., & Hewitt, G.M., 1997. "Stock composition in North Atlantic populations of whiting using microsatellite markers." *Journal of Fish Biology*, 51: 462-475.
- Rijnsdorp, A.D. & van Leeuwen, P.I., 1992. "Density-dependent and independent changes in somatic growth of female North Sea plaice *Pleuronectes platessa* between 1930 and 1985 as revealed by back-calculation of otoliths." *Marine Ecology Progress Series*, 88: 19-32.
- Rijnsdorp, A.D., 1994. "Population-regulating processes during the adult phase in flatfish." *Netherlands Journal of Sea Research* 32 (2): 207-23. doi:10.1016/0077-7579(94)90041-8.
- Rijnsdorp, A.D. & Vingerhoed, B., 1994. "The ecological significance of geographical and seasonal differences in egg size in Sole *Solea solea* (L.)." *Netherlands Journal of Sea Research* 32 (3-4): 255-70. doi:10.1016/0077-7579(94)90003-5.
- Rijnsdorp, A.D. & Witthames, P.R., 2005. Ecology of reproduction. In: *Flatfishes: biology and exploitation*. (eds) Gibson, R.N., Blackwell Science, Oxford, 68-93 p.
- Rijnsdorp, A.D., Peck, M.A., Engelhard, G.H., Mollmann, C. & Pinnegar, J.K., 2009. "Resolving the effect of climate change on fish populations." *ICES Journal of Marine Science* 66 (7): 1570-83. doi:10.1093/icesjms/fsp056
- Rochet, M.J., 1998. "Short-term effects of fishing on life history traits of fishes." *ICES Journal of Marine Science* 55:371-391. doi: 10.1006/jmsc.1997.0324.
- Rochet, M.J., 2002. "An Analysis of Discards from the French Trawler Fleet in the Celtic Sea." *ICES Journal of Marine Science* 59 (3): 538-52. doi:10.1006/jmsc.2002.1182.

## Bibliographie générale

---

- Rochet, M.J. & Trenkel, V.M., 2003. "Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60 (1): 86-99. doi:10.1139/f02-164.
- Rochet, M.J., Prigent, M., Bertrand, J.A., Carpentier, A., Coppin, F., Delpech, J.P., Fontenelle, G., Foucher, E., Mahé, K., Rostiaux, E. & Trenkel, V., 2008. "Ecosystem trends: Evidence for agreement between fishers' perceptions and scientific information." *ICES Journal of Marine Science* 65 (6): 1057-68. doi:10.1093/icesjms/fsn062.
- Rochet, M.J., 2009. "Effects of fishing on the population." In *Fish reproductive biology: implications for assessment and management*. (eds). Jakobsen, T., Fogarty, M., Megrey, B. & Moksness, E. Chichester, West Sussex, U.K.; Ames, Iowa: Wiley-Blackwell.
- Rochet, M.J., 2012. Rejets de pêche. Sous-région marine Mers Celtiques. Evaluation initiale DCSMM. MEDDE, AAMP, Ifremer, Ref. DCSMM/EI/PI/MC/28/2012, 8 p.
- Rogers, S.I., 1994. "Population density and growth rate of juvenile Sole *Solea solea* (L.)." *Netherlands Journal of Sea Research* 32 (3-4): 353-60. doi:10.1016/0077-7579(94)90012-4.
- Rueda-Roa, D.T., 2012. On the spatial and temporal variability of upwelling in the southern Caribbean Sea and its influence on the ecology of phytoplankton and of the Spanish sardine (*Sardinella aurita*). Ph.D thesis, University of South Florida, Florida, U.S. 143 p.
- Sainsbury, K. J. 1980. "Effect of individual variability on the von Bertalanffy growth equation." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37 (2): 241-47. doi:10.1139/f80-031.
- Schlichting, C.D. & Pigliucci, M., 1998. "*Phenotypic evolution: a reaction norm perspective*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Schnute, J., 1981. "A versatile growth model with statistically stable parameters." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38, 1128-1140.
- Schwarz, G., 1978. "Estimating the dimension of a model." *Annals of Statistic* 6: 461-464.
- Scott, W.B. & Scott, M.G., 1988. *Atlantic Fishes of Canada*. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, no. 219. Toronto: Published by the University of Toronto Press in cooperation with the Minister of Fisheries and Oceans and the Canadian Govt. Pub. Centre, Supply and Services Canada.
- Senior, W., 2000. "Red de observaciones hidroquímicas e hidrológicas." Informe final. Departamento de Oceanografía, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela 133 p.

## Bibliographie générale

---

- Servain, J., 1976. "Etude statistique de l'ensemble des données hydrologiques recueillies depuis le début du siècle en mer Celtique." *Thèse de doctorat*, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 143 p.
- Shackell, N., 1997. "Growth of cod (*Gadus morhua*) estimated from mark-recapture programs on the Scotian shelf and adjacent Areas." *ICES Journal of Marine Science* 54 (3): 383–98. doi:10.1006/jmsc.1996.0173.
- Shafer, D.J., 1989. "Growth estimates of commercially exploited Antarctic fish." *Pacific Science*. 43, 201–202.
- Sharpe, D.M. & Hendry, A.P., 2009. "SYNTHESIS: Life history change in commercially exploited fish stocks: an analysis of trends across studies." *Evolutionary Applications* 2(3): 260-275. doi: 10.1111/j.1752-4571.2009.00080.x.
- Sharples, J., Ross, O.R., Scott, B.E., Greenstreet, S. & Fraser, H., 2006. "Inter-Annual variability in the timing of stratification and the spring bloom in the North-Western North Sea." *Continental Shelf Research* 26 (6): 733–51. doi:10.1016/j.csr.2006.01.011.
- Shin, Y & Rochet, M.J., 1998. "A model for the phenotypic plasticity of North Sea herring growth in relation to trophic conditions." *Aquatic Living Resources* 11 (5): 315-24. doi:10.1016/S0990-7440(98)80002-8.
- Shin, Y., Rochet, M.J., Jennings, S., Field, J. & Gislason, H., 2005. "Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing." *ICES Journal of Marine Science* 62 (3): 384–96. doi:10.1016/j.icesjms.2005.01.004.
- Simpson, J.G. & Gonzalez, G., 1967. "Algunos aspectos de la primeras etapas de vida y el medio ambiente de la sardina *Sardinella anchovia* en el Oriente de Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría." *Recursos Explotacion Pesquera* 1 (2): 37-93.
- Sinclair, A.F, Swain, D.P. & Hanson, J.M., 2002. "Disentangling the effects of size-selective mortality, density, and temperature on length-at-age." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59 (2): 372–82. doi:10.1139/f02-014.
- Smedstad, O.M. & Holm, J.C., 1996. "Validation of back-calculation formulae for cod Otoliths." *Journal of Fish Biology* 49 (5): 973–85. doi:10.1111/j.1095-8649.1996.tb00094.x.
- Sokal, R. & Rohlf, F., 1981. *Introducción a la bioestadística*. Ed. Reverté, S.A. Barcelona, España, 361 p.
- Steward, C.A., De Maria, K.D. & Shenker, J.M., 2009. "Using otolith morphometrics to quickly and inexpensively predict age in the gray Angelfish (*Pomacanthus arcuatus*)." *Fisheries Research* 99 (2): 123–29. doi:10.1016/j.fishres.2009.05.011.

## Bibliographie générale

---

- Stephenson, R., Peltonen, H., Kuikka, S., Pönni, J., Rahikainen, M., Aro, E. & Setälä, J. 2001a. "Linking biological and industrial aspects of the finnish commercial herring fishery in the northern Baltic Sea. *In* herring: Expectations for a new millennium, pp. 741e760. Ed. by Funk, F., Blackburn, J., Hay, D., Paul, A.J., Stephenson, R., Toresen, R. & Witherell, D. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-01-04.
- Stevenson, D.K & Campana, S.E., 1992. "Otolith microstructure examination and analysis." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 117, 130 p.
- Svetovidov, N., 1986. "Gadidae. *In* *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*." (eds). Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.L., Hureau, J.C., Nielson J. & Tortonese, E., 1986. Organisation des Nations Unies pour l'Education, la Science et la Culture (UNESCO), 680-710 p.
- Swain, D.P, Sinclair, A.F. & Hanson, J.M., 2007. "Evolutionary response to size-selective mortality in an exploited fish population." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274 (1613): 1015–22. doi:10.1098/rspb.2006.0275.
- Taborsky, B., 2006. "The influence of juvenile and adult environments on life-history trajectories." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273 (1587): 741–50. doi:10.1098/rspb.2005.3347.
- Tasker, M.L., 2008. The effect of climate change on the distribution and abundance of marine species In the OSPAR Maritime Area. ICES Cooperative research report N. 293. 45 p. <http://www.ices.dk/products/cooperative.asp>.
- Taylor, G.T., Muller-Karger, F.E., Thunell, R.C., Scranton, M.I., Astor, Y., Varela, R., Troccoli-Ghinaglia, L., Lorenzoni, L., Fanning, K.A., Hameed, S. & Doherty, O., 2012. Ecosystem responses in the southern Caribbean Sea to global climate change. *PNAS* 109(47): 19315-19320.
- Trippel, E.A., 1995. "Age at maturity as a stress indicator in fisheries." *BioScience* 45: 759-771.
- Thorson, J.T. & Minte-Vera, C.V., 2016. "Relative magnitude of cohort, age, and year effects on size at age of exploited marine fishes." *Fisheries Research* 180 (August): 45–53. doi:10.1016/j.fishres.2014.11.016.
- Thresher, R.E, Koslow, J.A, Morison, A.K. & Smith, D.C., 2007. "Depth-mediated reversal of the effects of climate change on long-term growth rates of exploited marine fish." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 7461-7465.
- Tobin, D., Wright, P.J., Gibb, F.M. & Gibb, I.M. 2010. "The importance of life stage to population connectivity in whiting (*Merlangius merlangus*) from the northern European shelf." *Marine Biology*, 157: 1063–1073.

## Bibliographie générale

---

- van Walraven, L., Mollet, F.M., van Damme, C.J.G. & Rijnsdorp, A.D., 2010. Fisheries induced evolution in growth, maturation and reproductive investment of the sexually dimorphic North Sea plaice (*Pleuronectes platessa* L.). *Journal of Sea Research* 64 : 85–93.
- van Poorten, B.T. & Walters, C.J., 2016. “How can bioenergetics help us predict changes in fish growth patterns?” *Fisheries Research* 180 (August): 23–30. doi:10.1016/j.fishres.2015.07.031.
- Varela, M., 1996. “Phytoplankton ecology in the bay of Biscay.” *Scientia Marina* 60: 45-53.
- Vaslet, D., Larssonneur, C. & Auffret, J.P., 1978. The superficial sediments of the English Channel (map and booklet). Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans, France.
- Vaz, S., Carpentier, A. & Coppin, F., 2006. “Eastern English Channel fish assemblages: measuring the structuring effect of habitats on distinct sub-communities.” *ICES Journal of Marine Science* 64 (2): 271–87. doi:10.1093/icesjms/fsl031.
- Vigliola, L. & Meekan, M., 2009. The back-calculation of fish growth from otoliths. In *Tropical fish otoliths: information for assessment, management and ecology*. Edited by B.S. Green, B.D. Mapstone, G.C. & Begg, G.A. Springer, Heidelberg, Germany. 174–211 p.
- Vincent, A.M., Atkins, S.M., Lumb, C.M., Golding, N., Lieberknecht, LM. & Webster, M., 2004. Marine nature conservation and sustainable development-the Irish Sea Pilot. Peterborough, Joint Nature Conservation Committee.
- Vincenzi, S., Mangel, M., Crivelli, A.J., Munch, S. & Skaug, H.J., 2014. “Determining individual variation in growth and its implication for life-history and population processes using the empirical bayes method.” Edited by Simon A. Levin. *PLoS Computational Biology* 10 (9): e1003828. doi:10.1371/journal.pcbi.1003828.
- Wang, Y.G. & Ellis, N., 1998. “Effect of individual variability on estimation of population parameters from length -frequency data.” *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.55 : 2393 – 2401.
- Ward, S.L., Neill, S.P., Van Landeghem, K.J.J. & Scourse, J.D., 2015. “Classifying seabed sediment type using simulated tidal-induced bed shear stress.” *Marine Geology* 367: 94-104. doi:10.1016/j.margeo.2015.05.010.
- Ware, S.J., 2004. “Differences in spawning origins of juvenile whiting *Merlangius merlangus* inhabiting inshore waters on the west coast of Scotland inferred by otolith microchemistry”. ICES C.M., 2004/EE:31.
- Webber, D.N. & Thorson, J.T., 2016. “Variation in growth among individuals and over time: a case study and simulation experiment involving tagged Antarctic toothfish.” *Fisheries Research* 180 (August): 67–76. doi:10.1016/j.fishres.2015.08.016.

## Bibliographie générale

---

- Weisberg, S., Spangler, G. & Richmond, L.S., 2010. "Mixed effects models for fish growth." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67(2):269-277.
- Wegner, G.W., Ulrich, D. & Purps, M., 2003. "Physical influences on the stock dynamics of plaice and sole in the North Sea." *Scientia Marina* 67 (S1): 219–34. doi:10.3989/scimar.2003.67s1219.
- Wilson, J.A., Vigliola, L. & Meekan, M.G., 2009. "The back-calculation of size and growth from otoliths: Validation and comparison of models at an individual level." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 368 (1): 9-21. doi:10.1016/j.jembe.2008.09.005.
- Witthames, P.R., Greer, M., Walter, M., Dinis, T. & Whitting, C.L., 1995. "The geographical variation in the potential annual fecundity of Dover Sole, *Solea solea*, from European shelf waters during 1991." *Netherlands Journal of Sea Research* 34: 45-58. doi:10.1016/0077-7579(95)90013-6.
- Wright, P.J. & Gibb, F.M., 2005. "Selection for birth date in North Sea haddock and Its relation to maternal Age." *Journal of Animal Ecology* 74 (2): 303-2. doi:10.1111/j.1365-2656.2005.00924.x.
- Zheng, X., Pierce, G.J. & Reid, D.G., 2001. "Spatial patterns of witing abundance in scottish waters and relationships with environmental variables." *Fisheries Research* 50 (3): 259–70. doi:10.1016/S0165-7836(00)00219-8.

## Liste des articles

### Journaux indexés au ISI-Web of Science

2017

**Barrios, A.**, Ernande, B, Mahé, K., Trenkel, V., Rochet, M.-J., 2017. “Utility of mixed effects models to inform the stock structure of whiting in the Northeast Atlantic Ocean” *Fisheries Research* 190 (2017) 132–139.

2013

Silva-Acuna, A. & **Barrios, A.J.**, 2013. “Reproductive cycle of the barred sorubim *Pseudoplatystoma fasciatum* (Valenciennes, 1840), in the upper delta of the Orinoco River, Delta Amacuro State, Venezuela.” *Marine and Freshwater Research* 65: 124-132. IF = 1.47 (2014)

2009

Arocha, F. & **Barrios, A.J.**, 2009. “Sex ratios, spawning seasonality, sexual maturity, and fecundity of white marlin (*Tetrapturus albidus*) from the western central Atlantic.” *Fisheries Research* 95: 98–111. IF = 1.90 (2014) 34 citations

### Journaux non indexés au ISI-Web of Science

2013

Marin, B., Balza, M.A., **Barrios, A.J.**, Ariza, L., Nunez, J.G. & Silva, A., 2013. “Ocurrencia preferencial de larvas y huevos de peces en las estaciones estuarinas del cano manamo del Delta de Orinoco.” *Boletin Oceanografico de Venezuela* 52(1) : 93-105.

2012

Silva-Acuna, A. & **Barrios, A.J.**, 2012. “Condicion reproductiva del bagre rayado *Pseudoplatystoma tigrinum* (Valenciennes, 1840) en el delta superior del Rio Orinoco, Estado Delta Amacuro, Venezuela.” *Boletin del Instituto Oceanografico de Venezuela* 51 : 139-150.

Moreno, C.A., Graziani, C.A., **Barrios, A.J.**, Villaroel, E.J. & Marcano, N.J., 2012. “Estructura poblacional del camarón exótico *Macrobrachium rosenbergii* de Man, 1879 (Crustacea: Palaemonidae) en el río Morocoto, estado Sucre, Venezuela.” *Zootecnia Tropical* 30 : 237-250.

Prieto, A., **Barrios, A.J.** & Ruiz, L., 2012. “Crecimiento y mortalidad de ostion *Crassostrea rhizophorae* from the Laguna grande del Obispo, Golfo de Cariaco, Venezuela.” *Boletin del centro de investigaciones Biologicas* : 46(°) : 405-420.

Arocha, F., **Barrios, A.J.**, Marcano, J. & Gutierrez, X., 2012. “Blackfin Tuna (*Thunnus atlanticus*) in the Venezuelan Fisheries.” *International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas, Collective Volume of Scientific Papers* 68: 1253-1260. Cette référence figure sur le site <https://www.iccat.int>.

## Liste des publications

---

Arocha, F., Oritz M., **Barrios A.J.** & Marcano, L.A., 2012. "Catch rates for white marlin (*Tetrapturus albidus*) from the small-scale fishery off La Guaira, Venezuela: period 1991-2010." *International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas, Collective Volume of Scientific Papers* 68: 1422-1431. Cette référence figure sur le site <https://www.iccat.int>.

Gutiérrez, X., Marcano, J., Altuve, D., Marcano, L.A., **Barrios, A.J.**, Silva, J., Arocha, F., 2012. "International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas, Collective Volume of Scientific Papers, 68 - Le titre exact, sous la référence SCRS/2011/123, est en espagnol, Evolucion de las capturas, tasas de captura y estructura de tallas de la albacora (*Thunnus alalunga*) procedente de las flotas de superficie y palangre pelagico de Venezuela durante el periodo 1986-2010. Cette référence figure sur le site <https://www.iccat.int>.

Arocha, F., **Barrios, A.J.**, Marcano, J. & Gutierrez, X., 2012. "Blacfin tuna (*Thunnus atlanticus*) in the Venezuelan Fisheries." *International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas, Collective Volume of Scientific Papers* 68(3): 1253-1260. Cette référence figure sur le site <https://www.iccat.int>.

### 2011

Marval, A., Altuve, D., Gil, H., Vizcaíno, G., Gómez, G. & **Barrios A.J.**, 2011. "Selection curve of *Litopenaeus schmitti* and two ichthy species, captured by the artisanal shrimp trawl fishery in the Gulf of Paria, Sucre State, Venezuela." *Zootecnia Tropical* 29: 69-75. Cet article est écrit en espagnol. (Titre : Curva de selección de *Litopenaeus schmitti* y dos especies ícticas, capturados por la pesca artesanal de arrastre camaronesa en el Golfo de Paria, estado Sucre, Venezuela).

### 2010

**Barrios, A.J.**, Guzmán, R., Mendoza, J., Gómez, G. & Vizcaíno, G., 2010. "Growth parameters and total mortality of sardine *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1810) in northeastern Venezuela during 1990 - 2008." *Zootecnia Tropical* 28:457-466. Cet article est écrit en espagnol (titre : Parámetros de crecimiento y mortalidad total de la sardina *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1810) en el Nororiente Venezolano durante el período 1990 a 2008).

Marin, B., Allen, T., Balza, A., Tavares, R., **Barrios, A.J.**, Villaroel, E. & Velásquez, W., 2010. "Determination of postlarval growth of the Brazilian silverside, *Xenomelaniris brasiliensis* (Pisces: Athérinidés), using otoliths analysis." *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 49: 17-22. Cet article est écrit en espagnol. (Titre : Determinación del crecimiento post-larvario del tinicalo *Xenomelaniris brasiliensis* (Quoy y Gaimard) (Pisces: Atherinidae) utilizando el análisis de sus otolitos).

### 2009

Prieto, A., Aponte, A., Campo, I., **Barrios A.J.** & Prieto, Y., 2009. "Productivity of a natural population of the clam *Codakia orbicularis* in a location of Gulf of Cariaco, Venezuela." *Boletín Instituto. Oceanográfico de Venezuela* 48(1):3-9. Cet article est écrit en espagnol (titre : Productividad de una población natural de la almeja *Codakia orbicularis* en una localidad del Golfo de Cariaco, Venezuela).

## Liste des publications

---

Prieto, A., Marcano, J., **Barrios, A.J.** & González, L., 2009. "Somatic production and mortality in a population of the clam, *Asaphis deflorata*, in Caurantica, Gulf of Paria, Sucre State, Venezuela." *Zoootenia Tropical* 27(4): 419-426. Cet article est écrit en espagnol (titre : Producción somática y mortalidad en una población de la almeja, *Asaphis deflorata*, en la localidad de Caurantica, golfo de Paria, estado Sucre, Venezuela).

Arocha, F., Ortiz, M., **Barrios, A.J.**, Debrot, D. & Marcano, L.A., 2009. "Catch rates for sailfish (*Istiophorus albicans*) from the small scale fishery off La Guaira, Venezuela: Period 1991-2007." *Collective Volume of Scientific Papers* 64(6): 1844-1853.

### 2007

Gómez, G., Guzmán, R. & **Barrios, A.J.**, 2007. "Biometric aspects and reproductive dynamics of the spiny lobster, *Panulirus argus*, in the fishing zone at northern Paria Peninsula, Sucre State, Venezuela." *Zoootenia Tropical* 25 (3): 211-214. Cet article est écrit en espagnol (titre : Aspectos biometrico y dinamica reproductiva de la langosta, *Panulirus argus* en la zona de pesca al norte de la peninsuula de Paria, estado Sucre, Venezuela).

Arocha, F., **Barrios, A.J.** & Lee D.W. 2007. "Spatial-Temporal distribution of sex ratio at size and gonad index of white marlin (*Tetrapturus albidus*) and longbill spearfish (*Tetrapturus pfluegeri*) in the western central Atlantic during the period 2002-2005. *Collective Volume Scientific Papers* 60(5):1746-1756. Cette référence figure sur le site <https://www.iccat.int>.

### 2006

Arocha, F., Larez, A., Marcano, J., **Barrios, A.J.**, Gutiérrez, X., Debrot, D. & Ortiz, M., 2006. "Standardized catch rates for White Marlin (*Tetrapturus albidus*) from the Venezuelan artisanal pelagic long line fishery off the Caribbean Sea and Adjacent Areas: Period 1992-2003." *Collective Volume of Scientific Papers* 60(5): 1746-1756. Cette référence figure sur le site <https://www.iccat.int>.

### 2005

Arocha F., **Barrios A.J.**, Silva, J. & Lee, D.W., 2005. "Preliminary observation on gonad development, sexual maturity and fecundity estimates of white marlin (*Tetrapturus albidus*) from the western center Atlantic." *Collection Volume Science Papers* 58(5): 1567-1573. Cette référence figure sur le site <https://www.iccat.int>.

## Communications orales et posters

### 2016

**Barrios, A.J.**, Trenkel, V.M. & Rochet, M.J. 2016. Individual growth variability in whiting (*Merlangius merlangus*) from the northeast Atlantic. VI Iberian Congress of Ichthyology. Murcia-España, 21-24 june, 2016. Poster

### 2015

**Barrios, A.J.** 2015. Variations des paramètres de croissance du merlan (*Merlangius merlangus*), de l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*), sole commune (*Solea solea*) et rouget barbet (*Mullus surmuletus*) capturés dans l'Atlantique Nord-Est. Atelier méthode d'étude de la dynamique des exploitations halieutiques (Amédée) Ifremer-Nantes, 15 octobre, 2015. Orale

### 2012

**Barrios, A.J.**, Rodríguez, M, Gutiérrez, A., Cacique, M. & Lunar, J. 2012. "Gonadic index and sexual maturity scheme of the sardine, *Sardinella aurita*, in the main landing harbors of northeastern Venezuela." II Iberoamerican Symposium of Reproductive Ecology, Recruitment and Fisheries. 19-22 Nov. 2012. Mar del Plata, Argentina. Poster

Gassman, J.P., López, D., Achury, A., **Barrios, A.J.**, Cárdenas, A., Díaz, H., Hernández, L., González, L. & Mendoza, J., 2012. Monitoring of the fishing of the sardine (*Sardinella aurita*) As resource of strategic interest: Estimation of the biomass using acoustic survey (Proyecto INPA 045). III Congress of Biological Diversity. San Carlos-Venezuela, 22 -27 de mayo de 2012. Orale

Baumar, M., Balza, M., **Barrios, A.J.**, Ariza, A. & Nuñez, J., 2012. "Preferential occurrence of fish eggs and larvae in estuarine stations of Caño Manamo in the Orinoco River Delta." IX Scientific Congress of Universidad de Oriente, 5-9 Nov. 2012, Cumaná, Venezuela. Orale

Acosta, J., Ruiz, L., Prieto, A., Ariza, L., Núñez, J. & **Barrios, A.J.** 2012. "Growth and mortality of two fish species of the family Haemulidae in the Gulf of Cariaco, Venezuela." IX Scientific Congress of Universidad de Oriente, 5-9 Nov. 2012, Cumaná, Venezuela. Orale

Revilla, J; Reyes, J., **Barrios, A.J.** & Lodeiros C., 2012. "Density and size structure of the black urchin *Echinometra lucunter* (Echinodermata: Echinoidea) in the Gulf of Cariaco, Sucre State, Venezuela." IX Scientific Congress of Universidad de Oriente, 5-9 Nov. 2012, Cumaná, Venezuela. Orale

### 2011

**Barrios, A.J.**, Gómez, G. & Vizcaino, G., 2011. Growth and total mortality of the *Micropogonia furnieri* (DESMAREST, 1823) (PERCIFORMES, SCIANIDAE) in the Peninsula of Paria, Venezuela during the period 2001-2007. LXI Annual Convention of AsoVAC, 14 - 18 Nov. 2011, Maracay, Venezuela. Orale

## Liste des publications

---

**Barrios, A.J.**, Silva-Acuña, A. & Medina, L., 2011. “Biologic and reproductive aspects of some ecologically important fish species in the delta of the Orinoco River, Delta Amacuro State, Venezuela.” IX Venezuelan Congress of Ecology. 21-25 Nov. 2011, Margarita Island, Venezuela. Poster

Marín, B., Balza, M.A., **Barrios, A.J.**, Núñez, J. & Ariza, A., 2012. “Abundance and main location of larvae of the clupeiform, *Pellona* spp., in Caño Manamo, Orinoco River Delta.” IX Venezuelan Congress of Ecology. 21-25 Nov. 2011, Margarita Island, Venezuela. Orale

Rodríguez, M., Peñuela, J., Gutiérrez, A. & **Barrios, A.J.** 2011. “Size frequency, size-weight relationship and physiological condition factor as parameters to support a sustainable management of the sardine, *Sardinella aurita* (Clupeidae) in landing harbors of Sucre State.” IX Venezuelan Congress of Ecology. 21-25 Nov. 2011, Margarita Island, Venezuela. Poster

Peñuela, J., Gutiérrez, A., Rodríguez, M. & **Barrios, A.J.** 2011. “Analysis of the maturity scheme and sexual ratio of the sardine, *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847) (Teleostei: Clupeidae), in the landings zones of Sucre State, Venezuela.” IX Venezuelan Congress of Ecology. 21-25 Nov. 2011, Margarita Island, Venezuela. Poster

### 2010

**Barrios A.J.**, Guzmán, R., Mendoza, J., Gómez, G. & Vizcaíno, G. 2010. “Growth parameters and total mortality of the sardine “*Sardinella aurita*” (Valenciennes, 1810) in northeastern Venezuela during 1990-2008.” VIII Scientific Congress, Universidad de Oriente, 18-22 Oct. 2010, Cumana, Venezuela. Orale

Marin B., Narváez, Y., Martínez, A., Cedeño, K., Esther, H. & **Barrios, A.J.** 2010. “Determination of spawning areas of sardine in relation to abundance of zooplankton during the rainy period of 2009 in the coasts of Sucre State.” VIII Scientific Congress, Universidad de Oriente, 18-22 Oct. 2010, Cumana, Venezuela. Orale

### 2009

Silva, A., Moreno, C., Figueroa, M., Velásquez, J. & **Barrios A.J.** 2009. “Population structure and reproductive indices of mullet “*Mugil liza*” (Valenciennes, 1836) (Pisces: Mugilidae) from Pedernales Municipality, Delta Amacuro State, Venezuela. 62<sup>nd</sup> Meeting of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute. 4-7 Nov. 2009, Cumana, Venezuela. Poster

Marin B. J., Allen, T. Balza, A., Tavares, R., **Barrios, A.J.**, Villaroel, E. & Velásquez, W., 2009. “Determination of the duration of the planktonic period and recruitment age of the Brazilian silverside *Xenomelaniris brasiliensis* (Pisces: Atherinidae), using otoliths from postlarvae and juveniles from the Gulf of Cariaco, Venezuela.” 62<sup>nd</sup> Meeting of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute. 4-7 Nov. 2009, Cumana, Venezuela. Orale

Silva-A., A., **Barrios, A.J.**, Medina, L., Núñez, J. & Araujo, D., 2009. “Sex ratio and temporal gonadic indexes by size and maturity phase of the barred sorubim *Pseudoplatystoma metaense* (Buitrago-Suárez & Burr, 2007) in the Orinoco River delta.” X Colombian Symposium of Ichthyology, 25-29 May 2009, Medellín, Colombia. Poster

## Liste des publications

---

### 2008

Marval, Á, Gómez, G., Altuve, D., **Barrios, A.J.** & Gil, H., 2008. "Biometric aspects of the Rough scad, *Trachurus lathami* (Pises: Carangidae), from the Gulf of Cariaco." II Iberoamerican Forum of Marine Resources and Aquaculture, 5-8 Nov. 2008, Cumaná, Venezuela. Poster

Balza, M.A., Marin, B. & **Barrios, A.J.** 2008. "Biochronology of the growth period of juveniles of sardine, *Sardinella aurita*, Valenciennes, 1847, from Eastern Venezuela." II Iberoamerican Forum of Marine Resources and Aquaculture, 5-8 Nov. 2008, Cumaná, Venezuela. Orale

### 2007

**Barrios A.J.** & Arocha, F., 2007. "Space-temporal distribution, sex ratio and gonadic index of the White marlin (*Tetrapturus albidus*) and shorth fin billfish (*Tetrapturus pfluegeri*) in the Caribbean Sea and Central Western Atlantic ocean during 2002-2005." 60th Annual Meeting of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, 5-10 Nov. 2007, Punta Cana, Dominican Republic. Poster

Gómez, G., Guzmán, R. & **Barrios, A.J.** 2007. "Preliminary results of the evaluation of the fishery of the spiny lobster *Panulirus argus*, at northern Paria Peninsula, Sucre State, Venezuela." XXII Latin American Congress on Marine Sciences, 5 - 19 April 2007, Florianopolis, Brazil. Poster

### 2006

**Barrios, A.J.**, Silva, J. & Arocha, F., 2006. "Temporal and spatial variation of the spawning population of marlins (Istiophoridae) in the Caribbean Sea and west central Atlantic Ocean." LVI Annual Convention of the Venezuelan Association for the Advancement of Science (AsoVAC) Nov. 2006, Cumana, Venezuela. Orale

### 2004

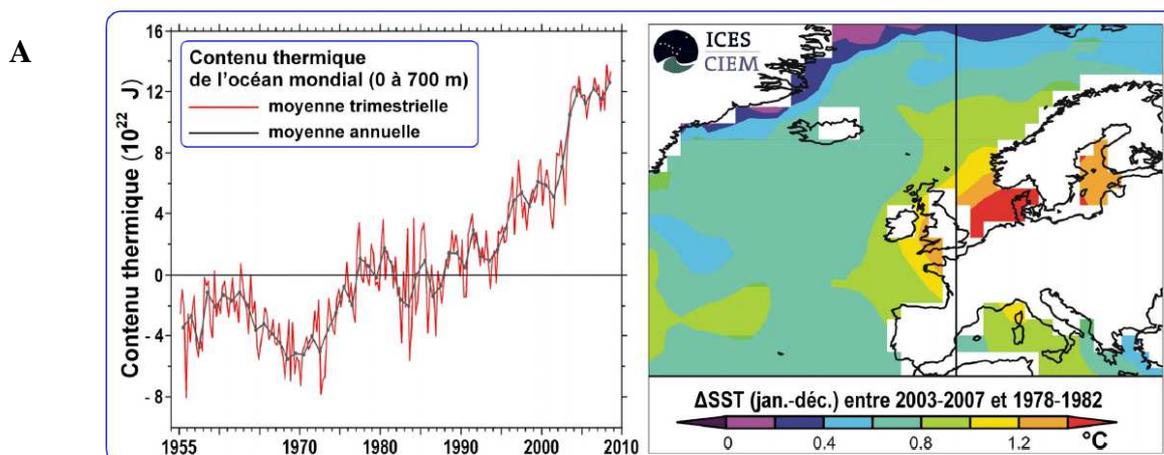
**Barrios, A.J.**, Ortega, L. & Marin, B.J. 2004. "Occurrence and description of the postlarval and juvenile development of the sand drum, *Umbrina coroides* (Cuvier, 1830), in the southern coast of the Gulf of Cariaco, Venezuela." LIV Annual Convention of AsoVAC, 14 - 21 Nov. 2004, Valencia, Venezuela. Orale.



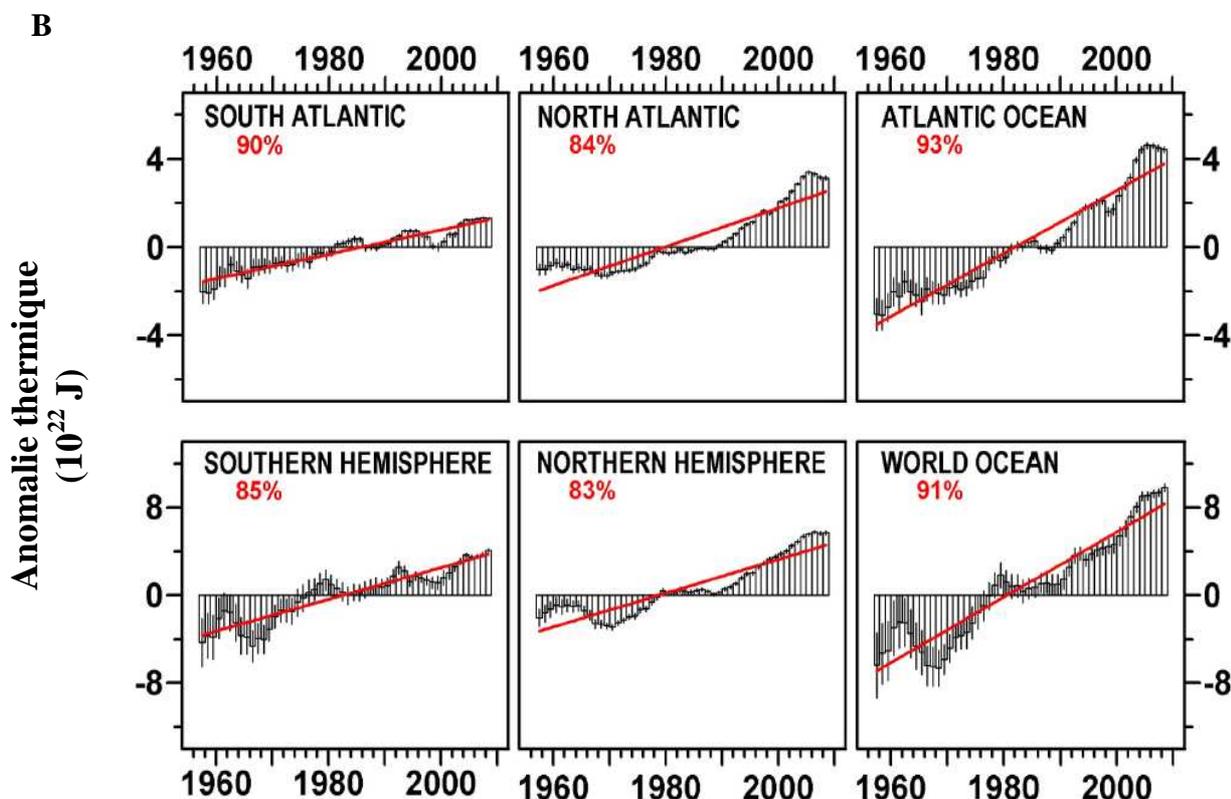
## **Annexes**

### Liste de Annexes :

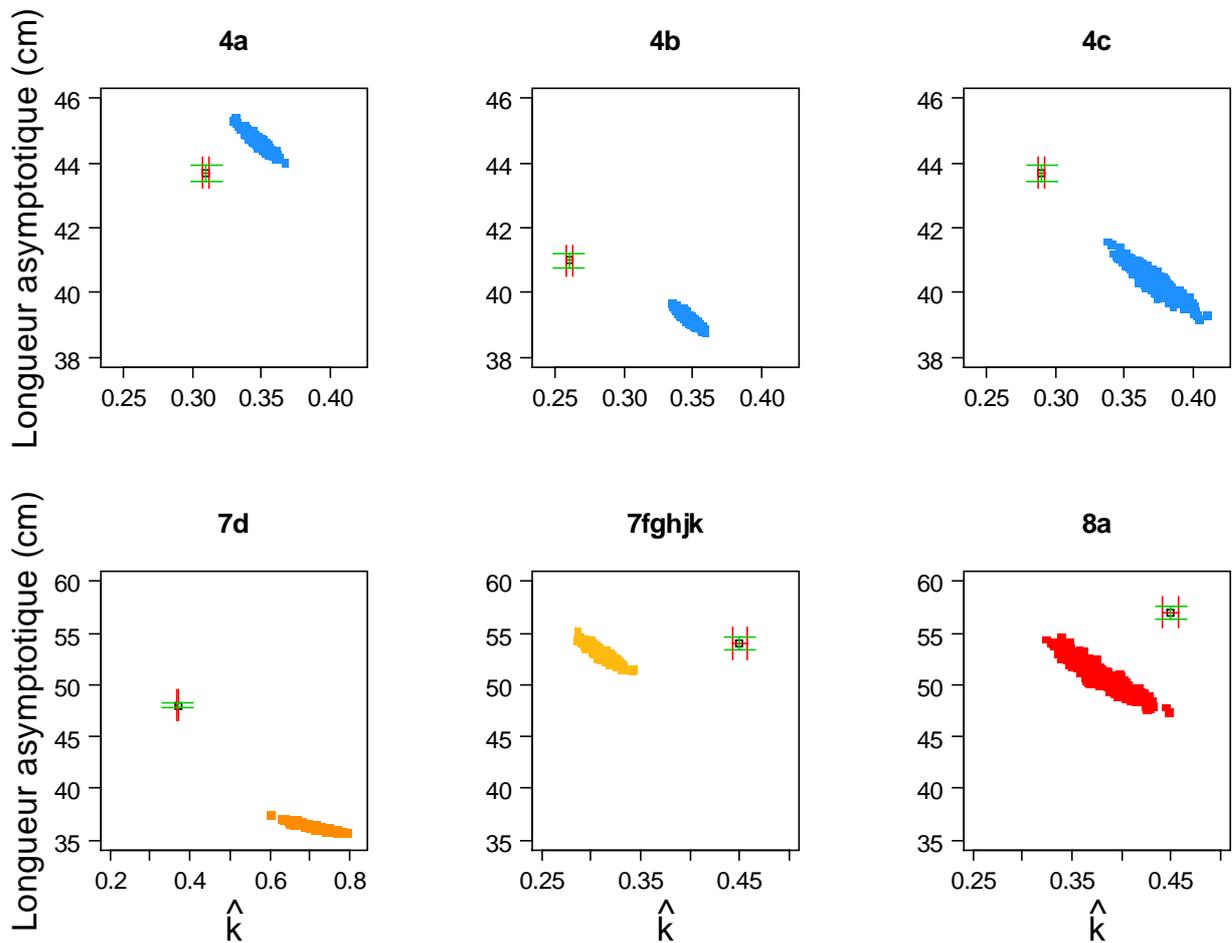
- 1A et B.- Variations spatiales et temporelles de la température dans l'Océan Atlantique depuis 1955.
- 2.- Résultats des modèles de von Bertalanffy proposés pour estimer les paramètres de croissance du merlan (*Merlangius merlangus*). M1( rouge) = K aléatoire et Linf Fixe, M2 (vert) = Linf aléatoire et K Fixe et M3 = K et Linf aléatoires.
- 3.- Résultats des modèles de von Bertalanffy proposés pour estimer les paramètres de croissance de la sole commune (*Solea solea*). M1= K aléatoire et Linf Fixe, M2= Linf aléatoire et K Fixe et M3= K et Linf aléatoires.
- 4.- Courbes de croissance de l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*) femelle (rouge) et mâle (bleu), estimées par le modèle à effets mixtes avec  $L_{inf}$  et K aléatoires pour six régions au cours de périodes comprises entre 1971 et 2015. La bande grise représente l'intervalle de confiance à 95%.
- 5.- Courbes de croissance de la sole commune (*Solea solea*) femelle (rouge) et mâle (bleu), estimées par le modèle à effets mixtes avec  $L_{inf}$  et K aléatoires pour six régions au cours de périodes comprises entre 1971 et 2015. La bande grise représente l'intervalle de confiance à 95%.
- 6.- Résultats des paramètres de croissance estimés par le modèle de Schnute.
- 7.- Version originale de l'article : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde (*Sardinella aurita*) dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.
- 8.- Version originale de l'article : Détermination de la croissance post-larvaire du tinicalo *Xenomelaniris brasiliensis* (Quoy & Gaimard) par l'analyse de ses otolithes.
- 9.- Manuscrit soumis pour publication : Barrios, A., Ernande, B, Mahé, K., Trenkel, V., Rochet, M.-J., Soumis. "Can analysis of growth variability help identify whiting stock structure in the North East Atlantic?" " Fisheries Research, en cours d'évaluation.



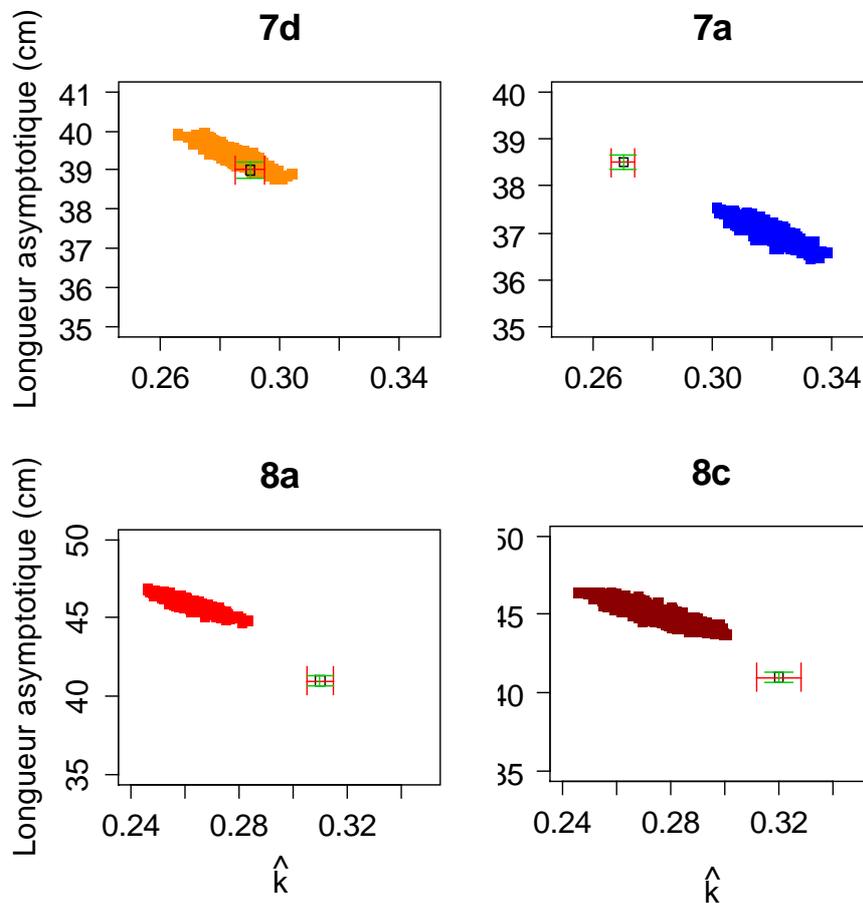
Anexxe 1-A. A gauche. Serie temporelles (1955-2008) du contenu thermique de la couche 0-700 m de l’océan mondial (Levitus *et al.*, 2012). Variations globales annuelle (ligne noire) et saisonnière (ligne rouge), exprimées en écarts à la quantité de chaleur moyenne de ma période de référence 1955-2006. A droite, cartographie de la différence entre les valeurs moyennes de la température des eaux de surface (Sea Surface Temperature, SST) des périodes 2003-2007 et 1978-1982 de l’Atlantique nord-est (Tasker, 2008). (d’après Gros, 2011).



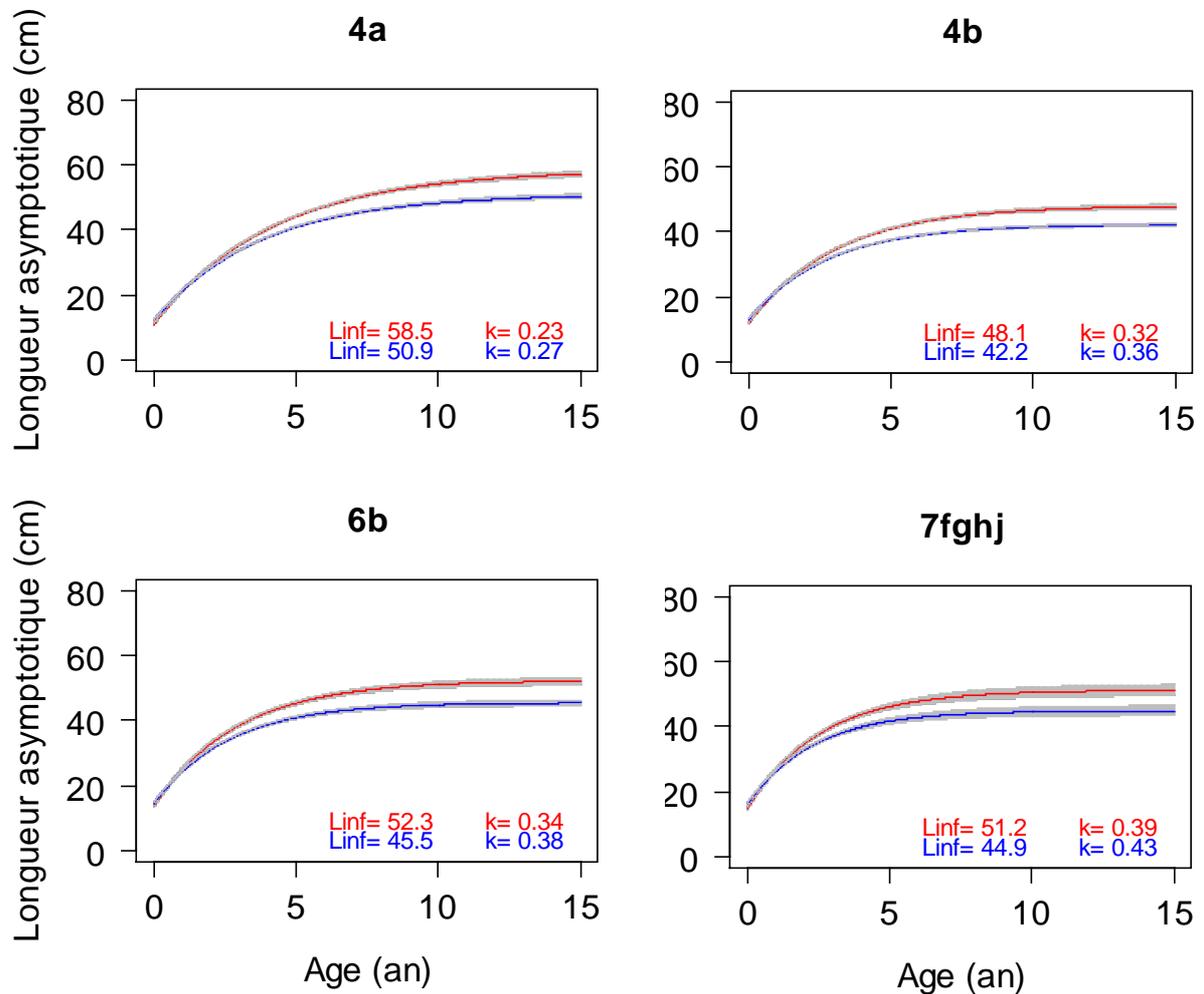
Anexxe 1-B. Anomalie thermique entre 1955 et 2006 dans les 700 m premiers mètres dans l’océan mondial et dans l’océan Atlantique (d’après Levitus *et al.*, 2012).



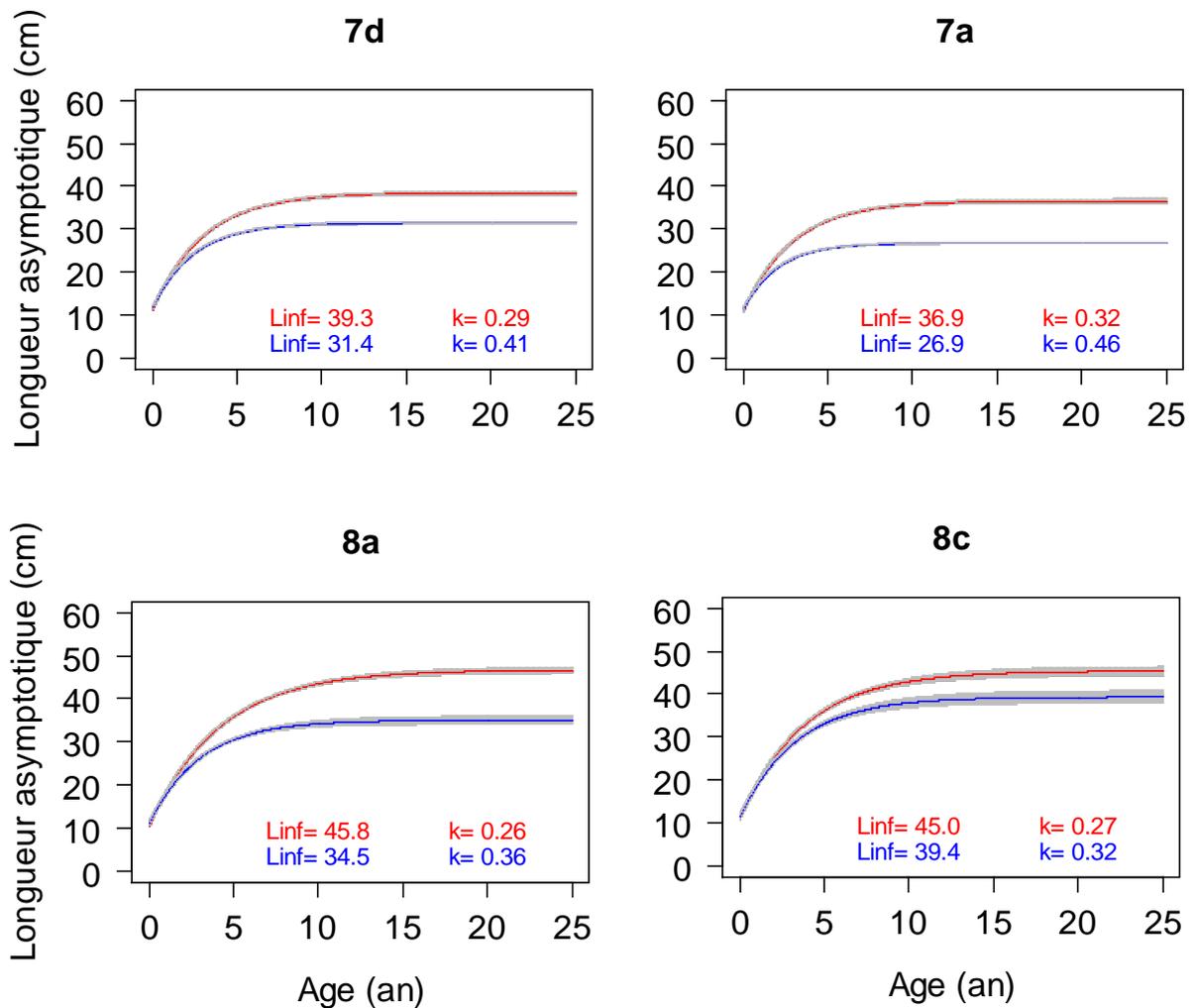
Annexe 2.- Résultats des modèles de von Bertalanffy proposés pour estimer les paramètres de croissance du merlan (*Merlangius merlangus*). M1( rouge) = K aléatoire et Linf Fixe, M2 (vert) = Linf aléatoire et K Fixe et M3 = K et Linf aléatoires (Graphiques banaïodes).



Annexe 3.- Résultats des modèles de von Bertalanffy proposés pour estimer les paramètres de croissance de la sole commune (*Solea solea*). M1= K aléatoire et Linf Fixe, M2= Linf aléatoire et K Fixe et M3= K et Linf aléatoires (Graphiques banaïodes).



Annexe 4.- Courbes de croissance de l'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*) femelle (rouge) et mâle (bleu), estimées par le modèle à effets mixtes avec  $L_{inf}$  et  $K$  aléatoires pour six régions au cours de périodes comprises entre 1971 et 2015. La bande grise représente l'intervalle de confiance à 95%.



Annexe 5.- Courbes de croissance de la sole commune (*Solea solea*) femelle (rouge) et mâle (bleu), estimées par le modèle à effets mixtes avec  $L_{inf}$  et  $K$  aléatoires pour six régions au cours de périodes comprises entre 1971 et 2015. La bande grise représente l'intervalle de confiance à 95%.

## Annexes

---

Annexe. 6. Résultats des paramètres de croissance estimés par le modèle de Schnute au niveau de zone.

Paramètres	Femelles			Mâles		
	Moyen	2,5%	97.5%	Moyen	2,5%	97.5%
L1	21,7	21,2	22,2	17,6	17,2	18,0
L2	39,6	38,9	40,4	32,9	32,4	33,3
<b>Zones</b> K	0,36	0,34	0,37	0,32	0,30	0,34
Cor(L1, L2)	0,74	0,68	0,79	0,63	0,58	0,73
Cor(L1, K)	-0,97	-0,98	-0,87	-0,72	-0,81	-0,70
Cor(L2,K)	-0,88	-0,89	-0,82	-0,61	-0,67	-0,69

**Parámetros de crecimiento y mortalidad total de la sardina  
*Sardinella aurita* (Valenciennes, 1810) en el Nororiente Venezolano  
durante el período 1990 a 2008**

Alexander Barrios<sup>1</sup>, Ramón Guzmán<sup>2</sup>, Jeremy Mendoza<sup>1</sup>, Gabriel Gómez<sup>2</sup> y German Vizcaino<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Universidad de Oriente, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Cumaná, estado Sucre, apartado postal 6101, Venezuela.

<sup>2</sup>Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, Edificio INIA. Av. Carupano-Sector Caigüire, Cumaná, estado Sucre, apartado postal Cumana 6101, Venezuela.

---

**RESUMEN**

La *Sardinella aurita* es la especie de mayor importancia económica que se explota mediante el sistema de pesca artesanal en la región nororiental de Venezuela y, representa una importante fuente de proteína de bajo costo en el mercado venezolano. Debido a su variabilidad natural e importancia económica, social y ecológica, este recurso recibe un seguimiento regular de información biológica y pesquera. En ese contexto, con el objeto de aportar información actualizada, en el presente trabajo se determinaron los parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy ( $L_{\infty}$  y  $K$ ) y la mortalidad total ( $Z$ ) utilizando datos correspondientes al período de 1990 al 2008 tomados a partir de distribuciones de frecuencias de tallas. La determinación de los parámetros de crecimiento se realizó a través de la descomposición modal de las frecuencias de tallas utilizando los incrementos intermensuales para estimar los parámetros  $L_{\infty}$  y  $K$  por el método de Fabens (1965). Las estimaciones de parámetros se hizo para el período total ( $L_{\infty} = 326$  mm y  $K = 0,66$  año<sup>-1</sup>) y para tres sub-períodos: 1) 1990-1995 ( $L_{\infty} = 375$  mm y  $K = 0,45$  año<sup>-1</sup>); 2) 1996-2001 ( $L_{\infty} = 348$  mm y  $K = 0,62$  año<sup>-1</sup>) y 3) 2002-2008 ( $L_{\infty} = 266$  mm y  $K = 1,30$ ). Los intervalos de confianza se determinaron por medio de los perfiles conjuntos de verosimilitud. La mortalidad total ( $Z$ ) se determinó por el método propuesto por Ehrhardt y Ault (1992), hallándose un  $Z$  promedio de 5,41 año<sup>-1</sup> (rango 2,01 - 9,26 año<sup>-1</sup>), con un incremento en el período estudiado. La variabilidad del crecimiento y tasa de mortalidad de la *Sardinella aurita* en la región nororiental, se deben a una combinación de factores ambientales y de explotación pesquera.

*Palabras claves:* *Sardinella aurita*, crecimiento, mortalidad total, región nororiental, Venezuela.

---

**Growth Parameters and Total Mortality of the Sardine *Sardinella aurita*  
(Valenciennes, 1810) in Northeastern Venezuela in the Period 1990-2008**

**ABSTRACT**

*Sardinella aurita* is the main species exploited by small-scale fisheries in northeastern Venezuela and represents an important source of low cost protein in the Venezuelan market. Due to natural variability its economic, social and ecological relevance this resource is under a regular monitoring program to obtain biological information and fishery. In this context, in this study growth parameters ( $L_{\infty}$  and  $K$ ) of the von Bertalanffy growth equation and total mortality ( $Z$ ) were estimated from length frequency data. We used modal decomposition of length frequencies and then monthly growth increments to estimate  $L_{\infty}$  and  $K$  by the method of Fabens (1965). Parameter estimates were obtained for the total study period ( $L_{\infty} = 326$  mm and  $K = 0,66$  year<sup>-1</sup>) and for three subperiods: 1) 1990-1995 ( $L_{\infty} = 375$  mm and  $K = 0,45$  year<sup>-1</sup>); 2) 1996-2001 ( $L_{\infty} = 348$  mm and  $K = 0,62$  year<sup>-1</sup>) and 3) 2002-2008

Recibido: 12/04/10 Aceptado: 20/09/10

( $L_{\infty} = 266$  mm and  $K = 1,30$ ). Confidence intervals were estimated from joint likelihood profiles. Total mortality ( $Z$ ) was determined by the method proposed by Ehrhardt and Ault (1992), with an average  $Z$  of  $5,41 \text{ year}^{-1}$  (range  $2,01 - 9,26 \text{ year}^{-1}$ ) with an increasing trend during the study period. The variability of the growth and mortality rate of the *Sardinella aurita* in the northeastern region, they are due to a combination of environmental factors and of fishing exploitation.

**Keywords:** *Sardinella aurita*, growth, total mortality, northeastern, Venezuela.

## INTRODUCCIÓN

La sardina (*Sardinella aurita*), es un especie de hábitos pelágico-costeros. Su presencia en grandes cardúmenes está limitada a áreas de surgencias y alta producción primaria como el nororiente de Venezuela (Figura 1), donde éste recurso pesquero constituye un rol importante en el ecosistema marino y en la economía regional, siendo la principal fuente de materia prima de plantas procesadoras de productos pesqueros. También se consume en fresco y se usa como carnada en la pesca de otras especies de interés comercial. Esta especie es de amplia distribución en zonas tropicales y subtropicales, se encuentra desde Cabo Cod en norte América, hasta Brasil donde es reemplazada por *S. brasiliensis*.

La variabilidad natural e importancia económica, social y ecológica, se consideran razones importantes para que se mantenga un seguimiento de la especie, que incluye estudios biológicos y pesqueros que

generan información actualizada sobre este recurso. Resultados del mismo son algunos conocimientos sobre la dinámica poblacional y pesquera de la especie y de sus interrelaciones tróficas en el ecosistema del nororiente de Venezuela; así como también sobre madurez sexual y épocas de reproducción (Gerlotto y Gines 1988; Guzmán *et al.*, 1993; Mendoza *et al.*, 1994; Freón *et al.*, 1997; Mendoza y Guzmán 1997; Guzmán *et al.*, 1998; Guzmán *et al.*, 1999; Guzmán *et al.*, 2001; Guzmán *et al.*, 2003; Freón *et al.*, 2003b); crecimiento por medio de estructuras duras (Heald y Griffith, 1967; Gonzalez, 1985) y la tasa de mortalidad (Mendoza *et al.*, 1994; Guzmán y Gómez, 2000).

Esta información en el caso de pequeños pelágicos como la sardina adquiere gran relevancia debido a fluctuaciones espacio temporales de abundancia del recurso; variaciones que además, podrían ser influenciadas por efectos de los cambios climáticos globales.

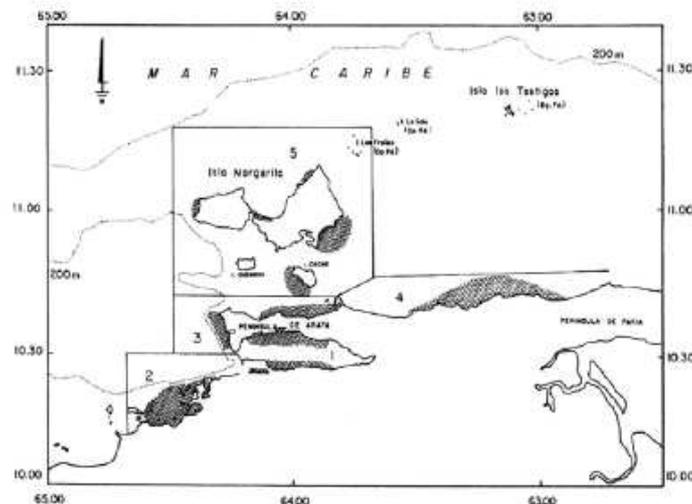


Figura 1. Áreas de pesca de la sardina, *Sardinella aurita* en el nororiente de Venezuela.

De allí, que estos parámetros poblacionales como el crecimiento y la mortalidad requieran ser revisados y definidos con precisión a través del tiempo, de manera que permitan interpretar la variabilidad del recurso y su comportamiento ante ciertos niveles de explotación.

### MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizaron datos de longitud total, peso y capturas de la pesca comercial de sardina, realizada en el nororiente de Venezuela durante el período 1990 – 2008 (Figura 1). Esta información se generó en el marco del programa de monitoreo que sobre el recurso ejecuta el Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA).

Los datos de longitud total y peso fueron procesados para determinar por regresión lineal la relación longitud-peso y el tipo de crecimiento. Inicialmente, los parámetros de crecimiento ( $L_{\infty}$  y  $K$ ), fueron determinados a través de la descomposición modal de las frecuencias de tallas según la metodología de Gulland y Holt (1959). Posteriormente, utilizando los incrementos de tallas intermensuales se estimaron los parámetros  $L_{\infty}$  y  $K$  por el método Fabens (1965), para luego ser ajustados a la ecuación de von Bertalanffy y estimar la longitud a una edad de referencia. Las estimaciones de estos parámetros fueron realizadas para el período total (1990-2008) y para tres sub-períodos: 1990-1995, 1996-2001 y 2002-2008.

La mortalidad total ( $Z$ ) se determinó por el método propuesto por Ehrhardt y Ault (1992), basado en la distribución de frecuencia longitud.

### RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La longitud total de *Sardinella aurita* osciló entre 80 y 266 mm de longitud total. Se combinó la información de incrementos en longitud de manera integral para observar la tendencia del crecimiento mensual de la sardina. Durante el período de estudio (1990-2008), se observó un incremento constante en longitud durante el primero y segundo trimestre, el cual disminuyó progresivamente hasta mediados del tercer trimestre, para luego presentar un repunte a mediados del cuarto trimestre (Figura 2). El promedio de crecimiento del primer y segundo trimestre fue de 9,08 mm y 9,76 mm por mes respectivamente, mientras que el promedio de los incrementos de crecimiento para la sardina en el tercer y cuarto trimestre fue de 7,26 y 8,22 mm por mes. El promedio general de incrementos de crecimiento por mes fue de 8,58 mm.

Los parámetros de crecimiento de esta especie ajustados con el método de Fabens (1965) permitieron estimar un  $L_{\infty} = 326,12$  mm y  $K = -0,056$ /mes durante el período 1990 - 2008 (Figura 3). Los intervalos de confianza estimados se calcularon entre 285 a 365 mm longitud total para  $L_{\infty}$  y de 0,045 a 0,075/mes para la tasa de crecimiento  $K$  (Figura 4). Los parámetros ajustados se usaron en la ecuación de von Bertalanffy, estimando que ejemplares de sardinas de 2,5 años (30 meses) alcanzan una longitud total de 265 mm de longitud total.

Los parámetros de crecimiento ajustados por el método de Fabens (1965) para el período 1990-1995 fueron los siguientes:  $L_{\infty} = 375,33$  mm y  $K = -0,038$ /mes (Figura 5).

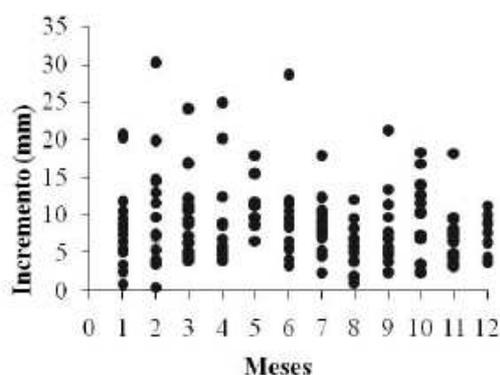


Figura 2. Incrementos de longitud de la especie *Sardinella aurita* en el nororiente de Venezuela, durante el período 1990-2008.

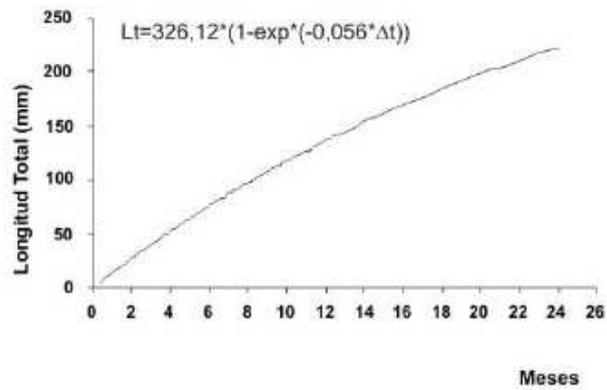


Figura 3. Ecuación de crecimiento de la especie *Sardinella aurita*, en el nororiente de Venezuela, periodo 1990-2008.

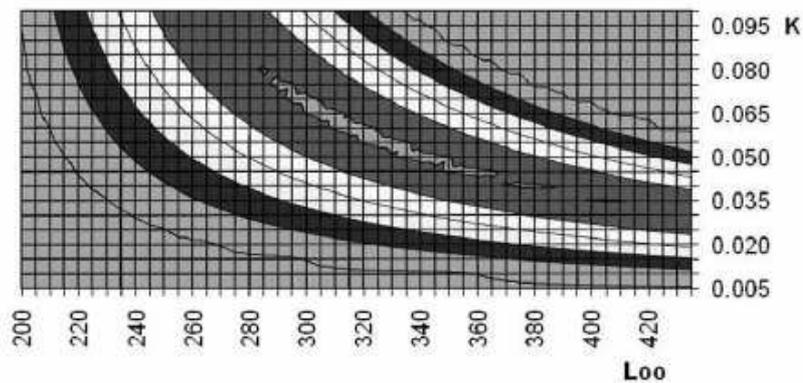


Figura 4. Intervalos de confianza al 95% de  $L_{\infty}$  y  $K$  de la especie *Sardinella aurita*, periodo 1990-2008. En el centro de la figura, la franja gris claro, identifica los intervalos.

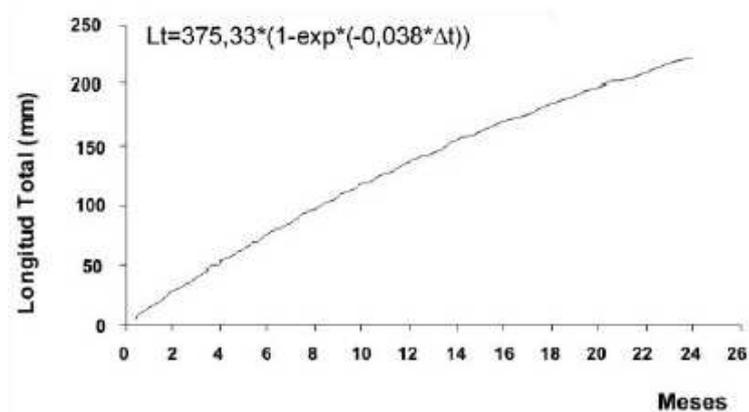


Figura 5. Ecuación de crecimiento de la especie *Sardinella aurita*, en el nororiente de Venezuela, periodo 1996-2001.

Los intervalos de confianza estimados para  $L_{\mu}$  y  $K$  para el periodo en estudio se observaron entre 300 a 400 mm longitud total y de 0,035 a 0,060/mes, respectivamente (Figura 6). Estos parámetros se emplearon en la ecuación de von Bertalanffy estimando que ejemplares de *Sardinella aurita* de dos años de edad (24 meses) alcanzan una longitud total de 222 mm

Para el periodo 1995 al 2000 los parámetros de crecimiento ajustados por el método de Fabens (1965) permitieron estimar los siguientes valores:  $L_{\mu}$ = 348,15 mm y  $K$ = 0,095/mes (Figura 7). Los intervalos de confianza de los parámetros de crecimientos:  $L_{\mu}$  y  $K$  para este periodo, no se ajustaron, observándose en la Figura 8 la no convergencia para ambos parámetros.

La ecuación de von Bertalanffy permitió estimar que para una edad de un año y medio (18 meses) la longitud total es de 211 mm.

Para el periodo 2002 al 2008 los parámetros de crecimiento ajustados por el método de Fabens (1965) permitieron estimar los siguientes parámetros:  $L_{\mu}$ = 266,89 mm y  $K$ = 0,109/mes (Figura 9). Los intervalos de confianza de los parámetros de crecimiento se hallaron entre 240 a 345 mm de  $L_{\mu}$  y  $K$ = 0,06 a 0,18/mensual (Figura 10).

La ecuación de von Bertalanffy permitió estimar que ejemplares de sardina con longitud total de 197 mm se corresponden con un año de edad.

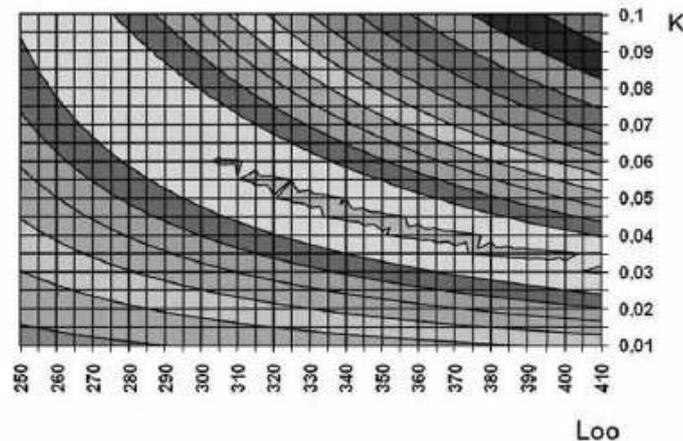


Figura 6. Intervalos de confianza al 95% de  $L_{\mu}$  y  $K$  de la especie *Sardinella aurita*, periodo 1990-1995. En el centro de la figura, a franja gris claro, identifica los intervalos.

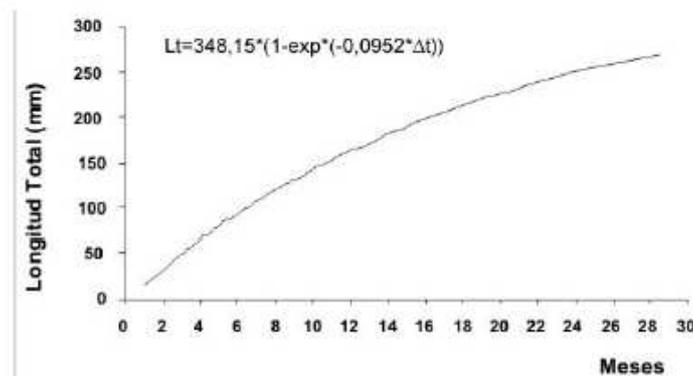


Figura 7. Ecuación de crecimiento de la especie *Sardinella aurita*, en el nororiente de Venezuela, periodo 1996-2001.

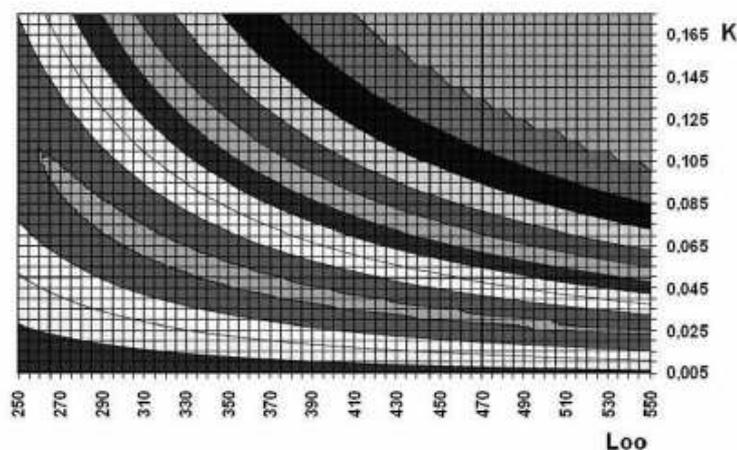


Figura 8. Intervalos de confianza al 95% de Loo y K de la especie *Sardinella aurita*, periodo 1996-2001. En el centro de la figura, la franja gris claro, identifica los intervalos.

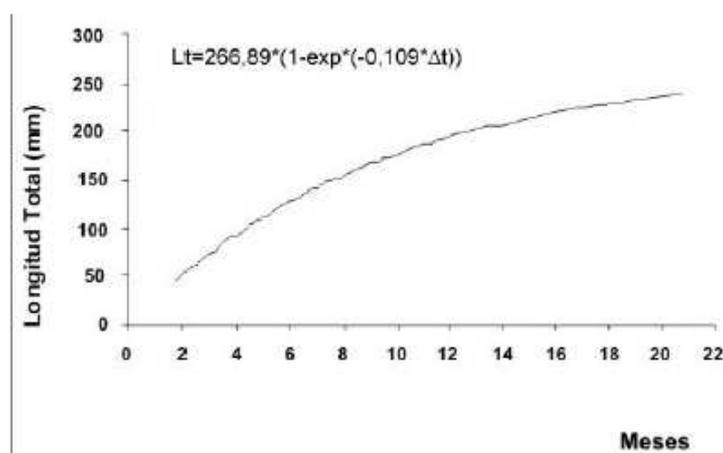


Figura 9. Ecuación de crecimiento de la especie *Sardinella aurita*, en el nororiente de Venezuela, periodo 2002-2008.

La variación de los valores de mortalidad total (Z) por año, de sardinas en el nororiente de Venezuela, se puede observar en la Figura 11, notándose en los primeros años (1990-1993), una tendencia hacia la disminución. Para los años 1994-1995, la mortalidad se incrementa el doble de lo observado en el periodo anterior, mientras que para el periodo 1995-1996, esta disminuye nuevamente para luego incrementarse durante el periodo 1997 al 2000. En el año 2002 se reporta la tasa de mortalidad más elevada. Para los siguientes años no se observa una clara tendencia en el comportamiento de la mortalidad total,

con fluctuaciones desde los años 2001 al 2005, y mostrando una disminución hacia el año 2008.

Los estimados de los parámetros de crecimiento K y  $L_{\infty}$  para el periodo total de estudio 1990 – 2008, contrastan con los resultados obtenidos de estudios de crecimiento mediante distribuciones de frecuencias de tallas, que indican un crecimiento rápido de *Sardinella aurita* en la región nororiental de Venezuela, con valores de K cercanos a uno (Mendoza y Guzmán, 1992; Mendoza *et al.*, 1994; Mendoza y Guzmán, 1997; Guzmán y Gómez, 2000).

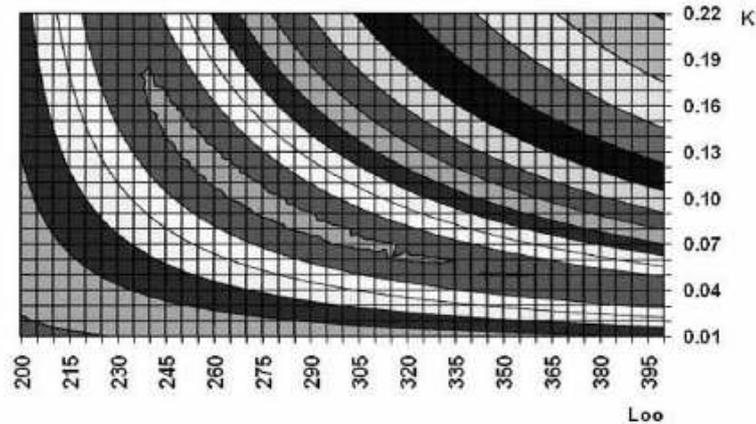


Figura 10. Intervalos de confianza al 95% de  $L_{\infty}$  y  $K$  de la especie *Sardinella aurita*, periodo 2002-2008. En el centro de la figura, la franja gris claro, identifica los intervalos.

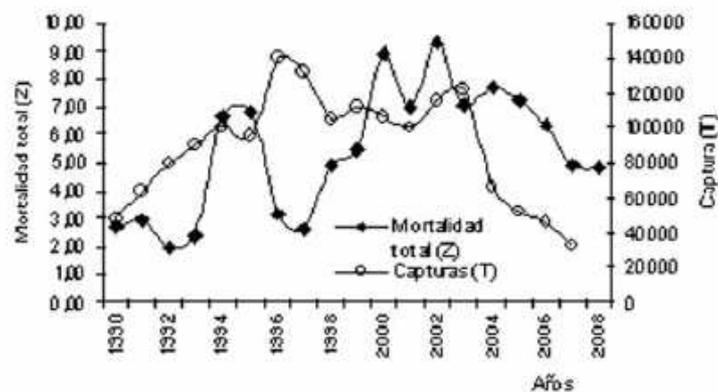


Figura 11. Variación de la captura ( $T$ ) y mortalidad total ( $Z$ ) de *Sardinella aurita*, en el nororiente de Venezuela, periodo 1990-1998.

No obstante, los intervalos de confianza estimados de estos parámetros ( $K$  intermensual y  $L_{\infty}$ ) usados en la ecuación de von Bertalanffy permiten señalar un crecimiento rápido, lo cual se evidencia al determinar la longitud para una edad correspondiente de referencia.

Esta afirmación es válida para los subperiodos de estudio analizados. Es importante señalar, que las estimaciones de longitud respecto a la edad mediante análisis de frecuencias de longitudes son similares a las obtenidas por otros autores (Guzmán y Gómez, 2000; Freón y Mendoza, 2003). Estudios de edad y crecimiento por medio de anillos de crecimiento

diario señalan que *Sardinella aurita* a un año de edad alcanza 195 mm de longitud total (Barrios, 2002); lo cual es evidencia del crecimiento rápido de la especie en la región nororiental.

La tendencia mensual del crecimiento durante el periodo de estudio; con un incremento constante de la longitud durante el primer y segundo trimestre, una disminución en el siguiente y un repunte en el cuarto trimestre estaría relacionado con el periodo de surgencias en la región; el cual es de mayor intensidad durante los primeros meses del año con un segundo pulso variable entre los meses de octubre y noviembre.

Al respecto se ha podido determinar que el crecimiento de esta especie en el área está positivamente correlacionado con el afloramiento (Freón *et al.*, 2003a, Mendoza *et al.*, 1994; Guzmán *et al.*, 2003). El modelo de crecimiento rápido también estaría correlacionado con la presión depredatoria a que está sometida la especie (Mendoza *et al.*, 1994).

Los cambios de la mortalidad en el período analizado, así como las tendencias y fluctuaciones, estarían relacionados con la disponibilidad, accesibilidad, vulnerabilidad del recurso y la estructura de edades de la población, en las áreas tradicionales de pesca. En tal sentido, se señala que desde mediados del año 2005 se inicia un período de muy poca actividad pesquera de sardina en el estado Nueva Esparta con una caída de la captura en un 90%, siendo importante destacar que el área aportaba el 50% de la producción nacional de sardinas; por su parte, en el estado Sucre también se observó una actividad con tendencia a la baja.

En este contexto, se conoce que la abundancia del recurso en la región nororiental de Venezuela esta influenciada por un régimen de vientos cíclicos que controla la hidrodinámica del sistema marino costero de esta región e induce eventos de surgencias o de fertilización de las aguas que inciden en la alta productividad del mismo, razón por la cual ocurren las mayores concentraciones de este recurso que es soporte de la principal pesquería del país. (Freón *et al.*, 2003a).

En relación al perfil oceanográfico se ha observado que ocurren cambios cuya periodicidad es variable, los cuales afectan fundamentalmente la fase de reclutamiento (crecimiento de la población), lo cual pudiera estar incidiendo en la abundancia del recurso en las áreas mencionadas. Como una expresión de ello, es lo observado durante los últimos cinco años, atribuido principalmente a una combinación de factores ambientales (temperatura de la columna de agua, disminución de la intensidad de surgencias, productividad de las aguas, calidad del plancton material inorgánico en suspensión, corrientes, entre otros) y pesqueros (intensidad de pesca), sin dejar de mencionar los cambios climáticos a escala global que estarían incidiendo en la disponibilidad del recurso y de hecho en la actividad pesquera en áreas tradicionales importantes (Margarita y el eje La Esmeralda - Morro de Puerto Santo; Guzmán, 2002).

Sobre el efecto de la explotación, lo relacionado a la intensidad de pesca en algunas áreas como eje La Esmeralda - Morro de Puerto Santo del estado Sucre, estaría afectando el comportamiento, el tamaño y la estructura de tallas de los cardúmenes en esta área reducida, sensible y muy perturbada por la actividad pesquera.

En el contexto anterior, se debe resaltar que la intensidad de pesca se incrementó significativamente a partir de 1996, producto de la demanda como consecuencia de una nueva actividad conexas (el picado de sardinas), por lo general en su mayoría es cubierta por 52 trenes de argolla permitidos que operan exclusivamente desde La Esmeralda hasta el Morro de Puerto Santo. En la actualidad, existen alrededor de 25 picadoras, distribuidas en diferentes localidades del estado Sucre, consecuencia del comportamiento de la pesquería y actividades conexas en esta zona. Los rendimientos por faena de pesca han descendido de 53 t/calada a 15 t/calada en el período 1996 - 2005, y se estima que en los últimos tres años se ha mantenido alrededor de esta cifra, producto de la presión pesquera en el área referida (Guzmán, 2008).

## CONCLUSIONES

El crecimiento rápido de *Sardinella aurita* en la región nororiental, está positivamente correlacionado con el afloramiento o períodos de surgencias; la tendencia de mayor intensidad de este parámetro durante el primero y segundo trimestre así lo evidencia.

Los cambios, fluctuaciones y tendencias de la mortalidad durante el período analizado, guardan estrecha relación con la disponibilidad, accesibilidad y vulnerabilidad del recurso; así como con la estructura de edades de la población, en las áreas tradicionales de pesca.

## RECOMENDACIONES

Debido a la variabilidad natural de la especie, su importancia económica, social, ecológica y el reto que significan los cambios climáticos para la gestión armónica del recurso. Se recomienda mantener el seguimiento del mismo y la necesidad de fortalecer su monitoreo incorporando un programa permanente de prospecciones de hidroacústica; ello permitiría conocer a escalas de tiempo más cortas sobre su

comportamiento, distribución y niveles de biomasa disponible.

#### LITERATURA CITADA

- Barrios, A. 2002. Periodicidad del reclutamiento y formación de cohortes de la sardina, *Sardinella aurita*, del Golfo de Cariaco, Cumaná, Venezuela. Tesis de grado. UDO. p 78.
- Ehrhardt, N. M. and J. S. Ault 1992. Analysis of two length – based mortality models applied to bounded catch length frequencies. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 121 (1):115-122
- Fabens, A. J. 1965. Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth*, 29:265-289.
- Freón, P., M. EL Kattabi, J. Mendoza y R. Guzmán. 1997. Unexpected reproductive strategy of *Sardinella aurita* in the southern Caribbean. *Marine Biology*, 128:363-372.
- Freón P. y J. Mendoza 2003. La sardina (*Sardinella aurita*), su medio ambiente y explotación en el Oriente de Venezolano. IRD Éditions. Paris, France, pp 549.
- Freón, P., E. K. Mostafa, J. Mendoza y R. Guzmán. 2003a. Una estrategia reproductiva inesperada: el caso de *Sardinella aurita* de las costas de Venezuela y sus relaciones con la surgencia costera. In: P. Freón y J. Mendoza (eds). La sardina (*Sardinella aurita*) Su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela. IRD Editions, Paris 2003. pp 357 - 400.
- Freón, P., R. Guzmán y R. Aparicio. 2003b. Relaciones entre capturas, esfuerzo pesquero y surgencia costera en la pesquería de sardina del oriente de Venezuela. In: P. Freón y J. Mendoza (eds). La sardina (*Sardinella aurita*) Su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela. IRD Editions, Paris 2003. pp 451- 472.
- Gerlotto, F y Hno. Gines. 1988. Eointegración y pesca sardinera: 10 años de investigación en EDIMAR . Memoria soc. Cienc. Nat. La salle, 48 (Suppl. 3).
- Gonzalez, L. W. 1985. Determinación de edad y crecimiento de la sardina *Sardinella aurita* de la región nororiental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*. UDO 24 (1 y 2): 111 - 128.
- Gulland J. y S. J. Holt. 1959. Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. *J. Cons. CIEM*, 25 (1): 47- 49.
- Guzmán, R., M. Penott y B. Carmona. 1993. La sardina: aspectos de su biología y pesquería en el nor-oriente de Venezuela. FONAIAP Divulga, 44:33-34.
- Guzmán, R., G. Gómez y M. Penott. 1998. Aspectos Biológicos y Pesquería de la Sardina, *Sardinella aurita* en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *Zoot. Tropical*. 16 (2): 149-162.
- Guzmán, R., Gómez, G., M. Penott y G. Vizcaino. 1999. Estructura de Tallas y Reproducción de la Sardina, *Sardinella aurita* en el nororiente de Venezuela. *Zoot. Trop.* 17(2): 175 -191
- Guzmán, R y G. Gómez. 2000. Crecimiento, mortalidad y patrón de reclutamiento de la Sardina, *Sardinella aurita* en el nororiente de Venezuela. *Zoot. Trop.* 18(2):129 - 144
- Guzmán, R., F. Arocha y G. Gómez. 2001. Tipo de desove de la sardina (*Sardinella aurita*), Valenciennes, 1847) en el nororiente de Venezuela: Resultados preliminares. *Zoot. Trop.* 19(2):173-183.
- Guzmán, R. 2002. Pesquería de sardinas en la franja costera La Esmeralda – Morro de Puerto Santo. Informe Técnico. Realizado a solicitud de la oficina de Relaciones Exteriores y Comercio. Gobernación del estado Sucre. p 4.
- Guzmán, R., P. Freón J. Mendoza, P. y Freón 2003. La pesquería de sardina en el oriente de Venezuela, su variabilidad espacio-temporal. In: P. Freón y J. Mendoza (eds). La sardina (*Sardinella aurita*) Su medio ambiente y explotación en el oriente de Venezuela. IRD Editions, Paris 2003. pp- 427-450.
- Guzmán, R. 2008. Análisis de la Pesquería de la sardina en la región nororiental de Venezuela. Informe Técnico INIA. 25 pp. (Mimeo).
- Heald, E. J. and R. C. Griffiths. 1967. The age determination, from scale reading, of sardine, *Sardinella aurita*, of the gulf Cariaco, eastern

- Venezuela. Inv. Pesq. Ser. Rec. Explot. Pesq. (MAC) 10 (1):374 - 446.
- Mendoza, J y R. Guzmán. 1992. Estimaciones de crecimiento, mortalidad y biomasa disponible de la sardina en el oriente venezolano por medio de frecuencias de longitudes: periodo 1957 - 1985. 12 pp (Mimeo).
- Mendoza, J., P. Freón and R. Guzmán. 1994. VPA Estimates of fishing mortality and exploited biomass from *Sardinella aurita* catch - at - length data in eastern Venezuela. NAGA The ICLARM. Quartely. October 1994: 32 -36
- Mendoza, J y R. Guzmán. 1997. Evaluación de la sardina, *Sardinella aurita* en el oriente de Venezuela. Inf. Téc. Taller Regional de Evaluación de Pequeños Pelágicos. Lima. Perú. 13 al 31 de octubre de 1997 (Mimeo), p 24.
- Mendoza, J., P. Freón., R. Guzmán y R. Aparicio. 1998. *Sardinella aurita* Population Dynamics Related to environmental Parameters in the Southern Caribbean (Venezuela). In Global versus local changes in upwelling systems. Edited. Marie Helene Durand, Philippe Cury, Roy Mendelsohn, Claude Roy, Andrew Bakun and Daniel Pauly. ORSTOM. pp 293 - 309.

## DETERMINACIÓN DEL CRECIMIENTO POST-LARVARIO DEL TINICALO *XENOMELANIRIS BRASILIENSIS* (QUOY Y GAIMARD) (PISCES: ATHERINIDAE) UTILIZANDO EL ANÁLISIS DE SUS OTOLITOS

BAUMAR MARÍN<sup>1</sup>, THAYS ALLEN<sup>2</sup>, MARIA BALZA<sup>2</sup>, RAFAEL TAVARES<sup>2</sup>, ALEXANDER BARRIOS<sup>2</sup>,  
ELVIS VILLARROEL<sup>2</sup> & WILLIAMS VELÁSQUEZ<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.  
bmarin@cumana.sucrc.udo.edu.ve

<sup>2</sup>Instituto Oceanográfico de Venezuela, Postgrado en Ciencias Marinas, Universidad de Oriente, Cumaná,  
Venezuela.

**RESUMEN:** El objetivo fundamental de este trabajo fue determinar la edad en días y el crecimiento post larvario de *Xenomelaniris brasiliensis*, y aspectos morfométricos del otolito. Se capturaron los ejemplares por calados dirigidos sobre agrupaciones de dicha especie, en áreas someras en la costa sur del Golfo de Cariaco, en Octubre del 2001 y Noviembre del 2002, utilizando una red de tela elaborada para este fin de 2 m de largo y 1,5 m de altura. Fueron preservados en etanol (70%) y llevados al laboratorio para obtención de las medidas morfométricas y extracción de los otolitos. Se prepararon los otolitos sagitta de ejemplares entre 7 y 32,9 mm SL, se fijaron en porta-objetos con resina sintética termo-plástica, para observación de los anillos de crecimiento directamente y por raspado de la superficie. Se observó un núcleo redondeado con un promedio de 13 micras. De los parámetros morfométricos probados, la relación SL vs Edad presentó el mejor ajuste. El crecimiento se ajustó a un modelo lineal:  $SL = 0,460E - 1,234$  ( $r^2 = 0,903$ ;  $p < 0,001$ ), lo cual permitió la determinación de la edad a partir de las tallas individuales. La tasa de crecimiento de la especie alcanzó 0,46 mm/día, lo que refleja un crecimiento más rápido en comparación a otras especies del área. Estos resultados muestran una ventaja adaptativa posiblemente como respuesta a la alta depredación de los ambientes costeros donde se desarrolla su ciclo de vida.

Palabras claves: Otolitos, *Xenomelaniris brasiliensis*, crecimiento.

**ABSTRACT:** The fundamental objective of this study was to determine the age, in days, and the post-larval growth of *Xenomelaniris brasiliensis*, as well as the morphology of its otoliths. organisms were captured using trawl nets targeting groups of that species, in shallow areas on the southern coast of the Gulf of Cariaco, in October and November of 2002, using a 2x1.5m cloth net made for that purpose. The samples were preserved in ethanol (70%) and taken to the laboratory for measurement and extraction of the otoliths. The sagittal otoliths were prepared from samples of between 7 – 32.9 mm SL: they were fixed upon slides with synthetic thermoplastic resin for observation of the growth rings, both directly and by scraping the surface. The rounded nuclei averaged a size of 13 micra. Of the morphologic parameters observed, the relationship between SL and Age was the closest. Growth was linear:  $SL = 0.460A - 1.234$  ( $r^2 = 0.903$ ;  $p < 0.001$ ), allowing the determination of age from the sizes of the individuals. The growth rate reached 0.46 mm/day, which is faster than that of other species in the area. This is an adaptive advantage, possibly as a result of the high predation of the coastal environments where they live.

Key words: Otoliths, *Xenomelaniris brasiliensis*, growth

### INTRODUCCIÓN

La especie *Xenomelaniris* (= *Atherinopsis*) *brasiliensis* (tinicalo) perteneciente a la familia Atherinidae es muy abundante en playas y lagunas costeras de fondos someros y blandos en el nororiente venezolano (CERVIGÓN 1991), donde forman cardúmenes poco compactos (CERVIGÓN 1966). Es omnívora (CARVALHO, 1953) con preferencia por la ingesta de plancton y su reproducción

ocurre durante todo el año, con un incremento de la misma en el mes de enero. Los juveniles y adultos son fácilmente atraídos por la luz artificial por la noche (CERVIGÓN 1991).

Aunque *X. brasiliensis* no tiene importancia comercial como alimento, constituyen, por su abundancia, un importante eslabón en la trama trófica del ecosistema pelágico costero del nororiente venezolano entre el zooplancton y los depredadores ictiófagos (CERVIGÓN 1991).

En cuanto al crecimiento, se ha encontrado que para la familia Atherinidae la estructura del otolito tiene un desarrollo diario, tal como lo señalan BARKMAN (1978) para *Menidia menidia*; PEÑAILILLO & ARAYA (1996) para *Austromeniidae regia* y PAJUELO & LORENZO (2000) para *Atherina presbyter*. Sin embargo, no existen antecedentes sobre el crecimiento larvario utilizando los otolitos para *X. brasiliensis*.

Algunos trabajos realizados en esta especie son concernientes a la descripción de su desarrollo embrionario y larvario en condiciones de laboratorio (MARÍN *et al.* 1995; DEL RÍO *et al.* 2005), alimentación (CARVALHO 1953), biología (CARREÑO 1975), estudios de fisiología, comportamiento, ecología de sus primeros estadios (SANDKNOP *et al.* 1983), así como reproducción y reclutamiento en zonas costeras de Brasil (ALCANTARA *et al.* 1999; FAVARO *et al.* 2003). Mientras que en la familia Atherinidae se han reportado aspectos alimenticios y adaptaciones morfológicas de *Coleotropis blackburni* (GUERRERO 1984).

Desde hace más de 30 años, numerosos estudios han demostrado que el examen microestructural del otolito y la enumeración de los incrementos diarios de crecimiento permiten determinar con gran precisión la edad de los peces. El recuento de estas marcas calcificadas parten del supuesto de que estos anillos se forman con una frecuencia constante y que la distancia entre anillos consecutivos es proporcional al crecimiento del pez (MORALES-NIN 1987 1992), empleándose para estimar la edad en una gran variedad de especies de peces (SECOR *et al.* 1992). La formación de estos incrementos está controlada por ritmos internos del metabolismo del calcio y de la síntesis de aminoácidos. El análisis de los otolitos es de relevancia para estudios ecológicos y pesqueros, con adelantos que van desde el conocimiento de los ritmos migratorios verticales (LINKOWSKI 1996) y geográficos, y la determinación de la procedencia de los stocks (THORROLD *et al.* 1998), hasta el entendimiento de la temporalidad del reclutamiento (MARÍN *et al.* 2003) y muchos aspectos inherentes al esclarecimiento del ciclo temprano de vida de los peces. Por lo general, su aplicación en estudios de crecimiento ha permitido información importante, como la comparación de las tasas de crecimiento entre cohortes (Ejm., *Trachurus simetricus*, en JORDAN 1993) y la ponderación de su efecto en el reclutamiento poblacional (THORROLD & WILLIAMS 1989).

De allí, que el objetivo fundamental de este trabajo fue estimar la edad en días y el crecimiento post larvario de *X. brasiliensis*, así como utilizar las variables morfométricas corporales que mejor expresen esta relación.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares de *X. brasiliensis* se capturaron en áreas someras de la ensenada de Tunantal y Punta de Guaracayal en la costa sur del golfo de Cariaco (Fig. 1), en octubre del 2001 y noviembre del 2002, utilizando una red de tela de algodón (modificada de KINGSFORD & CHOAT 1985), de 2 m de largo y 1,5 m de altura. Los ejemplares fueron preservados en etanol (70%) y llevados al laboratorio para la realización de las medidas morfométricas y extracción de los otolitos.

A todos los ejemplares muestreados se les midió la longitud total (LT), longitud estándar (LS), el diámetro del ojo (DO), la altura del cuerpo (AC) y el diámetro del otolito (DOT) por medio de un micrómetro ocular en un microscopio estereoscópico para las post larvas y un vernier digital para los juveniles.

Los otolitos sagitta, fueron extraídos con ayuda de agujas de disección y pinzas bajo una lupa estereoscópica. Los otolitos se fijaron sobre porta-objetos con resina termo-plástica y se pulieron en un plano sagital con lijas 3M de 5 y 30 micras de grano, siguiendo la metodología descrita por SECOR *et al.* (1992). Los otolitos más pequeños no requirieron pulido y se observaron directamente. La lectura de los incrementos se llevó a cabo con un microscopio óptico binocular Westover.

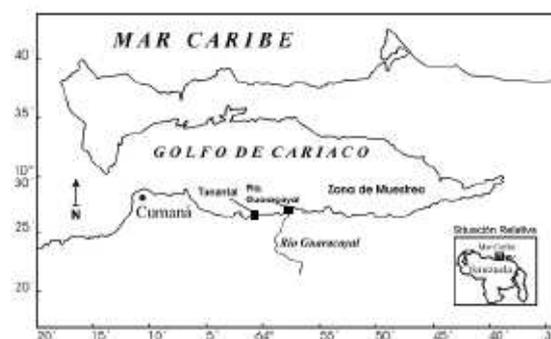


Fig. 1. Localización de la zona de muestreo de Guaracayal en el golfo de Cariaco.

Se asumió que la formación de los incrementos fue diaria, y su enumeración se realizó a partir de la primera marca que rodea al núcleo y definida como la marca de eclosión (BROWN & FUENTES 2001).

Los conteos de los incrementos de crecimiento diario en los otolitos se realizaron desde el núcleo hacia la periferia a través de las zonas mejor definidas en la continuidad de los anillos. La media de dos conteos realizadas independientemente era aceptada si no diferían por más de 5 anillos (IGLESIAS *et al.* 1997) y era aceptada como la edad en días (E). Se tabularon los parámetros morfométricos con respecto a la edad en días de los individuos (números de anillos contados). Se aplicaron análisis de regresión (SOKAL & ROHLF 1981) para establecer el mejor ajuste de los datos a una curva de crecimiento, utilizando la longitud estándar de los individuos con respecto a la edad determinada en días.

#### RESULTADOS Y DISCUSION

Para la descripción del crecimiento postlarvario de *X. brasiliensis*, se utilizó un total de 140 individuos con LS comprendida entre 7 y 32,9 mm con un rango de edad entre los 23 y 73 días de nacidos. Los otolitos sagitta presentaron un núcleo redondeado con un promedio de 13 micras. Se observaron anillos de crecimiento de forma clara, los cuales fueron considerados como de formación diaria, tomando en cuenta trabajos previos realizados en algunos representantes de la familia Atherinidae, tales como *Menidia menidia* y *Lauresthes tenuis* (BROTHERS *et al.* 1976; BARKMAN 1978; BARKMAN & BENGSTON 1987). Estas especies presentan una tasa diaria de formación de incrementos en sus otolitos, al igual que otros atherinidos del Pacífico, como *Basilichthys australis* (MICHELI & HUAQUÍN 1985), *Austromenia regia* (PEÑAILLO & ARAYA 1996), *Menidia berylina* (GLEASON & BENGSTON 1996) y *Odonthestes* (BROWN & FUENTES 2001). También la morfología generalizada de los otolitos sagitta de estos atherinidos se pudo observar en *X. brasiliensis*, con forma semiconcava, ligeramente aplanado, y un *sulcus* poco pronunciado, muy semejante a la ilustración de *Odonthestes bonavensis* presentada por NOLF (1993).

En la tabla 1 se presentan los parámetros de regresión lineal obtenidos de las variables morfométricas de *X. brasiliensis* con respecto a la edad. El mejor ajuste se observó para la longitud estándar con respecto a la edad, con un  $r^2 = 0,903$  ( $p < 0,001$ ).

Con las relaciones LS vs E ( $r^2 = 0,903$ ;  $p < 0,001$ ) se estimó

la tasa de crecimiento en larvas y postlarvas silvestres de *X. brasiliensis* a partir de un modelo lineal (Fig. 2). Dicha tasa de crecimiento fue de 0,46 mm/día, según la ecuación  $LS = 0,460E - 1,234$ . Para la misma especie, en condiciones controladas de laboratorio se estimó una tasa de crecimiento de 0,21 mm/día hasta los 40 días después de la eclosión y las larvas alcanzaron 13 mm de LT (DEL RIO *et al.* 2005). No obstante, la variabilidad de las tasas de crecimiento en una misma especie ha sido evidenciada en *Sardinops sagax*, con tasas que varían desde 0,29 mm/día a 0,85 mm/día, como consecuencia de los niveles de productividad primaria en diferentes latitudes geográficas. La productividad primaria es un factor determinante del crecimiento de los peces, así como los factores ambientales, los cuales son causantes de variabilidad de las tasas de crecimiento (GAUGHAN *et al.* 2001). Más aún, se han observado diferencias en las tasas de crecimiento de ejemplares silvestres y ejemplares criados en condiciones de laboratorio de la misma especie (BALZA *et al.* 2007).

En otros atherinidos (*e.g.* *Austroatherina regia*) se ha estimado una tasa de crecimiento de 0,39 mm/día (PEÑAILLO & ARAYA 1996) para una talla equivalente a los individuos de *X. brasiliensis* utilizados (10-25 mm LS). De allí, que se considere elevada la tasa de crecimiento de las larvas de esta especie. Pero al compararla con otras especies tropicales del área presentan un crecimiento equivalente o más rápido que algunos clupeidos y engraulidos, tal es el caso de larvas de *Sardinella aurita* (BALZA *et al.* 2007), e inclusive de juveniles que han

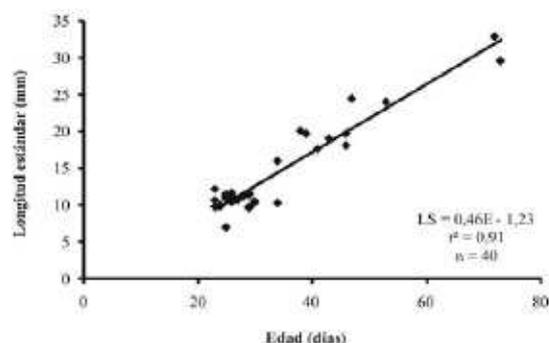


Fig. 2. Relación entre la longitud estándar (LS) y la edad (E) en días, determinada a partir de los conteos de los incrementos de los otolitos de *Xenomelaniris brasiliensis*.

TABLA 1. Parámetros de regresión lineal determinados para la relación de las variables morfométricas con respecto a la edad en *X. brasiliensis*. Todas las relaciones se ajustaron significativamente ( $p < 0,001$ ).

Variable	a	b	r <sup>2</sup>	n
LT vs Edad	-2,38	0,52	0,90	40
LS vs Edad	-1,23	0,46	0,91	40
DO vs Edad	-0,23	0,04	0,89	40
A vs Edad	-0,22	0,08	0,84	40
DOT vs Edad	-0,16	0,02	0,85	40

presentado tasas de 0,35 mm/día (BARRIOS 2002).

Por otra parte, el rápido desarrollo observado en estas especies, aunado al avanzado grado de desarrollo al momento de eclosionar, con gran talla y ojos ya pigmentados (DEL RIO *et al.* 2005) ofrecen una gran ventaja a los alevines en aguas muy someras con importantes factores adversos como la alta depredación y efecto mecánico del oleaje costero. De hecho, en aguas brasileñas ejemplares *X. brasiliensis* recién reclutados tienden a desplazarse desde zonas costeras hacia aguas de mayor temperatura, transparencia y salinidad, donde se hacen más abundantes (ALCANTARA *et al.* 1999).

Trabajos previos han registrado que larvas de hemúlidos y góbidos están asociadas a agregaciones de misidáceos (McFARLAND & KOTCHIAN 1982). También citan en estas asociaciones al góbido *Coryphopterus personatus* hacia profundidades mayores en Tague Bay, St. Croix, U.S. Igualmente, en nuestras capturas de campo en el golfo de Cariaco se han podido observar larvas y postlarvas de *X. brasiliensis*, constatándose además la presencia de otras especies, tales como *Diplodus argenteus*, *Barbulifer ceuthoecus*, *Eucinostomus argenteus*, *Umbrina coroides*, entre otras. Sin embargo, posiblemente *X. brasiliensis* tenga una asociación menos íntima en etapas juveniles que las especies anteriores por observarse en pequeños cardúmenes bordeando las agrupaciones de misidáceos. McFARLAND & KOTCHIAN (1982), revelaron una ventaja trófica adicional en esta asociación de peces con misidáceos, ya que permite disponer de una fuente de alimento directa y a la vez de protección por mimetismo ante la presencia de depredadores.

En *X. brasiliensis* se observa un crecimiento relativamente rápido y altamente influenciado posiblemente

por variaciones de factores ambientales, como consecuencia de las fluctuaciones en alimentación debidas a la surgencia que ocurre en el área (FEBRES-ORTEGA & HERRERA 1975; OKUDA 1974; MULLER *et al.* 1989). Sin duda, el aumento de alimento, como consecuencia de este fenómeno, se evidencia en el aumento de inclinación de la pendiente de crecimiento. Sin embargo, para tener una noción más aproximada sobre el efecto del medio ambiente en el crecimiento de esta especie, se debería monitorear variables como la salinidad, temperatura, nitritos, materia orgánica en suspensión, clorofila *a*, lo cual proporcionaría una mayor capacidad de interpretación de la autoecología de la especie. Estas variables permitirían dar una idea del nivel de stress diario a que está sometida la larva y juvenil por cambios en las condiciones ambientales en el golfo de Cariaco al correlacionarlos con el crecimiento expresado a través del otolito. Así, el rápido crecimiento postlarvario en esta especie representa una ventaja fisiológica adicional que explica el grado de éxito poblacional de esta especie en nuestras costas.

#### AGRADECIMIENTO

Los autores agradecen al personal administrativo del IOV-UDO por facilitar el transporte y logística de muestreo. Igualmente la ayuda en el muestreo y soporte logístico de LUIS ORTEGA, CARLOS MORENO y TANIA RAMÍREZ, y de la traducción a cargo de JEREMY SCHWARTZBORD.

#### REFERENCIAS

- ALCANTARA, A., C. CARVALHO, N. FERREIRA, D. PEREIRA & S. PORTO. 1999. Distribution and recruitment of the silverside *Xenomelaniris brasiliensis* (Osteichthyes, Atherinidae) in the west continental margin of the Todos os Santos Bay, Bahia, Brazil. *Acta Biol. Leopold.* 21(1): 107-118.
- BALZA, M., M. LEMUS & B. MARIN. 2007. Tasa de crecimiento de larvas de *Sardinella aurita Valenciennes 1847* (Pises: Clupeidae) del Morro de Puerto Santo, Venezuela. *Interciencia* 32(5): 333-338.
- BARRIOS, A. 2002. *Periodicidad del reclutamiento y formación de cohortes juveniles en la sardina, Sardinella aurita Valenciennes 1847 (Pises: Clupeidae) en el Golfo de Cariaco*. Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad de Oriente, Cumaná.

- Venezuela, 49 pp.
- BARKMAN, R. 1978. The use of otolith growth ring to age young Atlantic silversides *Menidia menidia*. *Trans. Am. Fish. Soc.* 107:790-792.
- \_\_\_\_\_ & D. BENGSTON. 1987. The record of daily growth in otoliths of Atlantic silversides, *Menidia menidia*. *J. Fish Biol.* 31: 683-695.
- BROWN, D. & C. FUENTES. 2001. Validación de los depósitos diarios de incrementos en otolitos de larvas del pejerrey bonaerense *Odontesthes bonariensis* (Pisces, Atherinidae). Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Informe Técnico 69: 1-13.
- BROTHERS, E., C. MATHEWS & R. LASKER. 1976. Daily growth increments in otoliths from larval and adult fishes. *Fish. Bull.* 74: 1-8.
- CARREÑO, R. 1975. *Algunos aspectos de la biología del tinicalo, Xenomelaniris brasiliensis (Quoy & Gaimard) (Pisces Atherinidae), del Golfo de Cariaco, Edo. Sucre.* Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 43 pp.
- CARVALHO, J. 1953. Alimentacao de *Xenomelaniris brasiliensis* (Quoy & Gaimard) (Pisces:Atherinidae). *Bol. Inst. Biol. Mar. Univ. R. G Norte.* 4(1-2): 127-146.
- CERVIGÓN, F. 1966. *Los Peces Marinos de Venezuela.* Volumen I. Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Caracas, Venezuela, 274-277.
- \_\_\_\_\_. 1991. *Los Peces Marinos de Venezuela.* 2<sup>da</sup> Edición. Volumen I. Fundación Científica de Los Roques, Caracas, Venezuela, 425 pp.
- DEL RÍO, V., J. ROSAS, A. VELÁSQUEZ & T. CABRERA. 2005. Desarrollo embrionario y larval y tiempo de metamorfosis del pez tropical *Xenomelaniris brasiliensis* (Pisces: Atherinidae). *Rev. Biol. Trop.* 53(3-4): 503-513.
- FAVARO, L., S. LOPES & H. SPACH. 2003. Reprodução do peixe *Atherinella brasiliensis* (Quoy & Gaimard) (Atheriniformes: Atherinidae) em uma planície de maré adjacente à gamboa do Bagaçu, Bahía de Paranaguá, Paraná, Brasil. *Rev. Bras. de Zool.* 20: 501-506.
- FEBRES-ORTEGA, G. & L. HERRERA. 1975. Interpretación dinámica de algunas características oceanográficas de la Fosa de Cariaco, Mar Caribe. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente* 14(1): 3-29.
- GAUGHAN, D., W. FLETCHER & K. WHITE. 2001. Growth rate of larval *Sardinops sagax* from ecosystems with different levels of productivity. *Mar. Biol.* 139: 831-837.
- GLEASON, T. & D. BENGSTON. 1996. Size selective mortality of inland Silversides: evidence from otolith microstructure. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 125: 860-873.
- GUERRERO, R. 1984. *Alimentación natural y adaptaciones morfológicas al régimen alimentario de Coleotropis blackburni (Schultz, 1949), (Pisces: Atherinidae) de la Isla de Margarita.* Trab. Grad. Lic. Biología. Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela, 119 pp.
- IGLESIAS, M., E. BROTHERS & B. MORALES-NIN. 1997. Validation of daily increment deposition in otoliths. Age and growth determination of *Aphia minuta* (Pisces: Gobiidae) from the northwest Mediterranean. *Mar. Biol.* 129: 279-287.
- JORDAN, A. 1993. Age, growth and back-calculated birthdate distribution of larval jack mackerel, *Trachurus declives* (Pisces: Carangidae) from eastern Tasmanian coastal waters. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* 45:19-33.
- KINGSFORD, M. & J. CHOAT. 1985. The fauna associated with drift algae captured with a plankton-mesh purse seine. *Limnol. Oceanogr.* 30: 618-630.
- LINKOWSKI, T. 1996. Lunar rhythms of vertical migrations coded in otolith microstructure of North Atlantic lanternfishes, genus *Hygophum* (Myctophidae). *Mar. Biol.* 124: 495-508.
- MARÍN, B., O. DÍAZ & R. BRICEÑO. 1995. Aspectos descriptivos de los ovocitos y postlarvas de tinicalo, *Xenomelaniris brasiliensis* (Quoy y Gaimard) (Pisces: Atherinidae). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 34(1 & 2): 59-68.
- MARÍN, B., A. QUINTERO, D. BRUSSIÈRE & J. DODSON. 2003.

- Reproduction and recruitment of the whitemullet *Mugil curema* to a tropical lagoon (Margarita Island, Venezuela) as revealed by otolith microstructure. *Fish. Bull.* 101(4): 809-821.
- McFARLAND, W. & N. KOTCHIAN. 1982. Interaction between schools of fish and mysids. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11: 71-76.
- MICHEL V. & L. HUAQUÍN. 1985. Son útiles los otolitos para determinar la edad de las larvas de *Basilichthys australis*. En: *Resúmenes Jornadas de Ciencias del Mar, 24-26 mayo, Coquimbo, Chile*.
- MORALES-NIN, B. 1987. Métodos de determinación de la edad de los osteictios en base a estructuras de crecimiento. *Inf. Tecn. Inv. Pesq.* 143: 3-30.
- \_\_\_\_\_. 1992. Determinación del crecimiento de peces óseos en base a la microestructura de los otolitos. *FAO Documento Técnico de Pesca*. N° 322. Roma, FAO. 58 pp.
- MÜLLER-KARGER, F., C. McCLAIN, T. FISHER, W. ESALAS & R. VARELA. 1989. Pigment distribution in the Caribbean Sea: observations from space. *Prog. Oceanogr.* 23:23-64.
- NOLF, D. 1993. A survey of Perciform otoliths and their interest for phylogenetic analysis, with an iconographic synopsis of the percoidei. *Bull. Mar. Sci.* 52(1): 220-239.
- OKUDA, T. 1974. Fosa de Cariaco. Cuadernos Azules. III Conferencia de las Naciones Unidas sobre Derechos del Mar, Caracas, Venezuela. 15:91-109.
- Pajuelo, J. & J. Lorenzo. 2000. Biology of the sand smelt, *Atherina presbyter* (Teleostei: Atherinidae), off the Canary Island (central-east Atlantic). *Enviro. Biol. Fish.* 59:91-97.
- PEÑAILLO, J. & ARAYA M. 1996. Momento de formación y periodicidad de los microincrementos de crecimiento en otolitos de larvas de pejerrey (*Austromenidia regia*) mantenidas en laboratorio. *Invest. Mar.* 24: 32-38.
- Sandknop, E., B. Sumida & H. Moser. 1983. Early Life History Description. In: *Ontogeny and Systematic of Fishes. An American Society of Ichthyologists and Herpetologists*. Special Publication (1): 23-24.
- SECOR, D., J. DEAN & E. LABAN. 1992. Otolith removal and preparation for microstructural examination. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 117: 19-57.
- SOKAL, R. & F. ROHLF. 1981. *Introducción a la bioestadística*. Ed. Reverté, S.A. Barcelona, España, 361 pp.
- THORROLD, S. & D. WILLIAMS. 1989. Analysis of otolith microstructure to determine growth histories in larval Cohorts of tropical herring (*Herklotsichthys castelnaui*). *Can. J. Aquat. Sci.* 46: 1615-1624.
- \_\_\_\_\_, C. JONES, S. CAMPANA, J. McLAREN & J. LAM. 1998. Trace element signatures in otoliths record natal river of juvenile American shad (*Alosa sapidissima*). *Limnol. Oceanogr.* 43(8): 1826-1835.

RECIBIDO: Abril 2009

ACEPTADO: Febrero 2010



## Research paper

## Utility of mixed effects models to inform the stock structure of whiting in the Northeast Atlantic Ocean



Alexander Barrios<sup>a</sup>, Bruno Ernande<sup>b</sup>, Kelig Mahé<sup>b</sup>, Verena Trenkel<sup>a</sup>,  
Marie-Joëlle Rochet<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup>Ifremer, rue de l'Île d'Yeu, Nantes, France

<sup>b</sup>Ifremer, 150 quai Gambetta, Boulogne-sur-Mer, France

## ARTICLE INFO

## Article history:

Received 18 October 2016

Received in revised form 7 February 2017

Accepted 8 February 2017

Handled by A.E. Punt

## Keywords:

Growth

Whiting

North East Atlantic

Otolith

von Bertalanffy growth model

Mixed effects models

## ABSTRACT

Stock structure of whiting (*Merlangius merlangus*) in the North East Atlantic is unclear. This study uses mixed effects models to analyse growth variability as a way to investigate stock identification. Growth trajectories for 634 individuals and length-at-age data for 78,686 individuals were analysed for spatial coherence and temporal synchrony in the parameters of the von Bertalanffy growth model. Growth was found to differ among most ICES divisions, and temporal fluctuations were poorly synchronized between areas. This study illustrates how growth analyses can contribute to stock identification, in addition to other data.

© 2017 Elsevier B.V. All rights reserved.

## 1. Introduction

Stock structure of whiting (*Merlangius merlangus*) in the North East Atlantic is unclear. Biological, stock assessment and fisheries management units do not coincide for whiting (Fig. 1) (Reiss et al., 2009). The general genetic structure of whiting in the area seems to be indistinct, suggesting a single wide-ranging population, except in the North Sea where distinct sub-populations have been reported (Charrier et al., 2007). Meanwhile, the species is assessed by the International Council for the Exploration of the Sea (ICES) as eight separate stocks, one of which includes the North Sea and Eastern English Channel (Reiss et al., 2009). In contrast, the Celtic Sea, Irish Sea and Bay of Biscay are considered separate stock units whereas available genetic evidence suggests they might belong to a single stock, while the North Sea, for which more genetic structure has been reported, is assessed as a single unit. However, genetic analyses are not always sufficient to delineate stock units for management (Lowe and Allendorf, 2010), especially those based on neutral markers (Nielsen et al., 2009), which were used by Charrier et al. (2007). Moreover, the practice of stock identification nowadays relies on multiple multidisciplinary analyses.

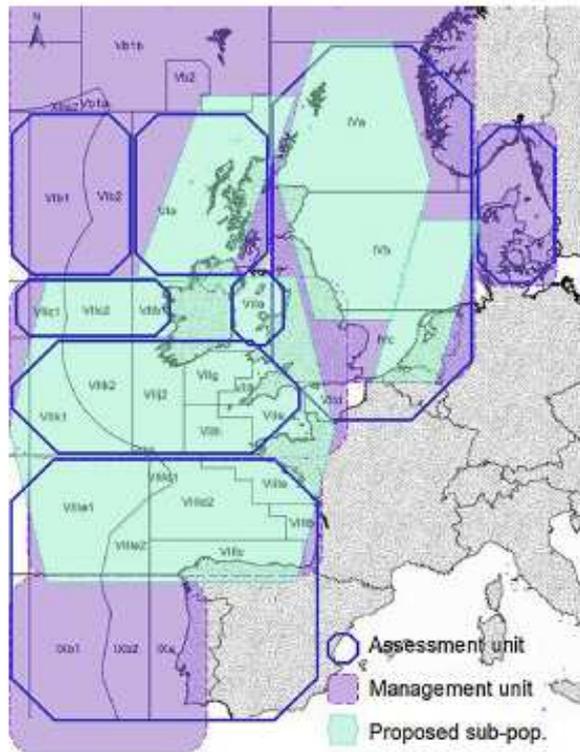
Further, phenotypic differences can be relevant for management (Cadrin et al., 2014), even if they are hardly detectable using genetic methods (Nielsen et al., 2009).

Life history traits can contribute to identify stock structure, either at an early stage when no other data are available, or to provide context for stock structure dynamics (McBride, 2014). Growth characteristics have been used for a long time to help identify stock structure (e.g., Abaunza et al., 2008; Macdonald et al., 2013; McBride, 2014; Sequeira et al., 2012). Since growth, as other life history traits, is determined by genetics, demographics, and the environment, the responses of population components to environmental drivers can also contribute to delineation of stock units (Heino, 2014; McBride, 2014). Environmental drivers are taken here in a broad sense, as opposed to intrinsic, inherited characteristics. For whiting these drivers may include temperature and population density (Baudron et al., 2014; Hunter et al., 2016; Lauerburg et al., 2015).

Calcified structures such as scales or otoliths are often used for ageing fish. Growth at the population level is then analysed from age-length relationships. Moreover, measuring daily or annual growth increments on otoliths allows individual growth trajectories to be reconstructed to better appraise scales of variability (Panfili et al., 2002).

Mixed effects models are increasingly used in fisheries biology (Thorson and Minto, 2015). Recently, they have been applied to

\* Corresponding author at: Ifremer, B.P. 21105, 44311 Nantes Cedex 03, France.  
E-mail address: [mjrochet@ifremer.fr](mailto:mjrochet@ifremer.fr) (M.-J. Rochet).



**Fig. 1.** Map of whiting stock structures in the North East Atlantic: management units (dotted lines, Reiss et al., 2009), assessment units (continuous lines, <http://www.ices.dk/community/advisory-process/Pages/Latest-advice.aspx>), and stock structure suggested by recent genetic studies (dashed lines, Charrier et al., 2007). ICES divisions are shown in black as a background: IVa Northern North Sea, IVb Central North Sea, IVc Southern North Sea, VIId Eastern English Channel, VIIe,g,h,j Celtic Sea, and VIIIab Bay of Biscay.

analyse growth at various levels and explain variability caused by environmental and/or intrinsic factors (Morrongiello and Thresher, 2015; Shelton et al., 2013; Vincenzi et al., 2014).

Here mixed effects models were used to analyse growth variability of whiting in the North East Atlantic. The main aim was to examine whether this kind of analysis could contribute to stock identification. First, individual growth trajectories for whiting collected in the southern North Sea, the Eastern English Channel, and the Celtic Sea from 2007 to 2015 were analysed. The difference between areas in estimated parameters of the von Bertalanffy growth model was examined as a potential criterion to differentiate stock units. Second, age-length data were gathered for a larger sample of individuals collected in the same areas plus the Bay of Biscay from 1996 to 2015. Again, differences in growth parameters between areas were used to identify spatial units with homogeneous growth characteristics. For the Northern and Central North Sea, for which length of time series was sufficient, time trends in growth parameters and their response to population density and temperature were also examined.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Study area and data sources

Whiting is a small gadoid species living in temperate waters in the north-eastern Atlantic, as well as in the Mediterranean and Black Seas. Juvenile whiting feed on plankton in coastal waters

(5–30 m depth), while adults are found down to 200 m depth, and also eat fish and benthic invertebrates (Pinnegar et al., 2003). Whiting live 10–20 years and can reach up to 70 cm (Cohen et al., 1990). Minimum landing size for whiting in the whole ICES area is 27 cm.

Data analysed in this study were collated from two sources: scientific bottom trawl surveys and market sampling of French landings. Trawl surveys included: the International Bottom Trawl Survey (IBTS) carried out annually in quarter 1 in the North Sea, and in quarter 4 in the Celtic Sea and Bay of Biscay, and the Channel Groundfish French Survey (CGFS) carried out in quarter 3 in the Eastern English Channel. These surveys used a stratified random design. At each station, standard 30' hauls were carried out, and the whole catch was identified and length-measured. For selected species, sex was determined, and individuals were randomly selected from each length-class for otolith extraction (see further details on sampling protocol in ICES, 1996). Landings were sampled year-round from fish auctions covering the main ports where whiting is landed, using a métier-based sampling strategy (Leblond et al., 2008). As for surveys, individuals were randomly sampled stratified by sex and length-class. Market samples provided 0–23% of individual fish data depending on area.

Sagittal otoliths were extracted from the cranial cavity to determine fish age. The right sagittal otolith was embedded in epoxy resin and transverse sections through the core (nucleus) were cut with a precision saw (blade thickness: 0.3 mm). Two transverse sections were examined using  $\times 50$  magnification connected to a video camera and an image-analysis system (TNPC software, [www.tnpc.fr](http://www.tnpc.fr)). Yearly growth increments were assumed to consist of an opaque and a translucent band. Age was determined by counting these increments following the internationally agreed method (Easey et al., 2005; Ross and Hüsey, 2013). For a subset of otoliths, the width of annual increments was measured in addition to being counted. From both the survey and landings samples two data sets were prepared: (i) individual growth trajectories based on increment widths (see details below and Table S1) and (ii) population length-at-age using length- and age-at-capture (Table S2, Figs. S1, S2).

Environmental data used to explain variations in growth included annual average water column temperature for the whole area, from the sea surface down to 200 m depth, as predicted by hydrodynamic simulation models (Huret et al., 2013; see <http://marine.copernicus.eu/>). Intra-specific competition was described by whiting density averaged over the whole area, estimated from the fish trawl survey IBTS.

### 2.2. Data analysis

Continuous age was calculated based on the number of growth increments plus a fraction of year equal to the date of capture minus estimated date of birth. Dates of birth were set to the spawning peak in each area – 15 January in the Bay of Biscay, 15 March in the Celtic Sea, 1st of March in the English Channel, and 15 May in the North Sea (Carpentier et al., 2009; Gibb et al., 2004; Hehir, 2003; Hislop, 1984; Riley et al., 1986).

For reconstructing individual growth trajectories the relationship between total fish length  $L_t$  and otolith radius  $R_t$  at capture age  $t$  was modelled by a power function:

$$L_t = a + bR_t^c \quad (1)$$

where  $a$ ,  $b$ , and  $c$  are regression coefficients.

Total length at age  $i$  could then be estimated (back-calculated) from measurements of annual otolith radii  $R_i$  as (Vigliola et al., 2000):

$$L_i = a + \exp \left[ \ln(L_0 - a) + \frac{[\ln(L_i - a) - \ln(L_0 - a)] \times [\ln R_0 - \ln R_i]}{[\ln R_0 - \ln R_i]} \right] \quad (2)$$

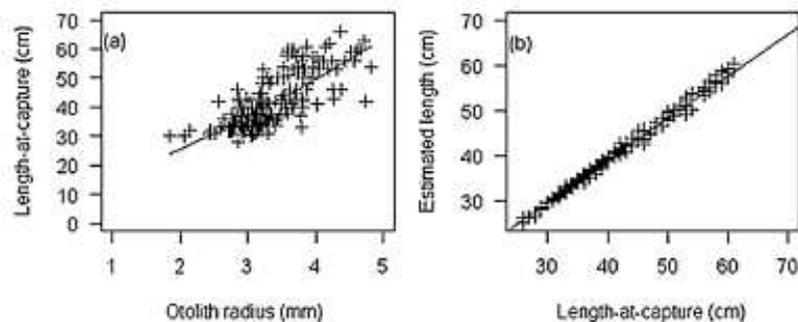


Fig. 2. (a) Total fish length – otolith radius non-linear regression for female whiting, all areas ( $n = 390$ ). (b) Model-based estimated total length versus length-at-capture for female whiting. Slope = 0.96 (Sd 0.004),  $R^2 = 0.99$ ,  $n = 390$ .

where length-at-age 0 is  $L_0 = a + bR_0^c$  and  $R_0$  is the corresponding otolith radius.  $R_0 = 0.0096$  mm was assumed based on information available for sole (*Solea solea*) (Claireaux, 2013). A sensitivity analysis, with  $R_0$  varying from 0.0048 to 0.0192 mm, showed that this value provided the best fit for reconstructed length-at-capture (Fig. 2).

Eq 2 assumes allometry rather than isometry between fish and otolith size, thereby addressing a shortcoming of many back-calculation models (Francis, 1990). Individual growth trajectories were reconstructed for individuals caught at  $t = 6$  years or older; younger fish were not included to allow a good estimation of all growth parameters, including asymptotic length.

Individual growth trajectories and population length-at-age data per cohort were modelled separately by the von Bertalanffy growth model:

$$L_a = L_\infty [1 - \exp(-k(a - t_0))] + \varepsilon_a \quad (3)$$

$$\varepsilon_a \sim N(0, \sigma^2)$$

where  $a$  is age,  $L_\infty$  asymptotic length,  $k$  growth rate, and  $t_0$  hypothetical age at length 0.

The three parameters of this model were estimated by mixed effects models. Models were selected based on the Akaike information criteria (AIC). Separate analyses were carried out for males and females, given the known sexual size dimorphism in this species (Keyl et al., 2015).

The relative importance of individual versus spatial variation in growth indicative of separate stocks was estimated by examining the best model for individual growth trajectories among models with (i) random effects for individual fishes for  $L_\infty$ ,  $k$ , and  $t_0$  common to all areas; (ii) random effects for individuals nested in three areas for  $L_\infty$ ,  $k$ , and  $t_0$ , and (iii) same as (ii) but with four areas. Thus in case (i) asymptotic length for individual  $i$  in area  $j$  was modelled as  $L_{\infty ij} = \bar{L}_\infty + d_{ij}$  where  $d_{ij} \sim N(0, \sigma_d^2)$ . In case (ii) and (iii) the model was  $L_{\infty ij} = \bar{L}_\infty + e_j + d_{ij}$  with  $e_j \sim N(0, \sigma_e^2)$  and  $d_{ij}$  as before.

Spatial variation in growth was also examined by fitting mixed effects models to the population length-at-age data. In this case only random effects  $e_j$  for areas were used. At both the individual and population levels, various combinations of ICES divisions based on Fig. 1 were tested as area effects, and the best model was retained. The ICES division grouping of this best model was taken as indication of spatial stock structure.

Potential differences in response to environmental variation among ICES divisions were investigated by estimating growth parameters by cohort within area (fixed effect for cohort nested in ICES division) and comparing the time series of cohort-specific growth parameter estimates. Growth parameter estimates by cohort were further related by linear regression to environmental conditions (water temperature and survey-based whiting density

Table 1

Results of non-linear regression between total body length  $L_t$  and otolith radius  $R_t$  for female and male whiting  $L_t = a + bR_t^c$ . Sd Standard deviation, n number of individuals.

	Parameter estimates						$R^2$	n
	a	Sd(a)	b	Sd(b)	c	Sd(c)		
Females	0.31	0.11	6.12	6.49	1.35	0.53	0.75	390
Males	0.33	0.01	3.53	1.23	2.57	0.96	0.76	266

in each ICES division) in the year of birth. A different response of growth to these potential factors of growth variability, that is, a significant interaction between area and a given environmental factor, would suggest different stock units.

Each analysis was carried out on a subset of the data to ensure a sufficient number of observations for each factor level, and a reasonable balance between the number of observations per level (Table S2).

### 3. Results

#### 3.1. Length back calculation

The relationship between total fish length and otolith radius at capture was curvilinear as can be seen from the positive values for  $c$  in Eq. (1), and much more so for males than females (Table 1, Figs. 2a, S3). The resulting model provided accurate predictions of total length-at-capture (Fig. 2b). Reconstructed individual growth trajectories showed a wide variability both within and between ICES divisions (Fig. 3 and Fig. S4).

#### 3.2. Analysis of individual growth trajectories

Models with individual random effects for all the three parameters were selected as best models for both males and females. All three growth parameters of the von Bertalanffy model (Eq. (3)) were found to differ between areas; the best fit and most parsimonious model was model (ii) with three areas: Celtic Sea, English Channel, and North Sea (Southern and Central North Sea grouped, Table 2). Variability between individuals within these three areas ( $\sigma_w$ ) was generally of similar magnitude to the variability between areas ( $\sigma_b$ ) except for  $L_\infty$  for females, which had larger variability between than within areas (Table 3).

We found no significant difference in individual growth parameters between fish caught in the southern vs central North Sea (Table 2). In contrast, most of fish caught in the English Channel grew faster (larger  $k$ ) to a smaller asymptotic size ( $L_\infty$ ) than those caught in the North Sea. Fish caught in the Celtic Sea generally grew at slower rate and to larger asymptotic size than in the

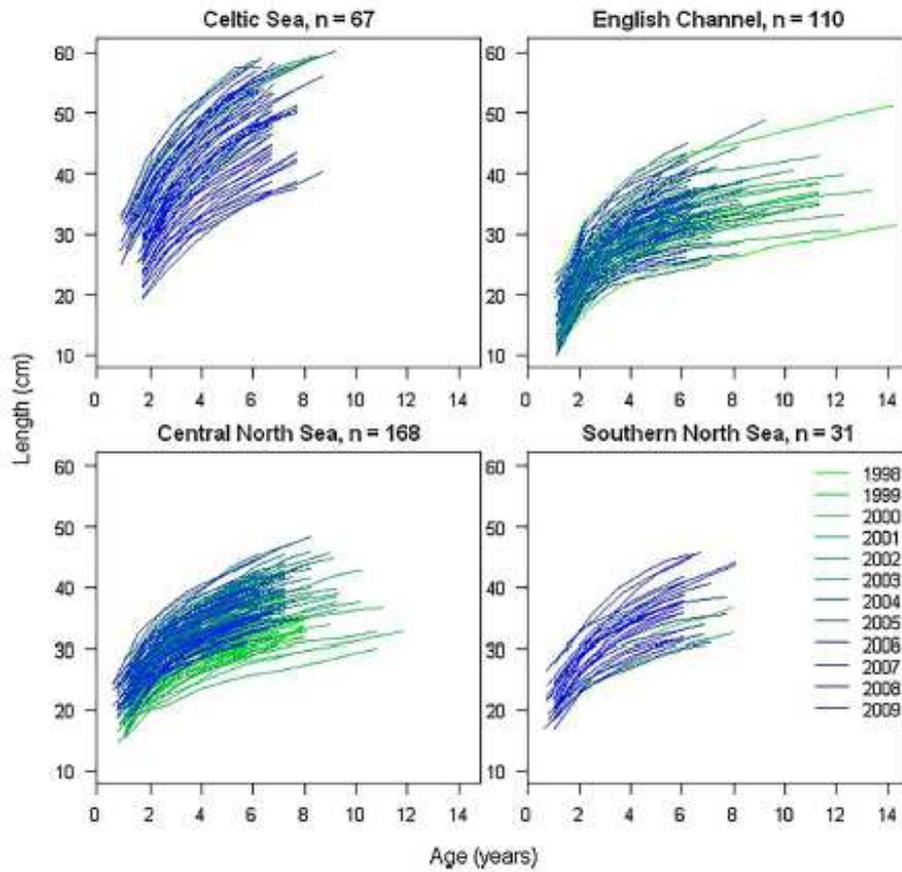


Fig. 3. Reconstructed female individual growth trajectories per ICES division. Each cohort (year of birth) is plotted with a different colour.

**Table 2**  
Model selection for individual growth trajectories. AIC Akaike Information Criterion for models by sex: (i) random effect for individuals and (ii–iii) random effect for individuals nested in random effect for areas (ii: 3 areas – Central and Southern North Sea, Eastern English Channel, Celtic Sea, iii: 4 areas – Central North Sea, Southern North Sea, Eastern English Channel, Celtic Sea) for the three growth parameters of the von Bertalanffy model. Selected models are in bold.

Model	Degrees of freedom	Females	Males
(i) Indiv.	10	8620.8	4787.5
<b>(ii) Area (3 levels)/Indiv</b>	<b>16</b>	<b>8093.8</b>	<b>4553.8</b>
(iii) Area (4 levels)/Indiv	16	8100.8	4559.5

correlated ( $R = -0.49$  for females), and there was a strong, negative correlation ( $R = -0.92$  for females) between  $L_{\infty}$  and  $k$  estimates (Table 3, Fig. 4). Correlation between parameters did not seem to be determined by age-at-capture (Figs. 4, S5), which indicated that the number of observations available for each individual did not influence estimation. Females generally grew to larger sizes than males, with the largest difference found in the Celtic Sea. Females also grew faster than males, except in the Celtic Sea.

### 3.3. Spatial analysis

other divisions (Fig. 4). Estimates of  $k$  and  $t_0$  were positively correlated ( $R = 0.79$  for females). Estimates of  $L_{\infty}$  and  $t_0$  were negatively

At the population level, growth was found to differ between all ICES divisions for males, whereas no difference could be found between the Bay of Biscay and English Channel for females (Table 4).

**Table 3**  
Fixed and random effects estimates for whiting individual growth parameters. Females: 376 individuals, 2610 observations; males: 256 individuals, 1760 observations.

Parameter	Females			Males		
	$L_{\infty}$	$t_0$	$k$	$L_{\infty}$	$t_0$	$k$
Fixed effect	44.77	-0.95	0.35	36.11	-1.06	0.35
$\sigma_b$	9.83	0.49	0.07	3.73	0.60	0.06
Correlation with $L_{\infty}$		-0.490	-0.924		0.228	-0.722
Correlation with $t_0$			0.786			0.515
$\sigma_w$	5.40	0.60	0.09	3.39	0.73	0.10
Correlation with $L_{\infty}$		-0.125	-0.372		-0.500	-0.627
Correlation with $t_0$			0.737			0.797
Residual		0.52			0.41	

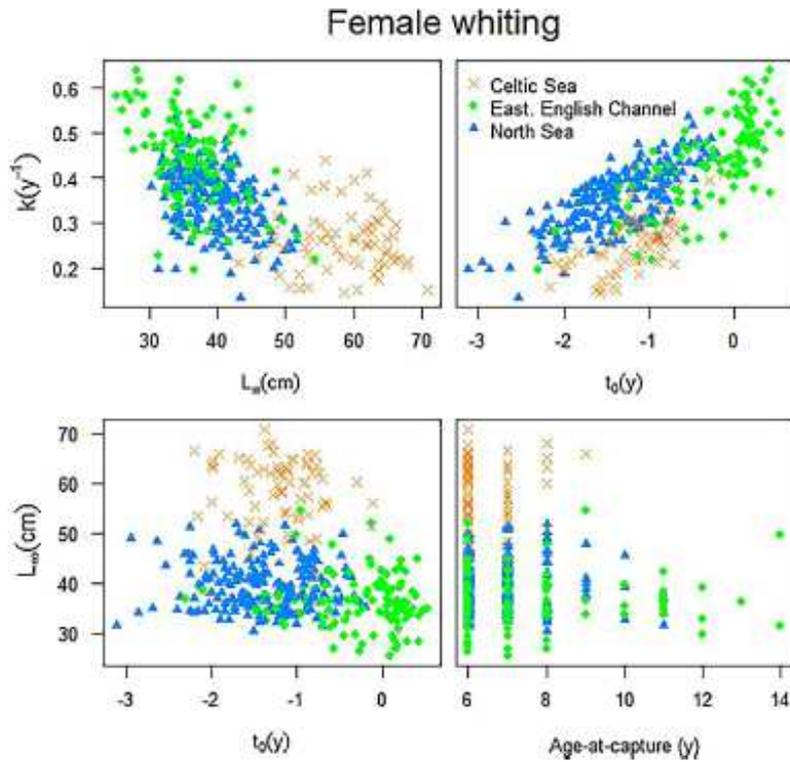


Fig. 4. Estimates of individual growth parameters from the mixed effects model of individual growth trajectories of female whiting.

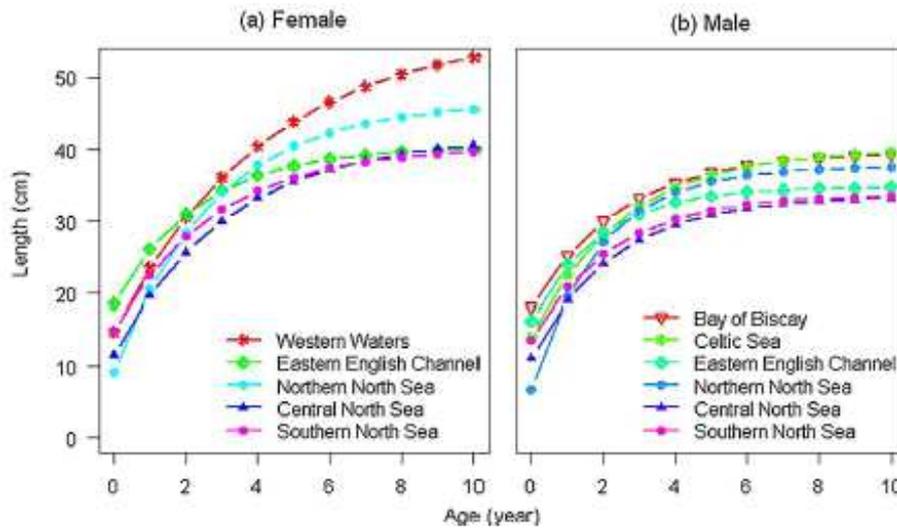


Fig. 5. Population-level growth curves per area for (a) female and (b) male whiting. Areas are as identified as significantly different from each other by the model selection procedure (see Table 4). Western Waters: Celtic Sea and Bay of Biscay grouped.

For both sexes, models with North Sea divisions (South, Central, North) separated were always preferred to models with any combination of these divisions (all combinations were tried, some are shown in Table 4). Variability between areas  $\sigma_b$  was lower than residual variability for males, whereas a larger part of variability

could be described by spatial differences in  $L_{\infty}$  for females (Table 5). Again a high, negative correlation between  $L_{\infty}$  and  $k$  estimates was found for both sexes (Table 5). Females grew to the largest sizes in Western Waters (Bay of Biscay and English Channel combined), and intermediate size in the Northern North Sea; initial size was

**Table 4**

Model selection for grouped areas-level growth models: Akaike Information Criterion for models by sex: area random effect on the three growth parameters (i) North Sea, Eastern English Channel, Celtic Sea, Bay of Biscay; (ii) North Sea and Eastern English Channel, Celtic Sea, Bay of Biscay; (iii) Northern and Central North Sea, Southern North Sea and Eastern English Channel, Celtic Sea, Bay of Biscay; (iv) Northern North Sea, Central North Sea, Southern North Sea, Eastern English Channel, Celtic Sea, Bay of Biscay; (v) Northern North Sea, Central North Sea, Southern North Sea, Celtic Sea, Eastern English Channel and Bay of Biscay; and (vi) Northern North Sea, Central and Southern North Sea, Celtic Sea, Eastern English Channel and Bay of Biscay. Selected models are in **bold**. NC model did not converge.

Model, no areas	Degrees of freedom	Females	Males
(i) 4	10	63503	51358
(ii) 3	10	64303	NC
(iii) 4	10	63592	51840
(iv) 6	10	62414	<b>49676</b>
(v) 5	10	<b>62409</b>	50280
(vi) 4	10	62659	50414

**Table 5**

Random effects estimates for whiting growth parameters, spatial analysis at population level. Females: 10735 observations, 5 areas (Northern North Sea, Central North Sea, Southern North Sea, Celtic Sea, Eastern English Channel and Bay of Biscay); males: 9105 observations, 6 areas (Northern North Sea, Central North Sea, Southern North Sea, Eastern English Channel, Celtic Sea, Bay of Biscay).

Level/Parameter	Females		Males	
	Estimate	Correlation	Estimate	Correlation
Area	$\sigma_a$		$\sigma_a$	
$L_\infty$	7.22	$L_\infty$	2.81	$L_\infty$
$t_0$	0.29	-0.024	0.37	-0.151
$k$	0.07	-0.867	0.098	-0.401
Residuals	4.41		3.68	

**Table 6**

Temporal correlation coefficients between Northern North Sea and Central North Sea estimates of growth parameters. Significant correlations at  $\alpha = 0.05$  are in **bold**.

	Females	Males
$L_\infty$	0.31	<b>0.54</b>
$k$	0.29	<b>0.45</b>

largest in the English Channel (Fig. 5a). Male growth patterns were similar, except for the largest initial size found in the Bay of Biscay (Fig. 5b).

### 3.4. Temporal analysis

Time series of estimated cohort-specific growth parameters differed between the Northern and Central North Sea (Fig. 6). Temporal fluctuations of female growth parameters were not significantly correlated (asynchronous) between the Northern and Central North Sea, while males varied in moderate synchrony (Table 6; Fig. 6). Both temperature and density were found to affect at least one growth parameter, with different strengths depending on sex (Table 7). There was sometimes an additional area effect, suggesting differences in growth parameters between areas that was not entirely explained by this factor. However, the interactions between factors and area were never significant, suggesting that there is no difference in response to the environment between the Northern and Central North Sea (Table 7).

## 4. Discussion

Both at the population and individual levels, we found differences in whiting growth between the North Sea, English Channel, and Celtic Sea. In contrast, the analysis of individual growth trajectories did not provide evidence for a difference between the Southern and Central North Sea, whereas the analysis at the

population level did. The time-series analysis confirmed differences in growth fluctuations between the Northern and Central North Sea, but did not provide evidence of differential responses to the environment between these areas. Overall, our results suggest that the current assessment and/or management units might deserve revision, by considering defining separate stock units for the Celtic Sea, English Channel, and perhaps even within the North Sea. The latter result is consistent with the results of the genetic study by Charrier et al. (2007), and with different trends in Spawning Stock Biomass reported for southern and northern North Sea whiting, which was interpreted to suggest different sub-populations (Holmes et al., 2014).

The discrepancy between the results for the individual growth trajectories analysis (no difference between Southern and Central North Sea) and the spatial analysis at the population level (Southern, Central and Northern North Sea different) could result from their different spatial or temporal data coverages. Spatial data coverages differed since the Northern North Sea could not be included in the individual analysis due to lack of data, whereas this area seems to display the most contrasting growth curves. However, grouping the Southern and Central North Sea at the population level did not result in better model fits than keeping those areas separated. Thus, the difference in spatial coverage does not explain the inconsistency. Temporal coverage also differed, with the individual analysis spanning 1997–2009, and the population-level analysis 2005–2012. The results of the temporal analysis showed that growth parameters fluctuated widely in time, thus temporal differences might indeed contribute to the discrepancy. Moreover, individual growth curves displayed a wide diversity of shapes (Figs. 3, S4), which might be better captured by the analysis of individual trajectories than of length-at-age at the population level. In addition, a larger sample size could be achieved for the population level analysis, potentially resulting in a higher power.

This study suggests that growth analysis can contribute to stock identification. Given the high between-individual variability in growth, large differences are required to provide statistical significance. For example, given the size of the standard deviation of the random effect for female whiting individuals ( $\sigma_w$  in Table 3), a difference of least 4 cm in  $L_\infty$ , or  $0.12 \text{ yr}^{-1}$  in  $k$ , is required to be able to detect a difference with a 0.05 type I error risk. However, differences of this magnitude or larger were actually found between areas. Obviously these results do not provide a definite answer to the question, however, they can contribute to inform interdisciplinary stock identification as outlined by Cadrin et al. (2014). Differences in asymptotic size as large as 20 cm, or in growth rate as large as  $0.3 \text{ yr}^{-1}$ , as found between the Celtic Sea and English Channel or even between the Northern and Southern North Sea, are relevant to stock identification, as they might result in quite contrasted productivities and responses to fishing. Mixed effect models proved useful tools to this endeavour, as they provide a parsimonious method to analyse variances at several nested levels.

Consistently with previous findings (e.g., Baudron et al., 2014; Hunter et al., 2016; Trenkel et al., 2015), we found some evidence of negative impacts of warmer temperatures on asymptotic size, and some density-dependence in growth rate. As outlined by Hunter et al. (2016), growth varies in response to many drivers and a study of their respective influence would require a careful, case-specific selection of the variables and time delays. This was not the purpose of this study, which was rather meant to illustrate a methodology to evidence differential stock responses to the environment.

Potential methodological weaknesses of this study include the use of samples collected using length-stratification and the parameterization of the von Bertalanffy growth model. Length-stratified data have been shown to result in potentially biased estimates of mean length-at-age (Bettoli and Miranda, 2001). This is partly corrected for here by the analysis of cohorts rather than years,

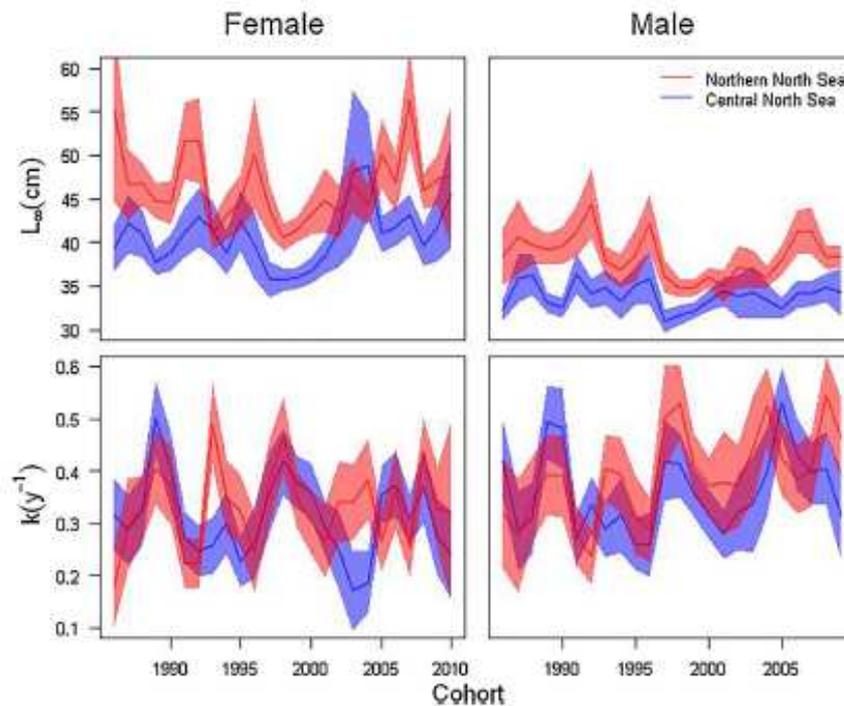


Fig. 6. Time series of growth parameter estimates per division for female and male whiting, with 95% confidence intervals.

Table 7

Selection of explanatory variables for temporal (cohort) variation in parameters of von Bertalanffy growth model by sex: P-values for comparison of nested models of increasing complexity (type I analysis of variance). For each factor (temperature and whiting density), the first line (a) is the P-value of a linear model with the factor (temperature or density) as single explanatory variable; the next two lines are P-values for comparison with the model on the line above, with (b) area effect added to the factor, and (c) interaction between the factor and area.

Explanatory variables	Female			Male		
	$L_{\infty}$	$k$	$t_0$	$L_{\infty}$	$k$	$t_0$
(a) Temperature	<b>0.018</b>	0.29	<b>0.005</b>	$1 e^{-5}$	0.88	0.24
(b) + area	$4 e^{-6}$	0.90	0.29	$2 e^{-5}$	0.015	0.003
(c) + temp $\times$ area	0.71	0.68	0.73	0.43	0.14	0.15
(a) Density	0.08	0.92	<b>0.03</b>	0.88	$7 e^{-7}$	$2 e^{-6}$
(b) + area	$2 e^{-5}$	0.18	0.005	$6 e^{-10}$	0.39	0.009
(c) + density $\times$ area	0.90	0.30	0.86	0.53	0.57	0.77

and by balancing the data across cohorts. The high correlation found between the estimated growth parameters could be seen as an artefact of the von Bertalanffy growth model parameterization (Schnute, 1981). However, a different parameterization was tried and resulted in similarly high correlations (Table S3, to be compared to Table 3). Recent bio-energetic modelling studies suggest that there is indeed a biological, negative correlation between  $L_{\infty}$  and  $k$ , which results from the interactions between growth and maturation processes (e.g., Brunel et al., 2013; Lester et al., 2004; Quince et al., 2008).

#### Acknowledgements

We are grateful to the captains and crews of the vessels and scientists working onboard and at the laboratory for assistance with sampling, and Jean-Louis Dufour and Robert Bellail for age readings. We thank Philippe Vernon and Didier Gascuel for fruitful discussions during the development of this study, and three anonymous reviewers for their helpful comments on earlier versions of this manuscript. This study was supported by the Data

Collection Framework (DCF; EC Reg. 199/2008, 665/2008; Decisions 2008/949/EC and 2010/93/EU).

#### Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2017.02.005>.

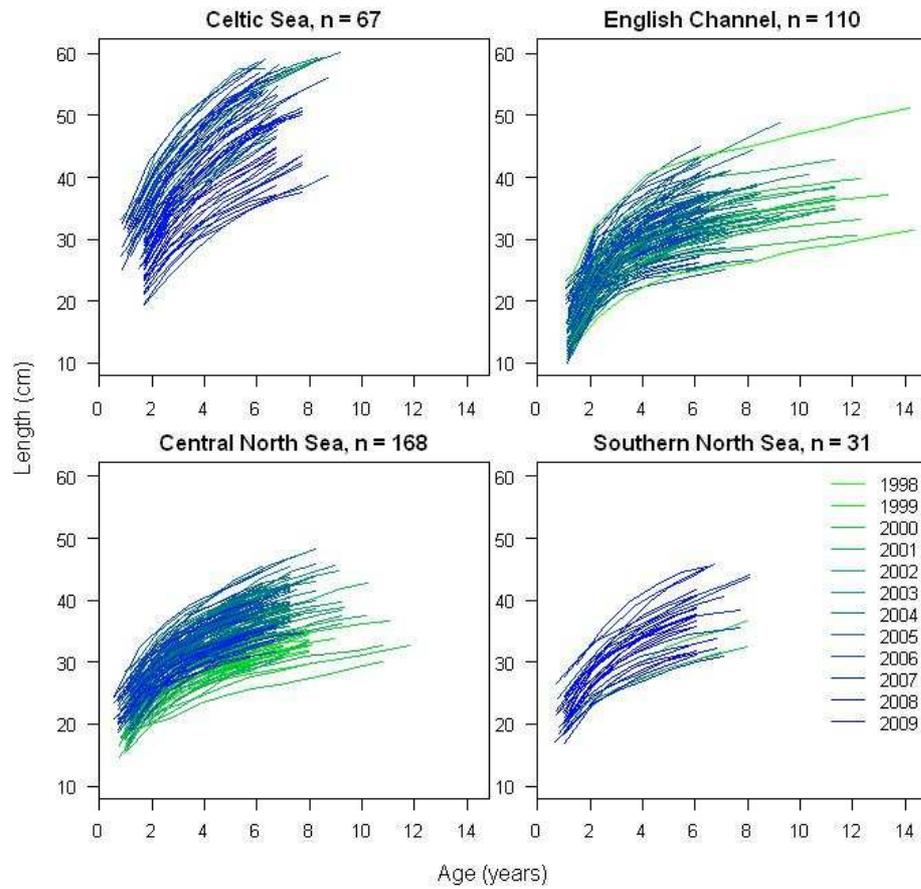
#### References

- Abuinza, P., Gordo, L.S., García Santamaría, M.T., Iversen, S.A., Murta, A.G., Gallo, E., 2008. Life history parameters as a basis for the initial recognition of stock management units in horse mackerel (*Trachurus trachurus*). *Fish. Res.* 89, 167–180.
- Baudron, A.R., Needle, C.L., Rijnsdorp, A.D., Marshall, C.T., 2014. Warming temperatures and smaller body sizes: synchronous changes in growth of North Sea fishes. *Glob. Chang. Biol.* 20, 1023–1031.
- Bettoli, P.W., Miranda, L.E., 2001. Cautionary note about estimating mean length at age with subsampled data. *N. Am. J. Fish. Manage.* 21, 425–428.
- Brunel, T., Ernande, B., Mollet, F.M., Rijnsdorp, A.D., 2013. Estimating age at maturation and energy-based life-history traits from individual growth trajectories with nonlinear mixed-effect models. *Oecologia* 172, 631–643.

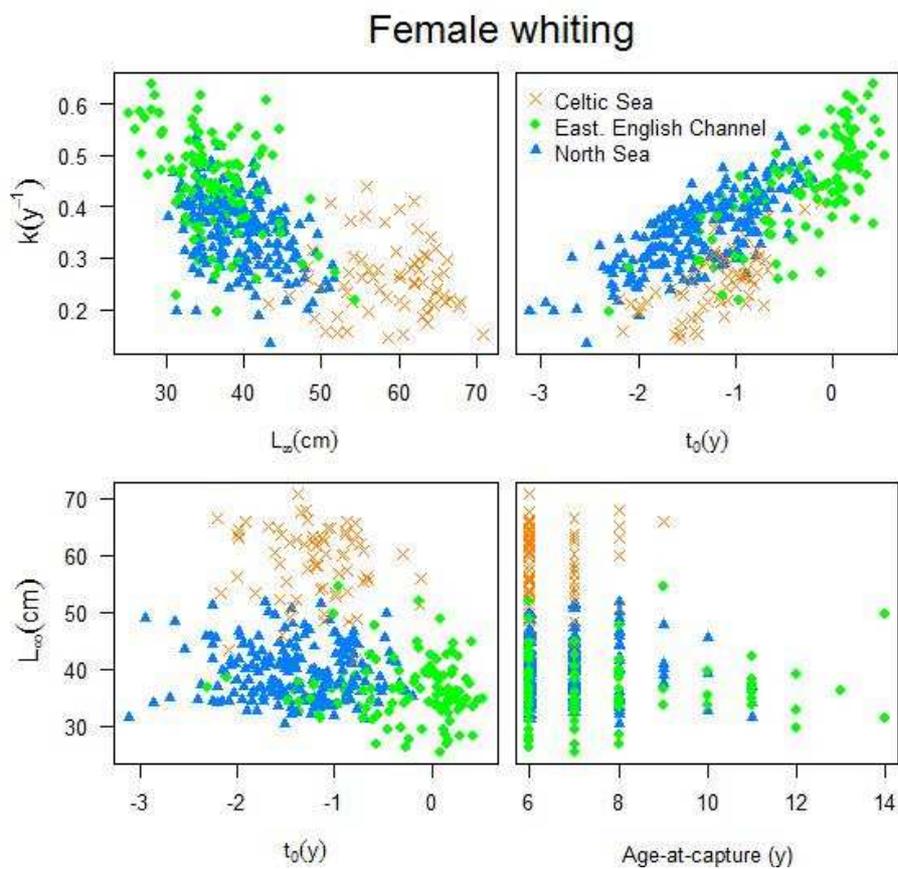
- Cadrin, S.X., Kerr, L.A., Mariani, S., 2014. Interdisciplinary evaluation of spatial population structure for definition of fishery management units. In: Cadrin, S.X., Kerr, L.A., Mariani, S. (Eds.), *Stock Identification Methods: Applications in Fisheries Science*, 2nd edition. Elsevier, London, pp. 535–552.
- Carpentier, A., Martin, C.S., Vaz, S., 2009. Channel Habitat Atlas for Marine Resource Management, Final Report (CHARM). Ifremer, Boulogne-sur-mer, p. G26.
- Charrier, G., Coumbs, S.H., McQuinn, I.H., Laroche, J., 2007. Genetic structure of whiting *Merlangius merlangus* in the northeast Atlantic and adjacent waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 330, 201–211.
- Claireaux, M., 2013. Changements Temporels De Traits d'histoire De Vie Chez La Sole De Manche Est. Mémoire De Master 1. Université de Bretagne Occidentale, Brest 27.
- Cohen, D.M., Inada, T., Iwamoto, T., Scialabba, N., 1990. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes): an annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers, and other gadiform fishes known to date. In: FAO Fish. Synop. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Easey, M., Henderson, G., Shanks, A.M., 2005. Report of the Whiting (*Merlangius merlangus*) Otolith Exchange Scheme 2004 and Workshop 2005. Cefas Lowestoft, England, 17–20 October 2005 [http://www.ices.dk/community/Documents/PGCCDBS/whg\\_agewik2005.pdf](http://www.ices.dk/community/Documents/PGCCDBS/whg_agewik2005.pdf), p.80.
- Francis, R.I.C.C., 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *J. Fish Biol.* 36, 883–902.
- Gibb, F.M., Wright, P.J., Gibb, I.M., O'Sullivan, M., 2004. Haddock and whiting spawning areas in the North Sea and Scottish west coast. In: Fisheries Research Services, Internal Report 11/04, pp. 11.
- Hehir, T., 2003. Age, growth and reproductive biology of whiting *Merlangius merlangus* in the Celtic Sea. In: Master of Science in Fisheries and Marine Biology. Galway-Mayo Institute of Technology, Galway, Ireland.
- Heino, M., 2014. Quantitative traits. In: Cadrin, S.X., Kerr, L.A., Mariani, S. (Eds.), *Stock Identification Methods: Applications in Fisheries Science*, 2nd edition. Elsevier, London, pp. 59–76.
- Hislop, J.R.G., 1984. A comparison of the reproductive tactics and strategies of cod, haddock, whiting and Norway pout in the North sea. In: Potts, G.W., Wootton, R.J. (Eds.), *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, London, pp. 311–329.
- Holmes, Millar, C.P., Fryer, R.J., Wright, P.J., 2014. Gadoid dynamics: differing perceptions when contrasting stock vs: population trends and its implications to management. *ICES J. Mar. Sci.* 71, 1433–1442.
- Hunter, A., Speirs, D.C., Heath, M.R., 2016. Investigating trends in the growth of five demersal fish species from the Firth of Clyde and the wider western shelf of Scotland. *Fish. Res.* 177, 71–81.
- Huret, M., Sourisseau, M., Petitgas, P., Struski, C., Léger, F., Lazure, P., 2013. A multi-decadal hindcast of a physical-biogeochemical model and derived oceanographic indices in the Bay of Biscay. *J. Marine Syst.* 109–110, S77–S94.
1996. Manual for the International Bottom Trawl Surveys. ICES, pp. 58, Addendum to ICES C.M. 1996/H: 1.
- Keyl, F., Kempf, A.J., Seil, A.F., 2015. Sexual size dimorphism in three North Sea gadoids. *J. Fish Biol.* 86, 261–275.
- Lauerburg, R.A.M., Keyl, F., Kotterba, P., Floeter, J., Temming, A., 2015. Sex-specific food intake in whiting *Merlangius merlangus*. *J. Fish Biol.* 86, 1729–1753.
- Leblond, E., Daurès, F., Berthou, P., Dinthoer, C., 2008. The Fisheries Information System of Ifremer: a multidisciplinary monitoring network and an integrated approach for the assessment of French fisheries, including small-scale fisheries. *ICES CM* 2008/K: 11.
- Lester, N.P., Shuter, B.J., Abrams, P.A., 2004. Interpreting the von Bertalanffy model of somatic growth in fishes: the cost of reproduction. *Proc. R. Soc. B* 271, 1625–1631.
- Lowe, W.H., Allendorf, F.W., 2010. What can genetics tell us about population connectivity? *Mol. Ecol.* 19, 3038–3051.
- Macdonald, P., Angus, C.H., Marshall, C.T., 2013. Spatial variation in life history characteristics of common megrim (*Lepidorhombus whiffiagonis*) on the Northern Shelf. *J. Sea Res.* 75, 62–68.
- McBride, R.S., 2014. The continuing role of life history parameters to identify stock structure. In: Cadrin, S.X., Kerr, L.A., Mariani, S. (Eds.), *Stock Identification Methods: Applications in Fisheries Science*, 2nd edition. Elsevier, London, pp. 77–107.
- Morrongiello, J.R., Thresher, R.E., 2015. A statistical framework to explore ontogenetic growth variation among individuals and populations: a marine fish example. *Ecol. Monogr.* 85, 93–115.
- Nielsen, E.E., Hemmer-Hansen, J., Larsen, P.F., Bekkevold, D., 2009. Population genomics of marine fishes: identifying adaptive variation in space and time. *Mol. Ecol.* 18, 3128–3150.
- Panfili, J., de Pontual, H., Troade, H., Wright, P.J. (Eds.), 2002. *Manual of Fish Sclerochronology*. Ifremer – IRD, Brest, France.
- Pinnegar, J.K., Trenkel, V.M., Tidd, A.N., Dawson, W.A., Du Buit, M.H., 2003. Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability? *J. Fish Biol.* 63 (Suppl. A), 197–212.
- Quince, C., Abrams, P.A., Shuter, B.J., Lester, N.P., 2008. Biphasic growth in fish I: theoretical foundations. *J. Theor. Biol.* 254, 197–206.
- Reiss, H., Hoarau, G., Dickey-Collas, M., Wolff, W.J., 2009. Genetic population structure of marine fish: mismatch between biological and fisheries management units. *Fish* 10, 361–395.
- Riley, J.D., Symonds, D.J., Woolner, L.E., 1986. Determination of the distribution of the planktonic and small demersal stages of fish in the coastal waters of England, Wales and adjacent areas between 1970 and 1984. In: Fisheries Research Technical Report. MAFF, Lowestoft, pp. 23.
- Ross, S.D., Hüsey, K., 2013. A reliable method for ageing of whiting (*Merlangius merlangus*) for use in stock assessment and management. *J. Appl. Ichthyol.* 29, 825–832.
- Schnute, J., 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38, 1128–1140.
- Sequeira, V., Neves, A., Barros Paiva, R., Pereira de Lima, J., Rita Vieira, A., Serrano Gordo, L., 2012. Life history parameters as possible discriminators of bluemouth *Helicolenus dactylopterus* (Delarocque, 1809) populations in Portuguese waters. *Fish. Res.* 125–126, 69–76.
- Shelton, A.O., Satterthwaite, W.H., Beakes, M.P., Munch, S.B., Sogard, S.M., Mangel, M., 2013. Separating intrinsic and environmental contributions to growth and their population consequences. *Am. Nat.* 181, 799–814.
- Thorson, J.T., Minto, C., 2015. Mixed effects: a unifying framework for statistical modelling in fisheries biology. *ICES J. Mar. Sci.* 72, 1245–1256.
- Trenkel, V.M., Lorance, P., Fässler, S.M.M., Haines, A.S., 2015. Effects of density dependence, zooplankton and temperature on blue whiting *Merlangius merlangus* growth. *J. Fish Biol.* 87, 1019–1030.
- Vigliola, L., Harmelin-Vivien, M., Meekan, M.G., 2000. Comparison of techniques of back-calculation of growth and settlement marks from the otoliths of three species of *Diplodus* from the Mediterranean Sea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57, 1291–1299.
- Vincerzi, S., Mangel, M., Crivelli, A.J., Munch, S.B., Skaug, H.J., 2014. Determining individual variation in growth and its implication for life-history and population processes using the empirical Bayes method. *PLOS Comp. Biol.* 10, e1003828.



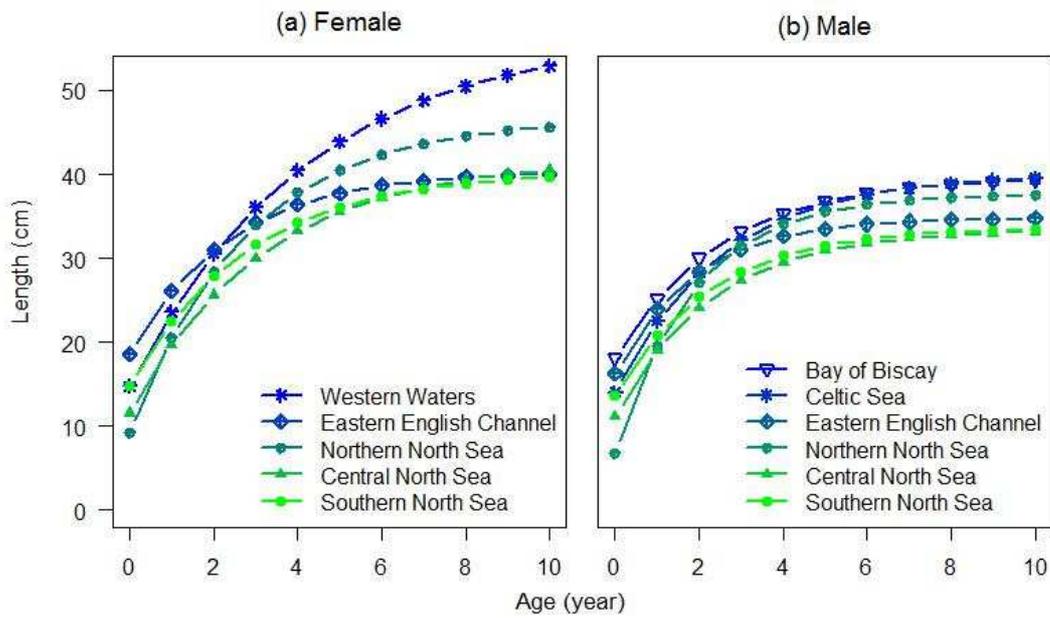
**Figure 3**



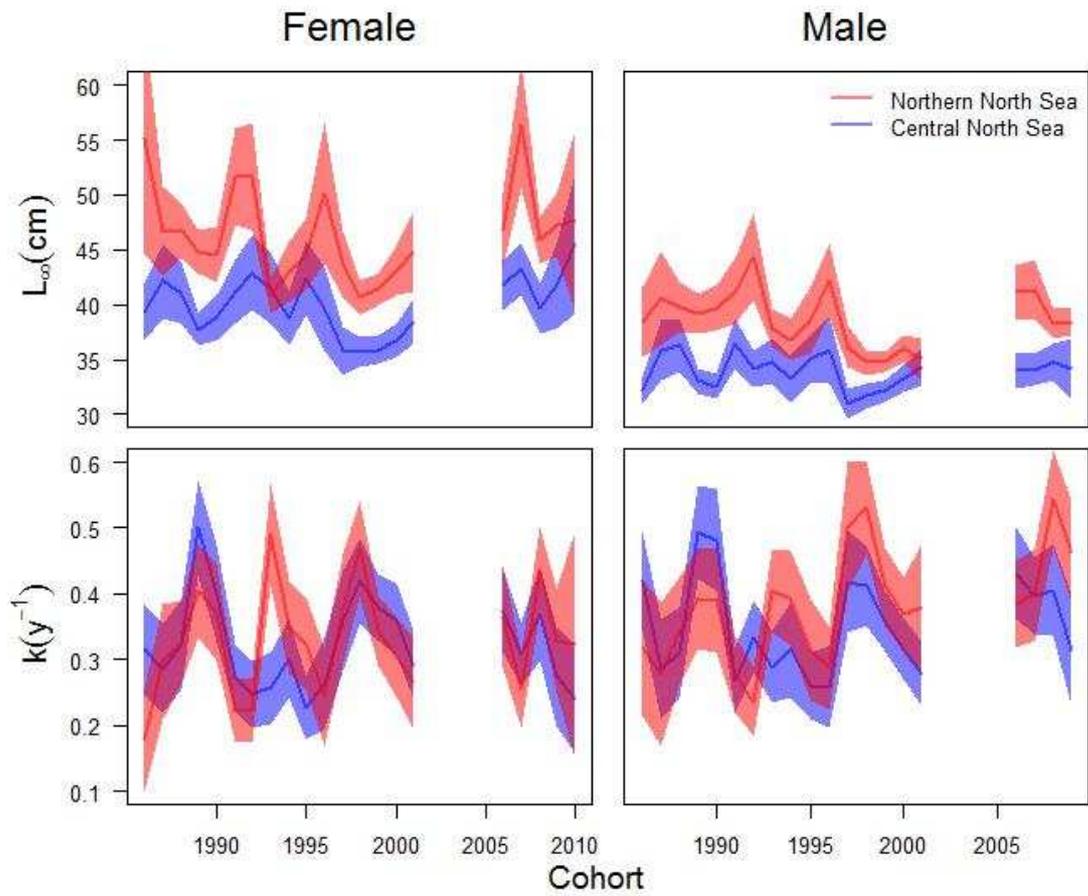
**Figure 4**



**Figure 5**



**Figure 6**



## Matériel supplémentaire :

Analysis of whiting growth variability to help identify stock structure in the North East Atlantic

Alexander Barrios, Bruno Ernande, Kelig Mahé, Verena Trenkel, Marie-Joëlle Rochet  
Supplementary materials

### Data used for analyses

Table S1. Number of individual growth trajectories analysed per sex, year of birth and ICES division. CS Celtic Sea (VIIIf-k), EC Eastern English Channel (VIIId), NB Central North Sea (IVb), NC Southern North Sea (IVc).

Year	Females				Males			
	CS	EC	NB	NC	CS	EC	NB	NC
1997	0	0	0	0	0	0	3	0
1998	0	2	0	0	0	0	2	1
1999	0	1	11	1	0	0	4	1
2000	0	3	11	1	0	0	31	5
2001	1	8	26	1	0	1	23	8
2002	0	3	10	0	0	1	8	1
2003	6	3	7	0	0	0	2	0
2004	2	15	39	0	1	1	3	0
2005	4	20	36	0	1	4	13	1
2006	6	43	8	0	2	25	18	0
2007	18	10	10	6	4	25	13	3
2008	21	2	10	6	12	1	16	1
2009	9	0	0	16	8	0	13	0

Table S1. Number of individuals used for length-at-age analysis per ICES division and sex, and time periods covered. Gray cells: data used for spatial analysis. Hatched cells: data used for temporal analysis. BB Bay of Biscay (VIIIab), CS Celtic Sea (VIIf-k), EC Eastern English Channel (VIId), NA Northern North Sea (IVa), NB Central North Sea (IVb), NC Southern North Sea (IVc).

Cohort	Females						Males					
	BB	CS	EC	NA	NB	NC	BB	CS	EC	NA	NB	NC
1986	0	0	0	301	583	126	0	0	0	253	544	108
1987	0	0	0	295	730	130	0	0	0	223	596	113
1988	0	0	0	679	862	163	0	0	0	498	735	125
1989	0	0	0	744	1106	282	0	0	0	591	878	225
1990	0	0	0	772	1473	484	0	0	0	637	1285	380
1991	0	3	0	1053	1374	348	0	4	0	922	1305	292
1992	0	4	0	861	1203	413	0	6	0	791	1119	343
1993	0	11	0	697	1246	402	0	12	0	593	1176	318
1994	0	5	0	754	1118	333	0	8	0	672	1030	283
1995	0	22	0	522	1046	325	0	26	0	518	1044	261
1996	0	12	0	466	762	230	0	19	0	510	838	223
1997	0	7	0	394	806	239	0	15	0	303	687	174
1998	0	14	2	582	1173	289	0	10	0	514	1011	235
1999	0	41	0	848	1292	302	0	51	0	749	1257	198
2000	0	35	0	542	992	253	0	28	0	542	959	209
2001	0	64	0	351	915	186	0	52	1	350	1017	165
2002	0	101	3	259	385	27	0	98	2	267	472	38
2003	1	63	6	321	388	45	0	75	4	264	406	47
2004	0	146	41	433	453	48	3	118	18	380	396	28
2005	6	111	71	515	611	96	10	98	41	442	579	52
2006	15	98	168	336	547	149	22	90	106	302	491	124
2007	43	87	282	378	929	256	30	90	174	355	858	207
2008	67	106	202	364	490	140	62	92	132	349	464	109
2009	65	153	256	326	582	209	85	110	161	363	522	170
2010	56	118	237	246	518	180	58	84	179	199	450	177
2011	4	142	134	202	289	161	5	100	90	176	216	100
2012	44	113	83	222	235	93	26	61	56	189	186	63

### Length-at-age data

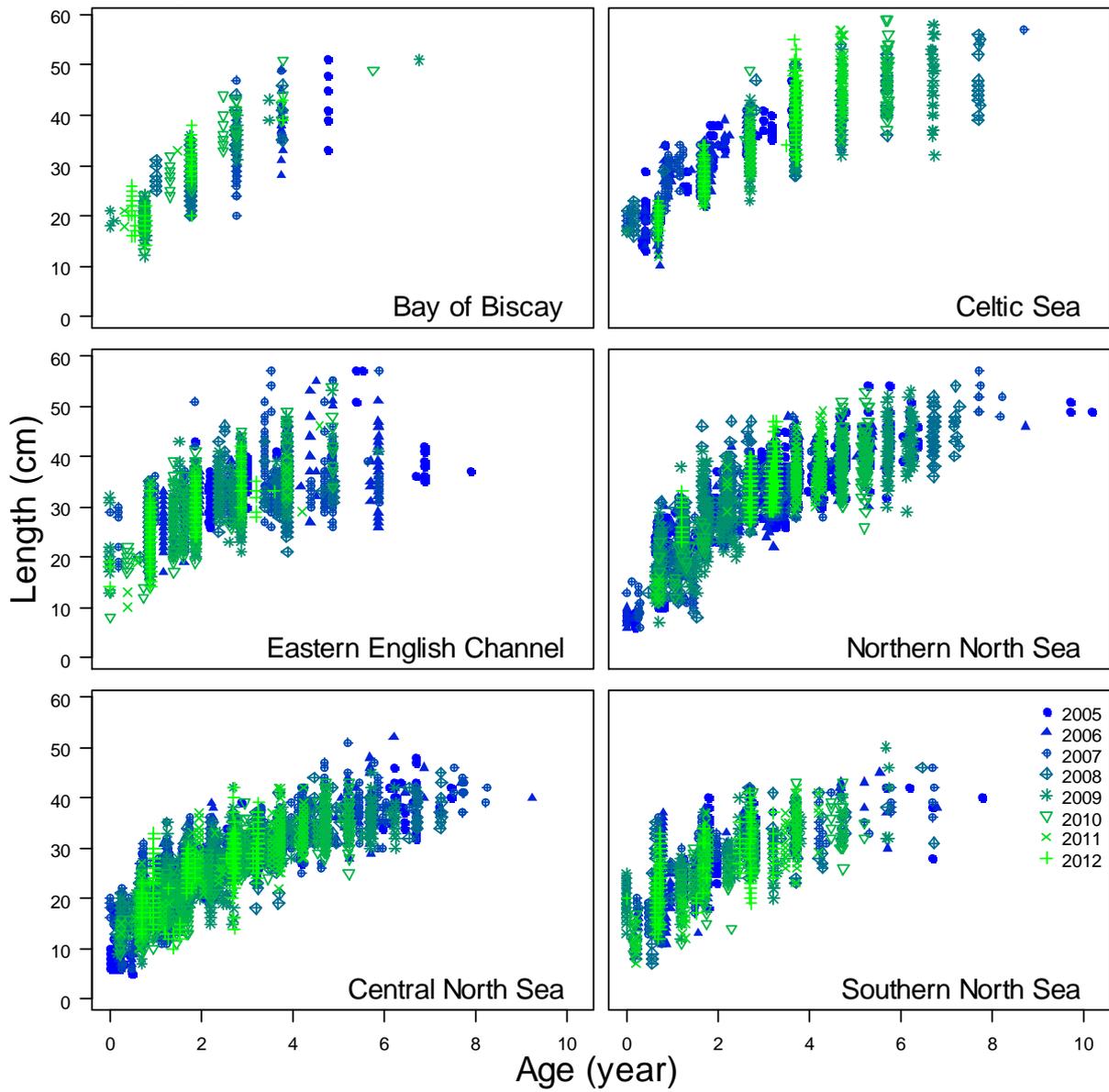


Figure S1. Length-at-age data per cohort and ICES division used in the spatial analysis of female whiting growth.

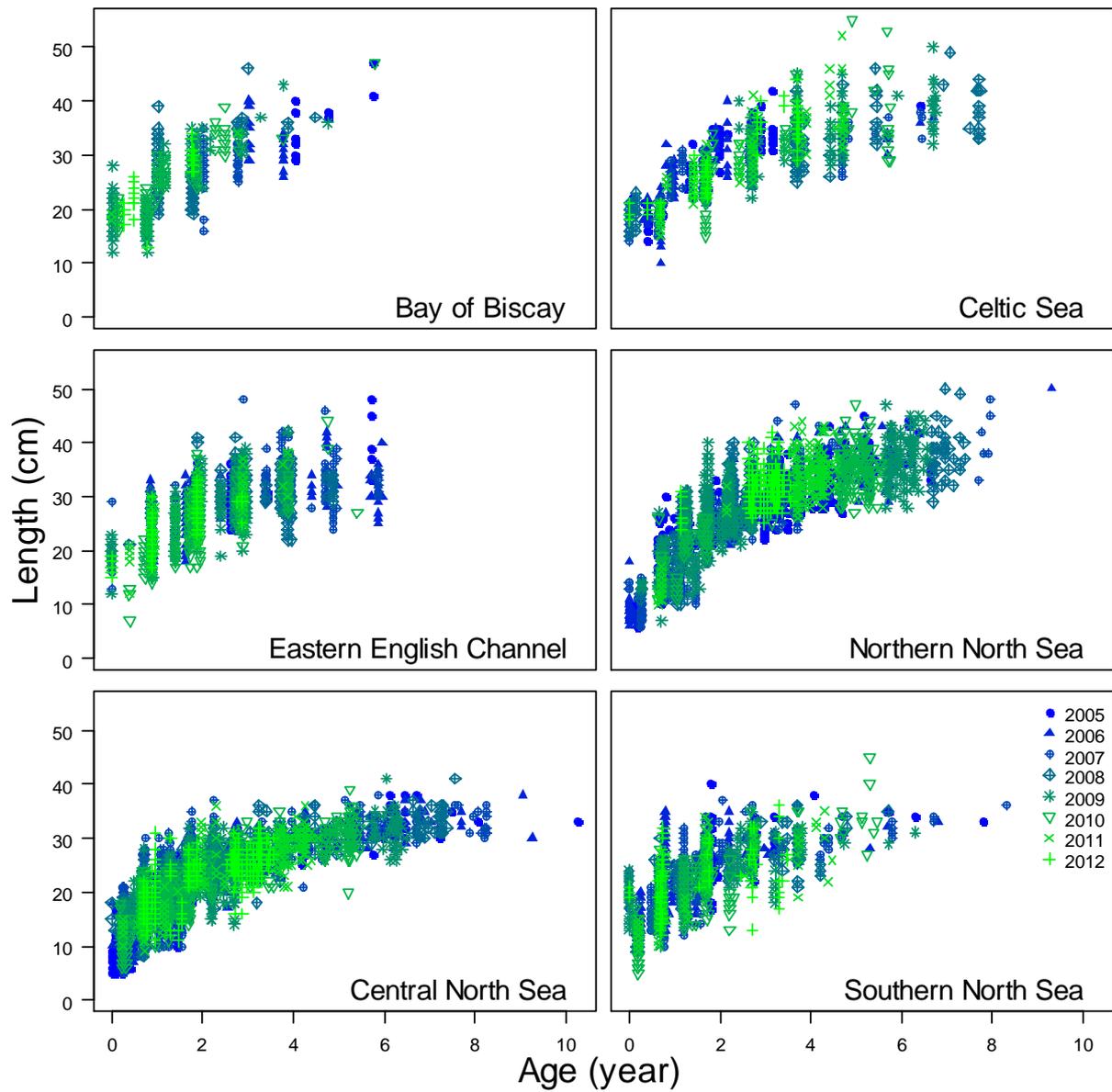


Figure S2. Length-at-age data per cohort and ICES division used in the spatial analysis of male whiting growth.

**Reconstructing individual growth trajectories of male whiting**

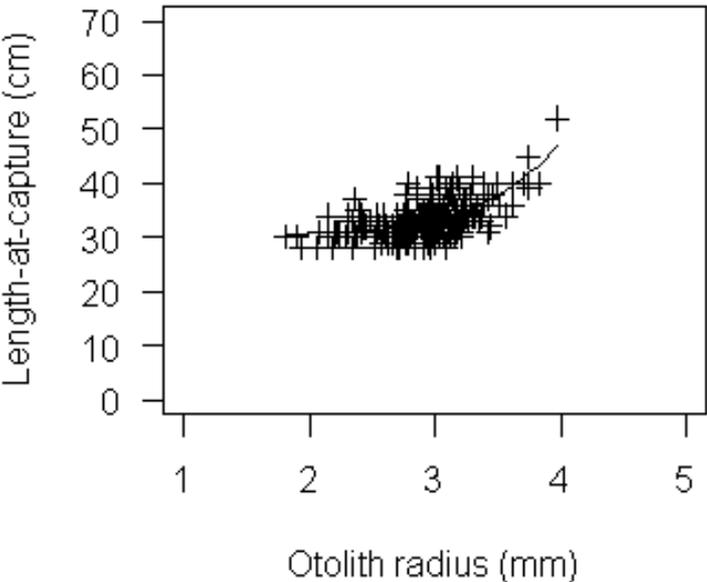


Figure S3. Fish length – otolith radius regression for male whiting, all areas (n=266). See Table 1 for parameter estimates.

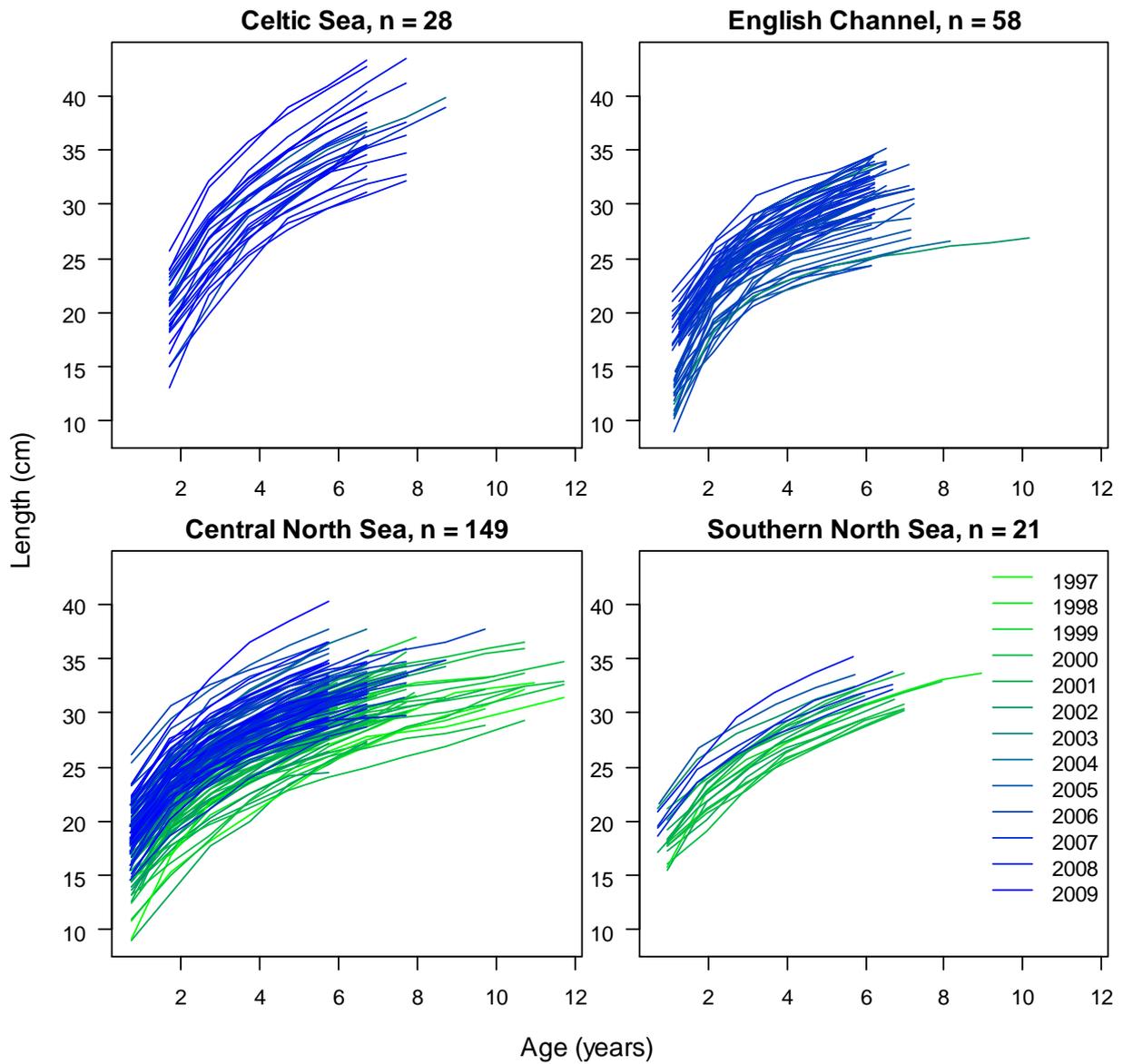


Figure S4. Reconstructed male individual growth trajectories per ICES division. Each cohort is plotted with a different color.

## Results of individual growth trajectories for male whiting

### Male whiting

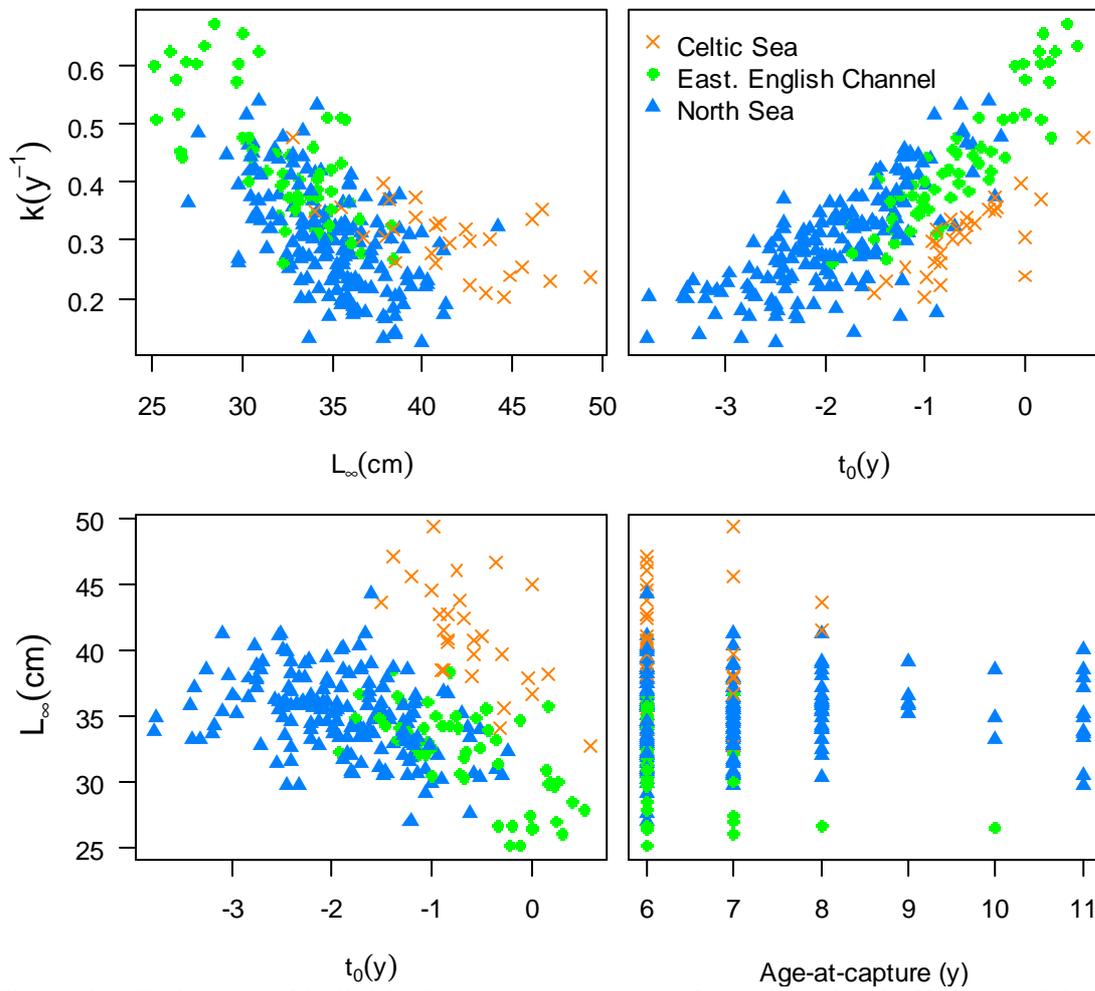


Figure S5. Estimates of individual growth parameters from the mixed effects model of individual growth trajectories of male whiting.

## Introduction générale

Figure 1. Carte de localisation des sites d'études dans l'océan Atlantique Nord-Est et Atlantique Sud-Ouest tropical : le golfe de Cariaco au large des côtes vénézuéliennes.....	5
---	---

## Chapitre 1. Présentation des zones et des espèces étudiées

Figure 2. Géographie du golfe de Cariaco.....	15
Figure 3. Nature du fond du golfe de Cariaco.....	16
Figure 4. Captures totales de <i>Sardinella aurita</i> au Venezuela entre 1950 et 2010.....	18
Figure 5. Carte bathymétrique de la mer du Nord.....	19
Figure 6. Nature du fond en mer du Nord.....	20
Figure 7. Schémas de circulation générale de la mer du Nord avec les grands courants en abrégé. NAC, courant Atlantique Norvégien; STC, courant du Tranche du Sud; TBC, courant Tampen Banque; SJC, courant du Jütland Méridional; NJC, courant Jütland du Nord; BC, courant Baltique; et la NCC, courant Côtier Norvégien.....	20
Figure 8. Géographie (a) et bathymétrie (b) du plateau de Rockall.....	23
Figure 9. Schémas de circulation générale du plateau de Rockall. (1) Plateau Rockall, (2) Hatton Banque, (3) George Bligh Banque, (4) Lousy Banque, (5) Bill Bailey's Banque, (6) Rosemary Banque, (7) Féroé Banque.....	24
Figure 10. Bathymétrie de la Mer d'Irlande.....	25
Figure 11. Nature du fond de la mer d'Irlande.....	26
Figure 12. Schémas de circulation générale de la mer d'Irlande.....	27
Figure 13. Géographie et bathymétrie de la Mer Celtique (a) et des Bancs de Grande Sole et de Cockburn (b).....	29
Figure 14. Nature du fond de la mer Celtique.....	29
Figure 15. Nature des fonds en Manche.....	32
Figure 16. Carte de la nature des fonds du golfe de Gascogne.....	35
Figure 17. Circulation saisonnière dans le Golfe de Gascogne : (a) automne d'octobre à décembre, (b) hiver de janvier à mars, (c) printemps d'avril à juin et (d) été de juillet à septembre. L'échelle de gris représente la profondeur (0-500 m isobathes). Les flèches représentent des vitesses de courant. Les écarts types sont représentés par des ellipses.....	36
Figure 18. Répartition de la sardinelle ronde pour les côtes de Venezuela (zone blanche) et la distribution globale de la biomasse des poissons pélagiques (Zona ombrée)...	39
Figure 19. Répartition géographique de <i>Xenomelaniris brasiliensis</i> .....	41
Figure 20. Présence de merlan dans les captures des campagnes de pêche scientifique IBTS, de 1970 à 2015. Source : Dattras.....	43
Figure 21. Présence de l'églefin dans les captures des campagnes de pêche scientifique IBTS, de 1970 à 2015. Source :	

Datras.....	46
Figure 22. Présence de la sole commune dans les captures des campagnes de pêche scientifique IBTS, de 1970 à 2015. Source : Datras.....	48

## **Chapitre 2 : Variations temporelles des paramètres de croissance de la sardinelle ronde dans le golfe de Cariaco, en mer des Caraïbes.**

Figure 23. Zones de pêche de la sardinelle <i>Sardinella aurita</i> (points rouges) dans le nord-est vénézuélien.....	56
Figure 24. Augmentations mensuelles de longueur de la sardinelle <i>Sardinella aurita</i> dans le nord-est Vénézuélien entre 1990 et 2008.....	58
Figure 25. Equation de croissance de la sardinelle <i>Sardinella aurita</i> dans le nord-est vénézuélien entre 1990 et 2008.....	58
Figure 26. Intervalles de confiance à 95 % de Linf et de K de <i>Sardinella aurita</i> entre 1990 et 2008. Au centre la frange bleu clair identifie les intervalles de confiance.....	59
Figure 27. Equation de croissance de la sardinelle <i>Sardinella aurita</i> dans le nord-est vénézuélien entre 1990 et 1995.....	59
Figure 28. Intervalles de confiance à 95 % de Linf et de K de <i>Sardinella aurita</i> entre 1990 et 1995.....	60
Figure 29. Equation de croissance de la sardinelle <i>Sardinella aurita</i> dans le nord-est vénézuélien entre 1996 et 2001.....	60
Figure 30. Intervalles de confiance à 95 % de Linf et de K de <i>Sardinella aurita</i> entre 1996 et 2001.....	61
Figure 31. Equation de croissance de la sardinelle <i>Sardinella aurita</i> dans le nord-est vénézuélien entre 2002 et 2008.....	61
Figure 32. Intervalles de confiance à 95 % de Linf et de K de <i>Sardinella aurita</i> entre 2002 et 2008.....	62
Figure 33. Variation des captures (t) et mortalité totale (an-1) de <i>Sardinella aurita</i> dans le nord-est vénézuélien entre 1990 et 2008.....	62

## **Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.**

Figure 34. Carte des zones réglementaires de l'Atlantique Nord-Est et de la Méditerranée	73
Figure 35. Résultats des modèles de von Bertalanffy proposés pour estimer les paramètres de croissance de l'églefin. M1 (rouge) = K aléatoire et Linf fixe, M2 (vert) = Linf aléatoire et K fixe et M3 = K et Linf aléatoires.....	79
Figure 36. Courbes de croissance de merlan femelle (rouge) et mâle (bleu), estimées par le modèle à effets mixtes avec Linf et K aléatoires pour six régions au cours de périodes comprises entre 1971 et 2015. La bande grise représente l'intervalle de confiance à 95%.....	81
Figure 37. Relation entre le taux de croissance standardisé et la latitude pour <i>Merlangius merlangus</i> (W), <i>Melanogrammus aeglefinus</i> (H) et <i>Solea solea</i> (S). Le taux de croissance est estimé par le modèle à effets mixtes avec Linf et K aléatoires. Le tiret inférieur représente le quantile 2,5% et la tiret supérieur le quantile 97,5% (obtenus par rééchantillonnage), soit l'intervalle de confiance à 95%. La lettre représente la moyenne. * P-valeur <0.05. La ligne continue représente l'ajustement linéaire.....	82
Figure 38. Relation entre la longueur asymptotique standardisée et la latitude pour <i>Merlangius merlangus</i> (W), <i>Melanogrammus aeglefinus</i> (H) et <i>Solea solea</i> (S).	

- Le taux de croissance est estimé par le modèle à effets mixtes avec Linf et K aléatoires. Le tiret inférieur représente le quantile 2,5% et le tiret supérieur le quantile 97,5% (obtenus par rééchantillonnage), soit l'intervalle de confiance à 95%. La lettre représente la moyenne. La ligne continue représente l'ajustement linéaire..... 83
- Figure 39. Relation entre les paramètres de croissance standardisés et la température pour *Merlangius merlangus* (W), *Melanogrammus aeglefinus* (H) et *Solea solea* (S). Le taux de croissance est estimé par le modèle à effets mixtes avec Linf et K aléatoires. Le tiret inférieur représente le quantile 2,5% et la ligne supérieur le quantile 97,5% (obtenus par rééchantillonnage), soit l'intervalle de confiance à 95%. La lettre représente la moyenne. \* P-valeur <0.05. La ligne continue représente l'ajustement linéaire..... 84
- Figure 40. Relation entre le taux de croissance standardisé et la concentration en Chlorophylle a pour *Merlangius merlangus* (W), *Melanogrammus aeglefinus* (H) et *Solea solea* (S). Le taux de croissance est estimé par le modèle à effets mixtes avec Linf et K aléatoires. Le tiret inférieur représente le quantile 2,5% et le tiret supérieur le quantile 97,5% (obtenus par rééchantillonnage), soit l'intervalle de confiance à 95%. La lettre représente la moyenne. La ligne continue représente l'ajustement linéaire..... 85
- Figure 41. Relation entre la longueur asymptotique standardisée et la concentration en Chlorophylle a pour *Merlangius merlangus* (W), *Melanogrammus aeglefinus* (H) et *Solea solea* (S). Le taux de croissance est estimé par le modèle à effets mixtes avec Linf et K aléatoires. Le tiret inférieur représente le quantile 2,5% et le tiret supérieur le quantile 97,5% (obtenus par rééchantillonnage), soit l'intervalle de confiance à 95%. La lettre représente la moyenne. La ligne continue représente l'ajustement linéaire..... 86
- Figure 42. Variations temporelles du taux de croissance standardisé par cohorte des stocks de merlan par sexe, estimées par le modèle à effets mixtes avec Linf et K aléatoires au cours de périodes comprises entre 1970 et 2011. Les bandes représentent l'intervalle de confiance à 95%. La ligne centrale représente la moyenne..... 87
- Figure 43. Variations du taux de croissance standardisé par cohorte des stocks d'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*) par sexe, estimés par le modèle à effets mixtes avec Linf et K aléatoires au cours de périodes comprises entre 1970 et 2011. Les bandes représentent l'intervalle de confiance à 95%. La ligne centrale représente la moyenne..... 88
- Figure 44. Variations du taux de croissance standardisé par cohorte des stocks de sole (*Solea solea*) par sexe, estimées par le modèle à effets mixtes avec Linf et K aléatoires au cours de périodes comprises entre 1970 et 2011. Les bandes représentent l'intervalle de confiance à 95%. La ligne centrale représente la moyenne..... 89
- Figure 45. Corrélation temporelle du taux de croissance standardisé de *Merlangius merlangus*, *Melanogrammus aeglefinus*, et *Solea solea* avec les facteurs environnementaux. Le taux de croissance a été estimé par modèle à effets mixtes avec Linf et K aléatoires. La ligne rouge représente l'intervalle de confiance à 95%. \* P-valeur <0.05..... 90

#### **Chapitre 4. Analyses des variations individuelles de croissance pour examen des otolithes.**

Figure 46. Système de coupe, d'estimation de l'âge et de la croissance assistées par ordinateur.....	104
Figure 47. (a) Axe de lecture d'âge des otolithes de merlan. (b) Variations mensuelles de l'allongement marginal par sexe (femelle= rouge et mâle=bleu) en mer du Nord.....	108
Figure 48. Relation entre rayon de l'otolithe (mm) et longueur totale (cm) par sexe (femelles en rouge, mâles en bleu) pour le merlan dans l'Atlantique Nord-Est au cours de la période 2007 et 2015.....	109
Figure 49. Corrélation entre la longueur estimée par le modèle de rêtro-calcul modifié de Fry et la longueur de capture par sexe (rouge=Femelles, bleu= Mâles) de merlan en mer du Nord.....	111
Figure 50. Trajectoires de croissance individuelle par sexe (rouge= Femelles, bleu= mâles) et région de merlan.....	112
Figure 51. Corrélation entre la longueur asymptotique et le taux de croissance pour sexe sépare (a= Femelles ; b = Mâles) de merlan dans différentes régions.....	113
Figure 52. Variations temporelles de la longueur asymptotique et du taux de croissance par cohorte et par sexe (a, b = Femelles; c, d = Mâles) de merlan dans différentes régions.....	116
Figure 53. Lignes pontillées : distribution des estimations des paramètres de croissance individuelle par sexe séparé (a, b= femelles; c, d = mâles) de merlan dans différentes régions. Lignes continues : estimations des paramètres de croissance de la population. Les points représentent les valeurs estimées pour la longueur asymptotique (a, c) et le taux de croissance (b, d) de la population.....	117

### **Introduction générale**

Tableau 1. Influence de la température sur les paramètres de croissance dans différentes espèces. MvB = modèle de von Bertalanffy, MRL = modèle de régression linéaire, MRNL = modèle de régression non linéaire, MRM = modèle de régression multiple, GLM = modèle linéaire généralisé, GAM = modèle additif généralisé, MAE = modèle d'allocation d'énergie, MNLEM = modèle non linéaire à effets mixtes, AFD = Analyse de facteurs dynamique.....	7
Tableau 2. Influence de la densité de la population sur les paramètres de croissance dans différentes espèces.	9

### **Chapitre 3 : Influence des facteurs environnementaux dans la première année de vie sur les variations des paramètres de croissance du merlan, de l'églefin et de la sole capturés dans l'Atlantique Nord-Est.**

Tableau 3. Liste des stocks par région utilisés dans l'étude.....	72
Tableau 4. Nombre d'individus par espèce, stock, et sexe. F= femelle, M=mâle et T=Total.....	72
Tableau 5. Séries temporelles (années de capture) utilisées dans la présente étude par espèce et par division CIEM.....	74
Tableau 6. Période de ponte utilise pour l'estimation des âges continus par espèce.....	75
Tableau 7. Référence de groupes de travail de CIEM et SIH.....	78

### **Chapitre 4. Analyses des variations individuelles de croissance pour examen des otolithes.**

Tableau 8. Resultats des trois variantes du modèle non linéaire à effets mixtes ont été évaluées par le critère d'Information d'Akaike (AIC) et par le critère d'Information bayésienne (BIC).....	80
Tableau 9 Séries temporelles (dates de naissance) utilisées dans la présente étude pour déterminer la trajectoire individuelle du merlan par sexe.....	104
Tableau 10. Résultats de la régression puissance entre la longueur de capture et le rayon de l'otolithe de poisson par sexe.....	110
Tableau 11. Sélection du modèle de la trajectoire de croissance individuelle. Modèle par sexe avec (a) effet aléatoires individuels et (b) effets aléatoires entre individus et zones pour les trois paramètres de croissance.....	114
Tableau 12. Résumé statistique des paramètres de croissance pour les individus de merlan estimés par un modèle non linéaire à effets mixtes.....	115

## RÉSUMÉ

## ABSTRACT

### Influence des variations des facteurs environnementaux sur la croissance de poissons de l'atlantique

Les paramètres de croissance de poissons pélagiques et démersaux ont été étudiés durant la période de 1990 à 2015 dans le but d'examiner l'impact de facteurs biotiques comme la densité-dépendance, le recrutement, la mortalité totale et de facteurs abiotiques tels que l'intensité d'upwelling, la température et la concentration en chlorophylle a. Les paramètres d'histoire de vie des espèces peuvent varier selon les espèces, d'une région à l'autre, et dans le temps au sein d'une même région en raison de leur plasticité et de la pression de la pêche. Une comparaison inter-espèces et inter-régions a été réalisée. Le modèle non linéaire à effets mixtes a été utilisé pour différentes populations de l'Océan Atlantique afin d'établir les paramètres de croissance aux niveaux individuel et de la population. Les variations des paramètres de croissance d'une sélection d'espèces ont été mises en corrélation avec des facteurs biotiques et abiotiques. Les espèces (*Sardinella aurita*, sardinelle ronde, *Atherinella brasiliensis*, tinicalo, *Merlangius merlangus*, merlan, *Melanogrammus aeglefinus*, églefin et *Solea solea*, sole) montrent des réponses différentes aux facteurs biotiques et abiotiques. Au niveau spatial pour le merlan et l'églefin, la croissance est affectée par la latitude et la température, tandis qu'au niveau temporel la croissance du merlan est affectée par la température et la densité. Il y avait un intérêt pour savoir si les variables morphométriques et le diamètre de l'otolithe de tinicalo étaient de bons indicateurs de la croissance : c'est la longueur standard qui a présenté le meilleur ajustement. La variation de la croissance individuelle du merlan a ensuite été étudiée. Des différences ont été observées entre individus, sexes et régions.

**Mots-clés :** Croissance ; gadidés ; clupéidés ; Atlantique ; Otolithe ; Modèle de von Bertalanffy ; Modèles à effets mixtes.

### Influence of the variation of environmental factors on growth of the fish in the Atlantic Ocean

The impact of biotic factors such as density-dependent processes, recruitment, total mortality, and abiotic factors such as upwelling intensity, temperature and chlorophyll a concentration on the variation of growth parameters of pelagic and demersal fish were studied during the periods 1990 - 2008 (pelagic) and 1971 - 2015 (demersal). Life history parameters vary according to the species and from one region to another and over time within a given area because of their plasticity and the high fishing pressure. Interspecies and inter-regional comparison were carried out. Non-linear mixed effects models were used on different fish species of the Atlantic Ocean in order to estimate the growth parameters at the individual and population levels. Variations in growth parameters of selected species were correlated with biotic and abiotic factors. Selected species (*Sardinella aurita*, round sardinella, *Xenomelaniris brasiliensis*, tinicalo, *Merlangius merlangus*, whiting, *Melanogrammus aeglefinus*, haddock and *Solea solea*, sole) showed different responses to biotic and abiotic factors. Regarding the spatial component for whiting and haddock, the variation of growth parameters was affected by latitude and temperature. Concerning the temporal component, whiting was affected by temperature and density-dependent processes. There was also an interest to know if the morphometric variables and the diameter of the otolith of *Atherinella brasiliensis* were good growth indicators. Among the morphometric parameters examined, the standard length-Age relationship showed the best fit ( $r^2 = 0.90$ ), followed by the otolith diameter ( $r^2 = 0.85$ ). Finally, the variation in individual growth whiting in terms of region and sex was also studied. Differences were found between sexes and regions.

**Keywords:** Growth; gadides; clupeids; Atlantic; Otolith; von Bertalanffy growth model; Mixed effects models.



AGROCAMPUS OUEST • Institut supérieur des sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage  
65 rue de Saint-Brieuc - CS84215 - F-35042 Rennes Cedex  
Tél. : 02 23 48 50 00  
[www.agrocampus-ouest.fr](http://www.agrocampus-ouest.fr)

