



Programme POCHETEAUX 2013-2016

Rapport final

Thomas Barreau, Jean-Marie
Caraguel, Sarah Vuillemin,
Samuel P. Iglésias

Concarneau, Septembre 2016



Muséum national d'Histoire naturelle, Station Marine de Concarneau

Département des Milieux et Peuplements Aquatiques, UMR BOREA 7208

Septembre 2016



**STATION MARINE
DE CONCARNEAU**



Citation suggérée :

Barreau T., Caraguel J.-M., Vuillemin S., Iglésias S.P. 2016. Programme POCHETEAUX, Rapport final. Muséum national d'Histoire naturelle, 100 p.

Les résultats présentés dans ce rapport n'engagent que les auteurs et en rien les organismes sources de données.

TABLE DES MATIERES

Résumé	1
Introduction	3
A. Contexte de l'étude	3
B. Objectifs et mise en oeuvre.....	3
I. Les populations de pocheteaux gris.....	7
A. Les donnees.....	7
B. Aire de répartition	10
C. Distribution spatiale	15
D. Evolution spatio-temporelle des captures	21
E. Distribution en taille des individus	26
F. Conclusion	28
II. Les petits pocheteaux gris de la mer Celtique	29
A. Distribution en taille du petit pocheteau gris <i>Dipturus cf. flossada</i> de la mer Celtique	29
B. Sex-ratio	30
C. Acquisition de la maturité.....	31
D. Analyses spatiales	33
E. Conclusion	37
III. Apport de la sclérochronologie	39
A. Présentation de la sclérochronologie.....	39
B. Méthodologie	40
C. Résultats et discussion	44
D. Conclusion	61
IV. Régime alimentaire des petits pocheteaux gris.....	63
A. Matériel et Méthode.....	63
B. Variation ontogénique du régime alimentaire.....	65
C. Annalyses exploratoires de la variation du régime alimentaire	68
D. Conclusion	70
V. Morphométrie et poids	71
A. Relation taille-poids (RTP)	71
B. Relation largeur du disque – longueur totale	74
C. Relation largeur d'une aile – longueur totale.....	75
D. Résumé des coefficients.....	77
VI. Interactions avec la pêche professionnelle	79

A. Capture en fonction des engins et des espèces cibles par la flottille française	79
B. Taux de mortalité des petits pocheteaux gris à la capture accidentelle à bord des chalutiers professionnels.....	83
C. Débarquements de pocheteaux enregistrés dans le cadre de la DCF	86
D. Conclusion	90
Conclusion générale	91
Remerciements	93
Bibliographie	94

RESUME

Le petit et le grand pocheteaux gris, respectivement *Dipturus* cf. *flossada* et *D.* cf. *intermedia*, constituaient un complexe d'espèces entre 1926 et 2010 sous le nom *Dipturus batis*. Les noms communs utilisés font références aux tailles maximales atteintes par ces espèces, respectivement 1,5 et 2,5 mètres. La nomenclature provisoire de ces deux espèces est dans l'attente de validation par la commission internationale de nomenclature. Ces espèces dont les populations ont fortement chuté au cours des dernières décennies ont été extirpées de Méditerranée et elles ne sont plus présentes que dans une partie restreinte de leur aire de distribution historique. Elles sont classées "Critically Endangered" sur la liste rouge de l'IUCN depuis 2006 et leur pêche est interdite dans les eaux de l'Union Européenne depuis 2009. L'un des traits d'histoire de vie qui rend ces espèces particulièrement sensibles à la pêche est une maturité très tardive. La méconnaissance de la plupart des paramètres biologiques nécessaires à l'élaboration de modèles de dynamique des populations entrave toute évaluation de leurs populations au niveau spécifique. La quasi disparition des eaux françaises de ces espèces à fort enjeux patrimonial et halieutique incitent à la description de leurs traits d'histoire de vie.

Le programme POCHETEAUX se propose de décrire des paramètres de la biologie et de l'écologie des pocheteaux au niveau spécifique susceptibles de favoriser la prise de mesures conservatoires ou de gestions halieutiques cohérentes. Les objectifs initiaux du programme étaient les suivants : 1 - Calibrer les lectures d'âge par sclérochronologie des corps vertébraux. 2 - Obtenir des données sur la croissance, la maturation sexuelle et la longévité. 3 - Documenter les secteurs spatio-temporels d'intérêt biologique (zones d'accouplement; nurserie) et les déplacements horizontaux. 4 - Etudier le régime alimentaire par analyse des contenus stomacaux. 5 - Estimer le taux de survie par chalutage lors de captures accessoires.

La vertèbre antérieure V9 apparaît la plus adaptée aux études de sclérochronologie. La longueur moyenne à l'éclosion obtenue par rétrocalcul des vertèbres est de 182 mm chez *D.* cf. *flossada*. La courbe de croissance obtenue à partir de 168 individus et 1008 lectures d'âge sur 506 vertèbres permet d'élaborer une relation longueur-âge. Les courbes de croissances montrent un infléchissement marqué pour une longueur totale de 1300 mm. Ce ralentissement de la croissance peut s'expliquer par l'acquisition de la maturité sexuelle. Celle-ci se ferait entre 7 et 8 ans chez *D.* cf. *flossada* soit à un âge 3 à 4 ans inférieur à celui précédemment estimé. La clé longueur-âge obtenue pour *D.* cf. *flossada* donne des croissances moyennes d'environ 15 cm/an jusqu'à 7 ans, puis 2 cm/an au-delà. Les quatre premières recaptures d'individus marqués à l'Alizarine (450 au total) sont encourageantes, mais la période de croissance post-marquage est pour l'instant trop courte pour permettre une validation, d'autant plus que les spécimens recapturés semblent avoir été très impactés par leur première capture. Le quasi arrêt de la croissance après maturation empêche l'estimation de l'âge par sclérochronologie des individus post-mature. La longévité ne peut être déduite par cette méthode et seules les futures recaptures d'individus marqués permettront de l'estimer.

Les connaissances sur la distribution spatio-temporelles des deux espèces de pocheteaux sont déduites de la combinaison des données de campagnes halieutiques européennes, du programme OBSMER et des embarquements réalisés. Les populations des deux espèces de pocheteaux gris sont nettement ségréguées spatialement. Les grands pocheteaux gris se rencontrent principalement au niveau des Hébrides et sur la côte ouest irlandaise, de la côte jusqu'à des profondeurs de 900 mètres. Cette localisation semble être la dernière zone d'abondance pour cette espèce. L'interdiction de pêche depuis 2009 et la

création d'une aire marine protégée dans les Hébrides, semblent avoir un effet bénéfique. Le nombre d'individus capturés lors des campagnes halieutiques est en augmentation depuis 2011 dans le nord de l'Ecosse. Ces effets ne sont pas visibles sur la distribution en taille des individus, qui présente encore les stigmates d'une surexploitation passée. La population de petits pocheteaux gris se divise en trois groupes au sein de l'Atlantique Nord-Est (Islande, Rockall, mer Celtique). Les individus sont principalement présents sur le plateau continental. Les informations collectées auprès des marins pêcheurs et lors des embarquements laissent penser que les individus sont en mer Celtique regroupés dans une multitude de petites zones de concentration centrées sur des zones de nurserie. L'évolution à la hausse des captures lors des missions scientifiques européennes n'est pas aussi importante que pour la grande espèce. L'augmentation supérieure sur Rockall par rapport à celle observée en mer Celtique pourrait s'expliquer par une pression de pêche différente entre ces deux localisations. Des captures de petits pocheteaux gris ont été observées dans le sud Bretagne entre 2014 et 2015 où l'espèce semblait avoir disparue.

Le régime alimentaire du petit pocheteaux gris, basé sur l'examen de 339 contenus stomacaux, révèle que celui-ci est principalement corrélé à la taille des individus. Les jeunes sont très spécialisés et se nourrissent principalement de crevettes. Les individus de tailles intermédiaires ont un régime varié composé de crevettes, de crabes et de poissons. Les adultes sont principalement piscivores, ce sont des mésoprédateurs de niveau trophique élevé (4,3) semblable aux grands requins et aux mammifères marins. Les espèces retrouvées dans les contenus stomacaux des adultes peuvent être des espèces à valeur commerciale, telles que les merlus et les églefins, impliquant des interactions indirectes avec la pêche professionnelle.

Les embarquements à bord des navires professionnels en mer Celtique ont permis la capture de plus de 1400 spécimens de petits pocheteaux gris et 13 de grands pocheteaux gris. Les captures accidentelles de petits pocheteaux gris sont principalement réalisées par les chaluts de fond et plus spécifiquement les métiers visant la langoustine en mer Celtique. Ces captures accidentelles peuvent engendrer un taux de mortalité important estimé au minimum à 33,5%.

INTRODUCTION

La chute des effectifs de chondrichthyens débarqués dans les criées mondiales a mis à jour un manque de connaissance de l'état des stocks, l'écologie et la biologie des chondrichthyens. L'acquisition de ces connaissances est devenue indispensable afin de prévoir l'évolution des populations. Leurs cycles de vie caractérisés par une reproduction tardive, une croissance lente et un faible recrutement annuel les rendent plus vulnérables aux activités humaines que la plupart des poissons osseux. Longtemps oubliés car peu ou pas ciblés par les pêcheries professionnelles, les raies, requins et chimères sont à présent un sujet de préoccupation en termes de conservation et de pêche durable. Environ 70 espèces de chondrichthyens sur 1040 listées à ce jour sont considérées par l'IUCN comme « en danger » ou « en danger critique d'extinction » (ISSG, 2011). Le manque de données, pour la plupart d'entre elle (Données Insuffisantes-DD: 487 espèces listées à l'IUCN), ne permet pas une bonne évaluation des stocks et des mécanismes régissant l'évolution des populations et leur capacité de résilience. Au sein des eaux européennes, 2,5 % des poissons osseux sont considérées comme menacé contre 40,4% des espèces de chondrichthyen. Parmi les 131 espèces européennes listées, 15 sont catégorisées par l'IUCN comme étant « en danger critique d'extinction » (Nieto *et al.*, 2015). Certaines d'entre elles sont interdites à la vente mais restent soumises à une forte pression de pêche par les flottilles européennes sous forme de captures accidentelles. Depuis les années 50, la communauté scientifique a commencé à parler d'espèce au bord de l'extinction concernant le complexe pocheteau gris, et des extinctions locales ont été enregistrées (Aldebert, 1997; Brander, 1981). Le cheminement menant à l'interdiction de débarquement de ce complexe depuis janvier 2009 est passé par une classification dans la catégorie « en danger » en 2001 par l'IUCN puis élevé au statut de « en danger critique d'extinction » en 2006. Ce n'est pourtant qu'en 2010 que ce complexe a été mis en évidence ce qui se traduit par la conservation non plus d'une mais de deux espèces de pocheteau gris : le petit pocheteau gris, *Dipturus cf. flossada*, et le grand pocheteau gris, *Dipturus cf. intermedia*.

Cette découverte a révélé que les connaissances collectées jusqu'alors sur les pocheteaux gris sont le résultat de la juxtaposition d'éléments caractérisant chacune des deux espèces. A présent, des connaissances nouvelles doivent être acquises afin d'estimer l'état des stocks des deux espèces séparément et déterminer leurs traits d'histoire de vie afin de prévoir l'évolution des populations dans les années à venir.

A. CONTEXTE DE L'ETUDE

Les rendements de la pêche commerciale ont considérablement augmenté vers la fin du 19^e siècle avec la révolution industrielle et la motorisation des navires de pêche. Ces progrès technologiques ont permis aux professionnels, d'atteindre des eaux, en distances et en profondeurs, jusque-là inexploitées.

Vers la fin du 19^{ème} siècle les premiers changements dans les communautés de poissons ont été scientifiquement quantifiés. Depuis lors, des études sur les impacts des pêcheries ont été réalisées. La diminution des prises de poissons osseux a alors poussé les pêcheurs professionnels à également exploiter des espèces accessoires telles que les requins et les raies (N.K. Dulvy *et al.*, 2008) ainsi que des espèces de profondeur devenues accessibles par les navires modernes. Depuis la deuxième moitié du 20^e siècle, les travaux scientifiques mettent en évidence la diminution des captures d'élaasmobranches (Figure 1 et Figure 2). La dynamique des populations s'intéresse à estimer l'évolution des effectifs d'un stock en fonction de variables extérieures telles que

les prélèvements par pêche. La dynamique des populations utilise des modèles basés sur des paramètres biologiques propres à chaque espèce tels que par exemple la longévité, l'âge à maturité ou la fécondité. Ces paramètres sont largement méconnus pour la majorité des élasmobranches empêchant l'évaluation de leur population et leur capacité de résilience face à la pêche.

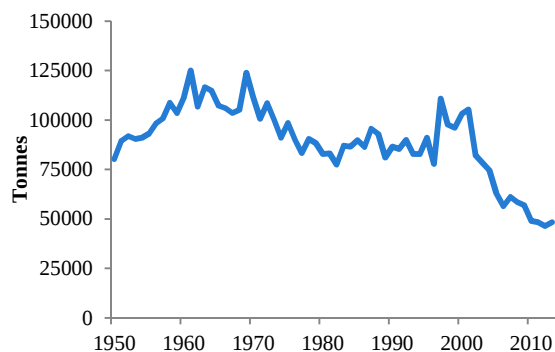


Figure 1 : Evolution des tonnages toutes raies confondues débarqués sur la façade Atlantique européenne par la flottille européenne (www.fao.org)

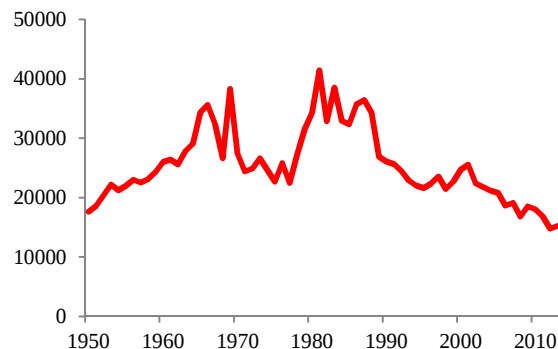


Figure 2 : Evolution des tonnages toutes raies confondues dans les ports français (www.fao.org)

A la fin des années 2000, plusieurs espèces de raies et de requins ont été interdites à la pêche sur la base des données de débarquement enregistrées au niveau européen : La raie brunette, *Raja undulata*, l'aiguillat commun, *Squalus acanthias*, le requin taupe, *Lamna nasus*, et dans notre cas le pocheteau gris (Figure 3). Ce dernier s'est révélé être un complexe d'espèces comprenant le petit pocheteau gris, *Dipturus cf. flossada*, et le grand pocheteau gris, *Dipturus cf. intermedia*. Cette confusion d'espèces date de 1926 lorsque l'auteur Clarke a publié une révision des espèces de raies des eaux européennes. Par le passé, les deux espèces de pocheteaux gris étaient généralement distinguées. Mais lors de sa révision, Clarke a associé les deux espèces pour n'en créer qu'une seule nommée *Dipturus batis*. Depuis lors, les auteurs se sont référés à cette nouvelle taxonomie jusqu'à la différenciation de deux espèces par la génétique (Iglésias *et al.*, 2010).

La présence des deux espèces de pocheteaux gris est mentionnée depuis des centaines d'années sur l'ensemble des côtes européennes. Elles étaient parmi les espèces de raies les plus rencontrées par les pêcheurs. Leur nom vernaculaire anglais, « Common Skate », était significatif de cette forte concentration. A présent, ces espèces semblent avoir disparues dans une grande partie de leur aire de répartition historique. Les collections muséographiques ainsi que les textes du 16^{ème} au 19^{ème} siècle, témoignent de la présence du petit et du grand pocheteau gris en méditerranée. De nos jours, aucun individu n'y a été formellement identifié depuis une trentaine d'années. Quelques observations ont été recensées dans le bassin méditerranéen mais sans confirmation scientifique. Turan en 2008 identifie génétiquement deux individus de pocheteaux gris dans l'Est de la Méditerranée mais après comparaison des séquences avec le référentiel du MNHN, ces individus se sont révélés être des pocheteaux noirs, *Dipturus oxyrinchus*, bien connus dans ces eaux. Cet exemple soulève un autre problème lié à l'étude de ces espèces. Bien entendu la différenciation entre les deux espèces de pocheteaux gris n'étant connue que depuis 5 ans, cette confusion est compréhensible et l'assimilation de ces nouveautés sur le terrain prend du temps. Pourtant des problèmes d'identification entre les autres espèces de pocheteaux sont également répertoriés tels que dans l'exemple cité. Deux autres spécimens de pocheteaux gris auraient été capturés lors des campagnes MEDITS entre 1994 et 1999 (Abdulla, 2004) mais à l'heure actuelle aucune photo n'a pu être obtenue pour confirmer ces

captures et potentiellement définir l'espèce réelle, *Dipturus* cf. *flossada* ou *Dipturus* cf. *intermedia*.

HISTORIQUE DE LA PROTECTION DU COMPLEXE *DIPTURUS BATIS*

- **1981**: Brander présente *Dipturus batis* comme “**the first clear case of a fish brought to the brink of extinction by commercial fishing**” (“le premier cas d’un poisson amené au bord de l’extinction par la pêche commerciale ») dans la mer d’Irlande
- **1997** : Aldebert déclare que les dernières captures de *Dipturus batis* en Méditerranée dateraient des années 50.
- **2000**: «En dangers d’extinction» sur la liste rouge IUCN
- **2003**: Ajout à la liste prioritaire des espèces menacées et en danger OSPAR
- **2006**: «En danger critique d’extinction» sur la liste rouge IUCN
- **2009**: Le débarquement et le commerce de cette espèce est interdite dans la majorité des eaux européennes (exception de la zone CIEM V) et les individus capturés accidentellement doivent être remis à l’eau
- **2010** : Iglesias *et al* découvrent deux espèces confondues sous le nom scientifique *Dipturus batis* : le **petit pocheteau gris, *Dipturus* cf. *flossada*** et le **grand pocheteau gris, *Dipturus* cf. *intermedia***.
- **2014** : Création d’une aire marine protégée dans les Hébrides

Figure 3 : Historique de la protection du complexe pocheteau gris

Les traits d’histoire de vie relatifs à une espèce comprennent des données quantifiables telles que l’âge et la taille de première maturité, l’âge maximal ou la fécondité annuelle. Ces données biologiques sont nécessaires à la définition du cycle biologique des espèces. Les connaissances sur les traits d’histoire de vie des deux espèces de pocheteau gris nouvellement redécrites sont dans la plupart des cas basées sur des informations non spécifiques récoltées sur le complexe d’espèces (Tableau 1). Des différences importantes observées dans les premiers paramètres obtenus sur les traits d’histoire de vie des deux espèces de pocheteaux gris révèlent la nécessité de les analyser indépendamment. Les règlements européens relatifs aux autorisations de pêche définissent chaque année un tonnage autorisé de débarquement de raie. Au sein de ce quota, certaines espèces ont un tonnage autorisé propre et peuvent être interdites sur certaines des zones exploitées. Dans le cas des pocheteaux gris, l’interdiction de pêche est basée sur les données du complexe d’espèce qui sont la résultante d’un mélange des traits d’histoire de vie et un agrégat des données de débarquements de ces deux espèces (Tableau 1).

Tableau 1: Récapitulatif des connaissances disponibles concernant le cycle de vie des deux espèces de pocheteaux gris

ESPECE	COMPLEXE POCHETEAU GRIS	PETIT POCHETEAU GRIS	GRAND POCHETEAU GRIS
NOMS SCIENTIFIQUES	<i>Dipturus batis</i>	<i>Dipturus cf. flossada</i>	<i>Dipturus cf. intermedia</i>
TAILLE MAXIMALE	250cm	150 cm ⁽²⁾	250 cm ⁽²⁾
L50 ¹ FEMELLE	-	122,9 cm ⁽²⁾	197,5 cm ⁽²⁾
L50 ¹ MALE	-	115 cm ⁽²⁾	185,5 cm ⁽²⁾
TAILLE A LA NAISSANCE ESTIMEE	18 à 22cm ⁽³⁾	-	-
AGE ESTIME A MATURITE	11 ans ⁽⁴⁾	11 ans ⁽²⁾	19,5 ans ⁽²⁾
TAUX DE CROISSANCE MOYEN	12 ,1 cm ⁽⁴⁾	-	-
LONGEVITE ESTIMEE	50 ⁽⁴⁾	-	-
NOMBRE D'ŒUF ESTIME PAR AN PAR FEMELLE	40 ⁽⁵⁾	-	-

(1) Taille pour laquelle 50% des individus sont adultes

(2) Iglésias *et al.*, 2010

(3) Clark, 1922

(4) Du Buit, 1977

(5) Walker & Hislop, 1998

Avec le développement des aires marines protégées au sein de la communauté européenne comme nouvel outil de conservation et de gestion concertée, il devient également nécessaire de mieux comprendre l'utilisation du milieu par les espèces et de localiser les zones d'intérêt biologique. Parmi les élaémobranches, de nombreuses espèces sont migratrices et mènent une vie pélagique, parcourant des milliers de kilomètres par an (Kohler *et al.*, 2002; Stevens *et al.*, 2010). Ce comportement limite l'intérêt de la mise en place d'aires de protection dédiées. Cependant, pour les espèces benthiques telles que les pocheteaux, il semble que les individus se concentrent sur des surfaces restreintes souvent liées à leur cycle de reproduction (Du Buit, 1973). La détermination et la compréhension des choix de ces zones à caractères particuliers permettraient dans le futur d'envisager une protection spatio-temporelle pour les espèces vulnérables. La délimitation d'aires marines protégées par les états membres, tels que sollicitée par les directives européennes actuelles, doit profiter à ces espèces clés de voûte déjà listées dans les priorités OSPAR et DCSMM.

B. OBJECTIFS ET MISE EN OEUVRE

Le programme POCHETEAUX porté par le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) et financé par France Filière Pêche (FFP) vise à l'amélioration des connaissances sur les raies benthiques du genre *Dipturus* ; principalement : le petit pocheteau gris, *Dipturus cf. flossada*, et le grand pocheteaux gris, *Dipturus cf. intermedia*, et accessoirement le

pocheteau noir (*Dipturus oxyrinchus*) et le pocheteau de Norvège (*Dipturus nidarosiensis*). L'étude s'articule autour de cinq thématiques liées à la biologie et à l'écologie de ces espèces. L'objectif final est de proposer des données nécessaires à l'élaboration de modèles de dynamique des populations.

Les objectifs du programme POCHETEAUX sont les suivants :

1. Etablir les aires de répartition et les distributions géographiques actuelles des deux espèces de pocheteau gris
2. Améliorer les connaissances sur l'utilisation spatiale de l'habitat pour chaque espèce en définissant les zones d'intérêts biologiques (nursérie, alimentation, accouplement, ponte) en relation avec la taille des individus, la nature du fond, la profondeur et le régime alimentaire.
3. Définir les traits d'histoire de vie des deux espèces de pocheteaux gris nécessaires à l'élaboration des modèles de dynamique des populations avec comme objectif principal, la calibration des lectures d'âge.
4. Estimer les effectifs de captures accidentelles et leur taux de mortalité.

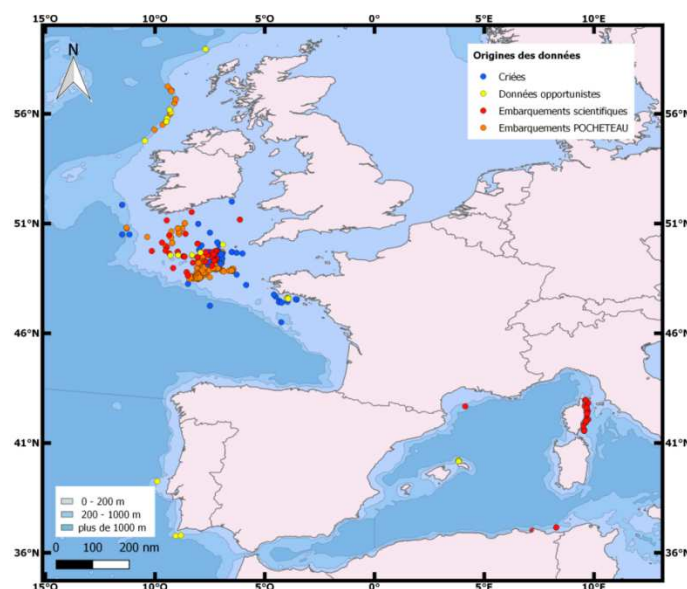


Figure 4 : Origines des données collectées

Les spécimens nécessaires à cette étude ont été collectés pour l'essentiel au cours d'embarquement à bord de navires de pêches commerciaux (Figure 4). Un protocole de « marquage-recapture » d'individus a été réalisé à bord de navires de pêche professionnelle. Les embarquements ont été réalisés sur des navires du quartier maritime du Guilvinec. Dans un premier temps, une liste de bateaux a été établie. Elle comprend les navires susceptibles de travailler sur les zones supposées de présence des pocheteaux. Par la suite, les patrons de pêche de ces navires ont été contactés afin d'estimer la probabilité de capture d'individus à leur bord compte tenu de leur zone d'exploitation et de la saison. Afin de maximiser la collecte de données, les navires ayant la meilleure probabilité de capture ont été visés pour l'échantillonnage. Parmi eux, quatre navires ont accepté d'embarquer un observateur pour un total de sept campagnes : Le Bara Lodenn à quatre reprises (armement Bigouden), Les Calanques (armement La Houle), Le Jusant (armement La Houle), La Pérouse (armement Scapêche). Des dérogations, autorisant la pêche, la détention et le débarquement des

pocheteaux ont été obtenus par ces navires, auprès de la Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture (DPMA). Il a été demandé aux professionnels de ne pas changer leur activité de pêche afin de récolter des données se rapprochant des conditions réelles d'exploitation de la zone.



Figure 5 : Types de marques utilisées

Lors de la remontée des engins de pêche, un scientifique embarqué dénombre les individus de manière exhaustive et place les pocheteaux vivant dans un vivier en attendant d'effectuer les observations, les mesures et le marquage. Les individus morts sont débarqués pour dissection. Les individus considérés en bon état physique sont marqués. Deux types de marquage sont réalisés. Un marquage externe consistant à l'implantation de tags spaghettis ou de tags boutons identifiés par un numéro unique (Figure 5). Les individus taggés sont injectés avec un colorant vital du squelette, l'alizarine. Ce marquage interne permettra de valider la lecture d'âge des espèces. Le colorant est dilué dans une solution comprenant du liquide physiologique et de l'hydroxyde de sodium à 0,05 Mol afin d'équilibrer le pH de la solution. A l'aide d'une seringue, une quantité de solution, déterminée par la taille ou le poids de l'individu, est injectée au sein de la cavité générale des pocheteaux. Cette solution se fixe de manière durable sur les pièces calcifiées. Une bande fluorescente sera alors visible sur les vertèbres correspondant au temps t_0 , date du marquage en cas de recapture (Tableau 2).

En complément des embarquements à bord des navires professionnels, ce protocole a été mené lors de campagnes Ifremer : trois sur la Thalassa en mer Celtique et trois sur l'Europe en mer Méditerranée ainsi que sur une mission anglaise afin d'augmenter le nombre d'individus marqués et injectés. Des données ont également été obtenues à bord d'autres navires de recherche ainsi que par l'intermédiaire du programme d'échantillonnage des chondrichthyens dans les criées françaises. Les collaborations établies par le MNHN avec d'autres laboratoires de recherche ont donc permis à des scientifiques de participer aux campagnes halieutiques d'Ifremer EVOHE et Medits entre 2012 et 2015 en France, mais également à l'étranger : aux Açores, 2006 ; aux Baléares, 2010 ; en Algérie, 2014 et avec les partenaires du Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science (CEFAS) en Angleterre, 2015.

Tableau 2: Bilan de l'échantillonnage du programme POCHETEAUX

	<i>Dipturus cf. flossada</i>	<i>Dipturus cf. intermedia</i>	<i>Dipturus oxyrinchus</i>	<i>Dipturus nidarosiensis</i>
Nombre d'individus observés	1636	191	392	59
Nombre d'individus capturés en mer	1446	72	346	5
Nombre d'observation en criée et opportuniste	190	119	46	54
Nombre d'individus taggés	538	9	45	0
Nombre d'individus injectés	451	8	40	0
Nombre d'échantillons de génétique	615	40	7	47
Nombre d'individus disséqués	394	34	296	8
Nombre de colonnes collectées (analysées)	275 (168)	36 (0)	57 (0)	0
Nombre de recapture	4	0	0	0

D'autres spécimens sont parvenus au MNHN par l'intermédiaire des marins pêcheurs ou des criées. Ces relations avec les professionnels sont essentielles pour assurer un retour des individus marqués. Elles permettent également d'obtenir des informations sur les lieux de présences des espèces et de collecter des spécimens rares pour lesquels il n'est pas envisageable d'effectuer des missions dédiées. Enfin, un appel à données des captures de pocheteaux observées dans le cadre du programme français d'observation à la mer (OBSMER) a été effectué auprès de la DPMA. Les données des campagnes halieutiques européennes ont été obtenues via le site DATRAS du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM). Ces données européennes et nationales sont compilées afin d'obtenir des informations à grande échelle.

I. LES POPULATIONS DE POCHETEAUX GRIS

L'aire de répartition et la distribution géographique des organismes marins sont susceptibles de varier dans le temps sous l'influence d'évolutions climatiques à une échelle de temps géologique ou à petite échelle telle que la saison. L'aire de répartition d'une espèce se définit par la zone de présence sans prendre en compte les données quantitatives. La distribution quant à elle apporte des informations sur la localisation des potentiels « hot spots » des populations et sur l'utilisation de l'habitat par les individus.

Les variations spatiaux-temporelles des individus, des populations ou encore des espèces font à présent l'objet d'un intérêt accru notamment grâce à l'apparition de nouvelles technologies (tag électronique, suivi par satellite) et de nouveaux outils d'analyses (logiciel de cartographie). L'évolution de la répartition spatiale des espèces peut être liée à l'environnement physique, à la disponibilité en nourritures, ou encore à l'activité humaine. L'activité anthropique est la principale cause de modification des écosystèmes et des populations en milieux marins. Les pêcheries font parties des activités ayant le plus incidences sur les communautés marines. Leurs impacts peuvent être directs en ciblant certaines espèces à valeurs commerciales ou indirect en modifiant les équilibres trophiques (Stevens *et al.*, 2000; Pinnegar *et al.*, 2002; Walker & Hislop, 1998).

Historiquement, les deux espèces de pocheteaux gris étaient communes sur l'ensemble du Nord-Est Atlantique et présentent jusqu'en mer Méditerranée (Carus, 1893; Guérin-Ganivet, 1912; Risso, 1826). Leur aire de répartition s'est progressivement réduite avec des extinctions locales tout d'abord dans sa partie méridionale dans les années 50 (Aldebert, 1997) puis au niveau de la mer d'Irlande (Brander, 1981) et au large de la Norvège (Lynghammar *et al.*, 2014). La différenciation des deux espèces de pocheteau gris étant très récente, il semble important de présenter les résultats concernant le complexe pocheteau gris. En effet, le laps de temps nécessaire entre la description de nouvelles espèces et son acceptation par le monde scientifique peut être long. Cette remarque est d'autant plus vraie concernant l'utilisation de la nouvelle taxonomie sur le terrain. Les résultats collectés sur les individus, dont l'espèce a été identifiée, sont peu nombreuses mais leur extrapolation au complexe d'espèce permettrait de guider les autorités responsables de la conservation des espèces vers une gestion optimale.

A. LES DONNEES

1. Les campagnes scientifiques

Depuis la mise en place des campagnes halieutiques, les chercheurs ont compilé des séries de données annuelles sur le plateau continental européen (Figure 6). Avec ces données, il est possible d'observer l'évolution de la distribution spatio-temporelle des espèces. Une partie des données collectées ces 50 dernières années dans l'atlantique européen et la partie française de la méditerranée sont à la disposition du MNHN. Une partie des données ont été obtenues auprès des laboratoires Ifremer de Lorient et de Boulogne et via le site internet du CIEM (www.ices.dk/marine-data/data-portals/pages/datras.asp). Les données provenant de Méditerranée ont été collectées par le laboratoire Ifremer d'halieutique marine de Sète (UMR MARBEC) dans le cadre des campagnes MEDITS (International bottom trawl survey in the Mediterranean) du programme européen Data Collection Framework (DCF). Ces données comprennent la position de l'ensemble des opérations de pêche réalisées ainsi que le sexe, la taille et la position de capture de chaque individu de *Dipturus spp.*

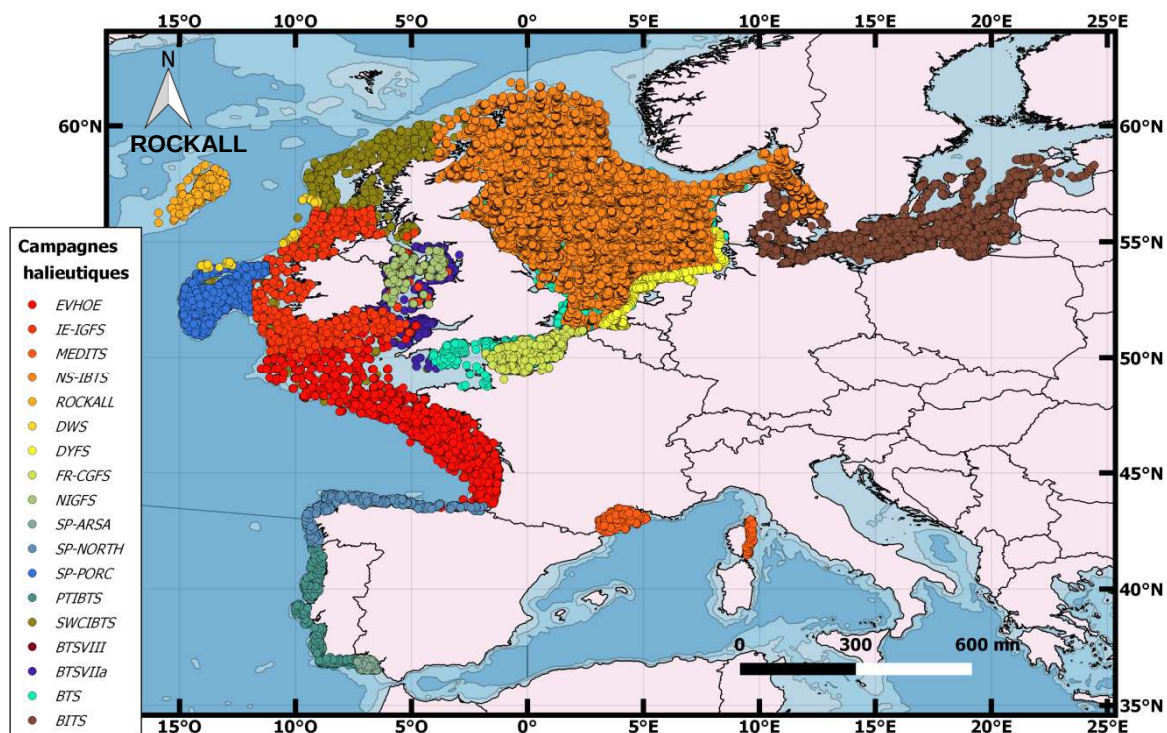


Figure 6 : Répartition des opérations de pêche lors des campagnes halieutiques de 1968 à 2015

Les premières campagnes ont débutées en 1965 dans le sud de la mer du Nord pour finir par la couvrir dans son ensemble au milieu des années 70. La couverture spatiale s'est étendue en 1985 avec l'ajout du nord de l'Ecosse et de l'Irlande, de la Manche Est et du Golfe de Gascogne. Entre 1990 et 1998, l'effort s'est encore accentué pour aboutir en 1999 à l'échantillonnage de la majeure partie du plateau continental Atlantique, d'une partie de la Méditerranée et du banc de Rockall. Plusieurs pays organisent ces campagnes, dont les résultats sont mutualisés sur le site du CIEM. Afin de pouvoir comparer les données de capture, le protocole est homogénéisé entre les équipes et les engins utilisés, des chaluts à grande ouverture verticale, ont des capacités de capture proche. Depuis 1965, plus de 70000 opérations de pêche ont été réalisées donnant lieu à la capture de 1894 pocheteaux gris dont 209 identifiés comme petits pocheteaux gris, 443 comme grands pocheteau gris et 1242 comme pocheteaux gris indéterminés. En effet, depuis 2011, les deux espèces de pocheteaux gris ont parfois été différenciées à bord des bateaux de recherche. Ces données doivent tout de même être relativisées car quelques erreurs d'identifications ont pu être constatées. En effet, deux individus de grands pocheteaux gris de plus de 1900 mm avait été saisis en tant que petits pocheteaux gris dans la base de données. Dans ce cas, la correction a pu être effectuée mais les erreurs sur des individus inférieurs à 1500 mm ne peuvent être repérées.

2. Données provenant des campagnes d'observations à la mer

La communauté européenne a imposé au pays membres de réaliser des suivis en mer des pêcheries. Ceci a donné lieu à la création de plan d'échantillonnages tels que le programme OBSMER. Depuis 2009 en France, des observateurs embarquent à bord des navires de pêche professionnelle pour collecter des informations sur l'ensemble des captures, la part commercialisée et la part rejetée (Figure 7). Ce programme coordonné par

la DPMA, recense les captures accidentelles d'espèces rares ou soumises à des mesures de protection. Ainsi, les observateurs enregistrent les observations de pocheteaux gris soit 1929 captures mais la différenciation entre les deux espèces n'est pas systématiquement prise en compte. Des campagnes similaires sont réalisées en Irlande pour lesquelles les données de capture ont été obtenues entre 2004 et 2014 (n=2934).

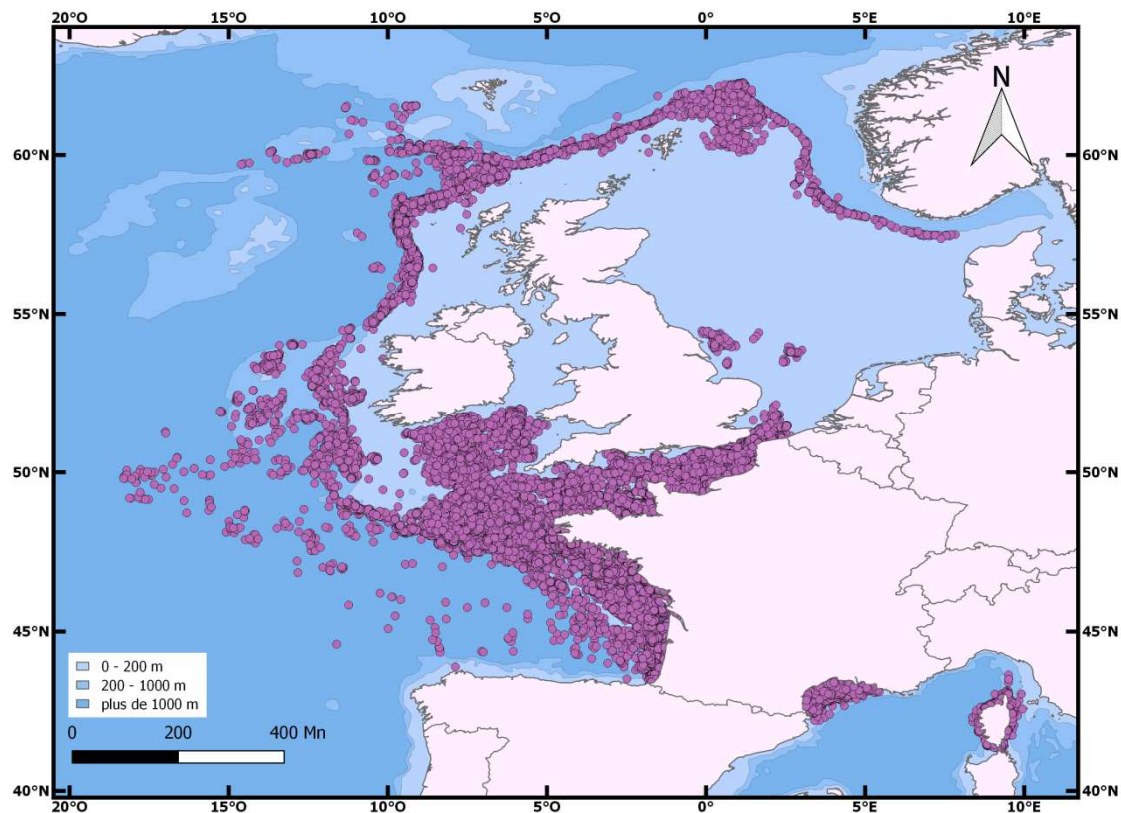


Figure 7 : Opérations de pêche observées dans le cadre du programme OBSMER de 2009 à 2014

3. Données provenant du MNHN

Ces données seront présentées séparément car les engins de capture sont des chaluts professionnels qui ne peuvent être comparés au matériel utilisé dans les campagnes halieutiques. Ils apportent des informations complémentaires sur la répartition et la distribution générales des espèces. Les sources de ces données sont les suivantes (Figure 8) :

- sept campagnes à bord de chalutiers professionnels français effectuées depuis 2013 et un embarquement réalisé en 2007 dans le Nord-Ouest Ecosse. Le protocole commun à ces campagnes comprend le dénombrement et l'identification systématique des individus de pocheteaux gris capturés. Ainsi, un total de 338 opérations de pêche a été observé donnant lieu au dénombrement de 1465 pocheteaux gris (1396 *Dipturus cf. flossada* et 69 *Dipturus cf. intermedia*).
- Le suivi des criées françaises par le MNHN entre 2012 et 2015, dont l'objectif est la collecte de données biologiques sur les élasmodontes et la quantification des erreurs de dénomination. Cette veille est l'occasion d'observer régulièrement des débarquements de pocheteaux, en dépit de leur interdiction de débarquement. Ainsi, 72 pocheteaux gris (66 *Dipturus cf. flossada* et 6 *Dipturus cf. intermedia*), dont la position de capture a pu être obtenue auprès des marins pêcheurs, ont alimenté la base de données.

- Un ensemble de données opportunistes, provenant d'observateurs des pêches et de patrons pêcheurs, mis à disposition du MNHN afin d'effectuer des mesures et des prélèvements génétiques soit 38 spécimens (13 *Dipturus cf. flossada* et 25 *Dipturus cf. intermedia*).

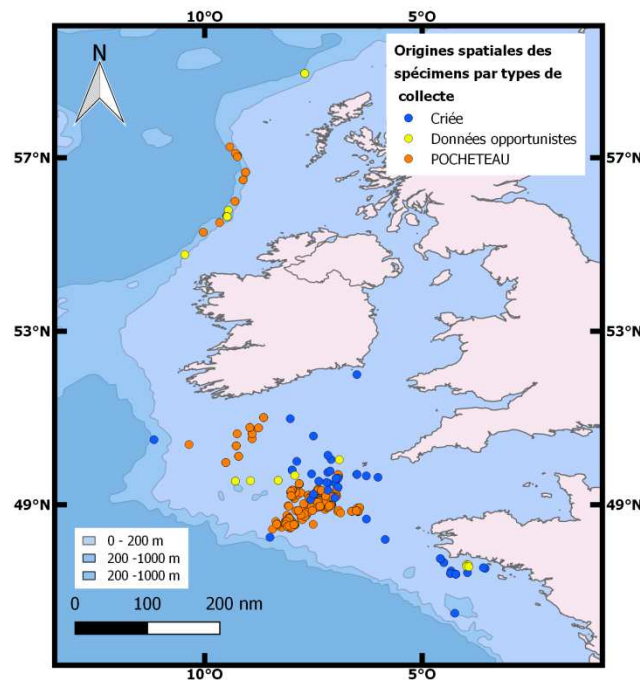


Figure 8 : Origines spatiales des données du MNHN sur les individus de pocheteaux gris

4. Production des cartes

Les cartes présentées sont réalisées à l'aide du logiciel open source de système d'information géographique QGIS (www.qgis.org). Les données sont présentées sous une forme graduée impliquant un choix dans la détermination des gammes de valeurs. Dans le cas des données décrivant des effectifs bruts, une majorité des valeurs appartiennent aux classes inférieures ce qui se traduit par une asymétrie positive par rapport à la normale. Dans ce cas, la méthode du seuil naturel ou ruptures de Jenks est une des solutions pour le classement des valeurs. Ce choix permet de regrouper les valeurs proches entre elles afin de se rapprocher au mieux de la réalité (www.spatialanalysisonline.com). Les données corrigées par l'effort de pêche se rapprochent de la normalité et les valeurs sont classées selon des intervalles égaux.

B. AIRE DE REPARTITION

1. Le complexe pocheteau gris

La Figure 9 regroupe l'ensemble des captures du complexe pocheteaux gris lors des campagnes halieutiques européennes. Les prises sont principalement situées au nord des îles britanniques, sur le banc de Rockall, à l'ouest de l'Irlande et dans la Mer Celtique avec une capture maximale de 21 pocheteaux lors d'une opération de pêche dans les Hébrides. Les campagnes halieutiques couvrent le plateau continental et le début du talus continental. Les profondeurs de capture sont comprises entre 17 à 536 m avec une moyenne à 141 m (Figure 16 a). D'un point de vue général, la distribution spatiale est continue à l'exception des individus de Rockall isolée géographiquement.

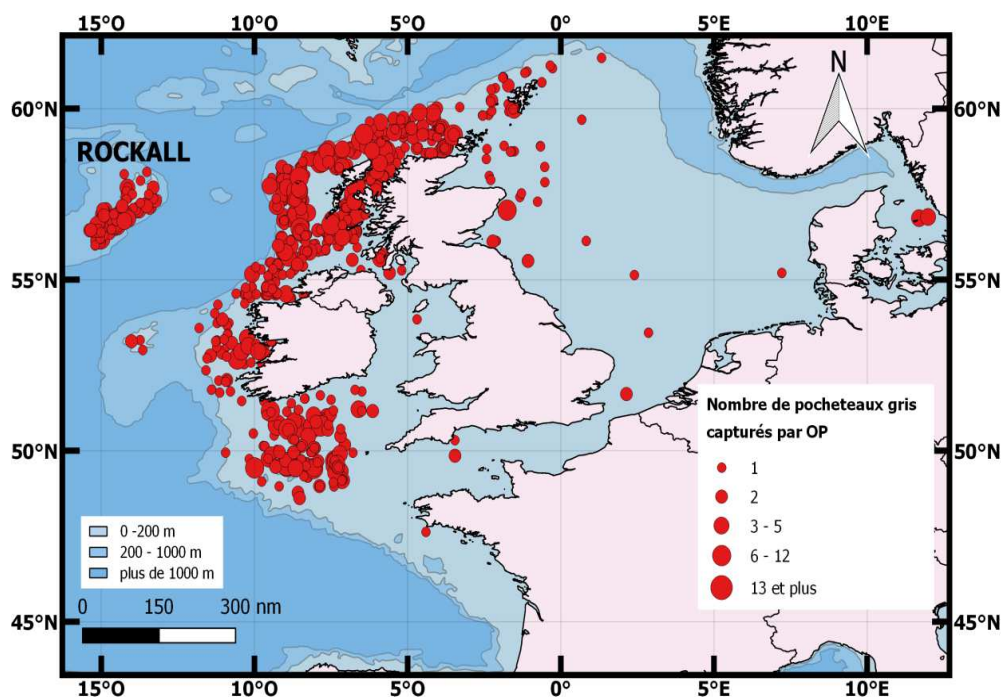


Figure 9 : Positionnement géographique des captures du complexe pocheteau gris de 1968 à 2015 lors des campagnes halieutiques

Un individu capturé en 2003 au sud de la Bretagne constitue l'observation la plus méridionale lors des campagnes halieutiques analysées. L'aire de répartition s'étend dans sa région septentrionale à la mer du Nord et à l'ouest jusqu'au banc de Rockall.

Les positions les plus orientales observées sont situées entre le Danemark et la Suède. Elles proviennent de deux opérations de pêche datant de 2008 et 2009 dont les captures étaient composées de respectivement 4 et 3 individus. Quelques captures accidentelles ont également été enregistrées dans le sud-ouest des îles Féroé. Les programmes d'observations à la mer montrent que la répartition bathymétrique des individus peut s'étendre à des profondeurs proches des 1000 m (Figure 10 et Figure 11).

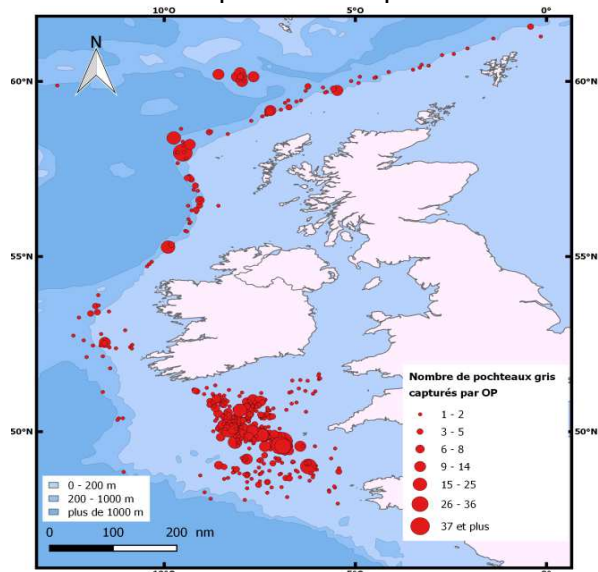


Figure 10 : Positionnement géographique des captures du complexe pocheteau gris de 2009 à 2014 lors du programme OBSMER

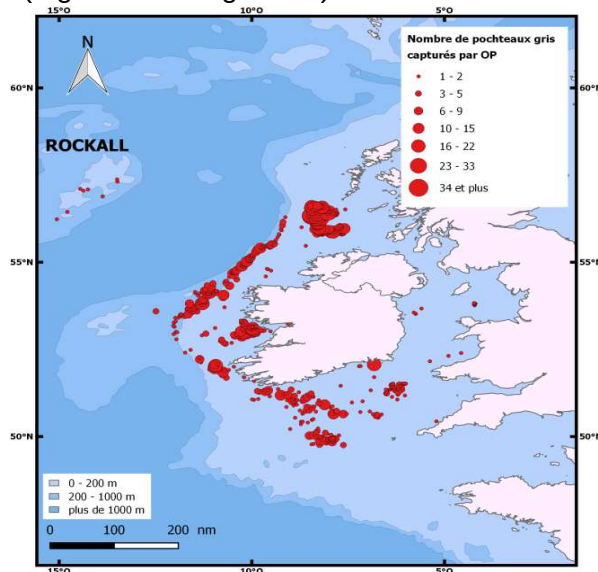


Figure 11 : Positionnement géographique des captures du complexe pocheteau gris de 2004 à 2014 lors des campagnes d'observation à la mer irlandai

2. Aire de répartition par espèce

L'aire de répartition du grand pocheteau gris couvre une surface importante avec des captures observées sur l'ensemble du plateau allant des Iles Shetland à l'ouest de l'Irlande (Figure 12). Des individus ont également été capturés sur le haut du talus continental lors de l'embarquement à bord d'un chalutier professionnel (Figure 13). Les individus sont répartis de façon homogène et continu dans leur aire à l'exception des quelques spécimens collectés à Rockall. La répartition bathymétrique de cette espèce est large avec des captures de la strate côtière jusqu'au talus continental avec des profondeurs comprises entre 17 m et 915 m pour une moyenne de 137 m lors des campagnes halieutiques (Figure 16).

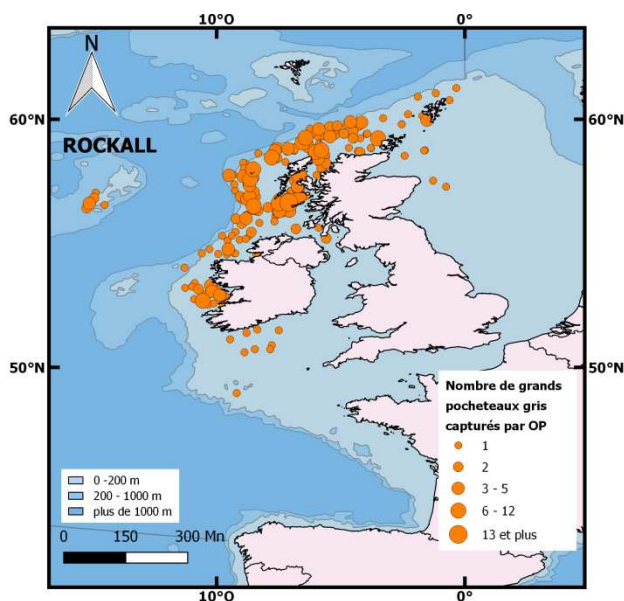


Figure 12 : Positionnement géographique des captures de grands pocheteaux gris, *Dipturus cf. intermedia* lors des campagnes halieutiques (n=443)

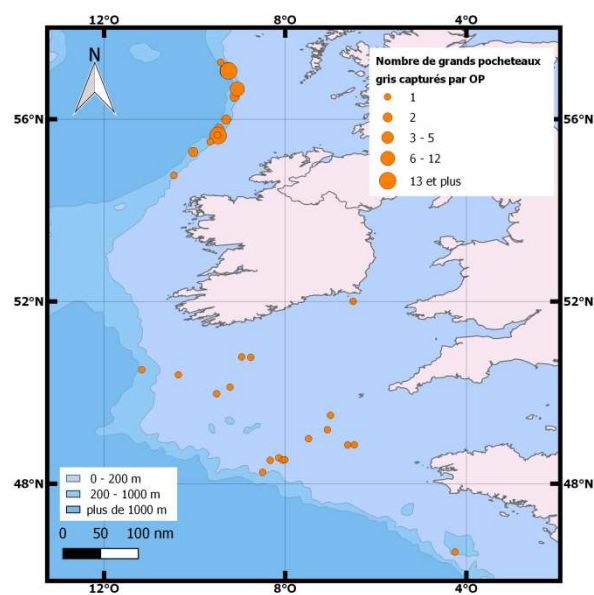


Figure 13 : Positionnement géographique des captures de grand pocheteau gris *Dipturus cf. intermedia* sur les chalutiers professionnels (n=100)

Les petits pocheteaux gris sont répartis de Rockall au nord-ouest jusqu'au sud de la mer Celtique. L'observation la plus orientale est située au nord de l'Ecosse (Figure 14). Au sein de son aire de répartition, la petite espèce présente un recouvrement discontinu avec deux groupes l'un concentré sur la hauteur de Rockall et l'autre au sein de la mer Celtique. La répartition bathymétrique de la petite espèce semble plus réduite s'étendant de 66 à 320 m mais à une profondeur moyenne plus élevée de 176 m sur les campagnes halieutiques (Figure 16 a). L'échantillonnage sur le talus continental a donné lieu à la profondeur maximale enregistrée est de 630 m (Figure 16 b). La distribution bathymétrique des captures au chalut professionnel de petits pocheteaux gris en mer Celtique est encore plus restreinte. Elle varie de 90 à 170 m pour une moyenne de 129 m. Ces différences avec les données des bateaux de recherche peuvent s'expliquer par l'étendue géographique de l'échantillonnage. Sur la hauteur de Rockall, la profondeur moyenne des captures de cette espèce est de 205 m. les données collectées sur le plateau donne quant à elles des résultats proches de ceux observés en mer Celtique par le MNHN avec 128 m de moyenne.

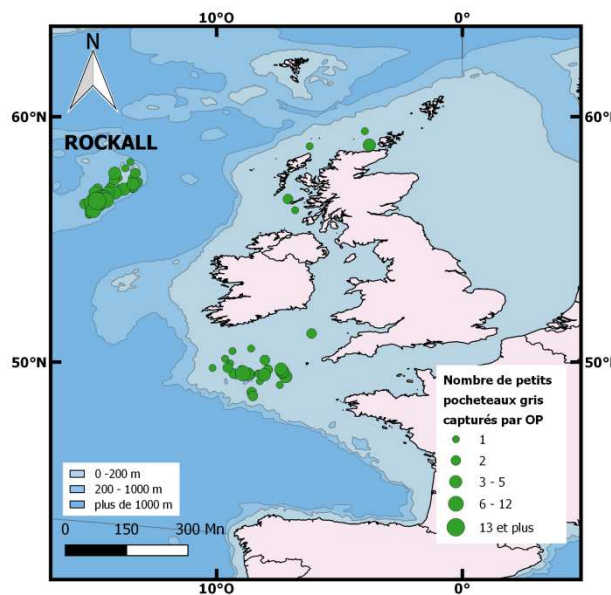


Figure 14 : Positionnement géographique des captures de petits pocheteaux gris, *Dipturus cf. flossada* lors des campagnes halieutiques (n=209)

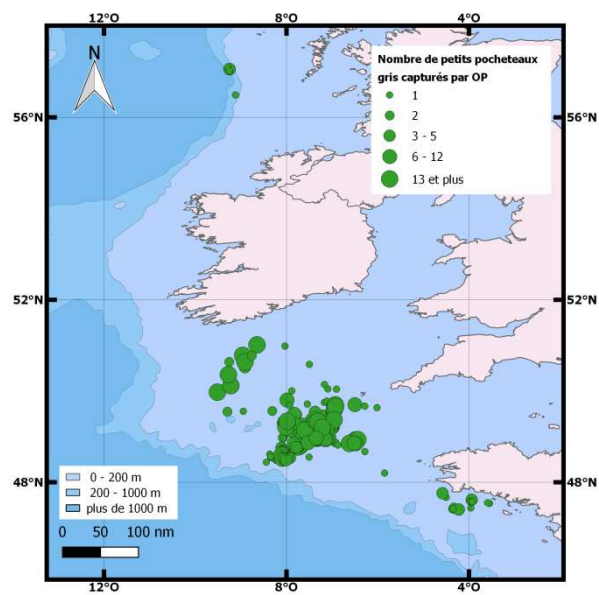


Figure 15 : Positionnement géographique des captures de petit pocheteau gris *Dipturus cf. flossada* sur les chalutiers professionnels (n=1475)

Au cours des campagnes halieutiques cumulées, les captures de grands pocheteaux gris sont plus fréquentes que celles de la petite espèce avec respectivement 443 et 209 individus. Lors des embarquements réalisés à bord des chaluts professionnels, sur les six embarquements en mer Celtique, 1397 spécimens ont été capturés (1384 *Dipturus cf. flossada* pour 13 *Dipturus cf. intermedia*) (Figure 13 et Figure 15). Les captures de pocheteaux gris sont à 99% de la petite espèce dans les zones chalutées. Les observations dans le Nord Ecosse sont issues d'un unique embarquement réalisé à des profondeurs comprises entre 350 et 1000 m. Dans cette zone, la majorité des individus capturés sont de la grande espèce avec 56 *Dipturus cf. intermedia* pour 12 *Dipturus cf. flossada* capturés.

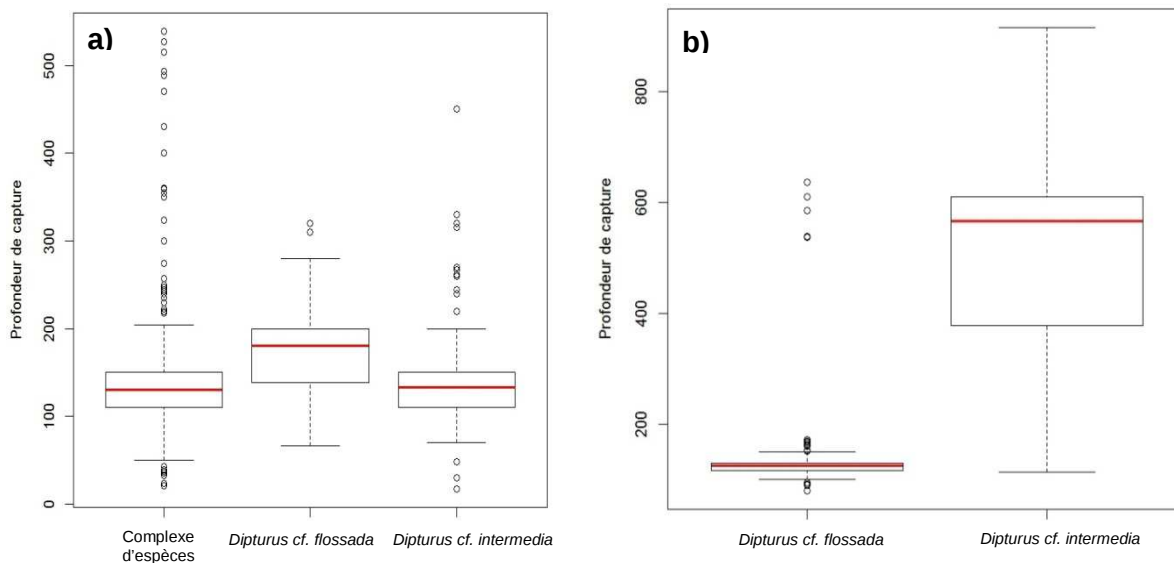


Figure 16 : Diagramme en boîte de la profondeur de capture des pocheteaux gris. a) lors des campagnes halieutiques ; b) sur les chalutiers professionnels. La ligne rouge correspond à la médiane.

La ségrégation dominante nord-sud de la distribution spatiale entre les deux espèces semble être avérée autour des îles britanniques. En 2010, Griffiths *et al.* publiaient un article parlant de deux taxons génétiquement différents confondus sous le nom scientifique *Dipturus batis*, l'une occupant le nord et l'autre le sud des îles britanniques. A la parution de son article, la description des deux espèces du complexe pocheteau gris par Iglésias *et al.* (2010) n'avait pas encore été publiée.

Des spécimens ont été collectés vers 48°N dans le sud Bretagne. Ces observations obtenues auprès de pêcheurs et de criées datent de 2014 et 2015. Avant 2014, la capture la plus méridionale était celle d'EVOHE en 2003. A l'extérieur des eaux européennes, la présence de pocheteau gris est connue dans la partie septentrionale de l'Atlantique Nord-Est, au large de l'Islande. Des informations provenant de cette localisation isolée ont été envoyées par l'Institut de recherche marine de Reykjavik. Les pêcheurs islandais débarquent régulièrement des spécimens, en moyenne 117 tonnes par an entre 2000 et 2013. Des échantillons de tissus, collectés lors de campagnes halieutiques islandaises dans le sud de l'île, ont été génétiquement identifiés. Il semble que les individus sont des petits pocheteaux gris, *Dipturus cf. flossada*.

3. Implications en termes de conservation

Les données post 2009, du fait de l'interdiction de débarquement, ne permettent pas de distinguer les deux espèces de pocheteaux gris dans les captures mais l'étude au niveau spécifique laisse supposer que la majorité des individus capturés sur la partie nord du plateau et sur le talus sont des grands pocheteaux gris. Les spécimens du complexe pocheteau gris capturés en mer Celtique et sur Rockall seraient quant à eux majoritairement de la petite espèce. Bien que les fréquences de capture de grands pocheteaux gris sont plus élevées sur les campagnes halieutiques, cela ne signifie pas forcément que l'espèce est la plus abondante. *Dipturus cf. intermedia* semble s'adapter à des gammes d'habitats plus larges et être répartie de façon homogène en comparaison avec la petite espèce.

D'après les connaissances accumulées, le secteur compris entre l'ouest de l'Irlande et le nord de l'Ecosse comprend l'unique population à effectif conséquent de grand pocheteau gris. Depuis l'interdiction de débarquement de pocheteaux gris en 2009, cette espèce n'est plus la cible des pêches commerciales mais est toujours soumise à une pression de pêche sous forme de captures accidentelles qui peuvent entraîner de la mortalité (Figure 10 et Figure 11). Certains milieux ne peuvent être exploités pour des raisons techniques ou de rentabilités. Ainsi, le schéma d'exploitation des fonds marins engendre de lui-même des zones de refuge (Shephard *et al.*, 2012). Théoriquement, une répartition géographique plus large et une meilleure adaptabilité environnementale peuvent donc être un atout pour la conservation. La probabilité pour que des habitats potentiellement occupés par l'espèce ne soient pas exploités est plus grande. Pourtant, il est important de prendre en compte la surface représentée par ces zones non exploitées. Pour qu'un refuge ait une action positive sur la dynamique des populations, il doit protéger une part substantielle de la population pour une durée infinie (Acosta, 2002). Les zones où résident cette espèce sont très régulièrement exploitées par la flottille européenne aussi bien sur la strate côtière que sur le talus. Dans ce cas, une large répartition géographique n'est plus un gage de protection (Dulvy & Reynolds, 2002). Les zones refuges créées par le schéma d'exploitation couvrent une faible surface et les captures accidentelles à leur périphérie ne permettent pas à la population de se développer. Cependant, la population de grands pocheteaux gris pourrait avoir une bonne capacité de recolonisation des îles britanniques, la répartition des captures étant spatialement homogène et continue dans son aire de répartition. De ce fait, si des mesures de protection efficaces sont mises en œuvre, l'espèce devrait refaire son apparition dans les zones où elle avait localement disparu.

La population de petit pocheteau gris, *Dipturus cf. flossada*, présente une aire de répartition actuelle plus grande allant de l'Islande au sud de la Bretagne mais elle est aussi très fragmentée avec trois zones de concentrations : au sud de l'Islande, sur Rockall et en mer Celtique. Cette fragmentation pourrait s'expliquer par la gamme d'habitat plus réduite de cette espèce.

D'après les données de débarquements français de 2005, plus de 200 tonnes de petit pocheteaux gris se sont retrouvés à la vente (Iglésias *et al.*, 2010). Ainsi, la pression exercée par les pêcheurs islandais semble importante avec 162 tonnes de pocheteaux gris enregistrées pour cette même année. Au niveau européen, Rockall et la mer Celtique sont exploitées mais les captures accidentelles sont plus nombreuses au sein de la mer Celtique que sur les hauteurs de Rockall (Figure 11). Une gamme d'habitats réduite implique une sensibilité plus importante aux activités de pêche. Les refuges liés à l'exploitation différentielle des fonds marins seraient également plus limités pour cette espèce et pourraient ne pas présenter les conditions nécessaires à la stabilité démographique de la population (Acosta, 2002). Les captures moins nombreuses sur Rockall semblent indiquer une pression de pêche moins forte dans cette zone qui pourrait de ce fait être considérée comme un refuge pour l'espèce à la condition que cette zone soit reliée à la mer Celtique et à l'Islande.

Dans le cas d'une population fragmentée, telle que celle de *Dipturus cf. flossada*, il est important de quantifier les échanges entre populations. Théoriquement, les trois groupes pourraient être géographiquement connectés en termes de continuité d'habitat. La topographie des fonds entre les trois localisations composée de plateaux successifs, permettrait un déplacement des individus entre elles. La génétique des populations semble être l'outil le plus adéquat à la disposition des scientifiques pour répondre à cette question. L'étude des différences au niveau du génome permet de déterminer un niveau de connectivité entre deux groupes d'individus éloignés géographiquement c'est-à-dire d'évaluer la quantité d'individus se déplaçant d'une localisation à une autre. Si les niveaux de connectivité sont faibles entre les groupes d'individus, une population fragmentée peut engendrer l'apparition de sous-populations. Les sous-populations sont des entités plus vulnérables et des mesures de conservation différentes doivent être appliquées à chacune d'elles (Griffiths *et al.*, 2011). Le niveau de connectivité au sein de la population de petits pocheteaux gris devra faire l'objet de recherche dans les années à venir afin de définir si les mesures de protection doivent être menées à une échelle globale ou locale. Si les résultats montrent que la population est connectée alors chacun des groupes disposent d'une réserve d'individus qui le cas échéant peuvent recoloniser une zone géographique où l'espèce était considérée comme éteinte ou maintenir les effectifs dans une localité. Dans le cas contraire, la disparition d'une sous-population signifierait une extinction locale dont la recolonisation pourrait prendre de nombreuses années.

C. DISTRIBUTION SPATIALE

Les cartes présentées dans ce paragraphe prennent en compte l'effort de pêche par rectangle statistique CIEM de 0,5 degré de latitude sur 1 degré de longitude. L'échelle spatiale des campagnes halieutiques a évolué au cours des années et les chalutages ne s'effectuent pas sur les mêmes points toutes les années. Lors des embarquements à bord des navires de pêche professionnelle les chalutages ne sont pas réalisés au hasard et l'effort est supérieur sur les zones d'exploitation les plus rentables. La durée de chalutage est donc hétérogène dans l'espace et le temps. C'est pourquoi il est nécessaire de définir une unité par effort de pêche (CPUE) afin de palier à l'hétérogénéité des données. L'utilisation du temps de traine semble le plus adapté compte tenu de la base de données des campagnes

halieutiques. Ainsi les valeurs de CPUE correspondent au nombre d'individus capturés divisé par le nombre d'heures de chalutage pour chaque rectangle statistique.

1. Les campagnes halieutiques

La gamme des CPUE s'étend de 0,004 à 3,33 spécimens du complexe pocheteau gris capturés par heure (Figure 17). Les concentrations les plus importantes (CPUE = 2,22 pocheteaux capturés par heure) sont observées sur la partie sud-ouest du banc de Rockall et au centre de la mer Celtique où la majorité des individus sont supposés être des petits pocheteaux. Le nord et nord-ouest de l'Ecosse, aux alentours de l'Archipel Saint Kilda, est fréquenté principalement par la grande espèce (CPUE = 1,86 pocheteaux capturés par heure). Des zones de concentrations secondaires sont visibles dans le nord de l'Ecosse, dans les Hébrides et sur la côte ouest de l'Irlande.

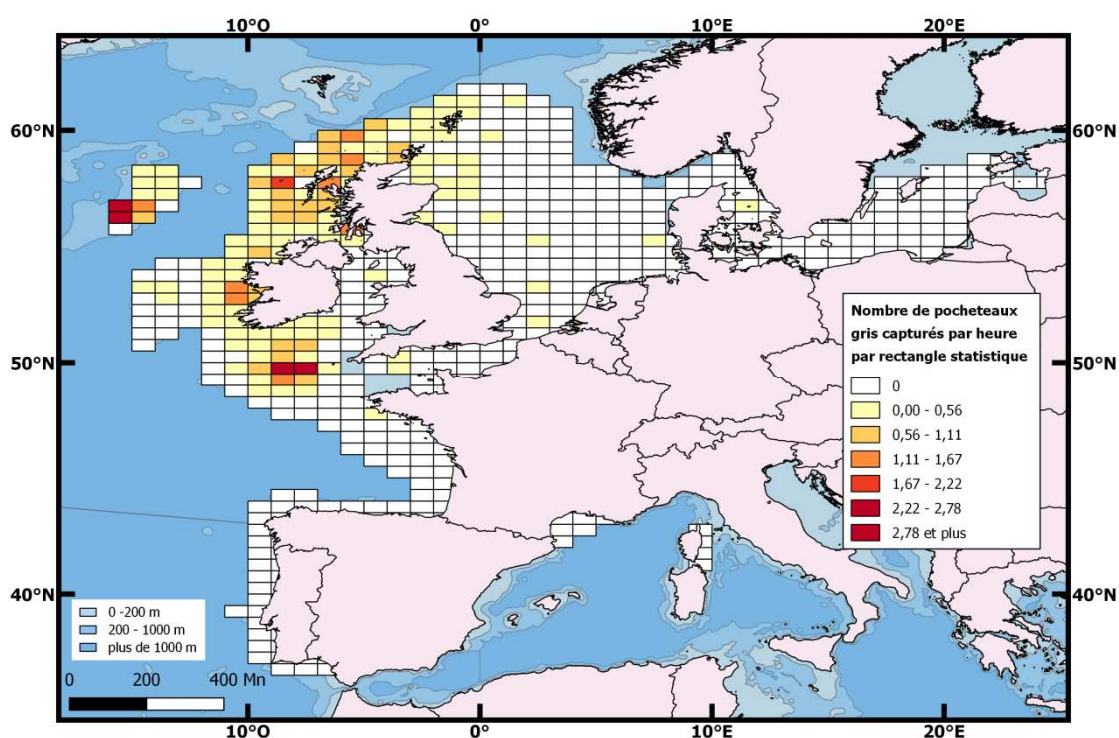


Figure 17 : Densité relative de pocheteaux gris *Dipturus* spp. par unité d'effort (en nombre d'individus capturés par heure) et par rectangle statistique.

Afin de calculer le nombre de captures par heure et par espèces, les données spécifiques ont été extraites de chaque campagne. Les données sélectionnées regroupent les années où tous les spécimens de pocheteaux ont été identifiés. Ainsi les résultats par espèces comprennent les individus capturés et les traits de pêche réalisés pour EVHOE entre 2011 et 2015, Rockall en 2011 puis 2013 à 2015, NS-IBTS en 2014 et 2015, SWC-IBTS en 2013 et 2014 soit 2573 opérations de pêche pour environ 1200 heures de chalutage.

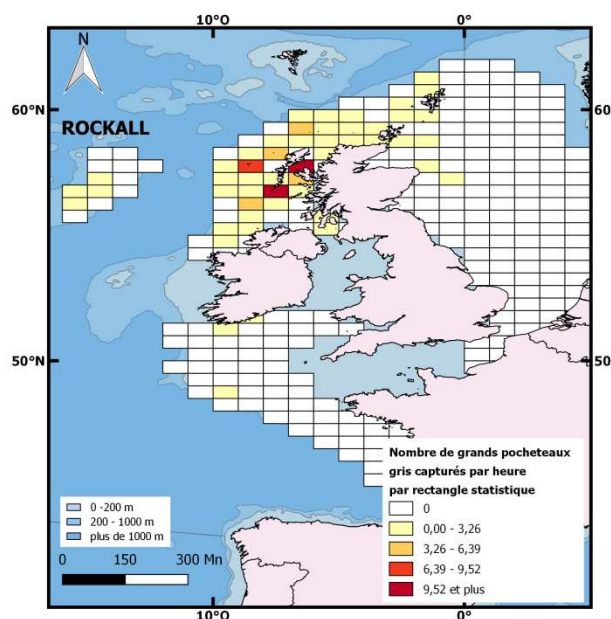


Figure 18 : Densité relative de grands pocheteaux gris capturés, *Dipturus cf. intermedia*, divisé par le temps de chalutage en heure par rectangle statistique lors des campagnes halieutiques (n=269)

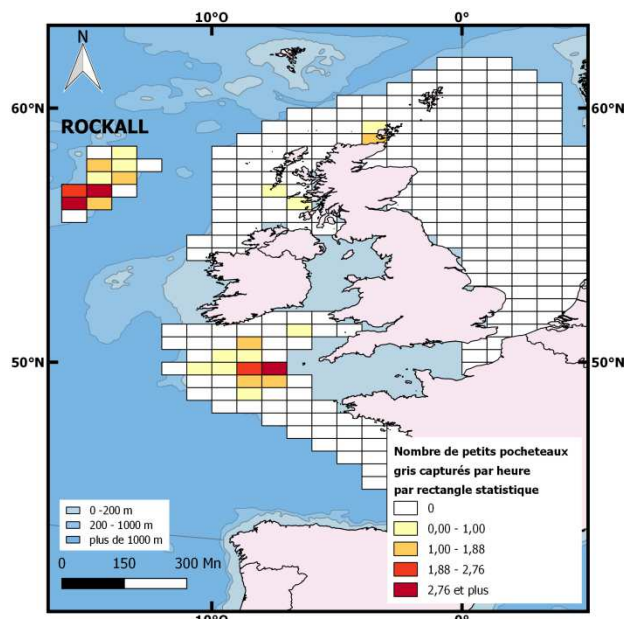


Figure 19 : Densité relative de petits pocheteaux gris capturés, *Dipturus cf. flossada*, divisé par le temps de chalutage en heure par rectangle statistique lors des campagnes halieutiques (n =206)

Les CPUE obtenus pour les grands pocheteaux gris couvrent des valeurs allant de 0,13 à 12,65 individus capturés par heure (Figure 18). Trois rectangles statistiques se détachent du lot avec des CPUE supérieurs à 6,39. Ces trois zones de concentration se trouvent au sud des Hébrides (CPUE : 12,65), au cœur des Hébrides (CPUE : 10,60) et plus à l'ouest aux alentours de l'archipel de saint Kilda (CPUE : 8,80). Une autre zone de concentration détectée sur la carte du complexe pocheteau gris, n'apparaît pas sur la carte de distribution des grands pocheteaux gris. Elle est située au large de Galway sur la côte ouest de l'Irlande. L'identification spécifique de l'ensemble des spécimens n'étant pas réalisé sur les campagnes halieutiques irlandaises, les données n'ont pas été prises en compte sur la carte de distribution des grands pocheteaux gris. Pourtant, cette zone est essentiellement fréquentée par cette espèce (Figure 12 et Figure 14). En effet, des associations de pêche sportive ont développé une pêche ciblée sur les grands pocheteaux gris. Le développement de cette activité sportive sous-entend une concentration d'individus.

Les densités relatives observées de petits pocheteaux gris sont plus faibles que pour la grande espèce avec des CPUE variant de 0,11 à 3,64 captures par heure (Figure 19). Les zones de forte concentration semblent moins ciblées que pour la grande espèce. Les zones de concentration sont situées au centre de la mer Celtique (CPUE : 3,2 et 2,44) et dans le sud-ouest de Rockall (CPUE : 3,64 , 3,1 et 2).

2. Les embarquements OBSMER

Les données issues d'embarquements incluent l'ensemble des opérations de pêche observées sur des engins de fond en excluant les dragues et les casiers qui ne sont pas des engins susceptible de capturer des Rajidae. Seules les opérations de pêche, pour lesquelles l'observateur a enregistré l'exhaustivité des espèces, ont été prises en compte (Figure 20).

Les CPUE par heure varient de 0,004 à 0,67. Une zone de concentration est visible au centre de la mer Celtique (CPUE: 0,67 , 0,52 et 0,48), qui compte tenu des résultats sur les aires de répartition des espèces, devrait correspondre à la petite espèce. Sur le plateau au nord de l'Irlande une forte concentration est enregistrée, pouvant être identifiée comme *Dipturus cf. intermedia* mais n'est le résultat que d'une seule opération de pêche (CPUE : 0,41). Le long de la pente au nord-ouest des îles britanniques la concentration de pocheteau semble généralement plus faible que sur le plateau.

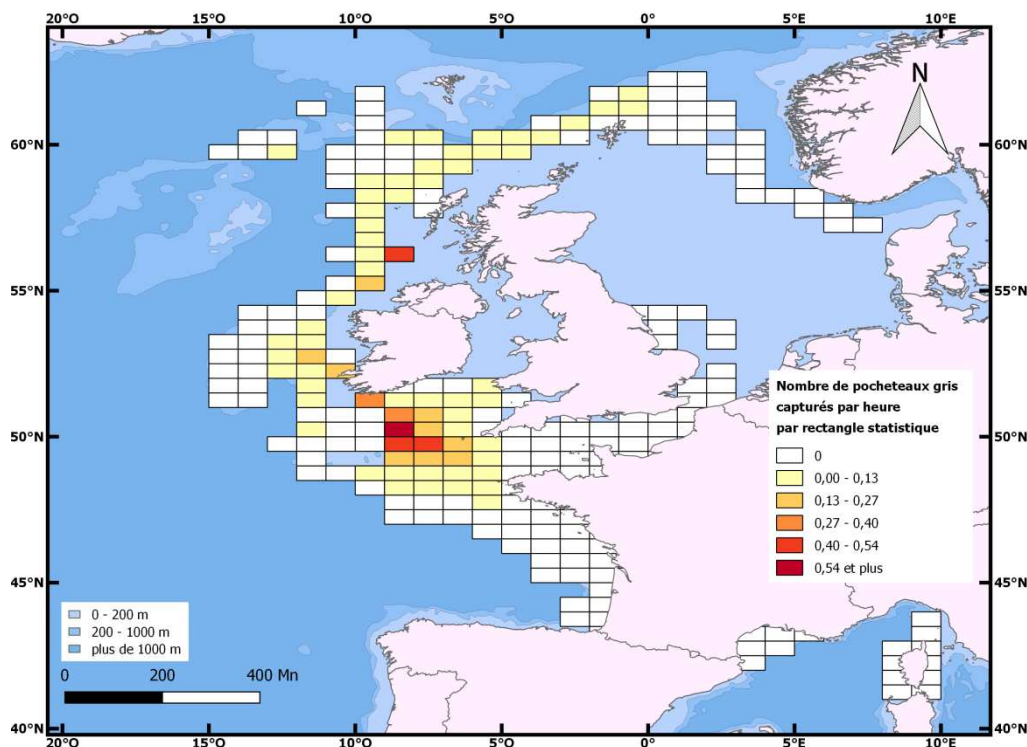


Figure 20 : Densité relative de pocheteaux du complexe pocheteau gris capturés divisé par le temps de pêche en heure par rectangle statistique lors du programme OBSMER

3. Les embarquements à bord des chalutiers professionnels

Lors des embarquements sur les navires professionnels, les observateurs ne peuvent pas dénombrer la totalité des individus. C'est pourquoi seules les données issues des opérations de pêche dont le compte est exhaustif vont être utilisées. Ces analyses spatiales montrent des variations de CPUE d'une maille à l'autre. Les valeurs se distribuent de 0,001 à 1,1 pour la grande espèce (Figure 21) et de 0,022 à 13,08 pour la petite espèce (Figure 22). Bien que des signalements de pocheteaux gris ont été enregistrés sur presque l'ensemble des zones chalutées en mer Celtique, les individus de petits pocheteaux gris semblent se concentrer sur certaines localités telles que la zone située aux alentours des îles Scilly (CPUE : 13,08), qui n'avait pas été échantillonnée lors des campagnes halieutiques. La CPUE est également plus importante dans l'ouest (CPUE : 8,2) et le sud de l'Irlande (CPUE : 7,3 et 7,1). Les grands pocheteaux se concentrent dans la partie nord de la zone échantillonnée mais les valeurs de CPUE sont beaucoup plus faibles que celle observées pour l'autre espèce (CPUE : 1,1). Ces dernières données tirées d'un seul embarquement, ne permettent pas de conclure quant à la présence d'une zone de concentration.

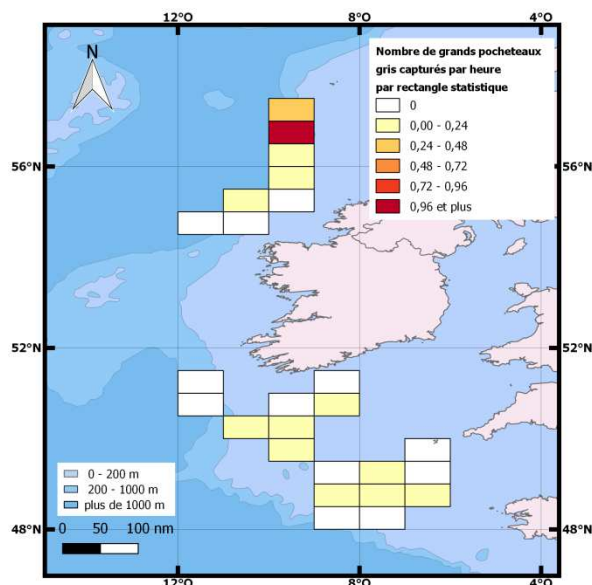


Figure 21 : Densité relative de grands pocheteaux capturés, *Dipturus cf. intermedia*, divisé par le nombre d'heure chaluté par rectangle statistique à bord des chalutiers professionnels (n=50)

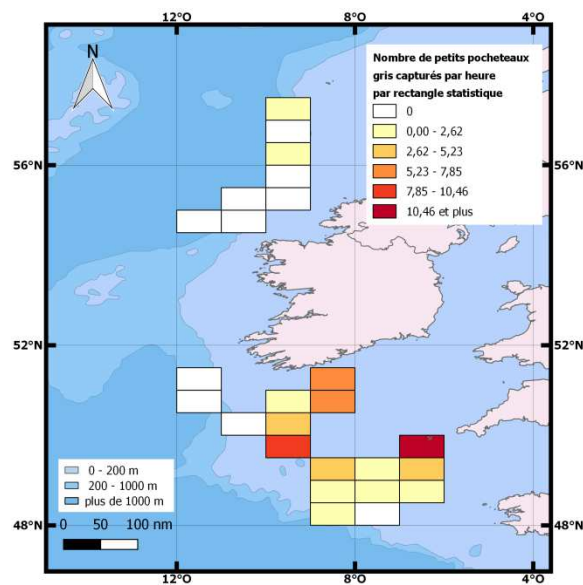


Figure 22 : Densité relative de petits pocheteaux capturés, *Dipturus cf. flossada*, divisé par le nombre d'heure chaluté par rectangle statistique à bord des chalutiers professionnels (n=1335)

La concentration des individus dans le rectangle statistique CIEM comprenant les îles Scilly est très importantes comparées aux CPUE des autres rectangles obtenues lors des embarquements. La figure 23 montre que l'ensemble des individus ont été capturés durant quatre opérations de pêche sur une zone restreinte comparé à la surface du rectangle. Ces traits de chalut se sont effectués autour d'une hauteur nommée « Casino ».

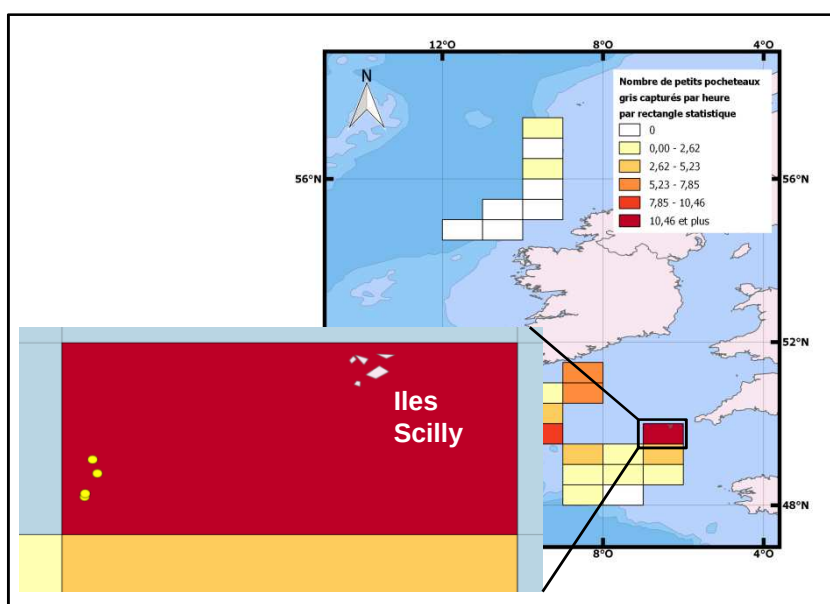


Figure 23 : Zoom sur le rectangle statistique CIEM des îles Scilly. Les points jaunes représentent la position moyenne des quatre opérations de pêche réalisées dans ce rectangle CIEM

4. Implications en termes de conservation

L'homogénéité observée dans les captures du complexe pocheteau gris ne semble plus si évidente compte tenu des résultats de distribution. En effet, des zones de concentration sont distinguées. Cette distribution localisée est encore plus flagrante lorsque les deux espèces sont présentées séparément. Le grands pocheteaux gris se trouve sur de plus petite surface avec des concentrations plus élevées. Ces zones semblent se situer principalement sur le plateau. Les résultats des CPUE du programme OBSMER montrent de faibles taux de concentrations sur le talus. A l'inverse, la petite espèce, qui semblait être limitée dans l'espace au niveau de son aire de distribution, présente des zones de concentration moins localisées mais également avec des densités plus faibles. Pour expliquer ces distributions, une étude précise des zones de présence est nécessaire afin de définir les habitats préférentiels des espèces.

Les habitats préférentiels sont caractérisés par des facteurs environnementaux physiques (sédimentologie, température, courantométrie...) et biologiques (disponibilité en proies, limitation des prédateurs ou concurrents...) optimisant la multiplication de l'espèce. Une carte de répartition des sédiments a été obtenue sur le site internet de « European Marine Observation and Data Network » (ENODnet) (www.emodnet-seabedhabitats.eu). Le nombre d'individus capturés a été dénombré pour chaque type de sédiment. Ces analyses préliminaires, étudiant la corrélation entre sédimentologie et distribution de ces espèces, suggèrent que les captures se font préférentiellement sur des fonds sableux. Le préférendum du substrat sableux pourrait s'expliquer par la présence des proies consommées par les individus. La distribution des espèces est directement influencée par la distribution de leur habitat préférentiel mais elle peut également être densité-dépendante. Blanchard *et al.* (2005) montre que les captures de morue en mer du Nord évoluent en fonction de la densité d'individus. Les années qui suivent un fort recrutement les captures sont réparties sur une aire plus grande et inversement les individus tendent à se regrouper sur les habitats favorables quand les effectifs d'une population sont faibles. L'une des raisons de cette évolution spatiale résideraient dans la compétition intraspécifique (Blanchard *et al.*, 2005).

Les grands pocheteaux gris peuvent s'adapter à une gamme d'habitat plus grande mais semblent se concentrer sur de petite localité ce qui pourrait indiquer que les effectifs ne sont pas assez élevés pour observer une concentration des individus dans l'ensemble des habitats favorables à l'espèce. La petite espèce est quant à elle distribuer plus largement sur son aire de répartition mais les concentrations semblent également plus faibles sur les zones de concentration. A un niveau local, en mer Celtique, les résultats semblent décrire le même schéma. Les petits pocheteaux gris tendent à être plus ou moins bien répartis sur l'ensemble de la zone avec des concentrations moins élevées. Les données récoltées lors des embarquements à bord des chalutiers montrent que les concentrations sont parfois très limitées dans l'espace. Avec une gamme d'habitat plus restreinte, il peut être imaginé que les habitats favorables occupent une surface plus faible et les petits pocheteaux pourraient être regroupés dans une multitude de petites zones de concentration dont les limites de densité seraient vite atteintes ce qui pousserait certains individus à se disperser vers d'autre localisation. Cette distribution semble appuyée par les connaissances des marins. Les patrons pêcheurs rencontrés durant cette étude, désignent généralement des localités précises concernant la capture des pocheteaux. Ces zones peuvent mesurées de cinq à cinquante milles nautiques de diamètre. Cette distribution pourrait favoriser la création de refuge en lien avec le schéma d'exploitation des fonds par les professionnels (Shephard *et al.*, 2012) mais aux regards de la fréquentation des zones de concentration des pocheteaux par la flottille française, ces refuges seraient peu nombreux et faible en surface (Figure 7).

Les Rajidae sont généralement considérées comme présentant des concentrations locales importantes (Ellis *et al.*, 2010; Du Buit, 1973; Du Buit, 1972; Dulvy & Reynolds,

2002). La distribution en zones de concentration observée chez les pocheteaux gris confirme cette tendance. Des mesures de conservation, telles que la création d'aires marines protégées, pourrait être efficace à condition que la surface protégée soit en adéquation avec chacune des deux espèces (Acosta, 2002). Une aire marine protégée dédiée existe déjà dans les Hébrides depuis 2014. Au vue de la répartition des espèces, cette mesure pourrait affecter favorable la population de grands pocheteaux gris. L'évolution des captures dans l'avenir devrait renseigner sur son efficacité. La création d'une aire marine protégée pourrait également être une mesure assurant le maintien de la population de petit pocheteaux gris et limitant les captures accidentelles. D'un point de vue mondial et local, il pourrait être préférable de créer des aires protégées ciblées sur des habitats favorables dans les différents groupes d'individus détectés.

D. EVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DES CAPTURES

1. Evolution temporelle

Des données quantitatives sont collectées sur les pocheteaux gris depuis un demi-siècle mais les zones couvertes ont évolué au cours des années. Depuis 1999, l'ensemble du plateau continental européen est échantillonné annuellement. La série temporelle allant de 1999 à 2014 fourni des indices sur l'évolution temporelle des captures. Avant 2011, les captures de pocheteaux gris sont stables d'une année sur l'autre (Figure 24). Puis une tendance à la hausse est observée sur les dernières années pour atteindre un CPUE de 0,22 pocheteau capturé par heure. Cette augmentation semble être principalement expliquée par l'augmentation du nombre de grands pocheteaux gris capturés par heure. Les effectifs capturés de la petite espèce sont également en augmentation mais dans une plus faible proportion. Cette tendance pourrait être une conséquence bénéfique de l'interdiction de pêche. Cette tendance générale croissante de l'évolution temporelle des densités doit néanmoins être nuancée par le fait qu'elle n'intègre pas l'hétérogénéité spatiale de l'échantillonnage au fil du temps. Les pocheteaux gris étant concentrés sur de petites surfaces les variations dans les positions de trawls peuvent entraîner des biais importants.

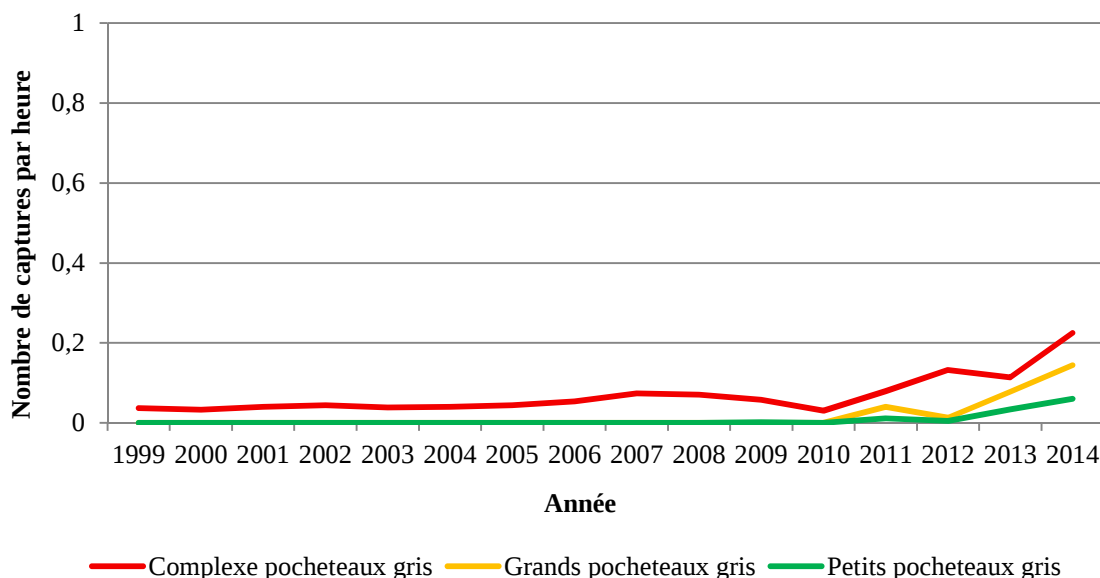


Figure 24 : Evolution des captures par espèces entre 1999 et 2014. Période de temps où les données sont homogènes dans l'espace

Pour étudier l'évolution des captures dans le temps en limitant le biais spatial, les CPUE pour le complexe d'espèces entre 1999 et 2010 sont comparés aux CPUE du complexe de 2011 à 2015 ainsi que par espèce sur les rectangles statistiques présentant une forte CPUE spécifique. Neuf rectangles seront étudiés : trois dans le nord de L'Ecosse, deux en mer Celtique et uniquement deux sur les trois de Rockall car un des rectangles n'a pas été échantillonné avant 2011. La répartition des espèces a permis de déterminer que les zones de concentration au nord de l'Ecosse étaient très certainement des grands pocheteaux gris et que celles de la petite espèce se trouvaient sur Rockall et la mer Celtique (Tableau 3).

Tableau 3 : Evolution des valeurs de CPUE par rectangle statistique entre les périodes 1999-2010 et 2011-2015

Zones géographiques	Zones de concentration	Complexe d'espèces (1999-2010)	Complexe d'espèces (2011-2015)	Grand pocheteau gris (2011-2015)	Petit pocheteau gris (2011-2015)	Tendance
Nord Ecosse	1	1,42	7,67	8,86	-	↗
	2	0,79	9,01	10,66	-	↗
	3	0,53	7,47	12,65	0,81	↗
Rockall	1	0,51	3,92	0,49	3,64	↗
	2	0,61	2,98	0,15	3,1	↗
Mer Celtique	1	2,53	2,44	-	2,44	→
	2	2,47	3,2	-	3,2	↗

La tendance générale montre une augmentation des captures par heure sur presque l'ensemble des rectangles statistiques. Dans une moindre mesure, ces augmentations sont également observables dans les rectangles statistiques adjacents aux rectangles à forte concentration. L'augmentation est plus importante sur les effectifs de grands pocheteaux gris qui semblent mieux répondre aux mesures de conservation mises en place. Des explications possibles pourraient être la disponibilité en habitat plus importante chez *Dipturus cf. intermedia* et une pression de pêche par captures accidentelles qui pourrait être plus diluée dans l'espace. Les petits pocheteaux gris suivent la même tendance mais dans des proportions moins importante en mer Celtique. Les captures accidentelles sur Rockall sont rares d'après les données du programme d'observation à la mer irlandais (Figure 11). Les efforts de pêche correspondant sur cette zone ne sont pas connus mais l'évolution du nombre de capture par heure dans ce secteur pourrait signifier que l'exploitation de ces fonds est plus rare, ce qui permettrait aux effectifs de petits pocheteaux d'augmenter.

2. Evolution spatiale et déplacements horizontaux

Les pocheteaux gris n'étant plus ciblés, la pression de pêche est logiquement en diminution comparée à celle exercée sur ces espèces avant 2009. Les vitesses de recolonisation de secteurs anciennement occupés sont dépendantes des capacités de

dispersion (Dulvy & Reynolds, 2002). Les pocheteaux sont ovipares, les femelles résidant dans une même localité tendent à déposer leurs œufs dans des lieux de ponte partagés sur lesquelles les concentrations de capsules peuvent être importantes (Love *et al.*, 2008). Ce type de reproduction classe les pocheteaux en espèces philopatriques, c'est-à-dire qu'ils résident une grande partie de leur vie au même endroit (Ellis *et al.*, 2010).

A l'heure actuelle, peu de données sont disponibles concernant la capacité de dispersion des individus. Une étude de marquage recapture menée au large des Hébrides sur la grande espèce montre que les déplacements sont assez variables entre les individus (Neat *et al.*, 2014). Certains sont résidents et peuvent être observés sur de long période de temps dans une même localité. Ces individus peuvent effectuer des migrations plus ou moins longues certainement en fonction de la saison mais sont régulièrement recapturés sur la zone d'étude. D'autres spécimens sont en transit, ils sont sortis de la zone d'étude assez rapidement après le marquage et ne sont jamais réobservés. L'un de ces individus en transit avait été observé au préalable dans un secteur proche de la zone d'étude ce qui pourrait signifier que la distance parcouru par ces individus est courte.

Une étude de marquage-recapture est également réalisée en mer Celtique, principalement sur la petite espèce (Bendall *et al.*, 2012). En 2012, neuf spécimens avaient été recapturés. Les distances entre le lieu de marquage et la position de recapture sont comprises entre 10 et 50 km à l'exception d'un individu ayant été recapturé à plus de 161 km. La durée entre la capture et la recapture ne semble pas influencer ces distances. En effet, le laps de temps entre le marquage et la recapture de l'individu retrouvé à 161 km de sa position de remise à l'eau n'a été que de 25 jours. En comparaison, l'individu retrouvé à 10 km de sa position de marquage est resté en liberté pendant 208 jours. Les trois individus marqués par le MNHN et recapturés depuis 2013 présentent des déplacements horizontaux plus longs pour lesquels la durée semble également sans effet. Ces distances sont de 144, 102 et 49 km respectivement en 203, 64 et 242 jours.

Les recherches menées par le CEFAS consistent également à poser des tags électroniques sur les individus afin de retracer leurs déplacements à l'aide des données de température de luminosité et de pression enregistrées par le dispositif. Un de ces tags a donné des résultats intéressants concernant les migrations saisonnières éventuelles des petits pocheteaux gris. Une femelle adulte marquée en septembre 2014 à l'ouest des îles Scilly se serait déplacée jusqu'au large d'Exeter dans la Cornouaille anglaise durant la période hivernale. Elle a ensuite été recapturée à quelques kilomètres de la position de marquage en juillet 2015 (Bendall & Hetherington, com. pers.). L'ensemble de ces résultats semblent indiquer que les pocheteaux sont capables de se déplacer sur des centaines de kilomètres mais que leur mode de vie les incite à revenir régulièrement sur des localisations précises pour des raisons pouvant être liées à la reproduction ou à la disponibilité en proie. Des comportements individuels pourraient être observés avec des individus résidents et des individus effectuant des migrations saisonnières comme les résultats de l'étude des grands pocheteaux gris en Ecosse l'ont montré. La vitesse de dispersion est théoriquement importante. Avec un record de 161 km parcourus en l'espace de 25 jours pour le petit pocheteau gris, ces derniers pourraient traverser l'ensemble de la mer Celtique en quelques semaines. Le fait que cette espèce soit cantonnée sur de petite surface au sein de son aire de répartition semble donc bien lié à la distribution de leur habitat et à leur mode de vie et non pas à des raisons physiques de mobilité.

Les mesures de protection ont eu un impact positif sur la quantité d'individus capturés à bord des navires de recherche. Il semble par ailleurs que les espèces se sont raréfiées dans l'ouest de l'Irlande notamment sur le banc de Porcupine. Ces dernières années, de nouvelles captures sont à noter dans la Manche Ouest et au sein du canal Saint Georges. Au niveau des zones de concentration, il semble que les individus tendent à se disperser avec une aire de répartition étendue sur Rockall. L'augmentation des concentrations dans ces zones pourrait se traduire par une dispersion au plus proche des individus ce qui serait en

adéquation avec les déplacements horizontaux présentés pour ces espèces. Au niveau de la mer Celtique, les résultats sont plus mitigés avec des disparitions et des apparitions dans les différents rectangles statistiques qui la composent.

Les résultats d'évolution spatiale restent exploratoires car, comme constaté lors des campagnes scientifiques, l'échantillonnage aléatoire passe parfois à côté des zones de présence des pocheteaux.

3. Les captures dans le sud Bretagne

En 2014, des observations de petits pocheteaux gris ont été enregistrées dans les eaux de Bretagne Sud. En dehors d'une capture en 2003, sur la campagne EVOHE de l'Ifremer, aucun individu de pocheteau gris n'avait été observé à une latitude inférieure à 48° Nord parmi les données à disposition. Au cours de ce programme, 24 spécimens de *Dipturus cf. flossada* ont été capturés dans cette zone et un individu de *Dipturus cf. intermedia* sur le plateau de Rochebonne (Tableau 4).

Tableau 4 : Espèce, longueur totale, sexe, maturité et date de capture des pocheteaux gris capturés au sud de 48° N de latitude

Espèce vernaculaire	Espèce scientifique	Longueur en mm	Sexe	Maturité	Localisation	Date de capture
Petit pocheteaux gris	<i>Dipturus cf. flossada</i>	330	M	I	Sud Bretagne	06/11/2003 *
		546	F	I	Sud Bretagne	19/03/2014
		480	M	I	Sud Bretagne	03/04/2014
		470	F	I	Sud Bretagne	03/04/2014
		606	M	I	Sud Bretagne	03/04/2014
		620	M	I	Sud Bretagne	09/04/2014
		487	M	I	Sud Bretagne	15/05/2014
		494	F	I	Sud Bretagne	16/05/2014
		461	F	I	Sud Bretagne	07/07/2014
		501	F	I	Sud Bretagne	07/07/2014
		550	F	I	Sud Bretagne	11/07/2014
		659	F	I	Sud Bretagne	14/08/2014
		698	M	I	Sud Bretagne	20/10/2014
		610	M	I	Sud Bretagne	23/10/2014
		872	M	I	Sud Bretagne	20/02/2015
		685	F	I	Sud Bretagne	20/02/2015
		862	M	I	Sud Bretagne	20/02/2015
		539	F	I	Sud Bretagne	20/02/2015
		573	M	I	Sud Bretagne	20/02/2015
		573	M	I	Sud Bretagne	16/03/2015
		701	M	I	Sud Bretagne	16/03/2015
		863	M	I	Sud Bretagne	16/03/2015
		528	F	I	Sud Bretagne	16/03/2015
		505	F	I	Sud Bretagne	18/03/2015
		1105	M	I	Sud Bretagne	10/11/2015
Grand pocheteaux gris	<i>Dipturus cf. intermedia</i>	1934	F	A	Plateau de Rochebonne	03/05/2014

* individu capturé par la Thalassa durant la campagne EVHOE

L'intégralité des individus de *Dipturus cf. flossada* capturés en 2014 et 2015 au sud de 48°N sont des immatures. Leurs tailles varient entre 461 mm et 1105 mm ce qui indique que plusieurs cohortes sont représentées. Le sexe ratio est proche de 1:1 avec 11 femelles pour 13 mâles. Une succession de tempêtes particulièrement violentes ont marqué l'hiver 2013-2014 en mer Celtique. Ces conditions climatiques exceptionnelles pourraient avoir joué un rôle direct ou indirect dans la réapparition du petit pocheteau gris en Bretagne Sud par dispersion d'individus de la Mer Celtique. Des analyses préliminaires de Barcoding moléculaire utilisant le gène COI (Cytochrome c oxydase I), ont été réalisées. Cette technique couramment utilisée pour la différenciation spécifique, montre des différences, s'élevant à 0,4%, dans la caractérisation génétique entre certains des individus capturés en Bretagne Sud et ceux provenant de la Mer Celtique (Figure 25).

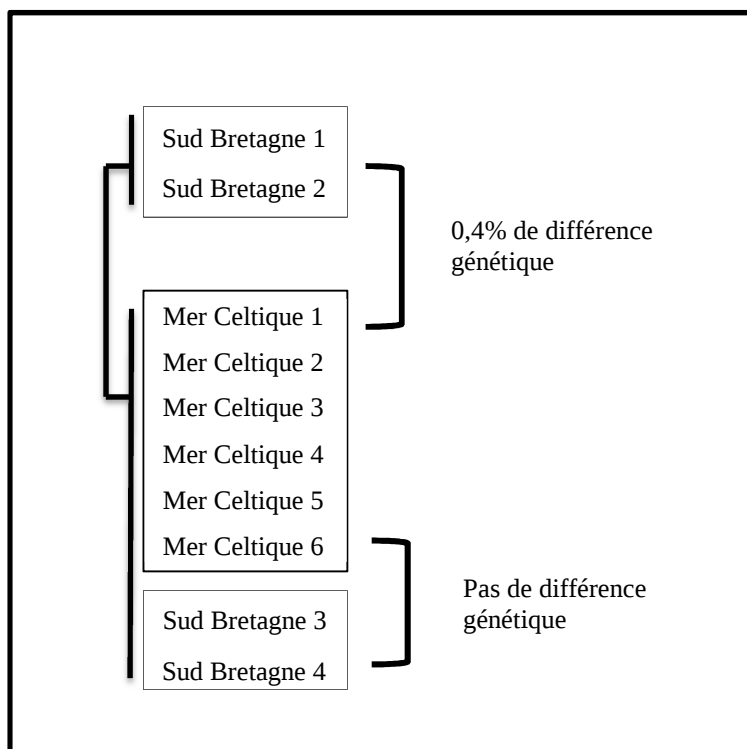


Figure 25 : Arbre de distances génétiques intraspécifique du petit pocheteau gris obtenues par analyse du gène COI

Les élasmobranches présentent des taux de mutation génétique relativement faibles en comparaison avec d'autres vertébrés. Les distances génétiques entre les Rajidae du Nord Est Atlantique s'échelonnent entre 1,87% et 18,36% et plus généralement entre 2,3 et 6% pour des espèces voisines (Lynghammar *et al.*, 2014). Ainsi, la variabilité intraspécifique de 0,4% observée pour le petit pocheteau gris n'est pas négligeable. L'existence de deux populations différentes pourrait être une des explications possibles de cette distance génétique. Ces résultats montrent également que cette variabilité n'est pas uniquement observée entre les spécimens provenant de zones géographiques différentes. Elle existe également entre des individus capturés dans le sud Bretagne. Historiquement, Guérin-Ganivet, (1912) présentait les pocheteaux gris comme « fréquent dans les eaux armoricaines ». Au vu de ces analyses préliminaires, deux mécanismes pourraient être la cause d'un retour marqué des petits pocheteaux gris sur les côtes françaises. L'accroissement d'une population résiduelle locale et la migration d'individus provenant de la mer Celtique pourraient expliquer la variabilité génétique observée.

Les captures de *Dipturus cf. flossada* dans les chaluts des navires côtiers de pêche professionnelle des quartiers de Concarneau et de Lorient pourraient être la conséquence de

différents événements : Dispersion, population résiduelle, phénomène climatique. Une étude de génétique des populations et une veille auprès des marins professionnels du Sud Bretagne devront être menées dans les années à venir afin de mieux comprendre les causes et les implications de ce retour.

E. DISTRIBUTION EN TAILLE DES INDIVIDUS

Les élasmobranches sont des espèces suivant une stratégie de cycle de vie de type « K ». Cela signifie qu'ils ont un investissement plus important dans la reproduction avec des œufs ou des nouveaux nés de grande taille (Dulvy & Forrest, 2010; Pianka, 1972, 1970). Les raies présentent également un ralentissement de la croissance aux alentours de la taille à maturité (Aversa *et al.*, 2011). La distribution en taille d'une espèce de raie devrait donc présenter deux pics (Figure 26). Un premier sur les tailles correspondant aux individus dernièrement éclos correspondant au recrutement. Le second au niveau des grandes classes de tailles représentant l'accumulation des adultes qui ne migrent plus d'une classe à l'autre. Une diminution au niveau des classes de taille intermédiaires devrait apparaître causée par un cumul de la mortalité des individus.

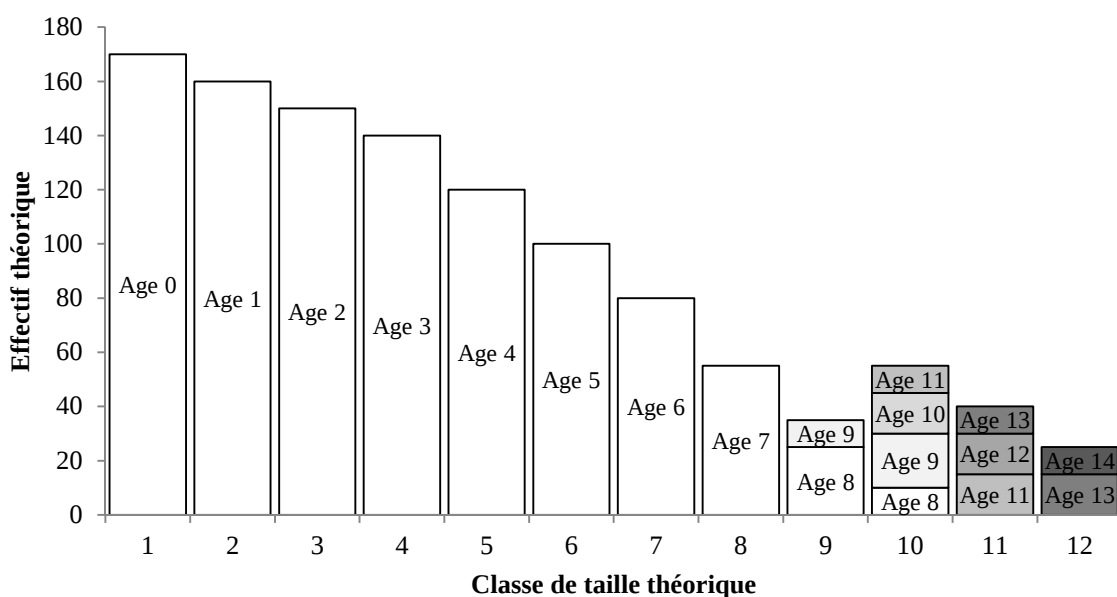


Figure 26 : Distribution théorique des effectifs par classe de taille et par classe d'âge des individus

Le schéma de distribution observé pour la grande espèce suit les mêmes variations que celle du complexe avec une variance des effectifs moins importante (Figure 28). Les longueurs totales mesurées à bord des navires de recherche vont être utilisées pour traiter la distribution en taille des espèces. La taille des individus de grands pocheteaux gris varient de 230 à 2250 mm. Les mesures sont enregistrées au centimètre puis regroupées par classes de taille 100 mm. Les petites classes de tailles sont sous représentées ce qui est à l'encontre des résultats attendus. Les lieux de ponte des raies sont souvent concentrés sur des fonds rocheux et de galets (Hoff, 2010; Neat *et al.*, 2014) peu fréquentés par les

chalutiers scientifiques ce qui pourrait expliquer la faible représentation des petites classes de taille dans cet échantillonnage. La distribution en taille de la grande espèce présente un optimum au niveau des tailles 400 à 700 puis se caractérise par une chute des effectifs. Le deuxième pic attendu pour les classes de taille supérieures est quant à lui quasi inexistant.

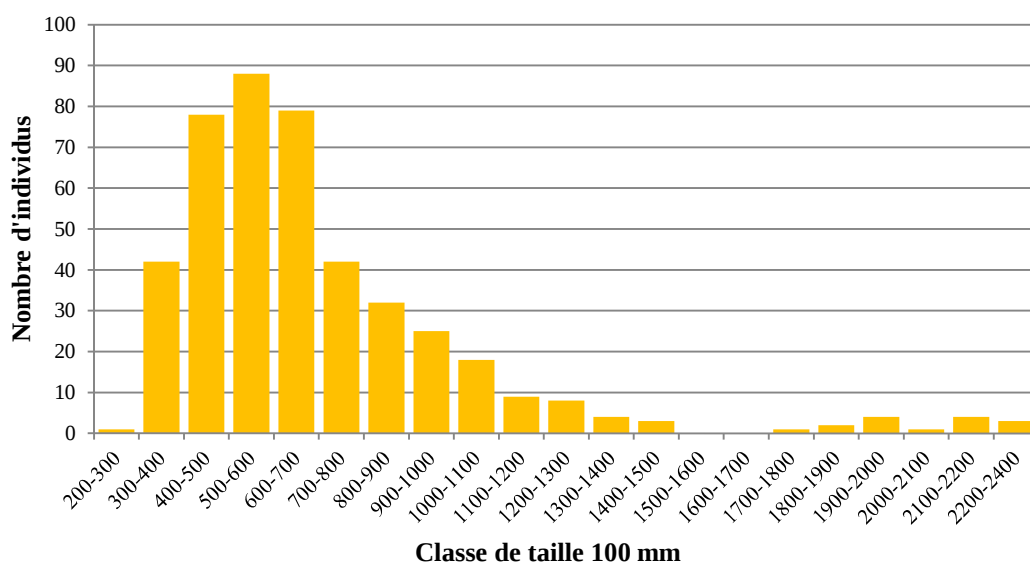


Figure 28 : Distribution en taille par classe de 100 mm des grands pocheteaux gris, *Dipturus cf. intermedia* (n=443)

La distribution en taille des petits pocheteaux gris n'est pas aussi claire, peut-être la conséquence d'une quantité de données plus faible et de l'origine géographique des données provenant de Rockall et de la mer Celtique (Figure 29). Le schéma général de distribution en taille de la petite espèce se rapproche de la distribution théorique avec des petites classes de taille relativement mieux représentées que les grandes et la présence d'un pic au niveau de la classe 1200-1300 pouvant s'expliquer par l'accumulation des individus adultes.

Bien que la diminution des effectifs entre les classes inférieures et les classes intermédiaires soit annoncée par le modèle théorique, les différences observées sur la distribution de la grande espèce semblent élevées. Depuis 2010, aucun des 443 individus mesurés n'appartenait aux classes comprises entre 1500 et 1700 mm et l'effectif des grandes tailles est faible. D'après Iglésias *et al.* (2010), ce schéma de distribution, avec un effectif d'adultes faible, caractérise une espèce subissant une forte pression de pêche. Une autre hypothèse expliquant l'absence des adultes serait que ces derniers ne sont pas présents sur les zones chalutées lors des missions scientifiques. La distribution de la petite espèce, qui semble représentative d'une espèce moins affectée par l'exploitation (Iglésias *et al.*, 2010), montre que l'échantillonnage n'exclut pas les spécimens adultes. Les faibles effectifs des grandes tailles chez le grand pocheteaux gris ne seraient donc pas un artéfact dû au protocole et bien une conséquence d'une surexploitation passée. En surveillant l'évolution de la distribution en taille de cette espèce au fil des années, un deuxième pic sur les individus de plus de 1800 mm devrait apparaître en lien avec les mesures de conservation prises en 2009.

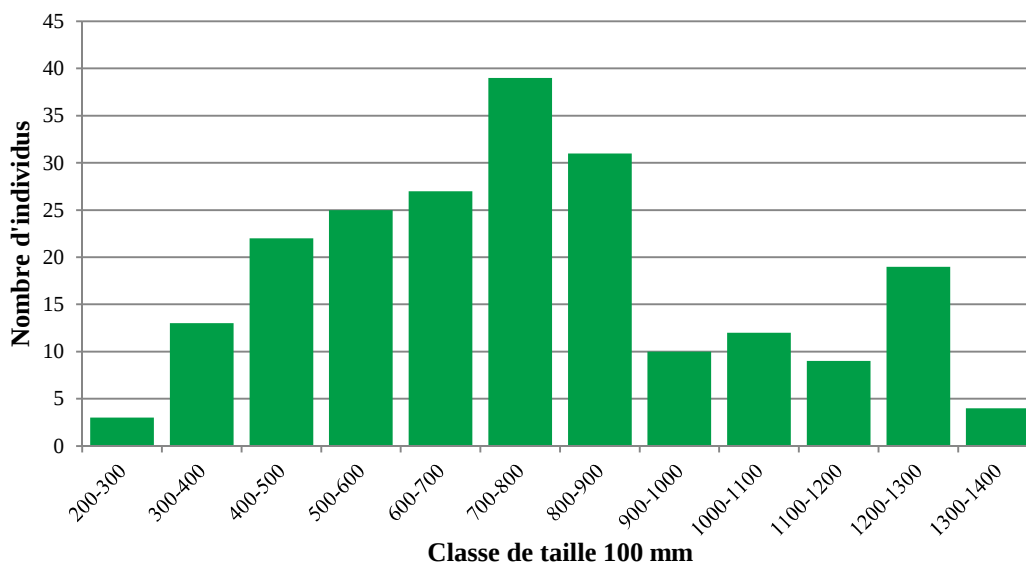


Figure 29 : Distribution en taille par classe de 100 mm des petits pocheteaux gris, *Dipturus cf. flossada* (n=209)

F. CONCLUSION

La comparaison des aires de répartition historique et actuelle des grands pocheteaux gris montre que le nord des îles britanniques est le dernier secteur hébergeant une population viable avec des individus occupant l'ensemble du plateau continental et le haut du talus. Les premières mesures de gestion prises pour sa protection, création d'une aire marine protégée au Hébrides et interdiction de débarquement au niveau européen, semblent prometteuses avec le constat d'une augmentation générale des captures sur les zones de forte concentration. Cependant, le recule temporel n'est pas suffisant pour cette espèce pouvant atteindre des tailles supérieures à 2 m. Une témoin de la reconstitution des populations à suivre serait l'augmentation de la fréquence des tailles adultes capturées et la recolonisation progressive de son aire de répartition.

Les problématiques concernant les petits pocheteaux gris sont différentes. Les mesures d'interdictions de pêche semblent efficaces sur les zones à faible exploitation commerciale mais leurs résultats sont plus mitigés lorsque la pression de pêche sous forme de capture accidentelle est forte. Le schéma de distribution en taille semble relativement proche de celle d'une population théorique de Rajidae. Un phénomène de dispersion couplé à l'extension d'une population résiduelle pourrait expliquer les captures observées dans le sud de la Bretagne. Pour autant, leur aire de répartition est divisée en trois groupes d'individus éloignés. Bien que ces zones soient géographiquement reliées par des habitats utilisables par l'espèce, la mobilité relativement réduite des individus laisse penser que les échanges seraient rares entre ces groupes. Le niveau de connectivité reste cependant à définir. La génétique semble être le meilleur outil pour ce type d'études. Les premiers résultats exploratoires, semblent indiquer des variations génétiques entre des individus éloignés de quelques centaines de kilomètres entre la mer Celtique et le sud Bretagne. Ceci pourrait signifier que la population est divisée en trois sous-populations isolées. Si cette hypothèse se vérifie une protection locale adaptée devra être envisagée dans chacune de ces sous-populations.

II. LES PETITS POCHETEAUX GRIS DE LA MER CELTIQUE

A. DISTRIBUTION EN TAILLE DU PETIT POCHETEAU GRIS *DIPTURUS CF. FLOSSADA* DE LA MER CELTIQUE

La taille des mailles des chaluts utilisés par les professionnels permet de capturer l'ensemble des classes de taille de la population. En effet, avec des mailles étirés de 100 mm et une taille des individus à la naissance estimée entre 180 et 220 mm, même les petites classes de taille sont représentées dans la capture. Par prudence, il est cependant nécessaire de considérer que les jeunes individus peuvent être sous-estimés. A noter toutefois que les œufs de pocheteaux mesurent en moyenne 143,5 mm de long pour 80,8 mm de large en moyenne (Clark, 1922). Avec un maillage de 100 mm en étiré, la probabilité que des œufs soient pris dans le chalut n'est pas négligeable. Pourtant, aucun n'a été observé lors des embarquements bien que de jeunes individus nouvellement éclos de moins 200 mm ont été capturés. Les informations récoltées fournissent donc des données fiables sur l'ensemble de la population montrant une distribution par classes de taille réaliste (Figure 30). La gamme de taille chez les femelles s'étend de 192 mm à 1420 mm et de 209 mm à 1344 mm chez les mâles.

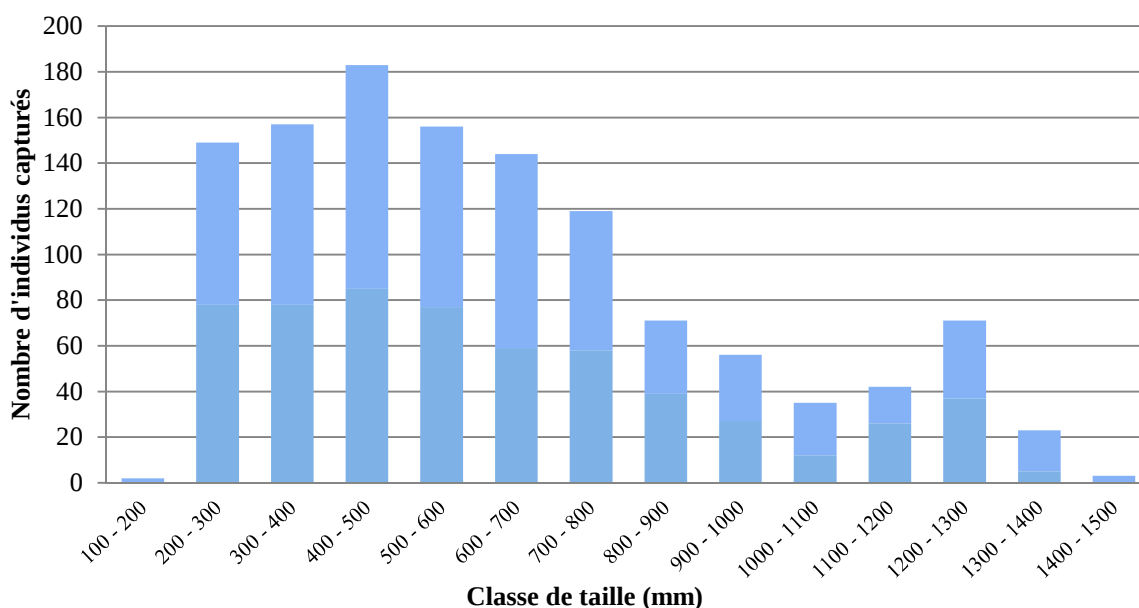


Figure 30 : Distribution par classe de taille des individus capturés lors des campagnes à bord des bateaux de pêche professionnelle par classe de taille 100mm (n=1211)

La population capturée est défini par un grand nombre d'individus de petite taille (<80cm) avec un pic sur la classe 400-500 mm suivis d'une diminution progressive jusqu'à la classe 1000-1100 mm puis un nouveau pic apparaît sur la classe 1200-1300. Le premier pic s'explique par le recrutement, les femelles produisant un nombre d'œufs estimé à 40 par année par femelle (Walker & Hislop, 1998). La prédation sur les jeunes individus n'a été décrite dans aucune publication à ce jour. Par contre, de nombreuses espèces se nourrissent des capsules pondues par les femelles : Gastéropodes, poissons osseux et éla-smobranches (Cox & Koob, 1993; Cox *et al.*, 1999; Hoff, 2009; Kabat, 2013; Lucifora &

García, 2004). Le deuxième pic quant à lui s'explique par l'accumulation des individus matures dans les classes de taille supérieures. La diminution du nombre d'individus capturés dans les classes intermédiaires peut être la conséquence d'une accumulation de la mortalité des individus au cours du temps. La probabilité pour qu'un individu meurt est généralement proportionnel à son âge. Par exemple, un individu atteignant l'âge de 8 ans aura eu plus d'occasions de rencontrer un prédateur. Les causes de mortalité de ces classes de taille peuvent être des causes naturelles (prédation, maladie) ou encore les activités humaines. Les classes de taille les moins représentées sont les classes 1000-1100 chez les mâles (L50 : 1152 mm) et 1100-1200 chez les femelles (L50 : 1202 mm). Ceci correspond aux dernières classes de taille pour lesquelles l'accumulation des individus matures n'est pas encore observée. La distribution en taille présentée par la population de petits pocheteaux gris en mer Celtique semble correspondre à la distribution obtenue par Iglésias *et al.* (2010) et se rapproche de la distribution théorique en taille d'une espèce exploitée.

B. SEX-RATIO

Le sex-ratio observé dans les captures à bord des navires professionnels est très proche de 1:1 avec 581 mâles et 630 femelles capturés soit respectivement 48% et 52 % des captures (Figure 31), un test de χ^2 montre qu'il n'y a pas de différence significative entre les effectifs des deux sexes ($P > 0.05$).

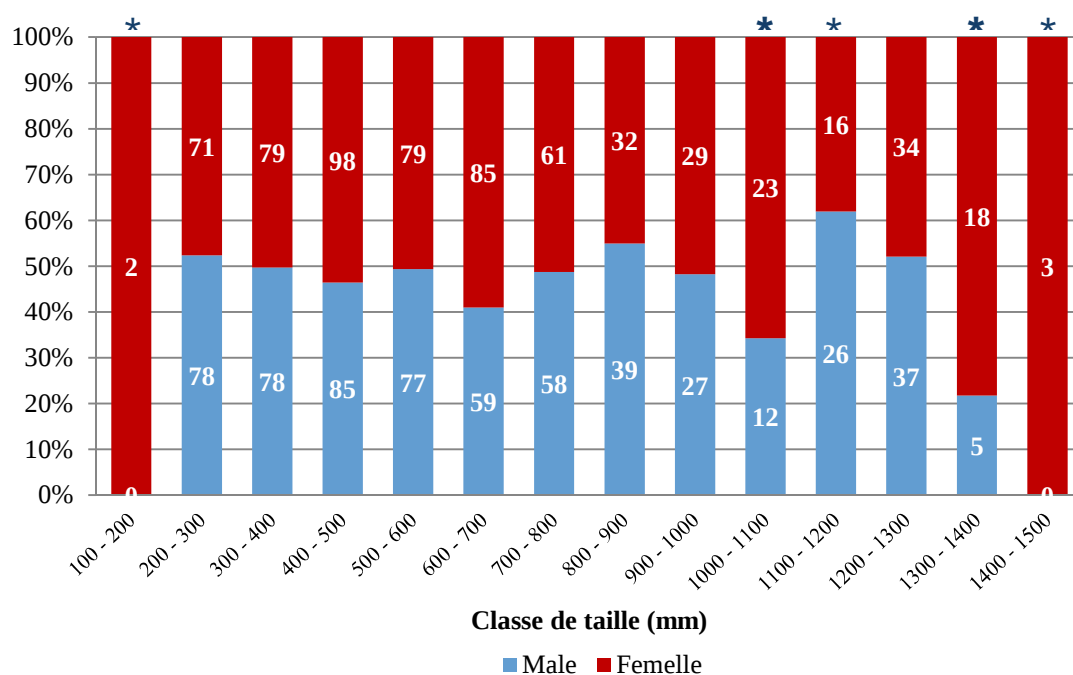


Figure 31 : Proportion mâles / femelles des individus capturés lors des campagnes à bord des bateaux de pêche professionnelle par classes de taille 100 mm, Les valeurs du graphique sont les effectifs par sexe et par classe. Les classes surmontées d'une étoile (*) présentent des différences de sexe ratio significatives ($P < 0.05$)

Le sex ratio de la classe de taille 100-200 ne peut être discuter à cause de son faible effectif. La proportion de mâles plus importante pour la classe de taille 1100-1200 mm peut s'expliquer par l'accumulation d'individus mâles matures dont la croissance est stopée. La sous représentation des mâles dans la classe de taille 1000-1100 peut s'expliquer par la

faible proportion d'individus de taille pré-mature au sein d'une espèce à croissance limitée. Cette classe de taille cumule les mortalités des classes de tailles précédentes et ne constitue qu'une taille transitoire. La raréfaction et disparition des mâles dans les classes de tailles 1300-1400 et 1400-1500 s'explique par le fait que les mâles adultes n'atteignent pas les tailles maximales atteintes par les femelles adultes.

C. ACQUISITION DE LA MATURITE

1. Détermination du stade de maturité

La détermination du stade « adulte » chez les mâles est systématique. Leur organes reproducteurs, les ptérygopodes, étant des appendices externes facilement observables (Figure 32) dont la calcification renseigne sur la maturité. Chez les femelles, peu d'indices externes sont observables pour la détermination de la maturité. L'un d'entre eux est l'état de dilatation du cloaque (Figure 33). Un cloaque dilaté est l'indication d'une activité de ponte ou de copulation correspondant à un stade « adulte ». Pourtant certaines femelles peuvent être adultes mais ne pas encore avoir eu de comportements liés à la reproduction. Dans ce cas, une dissection est nécessaire pour observer l'état des gonades.



Figure 32 : Ptérygopodes de male adulte
(Photo de Samuel Iglésias)

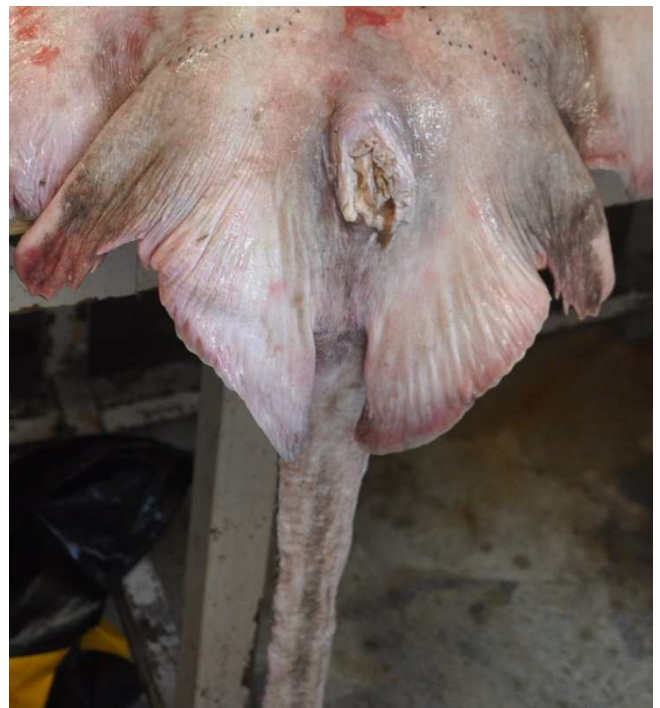


Figure 33 : Cloaque dilaté de femelle
(Photo Sarah Vuillemin)

2. Distribution par taille des individus matures

La classe de taille 1200-1300 correspond à la classe où les individus adultes se font plus nombreux que les immatures (Figure 34). Ce pic pourrait s'expliquer par l'accumulation d'adultes d'âges hétérogènes.

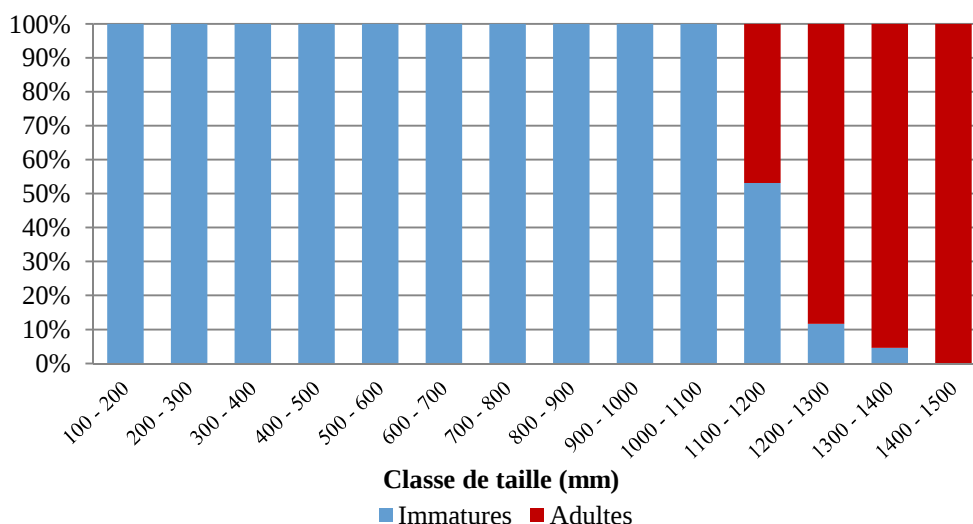


Figure 34 : Proportion d'immatures (n=1089) et d'adultes (n=92) capturés lors des campagnes à bord des bateaux de pêche professionnelle par classe de taille de 100mm

Les femelles atteignent des tailles maximales supérieures aux mâles, 1420 mm contre 1344 mm chez les mâles et la majorité des individus mesurant plus de 1300 mm sont des femelles (21 femelles pour 5 mâles). Ce dimorphisme sexuel est courant chez les élamsobranches (Conrath & Musick, 2004 ; Oddone & Vooren, 2005). Cette différence entre les sexes peut être liée à la reproduction. Les individus de plus grande taille accumulent plus de réserves ce qui augmente d'autant leur fécondité (Lovich & Gibbons, 1992). En effet, la quantité d'énergie que doit fournir une femelle pour la reproduction est bien plus importante que chez les mâles. La production des ovocytes et des capsules ovigères nécessite une grande quantité d'énergie prélevée dans les réserves lipidiques des individus. Les femelles sont observées avec des poids maximums plus importants (femelles : 17,12 kg ; mâles : 16 kg). La séparation des données par sexe, fait apparaître clairement l'accumulation différentielle des individus matures dans les classes de taille supérieures (Figure 35). 54% des mâles de la classe de taille 1100-1200 sont adultes (n=12) contre 13% chez les femelles (n=5). Malgré les faibles effectifs, notamment chez les femelles, la tendance d'ores et déjà montrée d'une maturité plus tardive chez les femelles semble se vérifier.

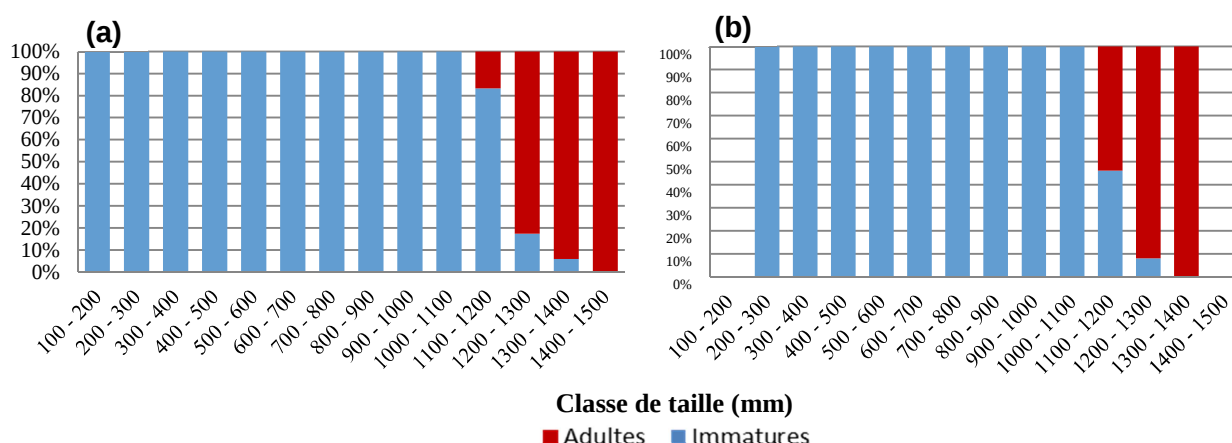


Figure 35 : Proportion d'immatures et d'adultes capturés lors des campagnes à bord des bateaux de pêche professionnelle par classe de taille de 100mm et par sexe (a) Femelles (n=601) et (b) Mâles (n=580)

3. Taille à maturité (L50)

La taille moyenne à première maturité ou L50 représente la taille à laquelle 50 % des individus sont matures. En se basant sur les proportions de matures et d'immatures en fonction de la taille, un modèle de maturation est développé sous forme de courbe permettant de déduire le L50. La taille dite de maturité est ainsi définie graphiquement et correspond à la taille à partir de laquelle les individus sont majoritairement matures (Figure 36). Les données utilisées proviennent des individus capturés en mer celtique pendant les campagnes en mer à bord des chalutiers professionnels et des navires de recherches (n=1278) ainsi que des individus récupérés en criée ou retournés par les marins pêcheurs (n=44). Les tailles maximales des immatures sont de 1325 mm pour les femelles et 1237 mm pour les mâles. Les individus adultes quant à eux ont pour tailles minimales 1174 pour les femelles et 1134 pour les mâles. Les résultats obtenus dans le calcul des L50 semblent être en adéquation avec les résultats antérieurs. Iglésias *et al.* (2010) ont montré une différence dans la taille à maturité suivant le sexe. Les femelles atteignent la maturité à des longueurs totales supérieures aux mâles (Tableau 1) et est en adéquation avec ce qui est constaté chez la plupart des espèces d'élasmobranches.

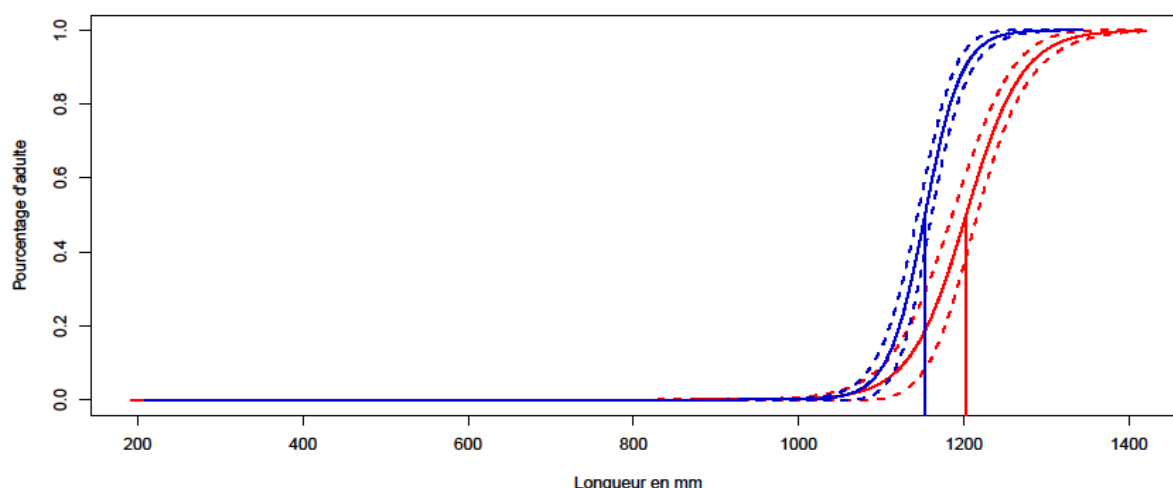


Figure 36 : Représentation de la taille à 50% de maturité des Mâles (bleu) (n=662) et des Femelles (rouge) (n=660) de *Dipturus cf. flossada*.

Ainsi, 50% des mâles ont atteint leur maturité à 1152,96 mm et 1202,75 mm pour les femelles. Une légère différence de 3 cm avec les résultats antérieurs (1229 cm, Iglésias *et al.*, 2010) est à noter ceci peut être lié à un manque de données dans les classes de taille supérieures chez les femelles. En effet, un biais est engendré par le protocole de marquage. Les femelles, dont l'état de santé le permettait, ont été marquées puis relâchées. La dissection étant exclue, les femelles sans signe externe de maturité sont considérées de stade inconnu. Ainsi, la maturité de 41 femelles capturées appartenant aux classes comprises entre 1000 à 1450 mm (gamme de taille des individus matures) n'a pu être définie soit 42,7 % des femelles de ces dites classes.

D. ANALYSES SPATIALES

Les données utilisées dans ce paragraphe concernent les individus échantillonnés lors des embarquements à bord des navires de pêche professionnelle par les observateurs du

MNHN. Le protocole suivi comprend le décompte exhaustif des individus de petit pocheteaux gris capturés.

1. Distribution spatiale des petits pocheteaux gris

Au sein de la mer Celtique un secteur, nommé communément banc de Jones, n'a pas été échantillonné pendant cette étude (Figure 37). Majoritairement exploité par les langoustiniers, ce banc est pourtant une des zones de concentration détectées pour les pocheteaux mais à ce jour aucun navire n'a accepté de prendre un observateur du MNHN à bord pour cette étude.

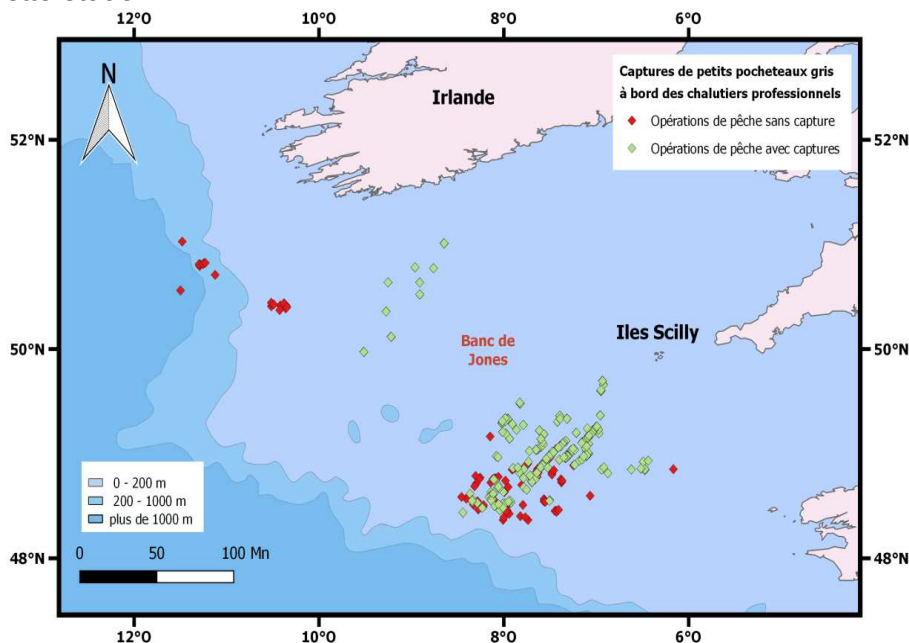


Figure 37 : Répartition des opérations de pêche observées à bord des chalutiers professionnels avec capture (n=174) et sans capture de pocheteaux (n=130)

Les pocheteaux ont été capturés dans la majeure partie des zones de pêche échantillonnées. Sur les 304 opérations de pêche observées, 174 ont donné lieu à la capture d'au moins un individu pour un total de 1384 petits pocheteaux gris capturés. L'ensemble des captures sont sur le plateau continental entre 110 m et 170 m de profondeur. La profondeur médiane des captures est de 125m (Figure 38). La seule zone, où les pocheteaux semblent absents, est l'extrême ouest de la mer Celtique. Une partie des opérations de pêche observées sur cette zone l'ont été dans la pente à des profondeurs supérieures à 350 m où les captures de petits pocheteaux gris sont plus rares. En mars 2014, les traits de chalut regroupés sur le plateau à des profondeurs comprises entre 140 et 160 m n'ont pas données lieu à de capture. Ces profondeurs ne semblent pas optimums mais restent dans la gamme occupée par l'espèce. Le fond sur la petite surface explorée semble être composé majoritairement de graviers grossiers. La plupart des individus capturés dans le reste de la mer Celtique l'ont été sur des hauteurs composées de sable. Les pêcheurs professionnels décrivent ces hauteurs comme une série de bancs de sable orientés sud-ouest / nord-est compris entre une sonde d'environ 100 m et le haut du talus. Ainsi, la nature du fond pourrait jouer un rôle sur l'absence de pocheteaux dans cette partie ouest du plateau.

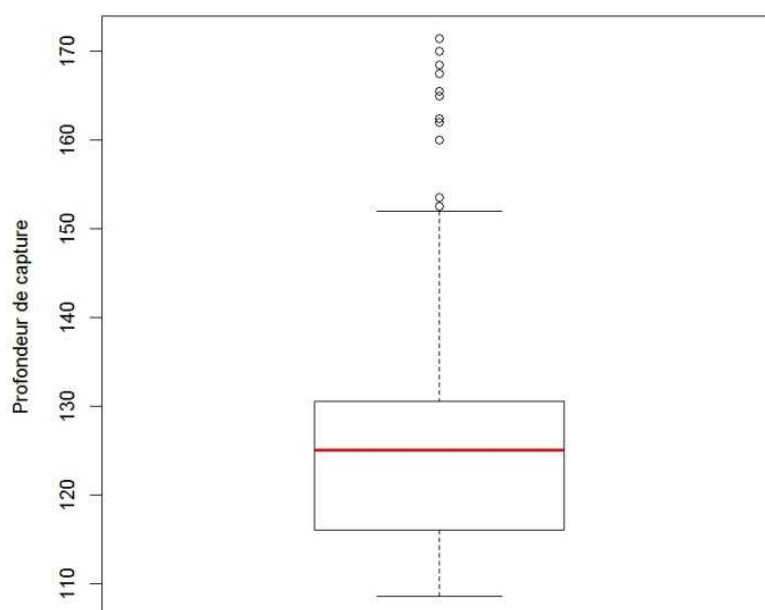


Figure 38 : Diagramme en boîte des profondeurs de captures des petits pocheteaux gris en mer Celtique (n=1324). La ligne rouge correspond à la médiane.

Lors des embarquements à bord des navires professionnels, la longueur de corde de dos, le temps de traine et la vitesse moyenne sont enregistrés, ceci va permettre de calculer une CPUE prenant en compte les différences entre engins. Les proportions de capture sont exprimées en kilomètre carré. Pour calculer le nombre de km² chalutés, la formule « longueur de corde de dos x durée de traine x vitesse » est utilisée. La surface totale chalutée par maille est ensuite divisée par le nombre de pocheteaux capturés dans cette même maille. La taille des mailles a été définie par rapport au travail effectué par les professionnels. Avec des temps de traine d'environ 4h30 à une vitesse de 3 nœuds, une opération de pêche couvre en moyenne une distance correspondante à 0,25 degré. L'analyse spatiale a utilisée des mailles de 0,25 degré de côté plus précises que les rectangles CIEM de 1 degré de longitude sur 0,5 degré de latitude. Les petits pocheteaux gris semblent se concentrer sur de petites surfaces, un maillage fin est plus adapté. Une CPUE, exprimée en nombre d'individus capturés par kilomètre carré chaluté (indiv/km²), est obtenu pour chacune des mailles.

Ces analyses spatiales montrent des variations de CPUE élevées d'une maille à l'autre allant de 0,27 à 40,38 petits pocheteaux gris par km² chaluté (Figure 39). Des signalements de pocheteaux gris ont été enregistrés sur presque l'ensemble de la mer Celtique mais les individus semblent se regrouper en zones restreintes. Trois mailles présentent des CPUE supérieurs à 30 individus par km² chaluté : la zone au sud de l'Irlande avec 40,38 indiv/km², le sud-ouest des îles Scilly avec 39,54 indiv/km² et 31,82 indiv/km² pour la maille la plus à l'ouest.

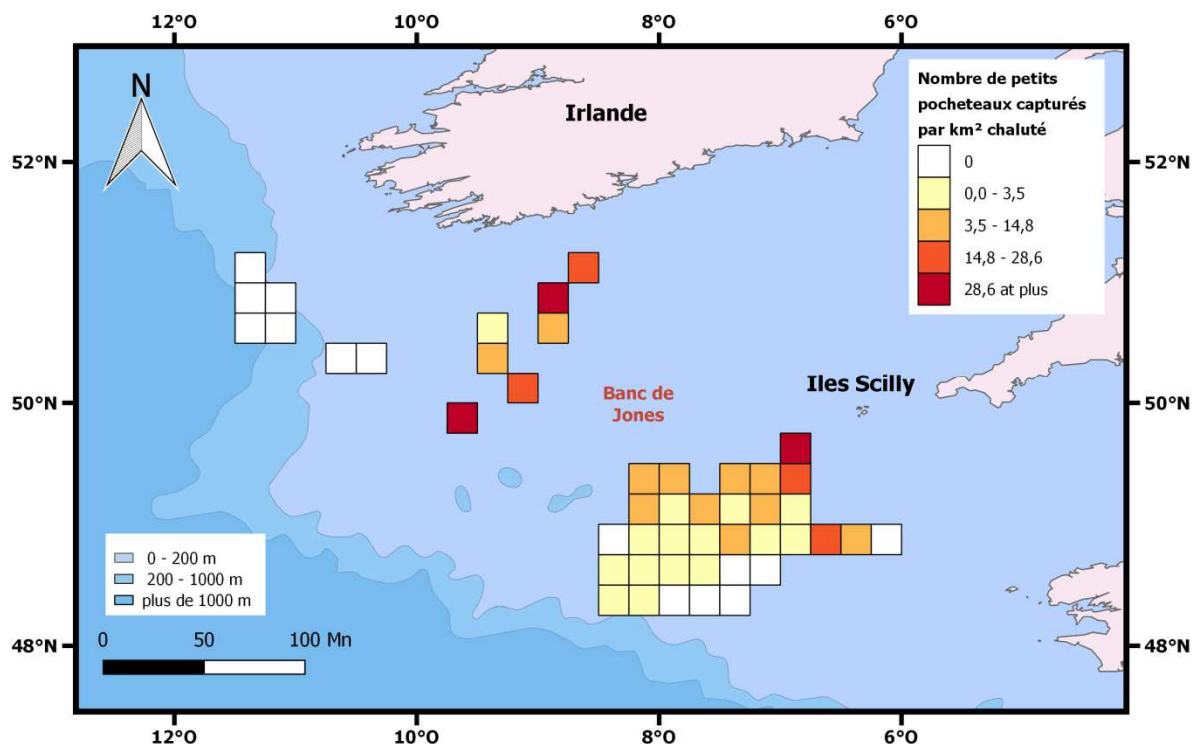


Figure 39 : Densité de petits pocheteaux gris, *Dipturus cf. flossada*, capturés par km² chaluté sur un maillage 0.25 degré à bord des chalutiers professionnels

Les zones de forte concentration sont plus marquées et plus nombreuses avec le maillage de 0.25 degré que sur les cartes obtenues à l'échelle du carré statistique CIEM (Figure 22). Ces résultats suggèrent une distribution des petits pocheteaux gris sous forme de nombreuses petites zones de concentration au sein de la mer Celtique.

2. Zones d'intérêts biologiques : une nurserie potentielle

La zone de concentration au sud ouest des îles Scilly est un secteur de pêche nommé « Casino » par les marins pêcheurs (Figure 40). Lors d'une marée effectuée en juillet 2014, 178 spécimens de moins de 550 mm (dont 111 de moins de 350 mm) ont été capturés durant quatre opérations de pêche autour d'une hauteur. Cette hauteur est composée de roches et galets nécessitant un équipement de pêche adapté pour être exploitée, mais non disponible au cours de l'embarquement. La périphérie de la hauteur est composée d'un substrat sableux chalutable. La quantité de jeunes individus capturés laisse supposer la présence d'une nurserie, c'est-à-dire le lieu de nourrissage pour les pocheteaux tout juste éclos. Aucune capsule n'a été observée dans les chaluts mais la zone de ponte pourrait se situer non loin de la zone de nurserie. Ce lieu de ponte pourrait notamment se trouver plus au centre de la hauteur, sur un substrat de roches et de galets. Ce type de substrat et de profil bathymétrique ont déjà été identifié pour des zones de pontes chez d'autres espèces de Rajidae (Hoff, 2010; Hunt *et al.*, 2011; Love *et al.*, 2008). Après l'éclosion, les individus nouvellement éclos se retrouveraient sur une nurserie située dans le bas de la hauteur pour se nourrir des proies présentes sur les substrats sableux, telles que les crevettes.

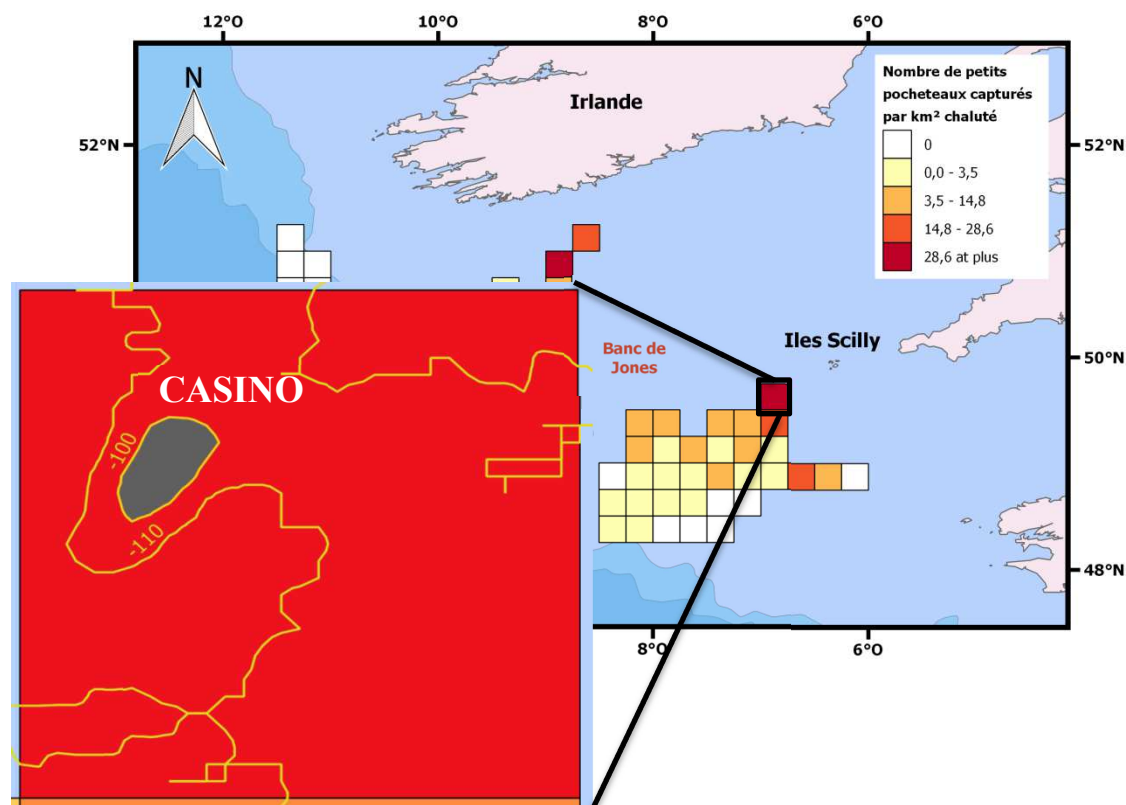


Figure 40 : Zoom sur « Casino » située au sud-ouest des îles Scilly contenant la hauteur (en gris) susceptible d'abriter une nurserie.

Un autre site de ponte pourrait avoir été détecté à une vingtaine de milles nautiques au nord de cette hauteur. Durant la mission avec le CEFAS, effectuée à bord du fileyeur Govenek de Ladram en septembre 2014, l'une des opérations de pêche a donné lieu à la capture de 36 individus dont 34 femelles adultes. Parmi ces femelles, sept présentaient des capsules à la sortie du cloaque (Hetherington *et al.*, 2016). Cette concentration élevée de femelles, qui plus est en période de ponte, permet de supposer qu'un lieu de ponte se trouvait à proximité.

E. CONCLUSION

La distribution mondiale des petits pocheteaux gris étant discontinue, il pourrait être indispensable d'accumuler des connaissances sur les différents groupes d'individus qui composent sa population. L'étude menée par le MNHN a permis de collecter des données en mer Celtique. Bien que l'évolution temporelle à la hausse des captures ne soit pas aussi flagrante que dans d'autre localité, ces résultats suggèrent une efficacité des mesures de protection. Les individus se distribuent sur une multitude de petites zones de concentration très localisés. La concentration des pocheteaux au niveau des lieux de ponte pourrait être l'une des explications de cette distribution. La création de zones d'exclusion d'exploitation sur les lieux de ponte et de nourricerie permettrait de limiter les captures accidentelles. Les résultats du CEFAS indiquent que certains individus effectuent des migrations saisonnières s'éloignant des zones de ponte une partie de l'année. Des études ont présenté des cycles de reproduction saisonniers plus particulièrement chez les espèces côtières telles que la raie blanc nez en Floride (Rasmussen *et al.*, 1999), la raie bouclée (Holden, 1975), et la raie

brunette (Serra-Pereira *et al.*, 2015). Les raies plus profondes telles que les raies fleuries, ou *Dipturus trachyderma* (Krefft & Stehmann, 1975) ne semblent pas avoir de réelle saison de reproduction et tendent à être active sexuellement tout au long de l'année (Du Buit, 1976 ; Licandeo *et al.*, 2006b). Une grande partie des études s'accordent tout de même sur le fait que ces espèces ont des périodes de pontes privilégiées et des pics de reproduction au cours de l'année (Hamlett & Koob, 1999; Oddone & Vooren, 2005; Saglam & Ak, 2012; San Martín *et al.*, 2005). La reproduction et la ponte ne seraient donc pas liées à la saison et les migrations observées pourraient être différentes d'un individu à l'autre. Une partie des individus pourrait également rester sur une même zone tout au long de l'année comme pour la grande espèce (Neat *et al.*, 2014). C'est pourquoi, des mesures de gestion basées sur des exclusions d'exploitation saisonnières paraîtraient mal adaptées à la conservation de cette espèce.

III. APPORT DE LA SCLEROCHRONOLOGIE

A. PRESENTATION DE LA SCLEROCHRONOLOGIE

La connaissance de l'âge des individus d'une population est un élément déterminant de la compréhension du cycle de vie et de la dynamique d'une population. Par conséquent, cette donnée est fondamentale à la gestion halieutique (Laurec and Le Guen 1981).

Différentes méthodes permettent d'obtenir la relation taille-âge des individus d'une population. Les méthodes dites « directes » sont basées sur l'étude de l'âge individuel, soit à partir des pièces calcifiées du squelette d'un échantillon d'individus, par le dénombrement des marques de croissances (Meunier 1988), soit au moyen de suivi *in situ* par des opérations de marquage- recapture.

Les méthodes dites « indirectes », appelées aussi « statistiques », reposent sur la décomposition polymodale des fréquences de taille d'un échantillon de poissons (Petersen 1891). Elles sont adaptées aux séries de données importantes provenant d'une seule campagne de mesure et sont restreintes aux espèces à croissance rapide et n'ayant qu'une période de reproduction annuelle, afin de limiter le chevauchement des cohortes. Compte tenu des caractéristiques biologiques des chondrichthyens ovipares tels que les Rajidae, dont la ponte peut s'étaler tout au long de l'année, la méthode indirecte est inadaptée à ce taxon et l'âge des individus ne peut être obtenu que par des méthodes directes.

Quelle que soit la méthode utilisée, la détermination de l'âge doit être au minimum confirmée par une « vérification », confortant la cohérence des résultats ou par une « validation » lorsque l'âge est confirmé de manière absolue (Goldman *et al.*, 2012). Etant donné la difficulté que représente l'obtention d'individus d'âges connus, dans des conditions *in situ* propres à chaque population et dans des limites spatio-temporelles données, la « validation » est très rarement obtenue dans les études de croissance des chondrichthyens.

Deux méthodes similaires sont couramment utilisées pour obtenir une « vérification » de l'annualité des marques de croissance dénombrées, à partir de l'étude mensuelle d'échantillons d'individus regroupés par classe de taille. Elles sont basées sur l'examen de l'accrétion en cours, sur la marge de la vertèbre, par rapport à l'accrétion de la marque précédente, supposée être annuelle (Cailliet *et al.*, 2006). La première s'attache à quantifier par des mesures micrométriques la croissance en marge de la vertèbre au cours d'une l'année, alors que la seconde la qualifie, selon les critères « translucide » ou « opaque » résultants théoriquement de la saisonnalité. Compte tenu des faibles niveaux de contrastes présents en marge, dans les cartilages nouvellement formés, ces « validations » sont difficiles (Holden and Vince 1973) et selon Campana (2001), elles sont souvent utilisées abusivement comme méthode de « validation ».

L'analyse chimique des vertèbres, le long du plan de croissance a été utilisée avec succès comme moyen de « validation absolue » entre 1958 et 2000, au travers des mesures de radioéléments disséminés lors des essais nucléaires (Campana *et al.*, 2002). Depuis, à défaut d'obtenir des spécimens dont la naissance est antérieure à 1958, cette technique a eu peu d'applications en sclérochronologie des vertèbres. Le rapport strontium/calcium a été utilisé comme moyen de « vérification » sur des vertèbres de chondrichthyens (Scharer *et al.*, 2012), mais cette méthode est pour l'instant limitée aux organismes vivants dans des milieux à forte amplitude physicochimique tels que les estuaires.

L'essentiel des études portant sur la croissance des chondrichthyens a été validée par des méthodes de « vérification » peu fiables (Campana 2001) et une « validation » par des méthodes plus rigoureuses est nécessaire (Licandeo and Cerna 2007). Le marquage vital *in situ* par injection d'un colorant calciphile est actuellement la méthode de « validation absolue » la plus adaptée (Cailliet 1990). Elle permet d'inscrire dans les pièces calcifiées en formation, une marque pérenne distincte servant de repère temporel et à posteriori, d'étudier les marques de croissance formées pendant la période écoulée.

Dans le cadre de cette étude de la croissance du pocheteau *Dipturus cf. flossada*, la détermination de l'âge a été réalisée par la méthode « directe » à partir des vertèbres d'individus collectés entre novembre 2012 et 2015, essentiellement à l'occasion d'embarquements sur des bateaux de pêche professionnels.

Parallèlement, un programme de marquage recapture de *D. cf. flossada* a été initié lors des embarquements successifs afin d'obtenir, à court ou moyen terme, une « validation absolue » des résultats de lecture d'âge. Il met en œuvre de la biométrie, du marquage externe et du marquage interne par injection d'alizarine, un colorant vital calciphile couramment utilisé sur les ostéichthyens, mais jamais employé sur les élasmobranchés.

Les méthodes de « vérification » décrites précédemment n'ont pas été appliquées, en raison d'une part des difficultés que représente l'obtention d'un échantillon mensuel représentatif et d'autre part, de la faible robustesse de ces méthodes lorsqu'elles sont employées sur des espèces dont la lecture d'âge est réputée difficile. En attendant une « validation » absolue par la recapture d'individus marqués *in situ*, cette étude a pour objectif de fournir des données de croissance sur *D. cf. flossada* à partir des pièces calcifiées, de vérifier leur précision et de comparer différentes techniques de sclérochronologie.

B. METHODOLOGIE

1. Choix des pièces calcifiées à étudier :

Contrairement aux poissons osseux, les chondrichthyens présentent peu de pièces calcifiées satisfaisant aux techniques de sclérochronologie (Meunier 1988). Les statolithes, pièces calcifiées de l'oreille interne et comparables aux otolithes des ostéichthyens, sont de taille très réduite et inexploitable (Meunier 1992). De même, les dents des chondrichthyens ont la particularité d'être renouvelées régulièrement, donc régénérées et sans intérêt du point de vue de la sclérochronologie. Les épines caudales ont été utilisées pour dater certains espèces de rajidés (Gallagher and Nolan 1999 ; Cailliet and Goldman 2004). Cependant, elles se sont aussi avérées de faible intérêt, comparées aux vertèbres, car de moindre précision et conduisant à une sous-estimation de l'âge des individus (Davis *et al.*, 2007). L'observation en coupe de plusieurs épines de *D. cf. flossada* nous a conduits à exclure cette pièce calcifiée, sur la base d'un nombre de stries anormalement faible. De plus, la perte de ces structures a fréquemment été constatée sur les spécimens étudiés. Enfin, les vertèbres sont les pièces calcifiées les plus adaptées à la sclérochronologie et elles ont été utilisées dans l'essentiel des études de croissance des chondrichthyens (Cailliet *et al.*, 2006).

Le squelette des chondrichthyens étant cartilagineux, les vertèbres sont faiblement et irrégulièrement minéralisés de cristaux de carbonates et phosphates de calcium sous forme d'hydroxyapatite (Dean and Summers 2006). L'accrétion se fait en périphérie de la vertèbre, tout au long de la vie de l'individu au rythme des variations saisonnières, cependant, en cas

de profonds stress physiologiques les vertèbres peuvent être soumises à des processus de résorption et de remaniement du calcium (Campana and Thorrold 2001).

2. Choix des vertèbres à étudier et de la métrique à utiliser

La position des vertèbres utilisées pour la sclérochronologie diffère selon les études, mais empiriquement, ce sont essentiellement les vertèbres de la cavité abdominale et plus particulièrement les 10 premières qui sont retenues.

Afin de connaître les caractéristiques des vertèbres de la cavité abdominale, les rachis de 13 individus (7 femelles et 6 males de longueur comprise entre 268 et 1282 mm) ont fait l'objet d'une étude morphométrique préalable. Les vertèbres de ces rachis ont toutes été nettoyées et mesurées individuellement selon trois dimensions, par des mesures de longueur, largeur et diagonale (Figure 41). Les profils vertébraux ainsi obtenus ont permis de sélectionner 3 vertèbres (antérieure, médiane et postérieure), morphologiquement distinctes, qui ont été étudiées sur l'ensemble des individus de l'échantillon destiné à la sclérochronologie. L'étude de 3 vertèbres d'un même individu a permis, d'une part de comparer le potentiel de lecture d'âge de ces 3 vertèbres et d'autre part, de tester la précision des résultats d'estimation d'âge pour un même individu.

La comparaison des résultats obtenus sur différentes pièces calcifiées d'un même individu est rarement réalisée, alors que chez certaines espèces un nombre différent de marques de croissance a été observé selon la localisation de la vertèbre le long du rachis (Meunier 1988).

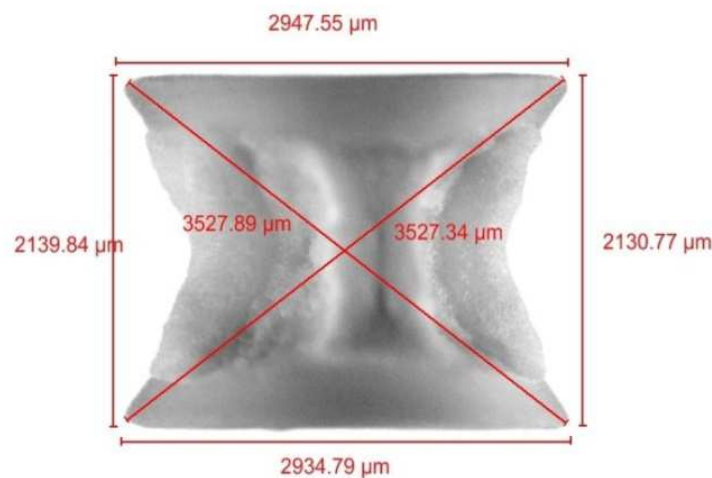


Figure 41 : Mesures morphométriques des vertèbres

Le choix de la métrique présentant la meilleure corrélation à la mesure de longueur totale des individus a été réalisé à partir de mesures de longueur, largeur et diagonale effectuées sur les 3 vertèbres des individus de l'échantillon destiné à la sclérochronologie. Cette métrique a servi à quantifier l'accroissement des vertèbres afin d'estimer par rétrocalcul la taille à l'éclosion.

3. Choix de deux plans d'observation des vertèbres

Les vertèbres des chondrichthyens étant peu calcifiées, elles présentent généralement des marques de faible intensité. Par conséquent, la détermination de l'âge s'avère souvent difficile voire impossible (Cailliet and Tanaka 1990) et ce, d'autant plus que les individus sont âgés (Martin and Cailliet 1988). La qualité des préparations, ainsi que le choix de la technique utilisée pour révéler les marques de croissances sont donc déterminants pour la précision de la lecture d'âge.

Deux techniques complémentaires, permettant d'étudier la même vertèbre sous des plans différents, en présentant les marques externes et internes de la vertèbre ont donc été utilisées. Ceci afin d'une part, de prendre en compte différentes structures de croissances dans l'élaboration de la clé taille-âge et d'autre part, de les comparer sur la base de leur aptitude à la sclérochronologie. Pour réaliser cette double lecture les vertèbres ont été coupées dans leur axe longitudinal et le plan de croissance du *centrum*, allant du *focus* à la marge a été photographié (Figure 42) en lumière réfléchi. Le deuxième plan, présentant le *corpus calcareum* en coupe, a nécessité l'inclusion, le ponçage et le polissage de la préparation, avant d'être photographié en lumière réfléchi (Figure 43).

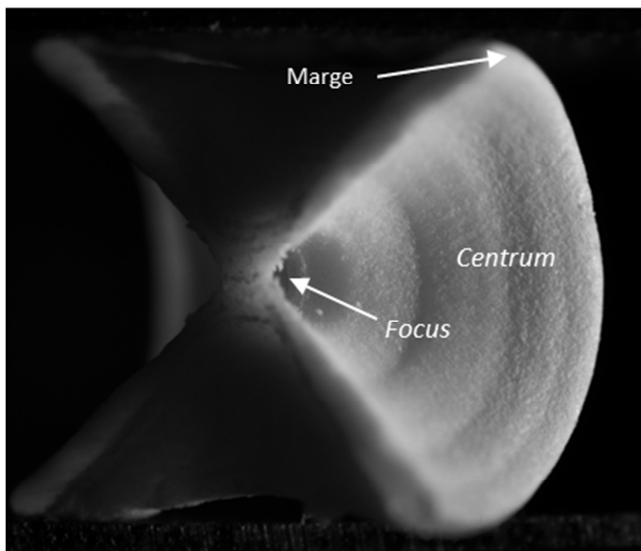


Figure 42 : Plan d'étude du centrum des vertèbres

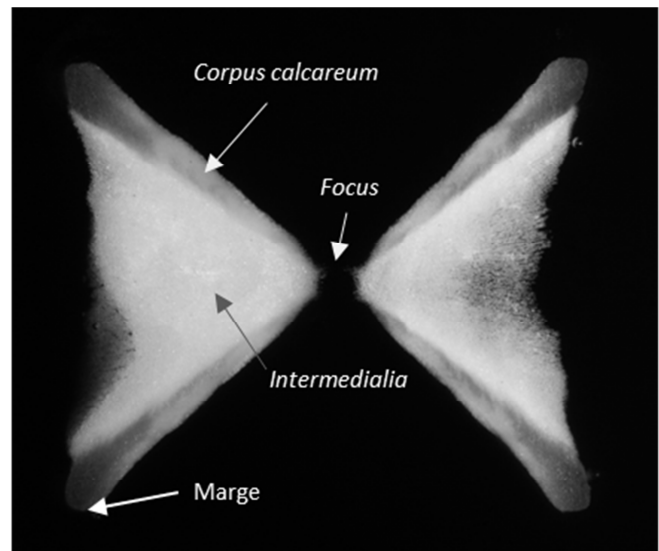


Figure 43 : Plan d'étude du *corpus calcareum*

4. Préparation des vertèbres

4.1. Dissection et nettoyage

Après dissection, la portion abdominale des rachis a été mesurée, de la première vertèbre post crânienne jusqu'à la première vertèbre de la ceinture pelvienne. Cette dernière est caractéristique, elle est suivie de vertèbres dont l'arc hémal est soudé sur lui-même. Les vertèbres comprises entre ces deux limites ont été dénombrées.

Deux techniques ont été testées pour dégrader les tissus organiques et réaliser le nettoyage des vertèbres, d'une part, l'attaque chimique à la soude 1 M et d'autre part, l'attaque par des microorganismes. Les résultats obtenus sont identiques dans les deux cas. Cependant, alors que la première méthode est rapide mais potentiellement destructrice si elle prolongée trop longtemps, la deuxième est lente mais moins risquée pour les pièces

calcifiées. Cette étape est importante pour garantir la bonne conservation et fixation des échantillons après inclusion, mais aussi pour pouvoir distinguer et qualifier les dernières accrétions situées à la marge des vertèbres (Holden and Vince 1973).

4.2. Coupe, inclusion, polissage et prises de vues

La coupe longitudinale des vertèbres a été réalisée avec une scie diamantée (Struers Discoplan-TS) ou par ponçage pour les vertèbres de très petites tailles. Une résine époxy teintée (BUEHLER 208502) a été choisie pour inclure les demi-vertèbres et le polissage a été effectué avec une polisseuse (Struers Labopol-5). Un équipement d'imagerie numérique Nikon, composé d'une loupe trinoculaire SMZ-1000 et d'une caméra haute résolution DSRI-1 a été utilisé pour les prises de vues et les mesures micrométriques. Six photographies par individus ont donc été archivées et âgées (3 vertèbres selon 2 plans d'observations différents).

5. Comparaison de l'intensité des marques de croissance et lectures d'âges

En milieu tempéré, une marque de croissance annuelle se caractérise typiquement par la succession d'une accrétion de forte et de faible intensité. Dans le *corpus calcareum*, elle se distingue par la succession d'une bande opaque puis translucide (Cailliet and Goldman 2004), alors que dans le *centrum*, des bandes convexes et concaves se succèdent (Okamura and Semba 2009).

Dans l'attente d'une « validation » *in situ*, cette étude a été réalisée sur la base du postulat de l'annualité des marques de croissance, telles que définies dans le paragraphe précédent.

A chaque lecture d'âge, le niveau d'intensité des marques a été évalué sur la base de 4 catégories qualitatives ordinales (sans contraste, peu contrasté, contrasté, très contrasté), afin de comparer et déterminer le plan d'observation révélant au mieux les marques de croissances.

Différentes techniques de coloration, principalement à base de nitrate d'argent (Steven 1975), peuvent être utilisées pour faciliter le décompte des marques de croissance en accentuant leur contraste. Cette technique n'a pas été retenue car l'intérêt des colorations est controversé. Elles représentent une étape supplémentaire dans la préparation déjà longue des échantillons et s'est avérée sans intérêt pour l'étude de vertèbres de Rajidae (Davis *et al.*, 2007).

6. Validation des marques de croissance par marquage vital

L'utilisation de marqueurs vitaux du squelette est essentielle pour la validation des études de croissance (Cailliet 1990). Hormis les cas particuliers de « validation » absolue par la recherche de traceurs chimiques anthropiques, les espèces dont la croissance *in situ* a pu être « validée » de manière absolue, l'ont été par injection de tétracycline ou d'oxytétracycline. Ces études ont porté sur des élasmobranches de l'ordre des Lamniformes (Natanson *et al.*, 2002 ; Natanson *et al.*, 2006), des Carcharhiniformes (Branstetter 1987 ; Kusher *et al.*, 1992 ; Parson 1993) et de *Raja clavata* pour les Rajiformes (Holden and Vince 1973).

De par leurs propriétés antibiotiques, les tétracyclines sont réglementées en Europe, et strictement limitées à un usage thérapeutique. D'autres colorants vitaux ont été utilisés pour valider la croissance des poissons d'eau douce, mais ils n'ont pas fait l'objet d'évaluations sur les vertèbres, ces dernières étant les pièces calcifiées les moins utilisées en sclérochronologie des ostéichthyens. Parmi ces colorants, l'alizarine est le marqueur vital du squelette le plus utilisé en France ces dernières années dans les programmes de marquage-recapture. Il est utilisé à grande échelle dans les opérations de repeuplement de salmonidés (Caudron and Champigneulle 2009) et d'anguille européenne (Caraguel *et al.*, 2014), mais n'a jamais été utilisé sur les chondrichthyens.

Des essais préliminaires sur des roussettes (*Scyliorhinus canicula*) et des raies (*Raja clavata*) en captivité, nous ont permis de confirmer l'intérêt de l'alizarine comme marqueur vital des vertèbres d'élasmobranches et de définir le protocole de marquage.

Lors des embarquements réalisés entre 2013 et 2015, 451 pocheteaux *D. cf. flossada* ont été injectés par voie intrapéritonéale d'une solution de liquide physiologique contenant 1.2 % d'alizarine (Alizarine Red S Sigma-Aldrich A5533). La dissolution de l'alizarine ayant pour effet d'abaisser le pH, la neutralité de la solution a été rétablie par ajout d'hydroxyde de sodium jusqu'à l'obtention d'un pH de 7,5. Cette correction doit être réévaluée à chaque changement de lot ou de fournisseur. La dose injectée a été établie à 5 ml par kg de poids vif, ce qui produit une marque fluorescente de forte intensité et assure la pérennité du marquage. L'observation des marques a été réalisée avec un microscope à épifluorescence OLYMPUS BX 51 à une longueur d'onde comprise entre 530 et 550 nm.

C. RESULTATS ET DISCUSSION

1. Caractéristiques de l'échantillon

Un total de 168 individus a été étudié (Tableau 5). L'échantillon destinés à la sclérochronologie a été constitué par sous échantillonnage aléatoire et proportionnel (Kimura 1977). Il est donc représentatif des classes de taille et du sexe ratio de l'échantillon collecté en mer.

Tableau 5 : Statistiques descriptives de l'échantillon étudié (Lt : longueur totale en mm)

		effectif	Lt mini / maxi	Lt moyenne / E.T.
<i>D. cf. flossada</i>	Mâle	86	230 / 1241	640 / 306
	Femelle	82	232 / 1412	709 / 375
	Mâle immat.	74	230 / 1119	547 / 216
	Femelle immat.	64	232 / 1122	547 / 244
	Mâle Adulte	12	1132 / 1241	1211 / 30
	Femelle Adulte	18	1174 / 1412	1284 / 55
	total	168	230 / 1412	674 / 343

Pour chaque individu, trois vertèbres situées respectivement en position n° 9, 15, 29 ont été étudiées, soit 504 vertèbres. Ce choix a été fait au préalable suite à l'étude morphométrique de l'ensemble des vertèbres de 13 individus, soit 403 vertèbres (cf. § 3).

2. Morphologie des vertèbres et du rachis de la cavité abdominale

2.1. Nombre de vertèbres abdominales

Le nombre de vertèbres mobiles de la cavité abdominale est compris entre 22 et 28, avec une moyenne de 25.3 (+/- 0.96), soit une variabilité d'environ 3 %. Il varie selon les individus (Figure 41), mais ne montre pas de différence significative entre les mâles et les femelles (Wilcoxon test, $W = 3488$, $p\text{-value} = 0.9034$).

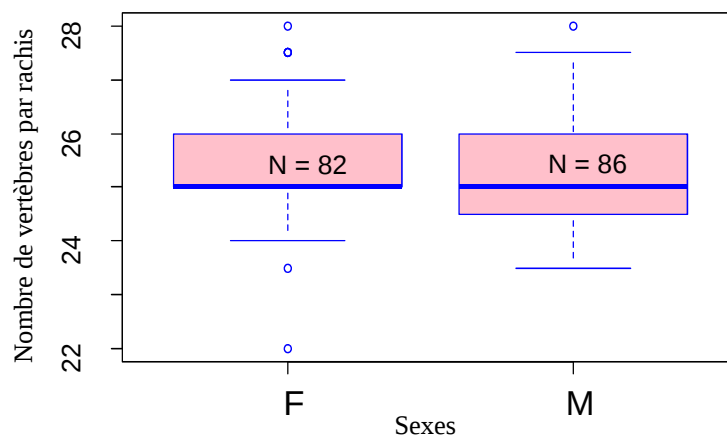


Figure 41 : Médiane (trait épais) et dispersion du nombre de vertèbres abdominales selon le sexe

2.2. Longueur du rachis de la cavité abdominale

a) Selon la taille des individus

Le calcul d'un ratio entre la longueur du rachis et la longueur totale des individus permet une comparaison de la longueur des rachis de la cavité abdominale, selon la longueur totale des individus (Figure 42).

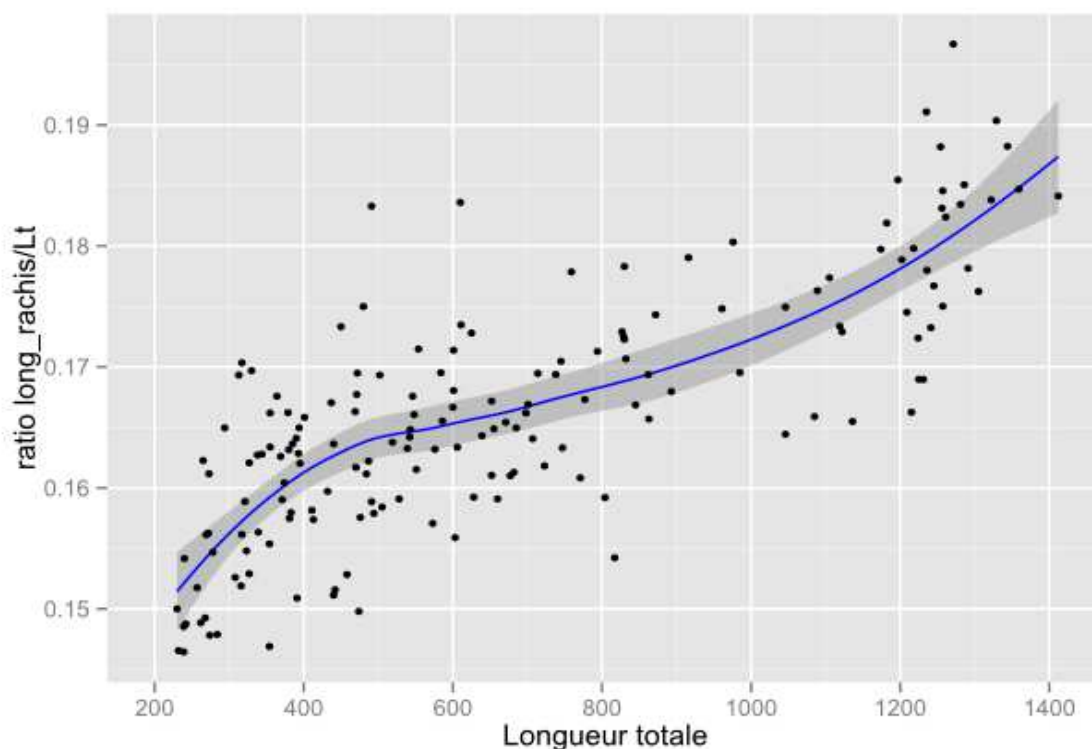


Figure 42 : Courbe d'évolution de la longueur du rachis de la cavité abdominale en fonction de la longueur totale (mm). Trait bleu : courbe de tendance (polynomiale d'ordre 3 : $y = 6E-11x^3 - 1E-07x^2 + 0,0001x + 0,1305$; $R^2 = 0,6395$) ; en gris intervalle de confiance à 95%

Rapportée à la longueur totale, la longueur du rachis de la cavité abdominale, et donc des vertèbres qui le compose, évolue de manière non linéaire au cours de la vie des individus (Figure 42), avec des points d'inflexion à 500 puis 1200 mm. Les vertèbres de la cavité abdominale présentent une croissance relative moindre entre ces deux points d'inflexions, qui correspondent entre autre à une phase de développement des organes sexuels. Ainsi, la longueur relative du rachis de la cavité abdominale des individus matures est très significativement supérieure à celle des immatures (Wilcoxon test : $W = 3873$, $p\text{-value} = 8.337e-14$).

3. Sélection de trois vertèbres pour l'étude de la croissance

Les mesures de longueur, largeur et diagonale des vertèbres de l'échantillon de 13 individus, montrent une augmentation régulière des valeurs de la première à la trentième vertèbre, cette dernière correspondant à la zone d'insertion de la ceinture pelvienne. Au-delà on observe une diminution brutale des valeurs et plus particulièrement de la longueur (Figure 43).

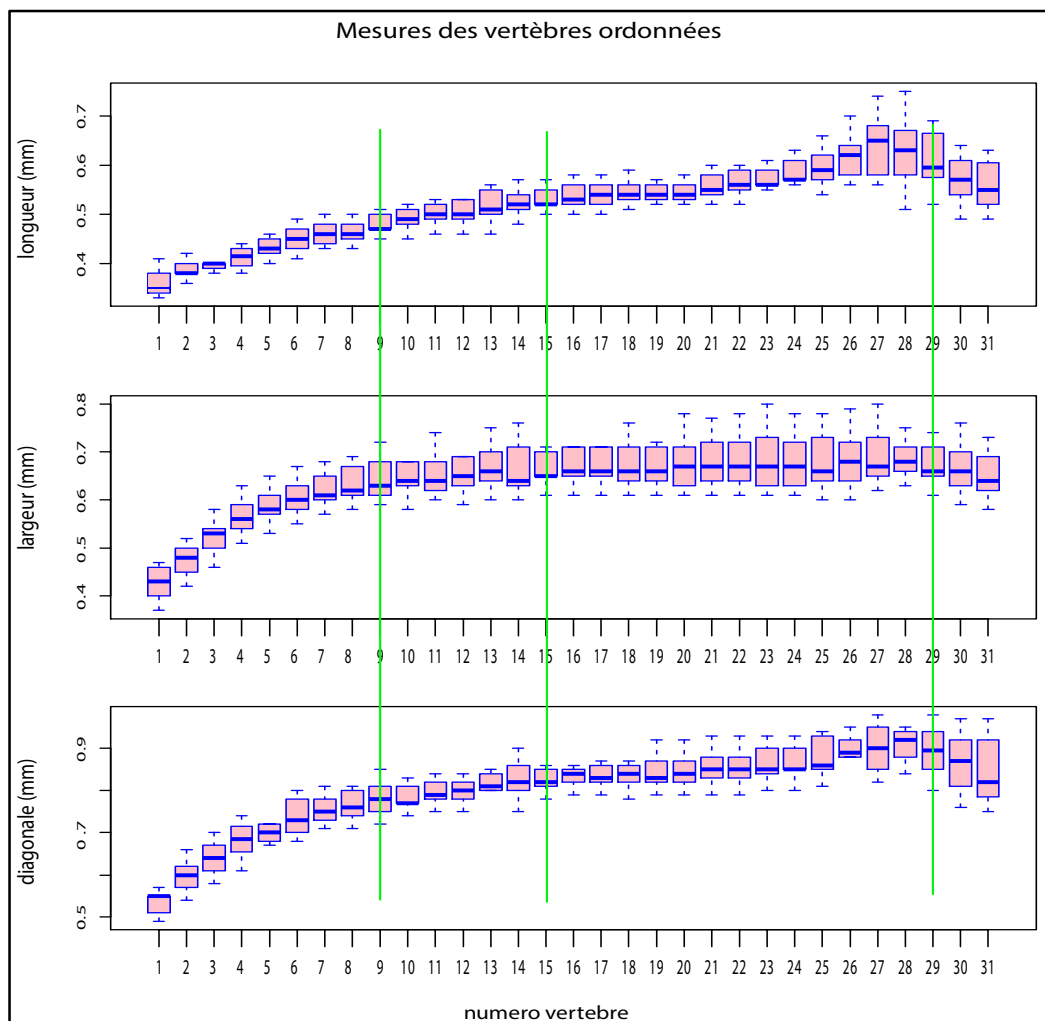


Figure 43 : Médiane (trait épais) et dispersion des caractéristiques morphométriques des vertèbres selon leur ordre, le long du rachis. Trait vert : position des vertèbres choisies pour la sclérochronologie

En plus de leur faible taille, les 5 premières vertèbres du rachis sont soudées et donc inadaptées à la sclérochronologie. Les vertèbres n° 9, 15 et 29 retenues pour la lecture d'âge comparée présentent des différences significatives de morphologie (Figure 44) en longueur, largeur et diagonale (test de Kruskal-Wallis ; respectivement : $P < 0.001$; $P < 0.01$; $P < 0.001$).

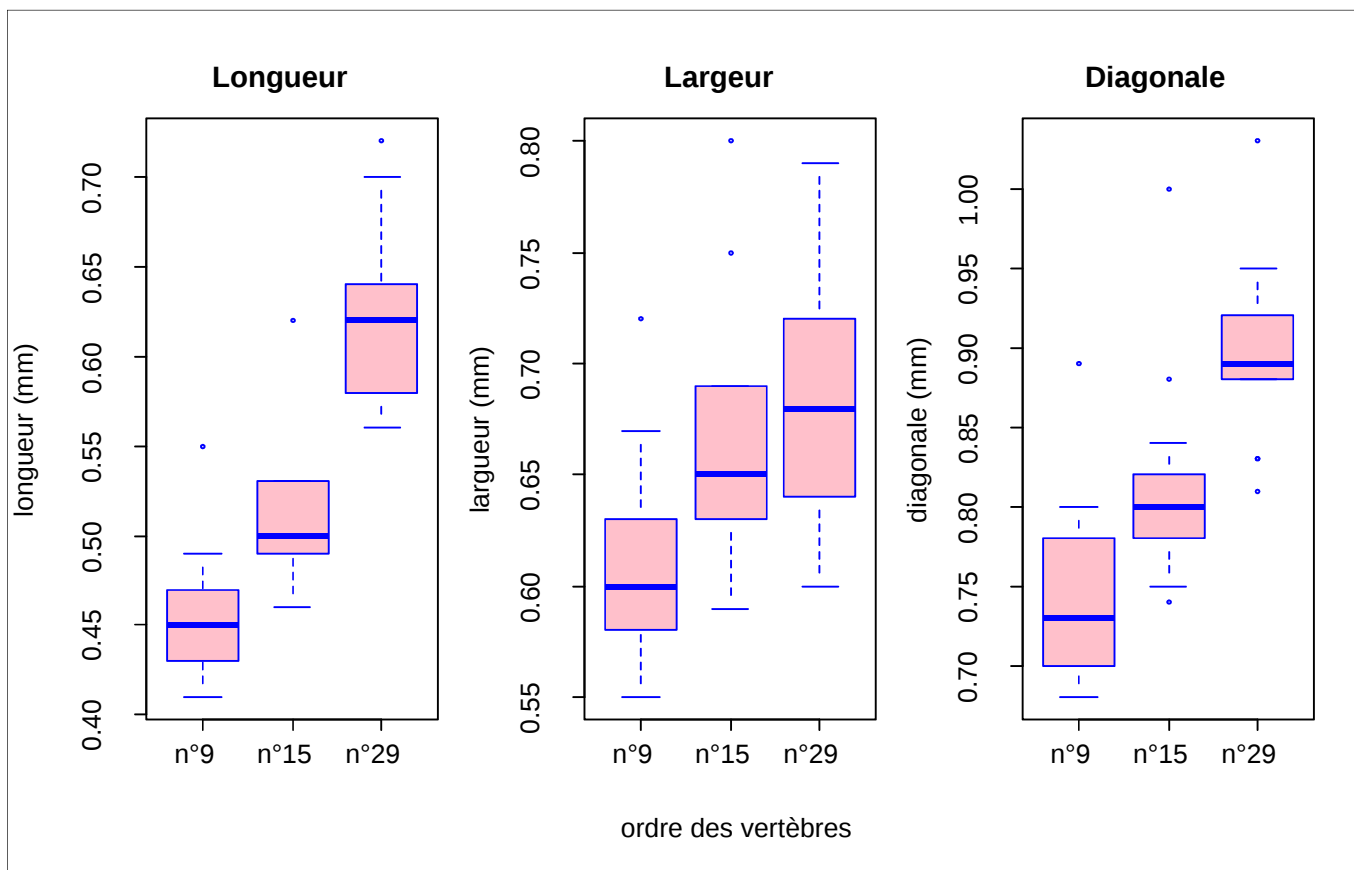


Figure 44 : Caractéristiques morphométriques en mm et dispersion pour les 3 vertèbres retenues pour la lecture d'âge comparée

4. Choix de la métrique d'étude des vertèbres et rétrocalcul des longueurs

La relation entre la taille des pièces calcifiées et celle des individus a été analysée afin de déterminer la métrique la plus pertinente, ainsi que l'équation de rétrocalcul qui permettra de calculer la taille à l'éclosion.

4.1. Choix de la métrique d'étude des vertèbres

A partir des 6 mesures réalisées sur chacune des 3 vertèbres de 168 individus, il apparaît que les coefficients de corrélations sont très proches et relativement élevés, quelle que soit la métrique utilisée (Tableau 6). Les mesures de longueur réalisées le long du *corpus calcareum* des vertèbres antérieures V9 des rachis présentent cependant la meilleure corrélation avec la longueur totale des individus et seront donc utilisées pour le rétrocalcul des longueurs à l'éclosion.

Tableau 6 : Coefficients de corrélations et équations des relations entre les différentes métriques et la longueur totale des individus

	<i>Corpus</i>			<i>Centrum</i>
	longueur	largeur	diagonale	longueur
V 9	R² = 0,989	R² = 0,9821	R² = 0,9871	R² = 0,9774
	$y = 0,8405x^{1,1606}$	$y = 2,9748x^{1,1153}$	$y = 1,6324x^{1,1329}$	$y = 0,7248x^{1,2464}$
V 15	R² = 0,9867	R² = 0,9845	R² = 0,9883	R² = 0,988
	$y = 0,9098x^{1,1648}$	$y = 3,1455x^{1,1137}$	$y = 1,7423x^{1,1332}$	$y = 0,7692x^{1,248}$
V 29	R² = 0,9817	R² = 0,9847	R² = 0,9873	R² = 0,9877
	$y = 1,2081x^{1,1464}$	$y = 4,8644x^{1,0455}$	$y = 2,3856x^{1,0956}$	$y = 1,1339x^{1,1996}$

4.2. Rétrocalcul des longueurs à l'éclosion

Chez les chondrichthyens, le stade de l'éclosion est associé à un léger changement d'angle du plan de croissance de la vertèbre, visible à la base du *corpus calcareum* (Wintner and Cliff 1996). Bien que le caractère post-embryonnaire de cette marque n'ait pas été prouvé chez *D. cf Flossada*, il l'a été avec succès chez de nombreuses autres espèces de chondrichthyens, grâce à l'étude de vertèbres de spécimens post éclosion.

A partir de mesures micrométriques effectuées sur le plan de croissance du *corpus calcareum* de chaque vertèbre V9, une taille à l'éclosion a été déterminée par la méthode du rétrocalcul (Tweddle 1975), sur la base de l'hypothèse d'une croissance allométrique dès l'éclosion. La relation entre la longueur de la pièce calcifiée V9 mesurée en μm (y) et la longueur corporelle des individus mesurée en mm (x), obtenue précédemment, suit une loi de puissance caractérisée par l'équation :

$$y = 0,8405x^{1,1606}$$

Cette relation sera utilisée pour le rétrocalcul après linéarisation de la régression (Figure 45).

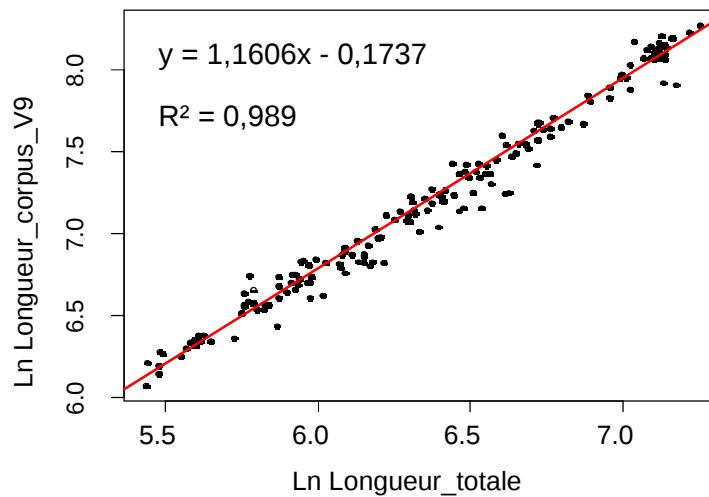


Figure 45 : Régression linéaire entre la longueur du corps de la vertèbre V9 et la longueur totale des individus. En rouge diagonale de pente 1

La droite de régression ne passant pas par l'origine, l'équation de Fraser-Lee adaptée (Natanson *et al.* 2002) a été utilisée pour le rétrocalcul des longueurs à l'éclosion :

$$\ln Lt_a = b + [\ln (Lt_c) - b] [\ln \text{rayon } corpus_a] [\ln \text{rayon } corpus_c]^{-1}$$

Avec : Lt = Longueur totale, a = age, b = intercept et c = capture

Les tailles individuelles à l'éclosion obtenues par rétrocalcul, à partir de l'ensemble des individus, sont comprises entre 150 et 250 mm (Figure 46) avec un mode à 185 mm et une moyenne de 193 mm (+/- 18).

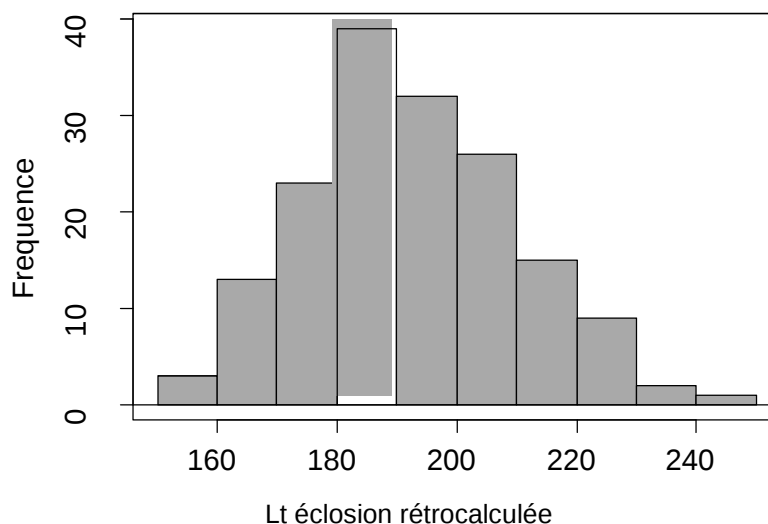


Figure 46 : Histogramme de fréquence des longueurs rétrocalculées à l'éclosion

4.3. Comparaisons des longueurs rétrocalculées en fonction des critères sexuels

La comparaison des longueurs rétrocalculées des mâles et des femelles à l'éclosion (Figure 50), ne montre pas de différence significative entre les sexes (Test $t = -0.33466$, $df = 159.66$, $p\text{-value} = 0.738$). Par contre, une différence très significative apparaît selon la taille des individus dont proviennent les vertèbres (Wilcoxon test : $W = 2166.5$, $p\text{-value} = 0.008$), comme le montre la comparaison des immatures et des adultes (Figure 51). Cette différence n'a pas de sens biologique, cependant elle montre un biais influençant significativement la taille moyenne théorique à l'éclosion.

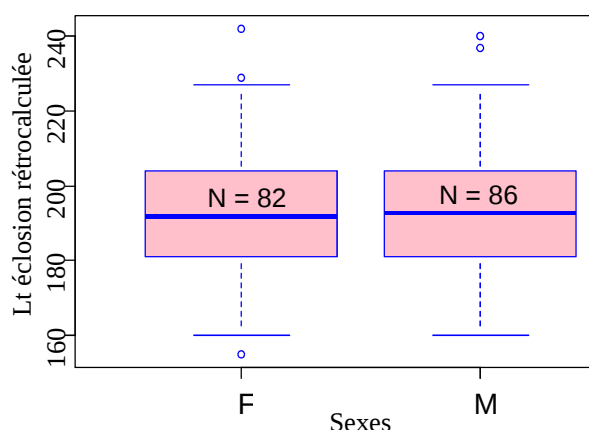


Figure 50 : Médiane (trait épais) et dispersion des longueurs à l'éclosion, rétrocalculées selon le sexe

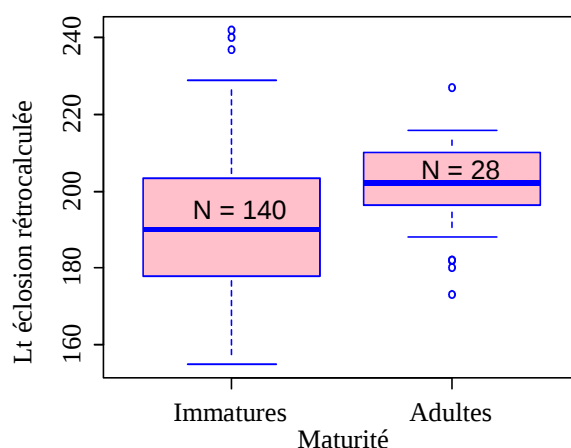


Figure 51 : Médiane (trait épais) et dispersion des longueurs à l'éclosion, rétrocalculées selon le stade de maturité

L'origine de cette différence s'explique par le défaut d'allométrie de la relation qui lie la longueur moyenne des vertèbres de la cavité abdominale à la longueur totale des individus (cf. § 2.2.a) et qui tend à surestimer les valeurs rétrocalculées à partir des individus de grande taille.

4.4. Corrections des longueurs rétrocalculées

Afin d'améliorer la précision de la taille rétrocalculée à l'éclosion, il est donc préférable de ne prendre en compte que les individus de longueur totale inférieur à 500 mm. On obtient alors une taille estimée à l'éclosion de 182 mm (+/- 17 mm) à partir d'un échantillon de 68 individus (Figure 52).

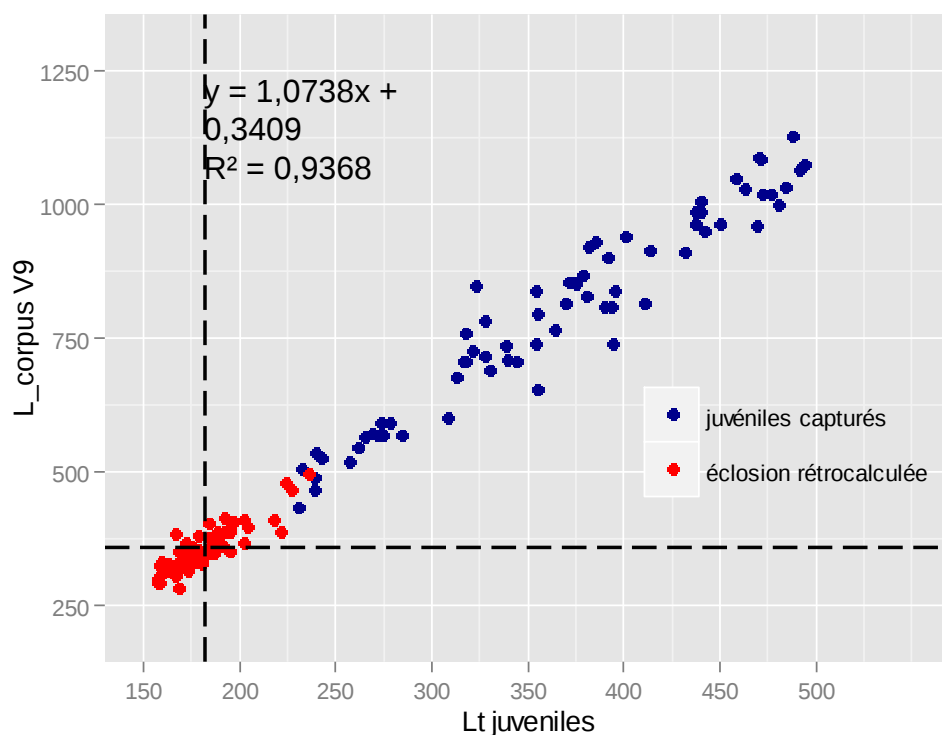


Figure 52 : Relation entre la longueur du corps de la vertèbre V9 et la longueur totale des juvéniles. En bleu les tailles réelles des juvéniles capturés et en bleu les tailles estimées par rétrocalcul

5. Analyse des marques de croissance des vertèbres

L'échantillon étudié comprend 504 vertèbres, traitées selon deux plans différents soit 1008 préparations. La qualification du contraste de chacune des préparations montre que 28 % des préparations présentent des marques de croissances peu ou pas contrastées (Tableau 7) et sont donc susceptibles de conduire à une interprétation partielle ou erronée. Moins de 2 % des préparations, issues essentiellement d'individus très âgés, n'ont pas pu être exploitées en raison de leur fragilité ou de déformations au cours du séchage.

Tableau 7 : Résultat de l'évaluation du niveau d'intensité des marques de croissances

	nombre	%
Vertèbres inexploitable	17	1,7
Marques de croissances sans contraste	6	0,6
Marques de croissances peu contrastées	275	27,2
Marques de croissances contrastées	556	54,9
Marques de croissances très contrastées	158	15,6

La Figure 53 présente les résultats d'âgeage obtenus selon les deux plans d'observation de l'échantillon de 506 vertèbres. Il apparaît que les lectures d'âge dans le *centrum* ou dans le *corpus* des vertèbres donnent des résultats relativement proches, cependant les classes d'âge obtenues regroupent des individus de taille très hétérogènes.

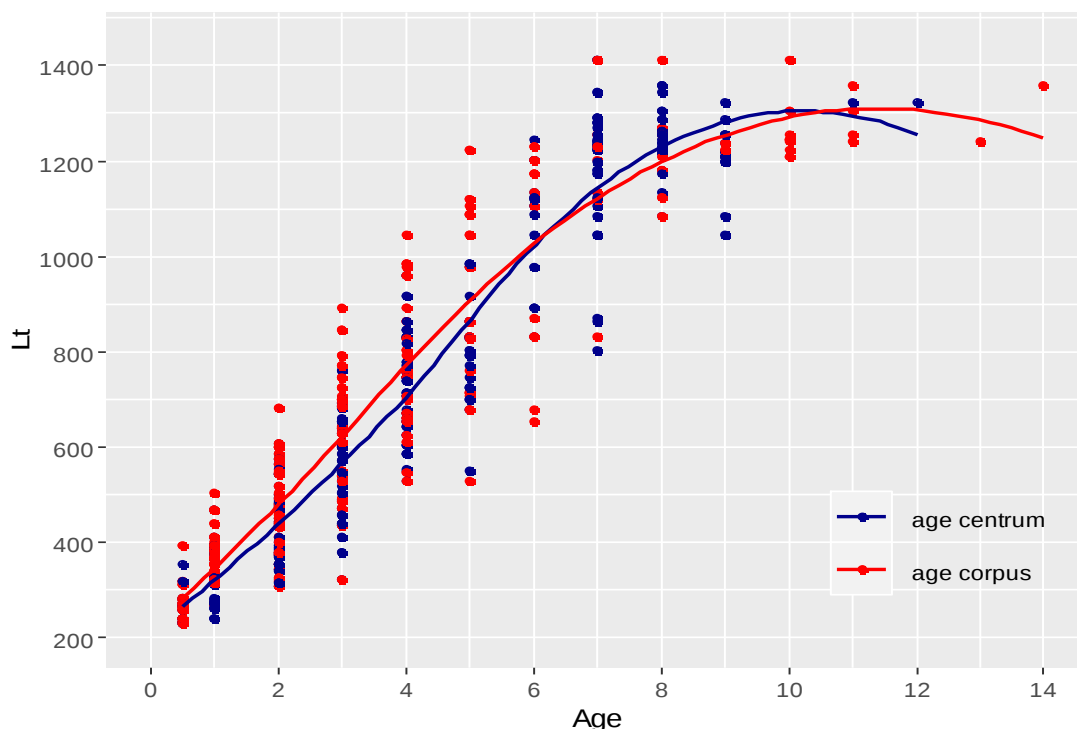


Figure 53 : Relation longueur- âge obtenue selon deux plans d'observation des vertèbres

Au-delà de 1200 mm on observe une stagnation de la croissance avec tout d'abord une surreprésentation d'individus estimés à 7-8 ans d'après les lectures dans le *centrum* (en bleu), puis une sous-représentation d'individus appartenant aux classes d'âges suivantes (en rouge), essentiellement composées de lectures d'âge dans le *corpus*. De même, les courbes de tendance et leur intervalle de confiance à 95% montrent une surestimation de l'âge d'environ 0,5 ans à partir des lectures dans le *centrum* pour les tailles inférieures à 1000 mm et inversement au-delà. Au regard de ces résultats, il apparaît très probable que les lectures d'âge dans le *centrum* tendent à sous-estimer l'âge des individus de plus de 7 ans, l'accroissement annuel de l'extrémité des vertèbres n'étant pas suffisant pour laisser apparaître une marque externe. Ce décalage induit d'une part, un chevauchement des courbes de tendance et de leur intervalle de confiance entre 6 et 7 ans et d'autre part, au-delà de 10 ans, un fléchissement marqué de la courbe de croissance estimée d'après les lectures dans le *centrum*.

5.1. Niveau d'intensité des marques de croissances

a) Comparaison de l'intensité des marques selon les deux plans d'étude des vertèbres

La qualité des marques, du point de vue stricte de leur intensité, a été comparée au travers du contraste de chacune des 1008 préparations. Comme le montre la figure 54, les

préparations observées selon le plan du *centrum* sont sous-représentées dans les catégories « contraste faible et absent » et inversement, dans les catégories « contraste moyen et fort ». Les contrastes apparaissent donc plus marqués sur le *centrum* que dans le *corpus* des vertèbres et cette différence est très significative (Wilcoxon test : $V = 27934$ $p\text{-value} < 2.2e-16$).

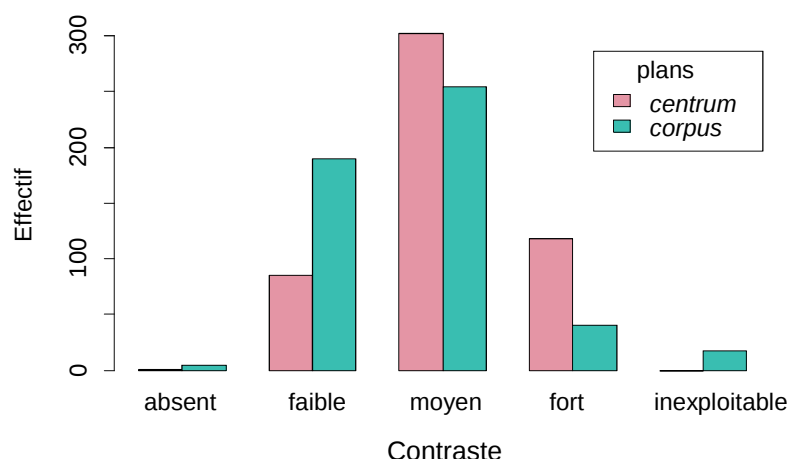


Figure 54 : Classement du niveau d'intensité des préparations en fonction du plan d'observation

b) Comparaison de l'intensité des marques de croissance selon la position des vertèbres

Pour les vertèbres étudiées selon le plan du *centrum*, les vertèbres d'ordre 29 situées dans la partie postérieure du rachis présentent les meilleurs contrastes (Tableau 8) et se différencient de manière très significative des vertèbres médianes (V15) et antérieures (V9). A l'inverse, pour les vertèbres étudiées selon le plan du *corpus*, les vertèbres antérieures (V9) montrent les meilleurs contrastes, mais la différence n'est significative qu'avec les vertèbres postérieures (V29).

Tableau 8 : A gauche, moyennes des évaluations d'intensité et à droite, significativité des comparaisons d'intensité entre vertèbres (test de Wilcoxon au seuil de 5 %)

		moyenne	écart type	nombre	comparaison	p-Value	Significativité
centrum	V9	1,96	0,656	168	V9 / V15	0,0875	Non significatif
	V15	2,04	0,622	168	V15 / V29	0,0058	Très significatif
	V29	2,18	0,619	168	V29 / V9	0,0002	Très significatif
corpus	V9	1,71	0,636	163	V9 / V15	0,3506	Non significatif
	V15	1,69	0,643	162	V15 / V29	0,1201	Non significatif
	V29	1,62	0,631	164	V29 / V9	0,0355	Significatif

5.2. Précision des lectures d'âge

Une méthode de confrontation des résultats de détermination d'âge, entre lectures successives ou entre lecteurs, a été utilisée pour comparer entre elles les données de lectures d'âges obtenues pour un même individu et évaluer leurs précisions (Hoenig *et al.*, 1995). Pour la comparaison des résultats obtenus sur le *centrum*, les vertèbres V15 et V29, (qui présentent les meilleurs contrastes) ont été retenues. De même, la comparaison entre résultats du *corpus* a été réalisée avec les vertèbres V9 et V15 et la comparaison entre plans d'étude avec les vertèbres V29 du *centrum* et V9 du *corpus*.

La représentation graphique des couples de données d'un même rachis, par rapport à une diagonale de pente 1, permet de visualiser la précision des résultats.

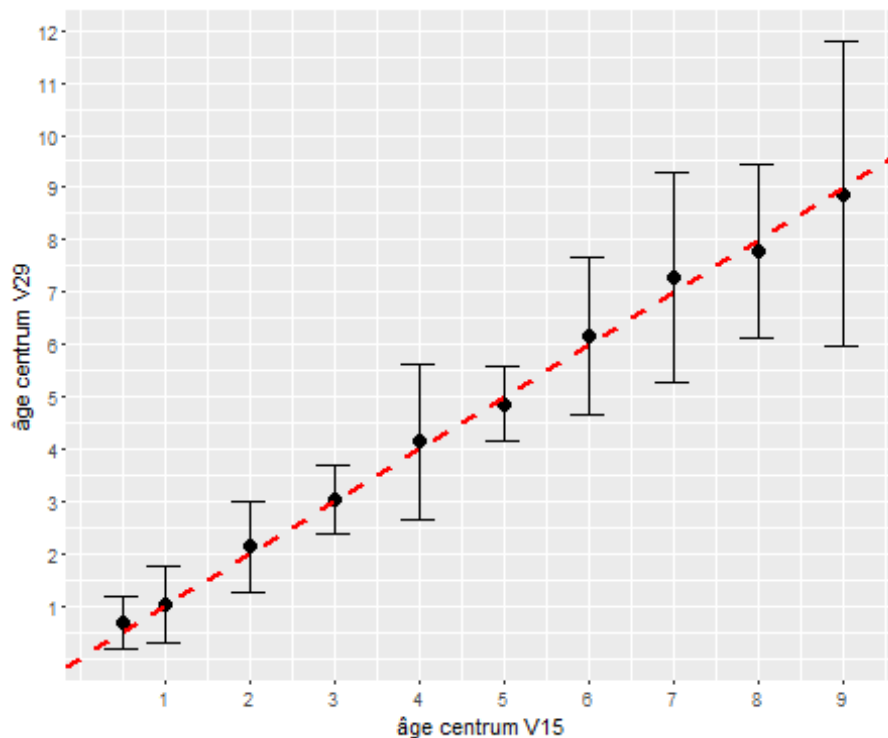


Figure 55 : Comparaison des résultats d'âge du centrum entre les vertèbres V15 et V29

Les résultats d'âgeage obtenus à partir du *centrum* des vertèbres V15 et V29, (Figure 55), ainsi que ceux obtenus à partir du *corpus* des vertèbres V9 et V15 (Figure 56) sont relativement précis et sans différences significatives (Wilcoxon test : respectivement : $V = 261$, $p\text{-value} = 0.1012$ et $V = 196$, $p\text{-value} = 0.8658$).

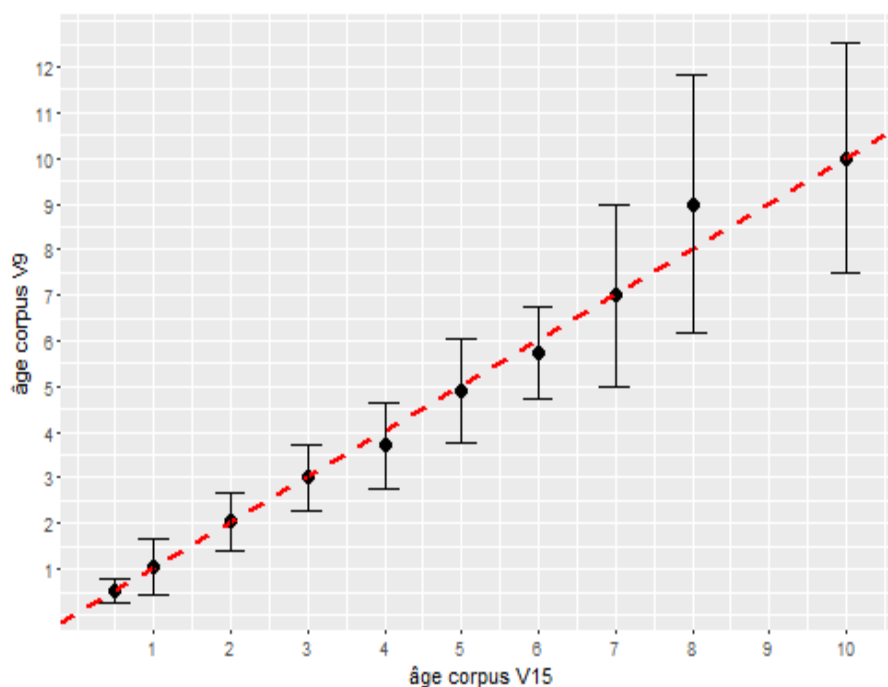


Figure 56 : Comparaison des résultats d'âge du corpus calcareum entre les vertèbres V9 et V15

La comparaison des résultats selon les plans *centrum* (V29) et *corpus* (V9) d'un même rachis (Figure 57), met en évidence un biais entre les deux mesures et confirme l'observation faite à partir de la figure 53. Les lectures d'âge à partir du *centrum* surévaluent de manière très significative l'âge des individus de moins de 9 ans (Wilcoxon test : $V = 1867.5$, $p\text{-value} = 3.168e-07$) et inversement au-delà, lorsque que les marques n'apparaissent plus dans le *centrum*.

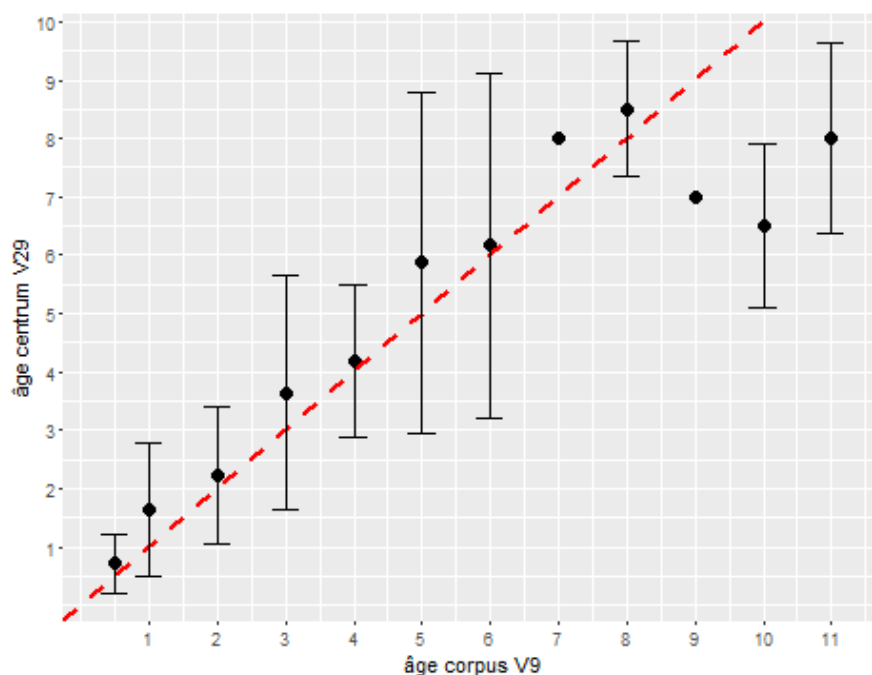


Figure 57 : Comparaison des résultats d'âge selon les plans d'étude V29 du centrum et V9 du corpus

5.3. Clé longueur-âge

En attendant une « validation » par recapture d'individus marqués, après plusieurs années de croissance *in situ*, l'ensemble des données d'âge obtenues (différentes vertèbres et plans d'étude) a été pris en compte pour établir la clé longueur-âge. La solution consistant à pondérer ou ne pas retenir certaines lectures d'âges, sur la base du niveau d'intensité de la marque, n'a pas été retenue afin de ne pas exclure des individus présentant des croissances moins marquées et par conséquent susceptibles d'être plus lentes. Par contre, les valeurs de la clé longueur-âge ont été exprimées à partir de la médiane et non de la moyenne, afin de réduire la contribution des valeurs extrêmes au sein de chaque classe d'âge (Tableau 9). Enfin, les résultats obtenus pour les classes d'âges supérieures à 11 ans doivent être relativisées car elles ne comportent qu'un seul individu.

Tableau 9 : Statistiques descriptives de la clé longueur-âge

Age	0.5	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Médiane Lt	259	346	450	606	745	830	1105	1231	1255	1218	1245	1305	1322	1241	1359
Etendue	164	266	374	570	518	696	590	608	327	276	203	118	0	0	0
Erreur standard	3.9	4.8	5.7	9.4	11.9	19.5	28.4	19.3	10.2	14.4	17.7	21.8	/	/	/
Effectif	76	128	231	148	104	61	35	50	46	19	11	5	1	1	1

5.4. Modélisation de la croissance

L'équation de croissance de Von Bertalanffy (1938) est la plus utilisée pour modéliser la croissance des poissons et notamment celle des chondrichthyens, ce qui permet une comparaison entre populations ou espèces. Ses paramètres ont été obtenus par itérations successives à partir du logiciel FISAT II.

$$\text{Equation de Von Bertalanffy : } Lt = L_{\infty} [1 - \exp^{-K(t-t_0)}]$$

Avec : Lt = Longueur au temps t, L_{∞} = Longueur asymptotique du poisson lorsque l'âge tend vers l'infini, K = Constante de croissance indiquant la vitesse à laquelle la taille du poisson se rapproche de L_{∞} , t_0 = Age théorique pour lequel le poisson a une longueur nulle.

Bien qu'ils permettent de caractériser la croissance dans son ensemble, ces paramètres mathématiques ont individuellement une signification biologique limitée.

Tableau 10 : Résultats découlant de l'équation de Von Bertalanffy

	L_{∞} (cm)	K (année ⁻¹)	t_0 (année)
<i>D. cf. flossada</i>	149.0 +/- 10.1	0.18 +/- 0.04	- 0.49 +/- 0.29

La longueur asymptotique (L_{∞}), ou longueur théorique maximale, est cohérente bien que relativement proche des tailles maximales mesurées dans cette zone géographique, soit 143.2 cm selon Iglésias *et al.*, (2010) et 142 cm dans le cadre de cette étude. Cette valeur étant très dépendante des dernières classes d'âges, elles-mêmes peu représentatives (cf. § 5.3.), son écart type est relativement élevé. A partir de la valeur t_0 obtenue, l'équation de

Von Bertalanffy estime une longueur à l'éclosion comprise entre 5 et 19 cm. Cette valeur est faible au regard de la taille à l'éclosion de 18 cm obtenue par rétrocalcul des longueurs, mais reste cependant cohérente (Tableau 10).

5.5. Eléments de comparaison de la croissance

Le tableau 11 synthétise les données de croissance comparables, existantes pour le genre des *Dipturus* et montre une grande hétérogénéité des résultats obtenus pour une même espèce, ainsi que l'absence de « validations » au sens stricte.

Tableau 11 : Données de croissance publiées pour le genre *Dipturus*. Sexe : M=mâle ; F=femelle

Auteurs	Site	Espèce	Sexe	L_{∞} (cm)	K (année ⁻¹)	t_0 (année)	Validation ou Vérification
Du Buit 1977 *	Atlantique N. Est	<i>batis</i>	M + F	253,7	0,057	-1,629	aucune
Gedamke <i>et al.</i> , 2005	Atlantique N. Ouest	<i>laevis</i>	M + F	166,3	0,140	-1,290	aucune
Kadri <i>et al.</i> , 2014	Mer Méditerranée	<i>oxyrinchus</i>	F	123,9	0,080	-1,260	Vérification
Kadri <i>et al.</i> , 2014	Mer Méditerranée	<i>oxyrinchus</i>	M	102,1	0,120	-1,180	Vérification
Yigin and Ismen 2010	Mer Égée	<i>oxyrinchus</i>	M + F	256,5	0,040	-1,170	aucune
Aversa <i>et al.</i> , 2010	Atlantique Sud Est	<i>chilensis</i>	F	151,4	0,064	-0,071	Vérification
Aversa <i>et al.</i> , 2010	Atlantique Sud Est	<i>chilensis</i>	M	139,4	0,066	-1,397	Vérification
Licandeo <i>et al.</i> , 2006a	Pacifique Sud Est	<i>chilensis</i>	M + F	130,4	0,098	-0,986	Vérification
Licandeo and Cerna 2007	Pacifique Sud Est	<i>chilensis</i>	F	136,4	0,104	-0,669	Vérification
Licandeo and Cerna 2007	Pacifique Sud Est	<i>chilensis</i>	M	117,9	0,116	-1,056	Vérification
Licandeo and Cerna 2007	Pacifique Sud Est	<i>chilensis</i>	F	149,6	0,087	-1,266	Vérification
Licandeo and Cerna 2007	Pacifique Sud Est	<i>chilensis</i>	M	122,0	0,110	-1,263	Vérification
Licandeo <i>et al.</i> , 2006b	Pacifique Sud Est	<i>trachyderma</i>	M + F	257,7	0,081	-1,363	Vérification
Francis <i>et al.</i> , 2001	Pacifique Sud Ouest	<i>nasutus</i>	M + F	91,3	0,16	-1,2	aucune
Francis <i>et al.</i> , 2001	Pacifique Sud Ouest	<i>innominatus</i>	M + F	150,5	0,095	-1,06	aucune

(*) : Résultats englobant les espèces *D. cf. flossada* et *D. cf. intermedia*).

Bien que des résultats de croissance existent pour le complexe d'espèce *D. batis*, ils ne sont cependant pas exploitables, étant donné que cette dénomination confondait deux espèces jusqu'en 2010 (Iglésias *et al.*, 2010). L'espèce *D. chilensis* est celle qui a été la plus étudiée et selon Licandeo and Cerna (2007), la variabilité des paramètres de croissance chez cette espèce est en partie due à un gradient latitudinale. Des travaux plus récents sur la croissance de *D. oxyrinchus* présentent aussi des résultats très différents, mais non « validés » ni « vérifiés » pour certains.

La constante de croissance (K), obtenue dans cette étude traduit une croissance relativement rapide de *D. cf. flossada* comparativement aux autres espèces du genre *Dipturus*. Des valeurs proches, voire identiques, ont été obtenues par Gedamke *et al.* (2005), à partir de vertèbres de *D. laevis*, une espèce jumelle de *D. cf. flossada* vivant à des latitudes similaires en Atlantique Nord Est. En effet selon cet auteur, le paramètre L_{∞} de l'équation de Von Bertalanffy qu'il a obtenu pour *D. laevis* est surévalué au regard des tailles maximales observées, ce qui conduit à réévaluer la constante de croissance (K), qui serait alors de 0.18, comme pour *D. cf. flossada* dans cette étude.

6. Validation des marques de croissances

Depuis novembre 2015, trois spécimens marqués ont été recapturés après respectivement 203, 64 et 242 jours post injection. Ces recaptures ont permis de confirmer le protocole de marquage sur cette espèce, avec la présence de marque fluorochrome très nettement visibles aux extrémités du *corpus calcareum* (Figure 58).

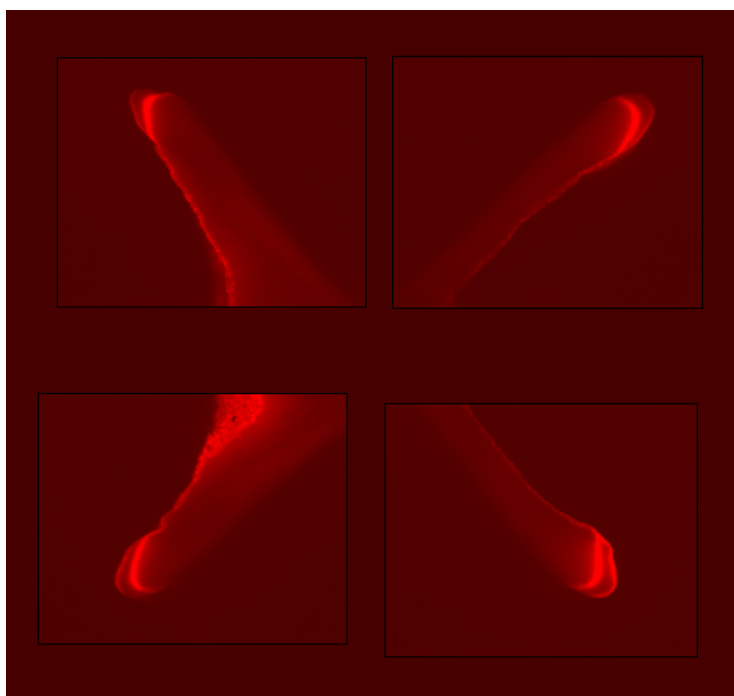


Figure 58 : Photographies au microscope à épifluorescence des 4 extrémités de la vertèbre n° 29 du pocheteau n° 1343 recapturé après 203 jours in situ

Du point de vue de la croissance ces spécimens recapturés sont peu exploitables, la durée de la croissance post marquage étant trop courte pour être représentative d'une

croissance moyenne. En effet, suite à la recapture du deuxième individu, il apparaît que la croissance n'a toujours pas repris 64 jours après le marquage (Tableau 12).

Tableau 12 : Biométrie accroissement et taux de croissance journalier (Tc) des trois spécimens marqués recapturés

n° individu	Injection		Recapture		Durée	Gain	Tc
	Lt (cm)	date	Lt (cm)	date	(jours)	(mm)	(%/j)
1343	70.4	21/04/2015	72.3	10/11/2015	203	19	0.013
1583	74	24/09/2015	73.8	27/11/2015	64	-2	-0.004
1587	69	24/09/2015	75.4	23/05/2016	242	64	0.038

Le calcul du taux de croissance relatif journalier (Tc) permet cependant des comparaisons de croissances sur des périodes de courtes durées :

$$Tc = \{[(Lt_2 - Lt_1) / Lt_1] \times 100\} / D$$

Avec : Lt_2 = Longueur totale à la recapture, Lt_1 = Longueur totale au marquage, D = durée de la période en jours.

Le taux de croissance *in situ* du pocheteau n° 1587 obtenu après 242 jours ($Lt = 754$ mm) est de 0.038 % par jour (Tableau 12), ce qui est faible au regard du taux de croissance estimés à partir de la clé longueur-âge, soit 0.06 % pour cette classe de tailles. Cependant, compte tenu du blocage de la croissance constaté sur le spécimen 1583, il est très probable que la croissance des deux autres spécimens ait elle aussi été impactée et retardée. L'observation des extrémités des vertèbres du spécimen n° 1343 montre des constrictions du *corpus calcareum* au niveau de la marque du fluorochrome (Figure 59). Cette malformation corrobore l'hypothèse d'une altération de la croissance liée probablement à des lésions ou à un stress sévère provoqué par la capture au chalut ou par l'opération de marquage.

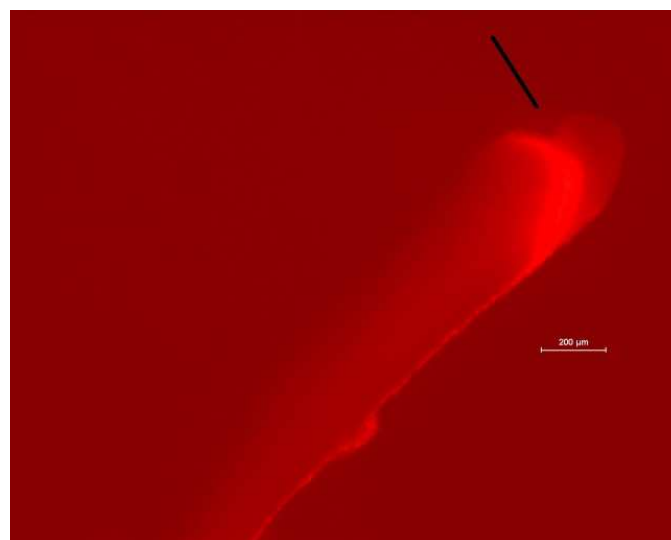


Figure 59 : Photographies au microscope à épifluorescence d'une constriction du corpus calcareum à l'extrémité de la vertèbre n° 15 du pocheteau n° 1343

L'innocuité du marquage par injection d'alizarine ayant été validée au préalable sur des chondrichthyens, dont des Rajidae, l'opération de marquage ne semble pas être en cause. Des marques similaires, liées à un déficit de biominéralisation ou à un remaniement du calcium ont aussi été observées sur les vertèbres de plusieurs spécimens utilisés pour l'élaboration de la clé longueur-âge (Figure 60). Ce type de marque pourrait résulter de blessures ou traumatismes consécutifs à des captures antérieures.

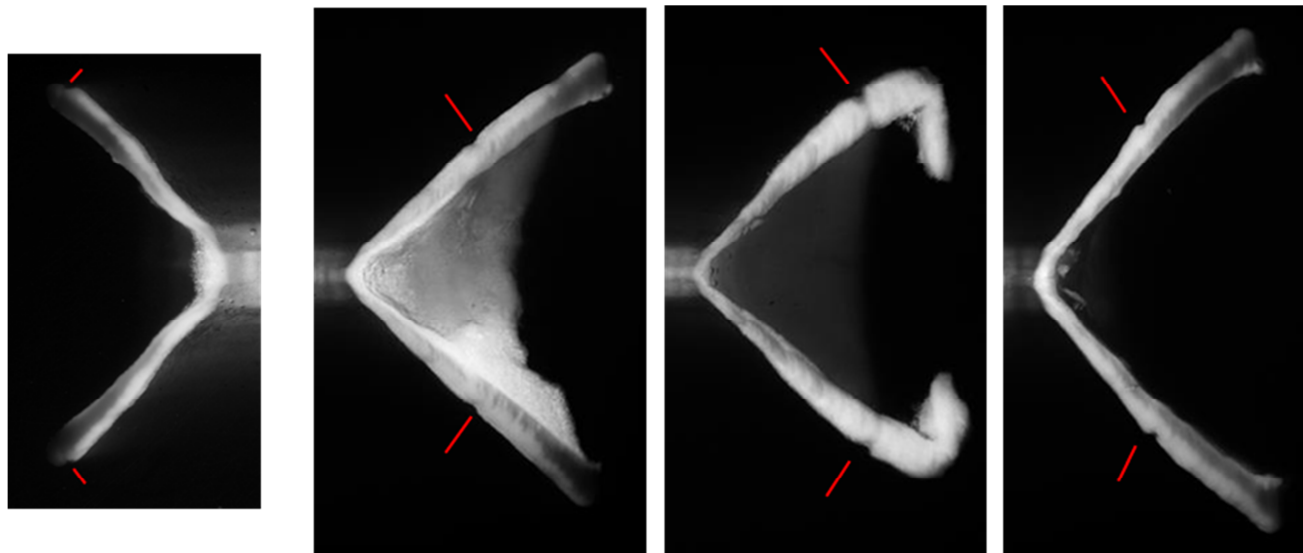


Figure 60 : Photographies de constrictions du corpus calcareum sur des vertèbres. A gauche: vertèbre du pochteau n° 1343 après marquage et recapture. A droite sur des spécimens dont l'état général n'a pas permis le marquage et qui ont donc été conservés pour la sclérochronologie

D. CONCLUSION

L'étude de la portion abdominale du rachis de *D. cf. flossada* montre une variabilité importante du nombre de vertèbres entre individus, mais pas entre les sexes. Du point de vue de sa longueur, le rachis abdominal présente des particularités importantes pour la sclérochronologie. Au cours de son développement, la relation d'accroissement relatif du rachis par rapport à la longueur totale des individus montre un défaut d'allométrie, avec une différence très significative de longueur relative entre les individus matures et immatures.

A partir des vertèbres n° 9, 15 et 29, retenues pour réaliser l'étude de croissance sur la base de leurs différences morphométriques significatives, il apparaît une bonne corrélation entre les 3 métriques testées (longueur, largeur, diagonale) et la longueur totale des individus. La vertèbre antérieure V9 présentant la meilleure corrélation, le rétrocalcul de la taille à l'éclosion a donc été basé sur la longueur de cette vertèbre. Afin de limiter le biais dû à un changement d'allométrie constaté à partir des 500 mm, seuls les individus de tailles inférieures ont été pris en compte dans le rétrocalcul. La longueur moyenne à l'éclosion ainsi obtenue est de 181 mm.

Comparées selon deux plans d'étude différents, les 3 vertèbres montrent des aptitudes différentes à la sclérochronologie. Les marques de croissance du *centrum* sont

significativement plus contrastées sur la vertèbre postérieure V29, alors que sur le *corpus calcareum*, la vertèbre antérieure V9 présente les marques les plus visibles. Enfin, d'une manière globale, les marques de croissance du *centrum* sont très significativement plus contrastées que celles du *corpus*.

Le choix d'une technique de préparation et par conséquent du plan d'observation des vertèbres, ainsi que l'emplacement des vertèbres doivent donc être pris en considération pour l'étude de la croissance de *D. cf. flossada*.

La courbe de croissance obtenue à partir de 168 individus et 1008 lectures d'âge, montre que les déterminations d'âge diffèrent d'environ 0,5 ans selon le plan étudié pour les individus de 20 à 100 cm. Au-delà, les lectures d'âge basées sur le *centrum* ont tendance à sous-estimer l'âge des individus, car les marques associées à de faibles croissances sont difficilement perceptibles à l'extrémité du *centrum*. Le problème est similaire sur le *corpus calcareum*, cependant des marques de faible intensité peuvent être perceptibles chez certains individus. Ces difficultés de dénombrement de marques de croissance chez les poissons âgés sont courantes chez les chondrichthyens, du fait de l'empilement des marques de croissances (Meunier 1988). Ainsi, la lecture d'âge chez les vieux individus de *D. cf. flossada* s'avère imprécise voire impossible et par conséquent l'obtention d'une valeur moyenne de longévité. De même, selon Davis *et al.*, (2007), les vertèbres de *Bathyrhaja trachura* ne peuvent être âgées au-delà de 7 ans, en raison d'un biais trop important. Enfin, les courbes de croissances montrent un infléchissement marqué pour une longueur totale de 1300 mm et un âge théorique de 7 à 8 ans. Ce ralentissement de la croissance peut s'expliquer par l'acquisition de la maturité sexuelle, hypothèse confortée par l'étude des organes sexuels, avec une taille à maturité de 130 cm pour l'ensemble des individus chez *D. cf. flossada* selon Iglésias *et al.*, (2010).

Lorsque les données d'âge d'un même individu, mais de vertèbres différentes sont comparées, aucune différence significative n'apparaît entre les lectures faites sur le *centrum* ni sur le *corpus*. Par contre la comparaison entre plans d'observation confirme de manière significative les biais constatés précédemment à partir de la courbe de croissance. Ces résultats traduisent une relative précision et reproductibilité des lectures d'âge, mais pas pour autant leur exactitude, qui ne peut être obtenue que par une « validation ».

La clé longueur-âge obtenue donne des croissances moyennes d'environ 14 cm/an jusqu'à 7 ans, puis 2 cm/an au-delà. Au regard des données de croissance publiées sur des espèces appartenant au même genre, la croissance *D. cf. flossada* serait identique à celle de son espèce jumelle *D. laevis*, aux caractéristiques morphologiques et aire de répartition très proches.

Etant donné le faible niveau de contraste du *corpus calcareum* des vertèbres de *D. cf. flossada* les techniques de « validation » sont très limitées et cette dernière ne pourra être obtenue que par des techniques de marquage-recapture mettant en œuvre simultanément des techniques de marquage interne du squelette et de marquage externe permettant le repérage des individus (Beamish and Farlane 1983). Les méthodes de « vérification » couramment utilisées, telles que la mesure de l'incrémentation marginale mensuelle, ne pourront fournir tout au plus qu'une « validation » incomplète. Elles ne sont concluantes que sur des classes de tailles à forte croissance, correspondant au stade juvénile (Piercy *et al.*, 2007), alors qu'une « validation » nécessiterait une « vérification » concluante sur l'ensemble des classes de tailles (Licandeo and Cerna 2007).

Les premières recaptures d'individus marqués sont encourageantes, mais la période de croissance post marquage est pour l'instant trop courte pour permettre une « validation », d'autant plus que les spécimens recapturés semblent avoir été très impactés par leur première capture. Une meilleure connaissance de l'impact des engins de pêche et des variations brutales de la pression hydrostatique sont nécessaires pour réduire les biais de croissances qu'ils peuvent occasionner dans les méthodes de « validation » *in situ*.

IV. REGIME ALIMENTAIRE DES PETITS POCHETEAUX GRIS

A. MATERIEL ET METHODE

1. Protocole de collecte des échantillons

Les abdomens de 339 spécimens ont été incisés. Les contenus des estomacs sont conservés dans de l'aéthanol à 90%. L'ensemble des constituants du bol alimentaire a été pesé pour déterminer le poids du contenu stomacal. Ces pesées ont été réalisées à l'aide d'une balance électronique (précision de 0,01 grammes). Le contenu de chaque estomac a été inventorié. Les proies partiellement digérées ont été comptées et identifiées à l'œil nu et/ou sous loupe binoculaire, au plus bas niveau taxonomique possible au moyen d'ouvrages de détermination taxonomique (Hayward & Ryland, 1995; Martin, 2010), de collection de référence et en sollicitant l'expertise de spécialistes de la taxonomie des groupes concernés comme par exemple Mme Jocelyne Martin pour les invertébrés. Les proies non identifiables ont été classées dans une rubrique « indéterminées ». Les becs de céphalopodes ont été identifiés grâce à la clé d'identification de (Malcolm R. Clarke, 1986) et du matériel de référence de collections personnelles. Les otolithes ont été déterminés via les ouvrages de Härkönen (1986) et de Nolf (2013) ainsi que par des collections locales de référence.

Les pocheteaux capturés par chalutage sont susceptibles de passer 4 heures à l'intérieur du chalut avant la remontée de ce dernier. Dans ce laps de temps, certaines proies du bol alimentaire collecté étaient susceptibles d'avoir été ingérées de façon accidentelle. Ainsi, si aucun processus de digestion n'a été constaté sur les proies, ces dernières n'ont pas été considérées dans l'étude du régime alimentaire car potentiellement ingérées pendant la capture.

2. Création d'une collection de référence

En l'absence de référentiel sur les squelettes de poissons, une collection de potentiels poissons-proies a été élaborée afin de faciliter l'identification des fragments osseux retrouvés dans les estomacs de *D. cf. flossada*. Les spécimens ont été sélectionnés et collectés lors de la campagne halieutique EVOHE de 2014 en mer Celtique en se basant notamment sur les données de peuplement compilées à bord. Ainsi, trente espèces de poissons ont été récupérées et mises en décomposition bactérienne dans un bac prévu à cet effet durant quelques semaines. Les squelettes et les otolithes ont ensuite été rincés et placés à l'étuve avant d'être photographiés pour constituer un fascicule d'aide à la détermination (Figure 61).

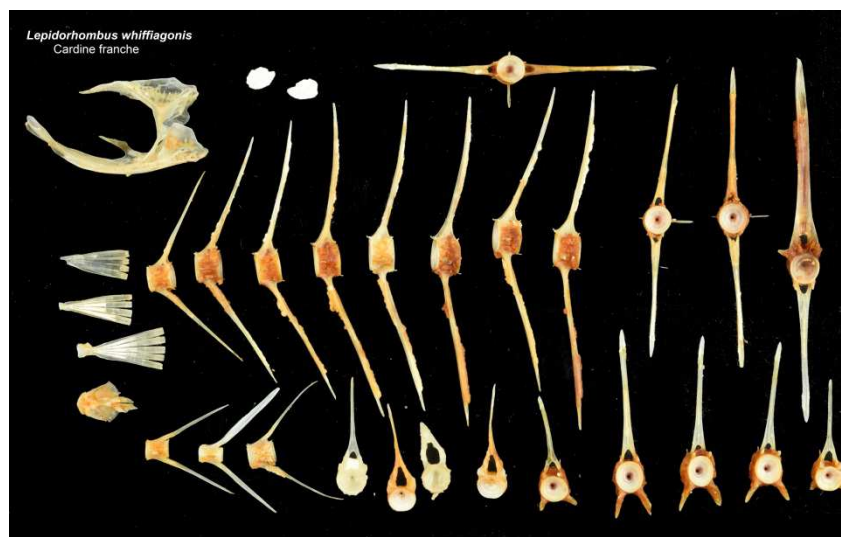


Figure 61 : Illustration issues de la collection de squelette : Cardine franche – *Lepidorhombus whiffiagonis* (Walbaum, 1792) © Sarah Brown-Vuillemin

3. Traitement des proies répertoriées

Les proies ont été pesées et mesurées individuellement, lorsqu'elles étaient en bon état, ou pesées de façon globale lorsqu'elles étaient très digérées. Un pied à coulisse a été utilisé pour mesurer la longueur totale des proies dans le but d'effectuer des conversions de longueurs en poids des proies trop dégradées afin que leur masse soit représentative au sein du contenu stomacal. Les différentes relations longueur – poids ont été réalisées à l'aide de la fonction puissance de van Bertalanffy (Von Bertalanffy, 1938) : $P = a \times LT^b$ avec P le poids en grammes ; LT la longueur totale en millimètres ; a et b des constantes. Les constantes appliquées pour les espèces proies ont été fournies par les données Allegro (Ifremer).

4. Traitement des pièces calcifiées

Les proies présentes dans le contenu stomacal sont dans certains cas à un stade de digestion trop avancé pour les identifier ou utiliser les relations longueur – poids. Les pièces calcifiées à digestion plus lente, telles que les otolithes ou les becs de céphalopodes (Figure 62) sont alors les seuls indicateurs de présence de ces proies. Ces pièces dures et caractéristiques peuvent servir à l'identification des espèces et au calcul de la taille et de la masse des individus prédatés.

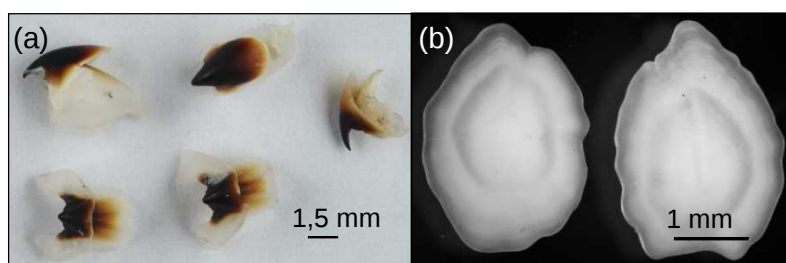


Figure 62 : (a) Photographie de becs de céphalopodes (inférieur et supérieur) (*Rossia macrosoma* (Delle Chiaje, 1830)) ; (b) Photographie de deux otolithes (Argentine - *Argentina shyraena* Linnaeus, 1758) retrouvés dans un estomac de petit pocheteau gris. © Sarah Brown-Vuillemin

Les corrélations entre les longueurs des otolithes et les poids des individus ont été calculés avec la fonction $FW = g \cdot OL^h$ donnée par Härkönen (1986) où FW correspond au poids du poisson, OL à la longueur de l'otolithe et g, h à des constantes. Le poids des céphalopodes a été estimé avec des régressions qui emploient différentes mesures des becs (selon l'espèce déterminée) (Figure 62 a) et qui sont appliquées en utilisant les équations données par Clarke (1986) et Wolff (1984) du type $\ln(w) = a + b \cdot \ln(X)$; avec w le poids en grammes, X la mesure utilisée en mm et a, b des constantes.

5. L'indice d'importance proie-spécifique (%IPSRI)

Dans le but de déterminer la contribution de chaque proie dans l'alimentation, l'indice d'importance proie-spécifique (%PSIRI) (Brown *et al.*, 2012) a été utilisé. Il s'agit d'une modification de l'indice d'importance relative (IRI) proposé par Pinkas *et al.* en 1971. Brown et ses collaborateurs (2012) ont cherché à acquérir une meilleure interprétation de la structure des données alimentaires et des relations mathématiques qui en résultent afin de fournir une information précise sur les habitudes alimentaires dans les affichages graphiques et les tables de composition du régime. Contrairement à l'IRI, le %PSIRI s'additionne en respectant le niveau taxonomique de chaque proie. Ainsi, le %PSIRI d'une famille de proies sera égal à la somme de tous les PSIRI des espèces qui la compose (Brown *et al.*, 2012). Il se calcule de la façon suivante :

$$\%PSIRI_i = \frac{\%FO_i \times (\%PN_i + \%PM_i)}{2}$$

• Fréquence d'occurrence (%FO_i) • Abondance proie-spécifique (%PN_i et %PM_i)

$$\%FO_i = \frac{n_i}{n} \times 100$$

$$\%PX_i = \frac{\sum_{j=1}^n \%X_{ij}}{n_i}$$

Avec %FO_i correspondant à la fréquence d'occurrence spécifique de la proie i ; sa valeur peut être comprise entre 0 et 100%, indépendamment des valeurs de %FO des autres proies. %PN_i et %PM_i correspondent aux abondances proies-spécifiques calculées respectivement en termes de nombre et de masse. %X_{ij} correspond à l'abondance (en nombre ou en poids) de la proie i dans l'estomac j, n_i est le nombre d'estomacs contenant la proie i et n est le nombre total d'estomacs.

B. VARIATION ONTOGENIQUE DU REGIME ALIMENTAIRE

1. Evolution du régime en fonction de la taille des individus

L'analyse du régime alimentaire nécessite de prendre en compte l'évolution des types de proies au cours de la croissance des individus. C'est pourquoi quatre groupes de taille ont été définis grâce à une technique statistique de cluster utilisant la proportion des différentes proies dans les estomacs analysés. Le groupe 1 (n=167) se compose de tous les individus de taille inférieure ou égale à 455 millimètres. Le groupe 2 (n=91) comprend les individus de longueur totale comprise entre 456 et 842 millimètres. Le groupe 3 (n=29) regroupe les individus de 843 à 1229 millimètres et le groupe 4 (n=26) ceux dont la longueur totale est supérieure à 1229 millimètres.

Chez la plupart des chondrichthyens, les taux de croissance en termes de longueur et de masse sont plus élevés chez les petits individus conférant des taux métaboliques plus importants (Cailliet & Goldman, 2004). Il est donc attendu que les plus petits spécimens se nourrissent plus fréquemment. La consommation plus élevée de proies par les petits

individus, qui peut être adaptative, est interprétée comme étant une réponse aux besoins énergétiques nécessaires à leur croissance (Lucifora *et al.*, 2005).

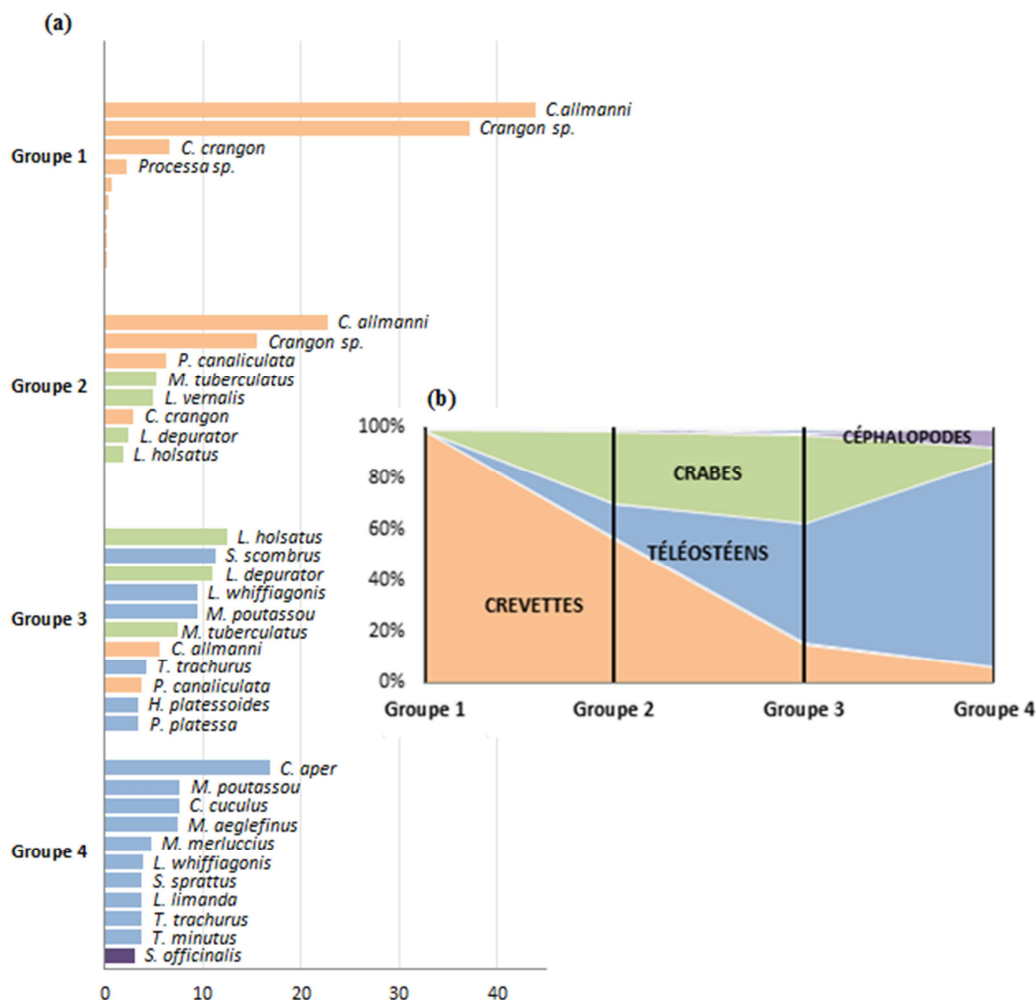


Figure 63 : (a) Représentation des principales espèces-proies en fonction de %PSIRI pour chaque groupe de taille et (b) représentation de la variation du régime alimentaire sous forme d'aires empilées 100% pour chaque groupe du taille en fonction du %PSIRI

Les changements ontogénétiques dans le régime alimentaire du petit pocheteau gris montrent une augmentation significative de la consommation de téléostéens au détriment des crustacés (crabes et crevettes).

Les petits individus (groupes 1 et 2) ont un régime alimentaire spécialisé pour des invertébrés benthiques avec la crevette *Crangon allmanni* (Kinahan, 1860) comme proie principale. Les individus intermédiaires (groupe 3) ont tendance à élargir leur gamme de proie et consomment des crustacés de plus grandes tailles (présence de crabes) et des téléostéens (Figure 63).

Les analyses des contenus stomacaux des plus grands individus (groupe 4) ont montrées qu'ils sont des prédateurs largement piscivores et qu'ils se nourrissent en grande partie de poissons benthiques et démersaux. Les proies les plus dominantes dans le régime alimentaires sont le sanglier, *Capros aper* (Linnaeus, 1758), le merlan bleu, *Micromesistius poutassou* (Risso, 1827), l'églefin, *Melanogrammus aeglefinus* (Linnaeus, 1758) et le grondin rouges, *Chelidonichthys cuculus* (Linnaeus, 1758). D'autres catégories de proies étaient présentes dans les régimes alimentaires mais en moindres proportion (éventuellement % de l'ensemble de ces autres proies).

Les habitudes alimentaires fortement liées à la longueur des individus peuvent se résumer à :

- des petits individus qui ont des fréquences de consommation élevée et des régimes spécialisés sur des petits crustacés à faible valeur énergétique ;
- des grands individus qui ont de faibles fréquences de consommation et des régimes spécialisés sur les téléostéens dont les valeurs énergétiques sont supérieures.

2. Largeur de niche écologique et chevauchement alimentaire

L'index normalisé de Levin B_i (Krebs, 1989) a été utilisé pour exprimer l'étendue de la niche sur une échelle de 0 (largeur de niche étroite) à 1 (largeur de niche étendue). Lorsque $B_i < 0.6$, on a un régime alimentaire spécialisé (gamme étroite de proies) et lorsque $B_i > 0.6$, le régime est généraliste (large gamme de proies).

En dépit du changement alimentaire au cours de la croissance, les pocheteaux gris restent des prédateurs spécialistes ($B_i < 0.6$) mais la largeur de niche s'agrandit au cours de la croissance ($B_i = 0,07$; $0,11$; $0,51$; $0,54$ pour les groupes 1, 2, 3, et 4 respectivement).

Le degré de chevauchement est basé sur l'échelle de Langton (1982): faible (0-0.29), moyen (0,30-0,59) et chevauchement élevé (>0.6). Lorsque la valeur de l'indice de Morisita-Horn C_H (Krebs, 1989) est égal à 1, les régimes alimentaires sont identiques. Les valeurs faibles des indices de chevauchement alimentaire observés entre les différents groupes petit pocheteau gris traduisent un modèle d'alimentation avec faible niveau de compétition intraspécifique (Tableau 13). Les changements alimentaires avec l'augmentation de la taille ou le stade de maturité ont l'avantage de réduire la concurrence intraspécifique dans l'utilisation des ressources (Smale & Cowley, 1992). Le calcul des chevauchements alimentaires montre bien de faibles niveaux de compétition intraspécifique entre les groupes de taille sauf pour les groupes 1 et 2 expliqué par la consommation importante de crevettes (Tableau 13).

Tableau 13: Indice de Morisita-Horn (chevauchement alimentaire) calculés pour le petit pocheteau gris (n=339)

C_H	Groupe 1	Groupe 2	Groupe 3
Groupe 2	0,76	-	-
Groupe 3	0,12	0,34	-
Groupe 4	0,00	0,08	0,29

3. Niveaux trophique par classe de taille

Le niveau trophique de *D. cf. flossada* au sein de la chaîne alimentaire est calculé selon Pauly *et al.* (2000). Les changements ontogénétiques du comportement alimentaire se traduisent par une augmentation du niveau trophique. La valeur TL (Trophic Level) augmente avec la maturité ($TL_{G1} = 3,60 \pm 0,59$; $TL_{G2} = 3,62 \pm 0,60$; $TL_{G3} = 3,72 \pm 0,64$; $TL_{G4} = 4,35 \pm 0,75$) (Figure 64).

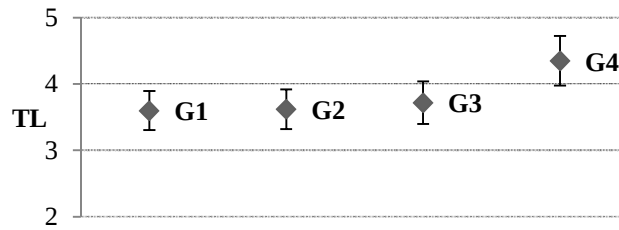


Figure 64 : Niveaux trophiques (TL) et erreurs standards pour les quatre groupes de taille (G1-G4) des petits pocheteaux gris

Les différents stades de développement d'une espèce, dont le régime alimentaire évolue au cours de l'ontogenèse, ont des impacts variés sur les communautés marines. Ils peuvent en conséquence être considérés comme jouant des rôles fonctionnels différents (Ebert & Bizzarro, 2009). Le niveau trophique de 4,35 atteint par les adultes de *D. cf. flossada* place l'espèce comme prédateur supérieur. Un schéma général pour les habitudes alimentaires des raies a été suggéré par (Braccini & Perez, 2005), dans lequel il est défini que les petits individus qui se nourrissent principalement de crustacés sont des consommateurs secondaires (TL < 4) alors que les grands individus qui s'alimentent de poissons occupent ainsi des niveaux trophiques supérieurs et sont considérés comme des consommateurs tertiaires (TL > 4). Ces différences ont été trouvées pour les niveaux trophiques des groupes 1, 2, 3 et du groupe 4 respectivement, qui varient entre 3,62 et 4,35.

Les niveaux trophiques pour les individus de la classe de taille 4 sont conformes à l'hypothèse de schéma d'alimentation. *D. cf. flossada* au stade adulte est un consommateur tertiaire qui occupe des positions trophiques semblables à d'autres prédateurs tels que les mammifères marins, les oiseaux marins (Wetherbee & Cortes, 2004) ou encore les requins (Ebert & Bizzarro, 2009).

C. ANALYSES EXPLORATOIRES DE LA VARIATION DU REGIME ALIMENTAIRE

1. Effet de la maturité

Les individus ont été divisés en deux groupes catégorisés par leur maturité, le groupe des immatures comprend 299 individus et 40 pour les matures. L'indice de vacuité (Iv) des estomacs observés pour les individus immatures est de 6,35% (19 estomacs vides). L'indice de vacuité des individus matures atteint 17,5% (7 estomacs vides). La proportion d'estomacs vides et pleins est significativement différente entre les individus matures et immatures ($X^2 = 4,715$, $d.f. = 1$, $P < 0,05^*$). Des besoins énergétiques plus importants, nécessaires à la croissance des individus immatures, pourraient expliquer ces différences. La recherche de proies et l'alimentation est supposée représenter une proportion importante de l'activité des immatures. Le taux de vacuité plus élevé chez les matures pourrait indiquer que le temps qu'ils allouent à l'alimentation est plus faible.

Les individus matures sont tous observés dans les groupes de taille 3 et 4. Afin de déterminer si la maturité a un effet sur le régime alimentaire indépendamment de la taille des individus. Les différences de largeur de niche écologique et de niveau trophique ont été étudiées entre les individus matures (n=33) et immatures (n=22) appartenant aux groupes 3 et 4. Les valeurs de Bi indiquent toujours que les pocheteaux gris sont prédateurs spécialistes. Néanmoins la largeur de niche est plus élevée pour les immatures (Bi = 0,26)

que pour les matures. En effet, les résultats montrent que les immatures ont un régime spécialiste pour les crabes et les crevettes, seuls quelques téléostéens sont consommés de façon occasionnelle par tous les individus. Ces résultats semblent en contradiction avec les ceux obtenus entre les groupes de taille. Les individus immatures peuvent provenir de l'ensemble des quatre groupes de taille déterminés pour les analyses des variations ontogéniques. La largeur de la niche englobe donc les comportements alimentaires des petits individus. La valeur du niveau trophique est respectivement égale à $3,70 \pm 0,63$ pour les immatures et $4,25 \pm 0,73$ pour les matures. La valeur du chevauchement alimentaire est égale à 0,70, indiquant des régimes alimentaires relativement proches. Néanmoins, des différences significatives dans l'abondance des crevettes (Kruskal-Wallis : p-value < 0,05*), des téléostéens (Kruskal-Wallis : p-value < 0,05***) et des crabes (Kruskal-Wallis : p-value < 0,05***) dans les estomacs de ces deux groupes sont observées.

2. Effet du sexe

Les pourcentages d'estomacs non vides pour les femelles (94,4%) et les mâles (90,4%) ne diffèrent pas statistiquement.

La valeur de chevauchement alimentaire entre les deux sexes est élevée soit 0,98 indiquant des régimes alimentaires identiques. Les crevettes sont les proies majoritaires des contenus stomacaux, suivies par les téléostéens, et les crabes. Les autres catégories de proies ne sont qu'accessoirs. Les valeurs des indices standardisés de Levin sont similaires pour les deux sexes ($Bi_{Mâles} = 0,05$ et $Bi_{femelles} = 0,07$) et sont caractéristique d'une niche trophique étroite ($B > 0,6$). Les valeurs du niveau trophique pour les mâles et les femelles sont quasiment similaires ($TL_{Mâles} = 3,62 \pm 0,60$; $TL_{Femelles} = 3,64 \pm 0,58$).

3. Effet du dimorphisme sexuel dans la dentition

Un dimorphisme sexuel dans la dentition, chez les adultes de *Dipturus cf. flossada* (Figure 65), laisse penser qu'une différence dans le régime alimentaire entre les mâles et les femelles des classes de taille supérieur serait observée. Ce dimorphisme apparaît chez les mâles matures ou en maturations. C'est un caractère secondaire de la reproduction.

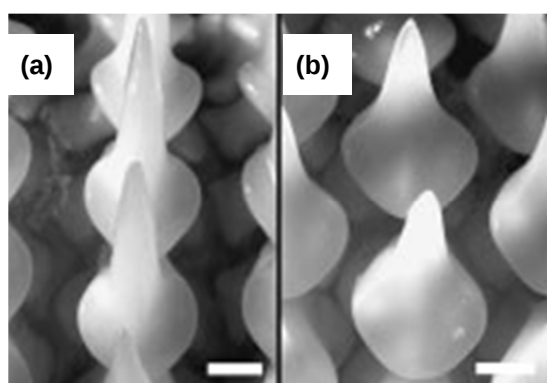


Figure 65 : Différence de dentition entre les mâles (a) (dents à petites bases et effilées) et les femelles (b) (dents trapues) de *Dipturus cf. flossada*

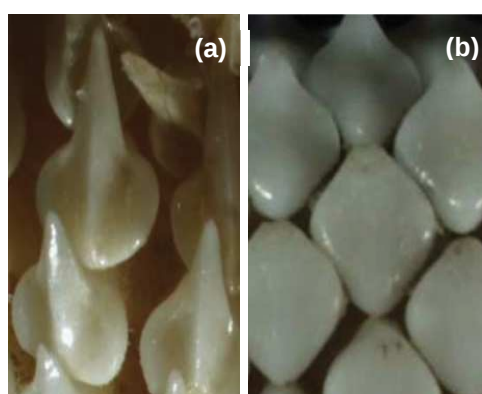


Figure 66 : Différence de dentition entre les mâles (a) (dents à petites bases et effilées) et les femelles (b) (dents trapues) de *Dipturus laevis* (photo : Schmitt et al., 2015)

Chez l'espèce sœur du petit pocheteau gris, la grande raie, *Dipturus laevis*, présente le long de la côte Est américaine, le dimorphisme de la dentition entre mâle et femelle est également observé (Figure 66). Les mâles adultes de *Dipturus laevis* consomment principalement des poissons qu'ils capturent plus efficacement grâce à leurs dents effilées. Les femelles quant à elles se nourrissent de grands crustacés qu'elles broient avec leurs dents molariformes (Schmitt *et al.*, 2015).

Dans l'étude présente, les individus mesurant plus de 1100 mm (matures ou maturation) ont été utilisés, soit 26 femelles et 14 mâles. Les résultats des %IPSRI montrent que les proies principales restent les poissons qui représentent 80,8% du régime alimentaire des mâles adultes contre 76,1 % chez les femelles.

Ainsi, il ne semble pas y avoir de différences significatives entre les régimes alimentaires des mâles et des femelles de petit pocheteau gris parmi les individus matures.

D. CONCLUSION

Les préférences alimentaires des prédateurs sont complexes puisqu'ils peuvent être influencés par un certain nombre de facteurs, tels que la disponibilité des proies, l'habitat, la distribution bathymétrique ou encore les facteurs environnementaux (Muto *et al.*, 2001; Wetherbee & Cortes, 2004; Rinewalt *et al.*, 2007). Cette étude a permis de montrer que la diversité du régime alimentaire de *Dipturus* cf. *flossada* est surtout influencé par la taille des individus. Les jeunes individus semblent très spécialisés se nourrissant principalement de crevette puis la diversité des proies augmente avec la taille des individus. Les différences catégories de proies observées permettent de limiter la compétition intra spécifique pour l'alimentation.

Les pocheteaux gris adultes sont des mésoprédateurs au sommet du réseau trophique. Les espèces retrouvées dans les contenus stomacaux des adultes peuvent être des espèces à valeur commerciale telles que les merlus et les églefins. Ceci implique des interactions indirectes entre la pêche professionnelle et les pocheteaux. La fréquentation de zones géographiques communes pour la recherche des mêmes ressources augmente la probabilité de capture accidentelle.

D'autres facteurs, non pris en compte dans cette étude peuvent potentiellement influencer les régimes alimentaires des raies tels que la saison, la profondeur, l'habitat ou encore l'abondance et la distribution des proies potentielles (Treloar *et al.*, 2007). Il serait intéressant de considérer ces paramètres afin d'évaluer de possibles variations.

V.MORPHOMETRIE ET POIDS

Trois types de rapports sont explorés. Les relations taille-poids (RTP) qui permettent de retrouver le poids vif ou vide des individus mesurés en criée ou à bord des navires de pêche où il n'est pas toujours possible de peser individuellement les spécimens. Les relations longueur totale - largeur du disque qui permettent d'obtenir la taille réelle des individus dont la queue a pu être coupée. Enfin la relation taille d'une aile et longueur totale dans le cas où les individus ont été observés sous la forme d'aile comme cela peut être le cas en criée.

A. RELATION TAILLE-POIDS (RTP)

Les relations taille – poids (RTP) sont des informations essentielles en l'halieutique. Ces relations sont caractérisées par deux variables définies par la pente (a) et l'intercepte (b) de la courbe formée par l'accumulation des individus dans un rapport entre leurs longueurs totales (x) et leurs poids (y). Dans le cas des chondrichthyens, une relation puissance lie ces données biométriques (Dorel, 1986) :

$$y = ax^b$$

1. Relation taille-poids vide (Figure 67, 68, 69 et 70)

Les graphiques de relation taille – poids, dont les coefficients sont tirés, ont été réalisés en regroupant les individus par sexes et par espèces. Différents poids peuvent être relevés sur les individus, le poids total, c'est-à-dire le poids d'un individu dans son entier, le poids plein corrigé qui est le résultat du poids total minoré du poids du contenu stomacal et enfin le poids vide qui correspond au poids d'un individu éviscéré. Dans le premier cas présenté le poids vide a été utilisé car cela permet de dessiner les courbes de relation taille – poids avec un nombre d'individus plus important.

Les données utilisées pour les relations taille - poids proviennent des individus issus de la mer Celtique pour les petit pocheteaux gris et de l'Est de la Corse pour les pocheteaux noirs. Dans le cas des grand pocheteaux gris et des pocheteaux de Norvège, les données par zone n'étant pas suffisantes pour les analyser séparément, elles ont été regroupées. Certaines d'entre elles proviennent des individus disséqués suite aux embarquements à bord des chalutiers professionnels en mer Celtique et d'autres via les échantillonnages en criées du MNHN ou encore d'individus débarqués par les observateurs des pêches réalisant des embarquements dans le nord-ouest Ecosse.

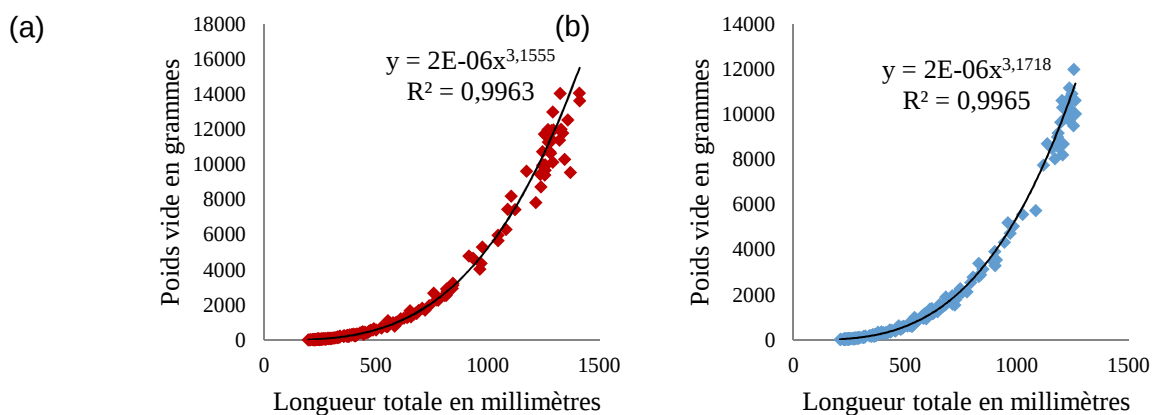


Figure 67 : Rapport taille-poids vide du petit pocheteau gris, *Dipturus cf. flossada*, en mer Celtique : (a) Femelles (n=175) et (b) Mâles (n=197)

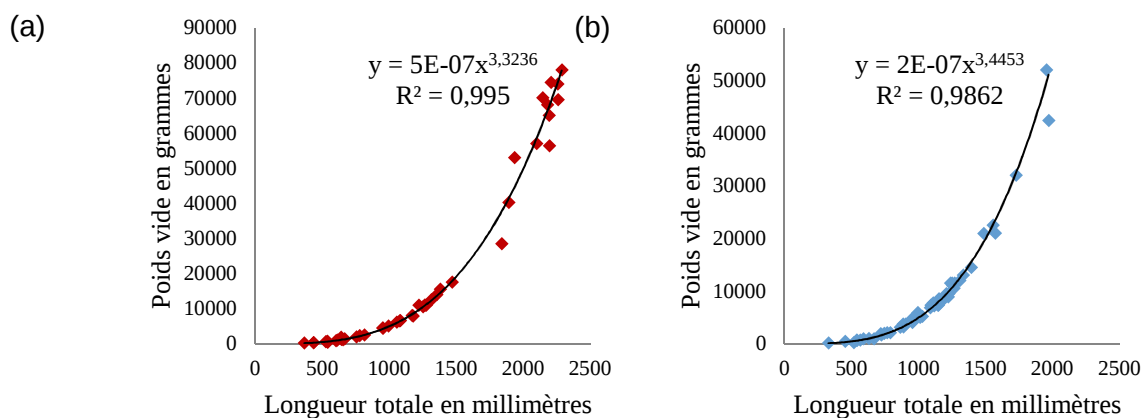


Figure 68 : Rapport taille-poids vide du grand pocheteau gris, *Dipturus cf. intermedia* : (a) Femelles (n=45) et (b) Mâles (n=56)

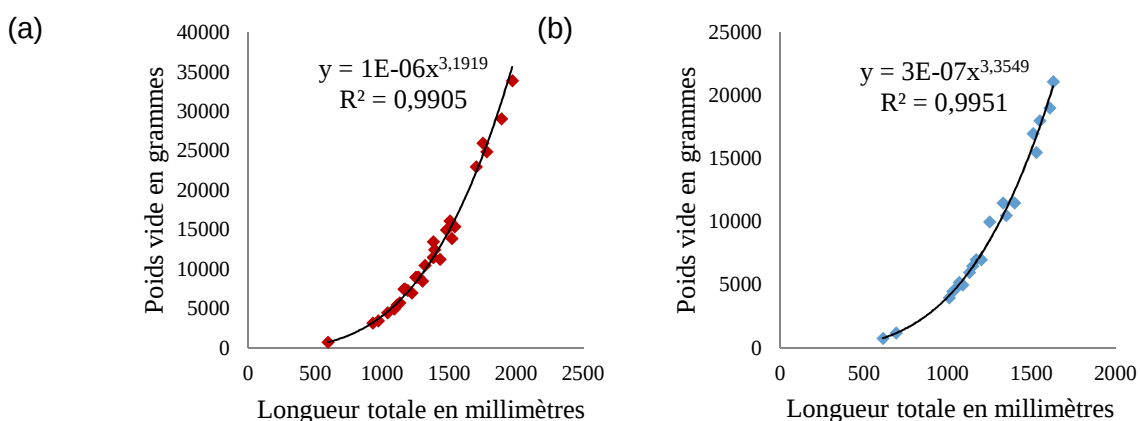


Figure 69 : Rapport taille-poids vide du pocheteau de Norvège, *Dipturus nidarosiensis* : (a) Femelles (n=30) et (b) Mâles (n=20)

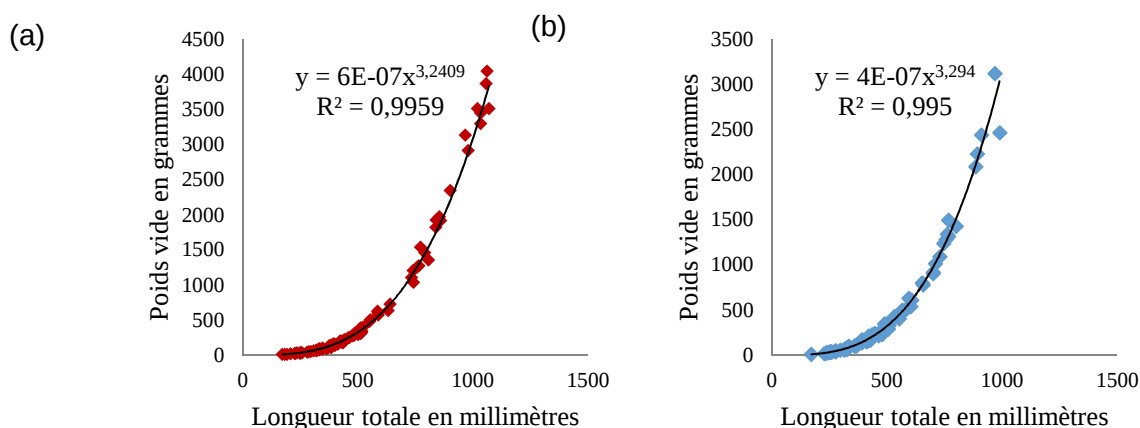


Figure 70 : Rapport taille-poids vide du pocheteau noir, *Dipturus oxyrinchus*, à l'Est de la Corse: (a) Femelles (n=91) et (b) Mâles (n=85)

2. Relation taille - poids total (Figure 71 et Figure 72)

Les graphiques de relation taille – poids, dont les équations des courbes ont été tirées, ont été réalisés en regroupant les individus par sexes et par espèces. Ici, le poids total a été utilisé en soustrayant le poids du contenu stomacal. Ces résultats permettront d'obtenir le poids vif des captures lors des campagnes d'observation à la mer telles que le programme OBSMER, durant lesquelles, il n'est pas toujours possible d'obtenir les poids individuel.

Les données utilisées pour les relations taille - poids proviennent des individus issus de la mer Celtique pour les petit pocheteaux gris et de l'Est de la corse pour les pocheteaux noirs. Ce type de RTP n'a pu être analysé pour le grand pocheteaux gris et le pocheteau de Norvège par manque de données.

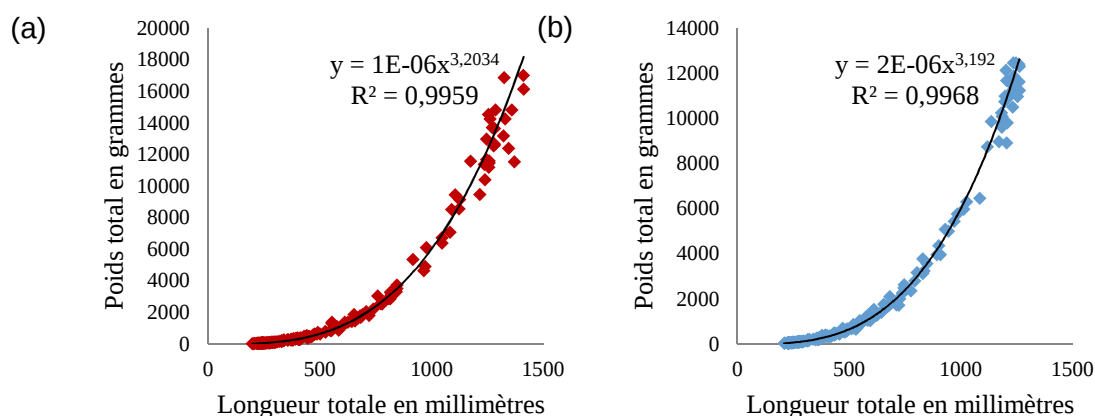


Figure 71 : Rapport taille-poids total du petit pocheteau gris, *Dipturus cf. flossada*, en mer Celtique : (a) Femelles (n=167) et (b) Mâles (n=196)

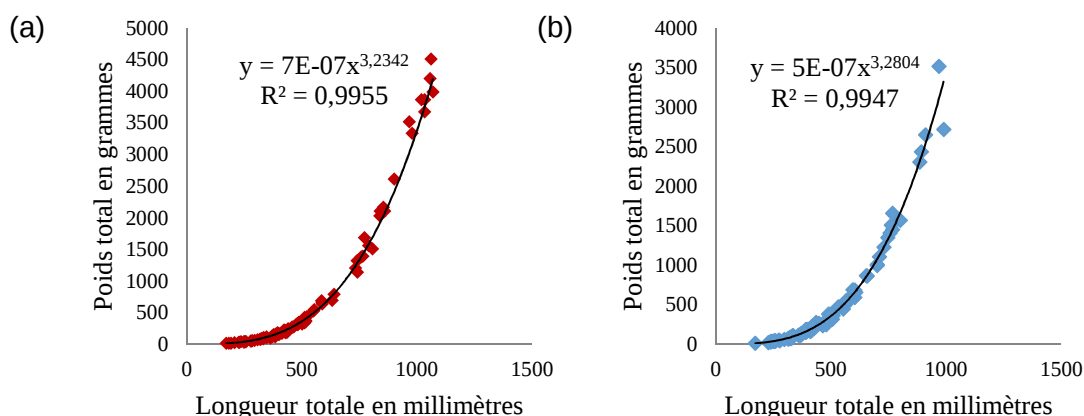


Figure 72 : Rapport taille-poids vide du pocheteau noir, *Dipturus oxyrinchus*, à l'Est de la Corse: (a) Femelles (n=89) et (b) Mâles (n=85)

B. RELATION LARGEUR DU DISQUE – LONGUEUR TOTALE

La largeur est définie par la mesure allant de l'extrémité de l'aile gauche à l'extrémité de l'aile droite. Cette relation est de type linéaire. Les coefficients a et b sont obtenus dans l'équation de la droite de régression, dont la formule est :

$$y = ax + b$$

Dans un premier temps, une analyse de covariance par ANCOVA a permis de déterminer qu'il n'y avait pas d'effet du sexe dans la détermination des coefficients a et b contenu dans la formule de la droite de régression liant la largeur et la longueur des individus c'est pourquoi une seule courbe par espèces est présentée (Figure 73, 74 , 75 et 76).

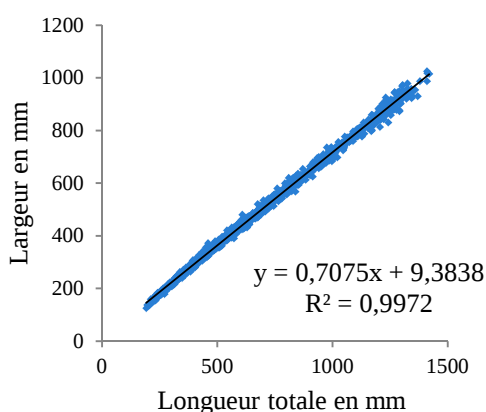


Figure 73 : Rapport largeur-longueur du petit pocheteau gris, *Dipturus cf. flossada*, en mer Celtique (n=1374)

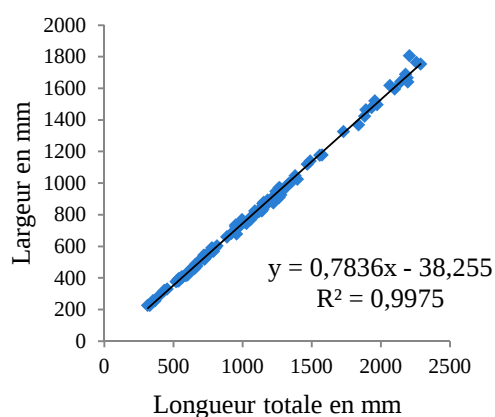


Figure 74 : Rapport largeur-longueur du grand pocheteau gris, *Dipturus cf. intermedia* (n=115)

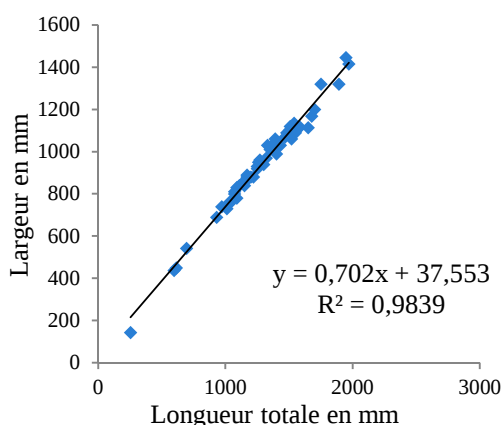


Figure 75 : Rapport largeur-longueur du pocheteau de Norvège, *Dipturus nidarosiensis* (n=53)

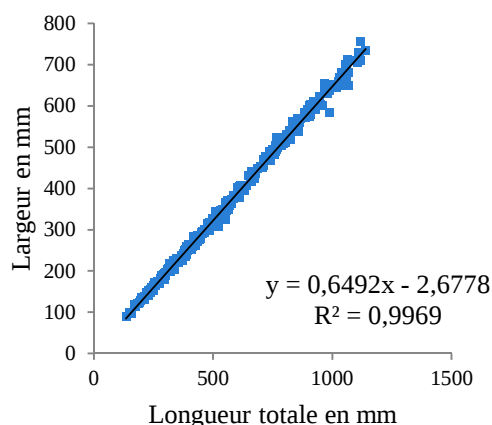


Figure 76 : Rapport largeur-longueur du pocheteau noir, *Dipturus oxyrinchus*, à l'Est de la Corse (n=334)

C.RELATION LARGEUR D'UNE AILE – LONGUEUR TOTALE

La relation entre la largeur d'une aile et la longueur totale des individus permettra aux scientifiques effectuant des mesures en criée de déduire la longueur totale des individus dont la présentation à la vente est sous forme d'aile. Les deux espèces de pocheteaux gris étant protégées, elles ne devraient théoriquement pas être retrouvées sous les criées. Pourtant la majorité des ailes observées sous la dénomination « *Raja oxyrinchus* » ou « *Raja clavata*-Aile de pocheteau » dans les criées françaises sont à 96,3% des ailes de petits ou grands pocheteaux gris

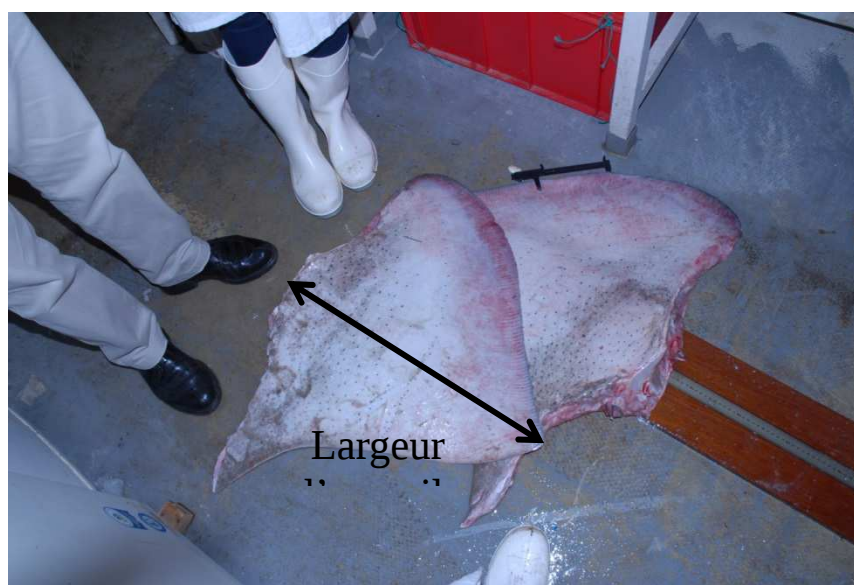


Figure 77 : Découpe des ailes de pocheteau et mesure de la largeur utilisée pour les analyses

La découpe des ailes réalisée au laboratoire imite la découpe des marins pêcheurs (Figure 77). Les deux ailes sont mesurées selon la largeur c'est-à-dire de la pointe de l'aile à la ceinture scapulaire. Les deux largeurs sont ensuite moyennées pour la réalisation des graphiques dont les coefficients a et b sont tirés. Cette relation est de type linéaire. Les coefficients sont obtenus dans l'équation de la droite de régression, dont la formule est :

$$y = ax + b$$

Les résultats ne prennent pas en compte la variabilité sexuelle car il est rare de pouvoir identifier le sexe des individus à partir des ailes. Seuls les mâles adolescents et adultes peuvent être identifiés par la présence des épines alaires, caractère sexuel secondaire lié à la maturation des mâles.

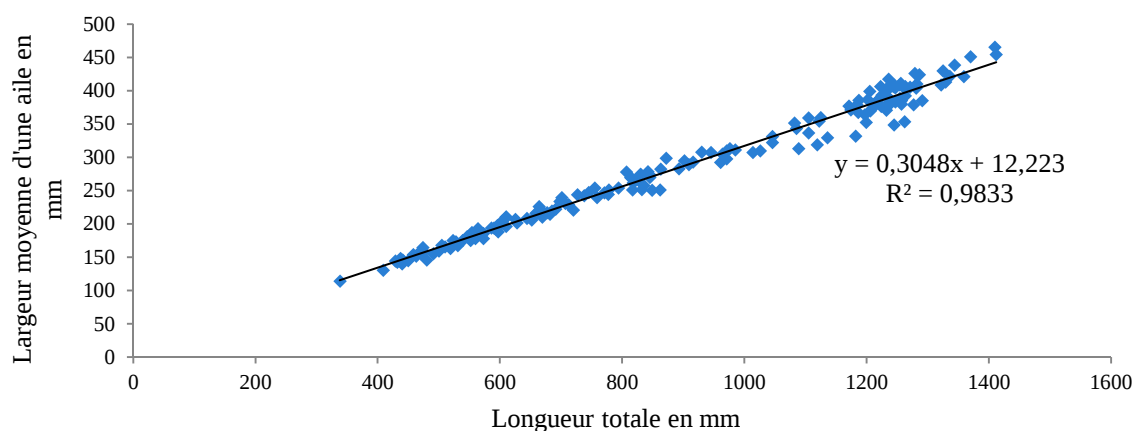


Figure 78 : Rapport largeur moyenne des ailes-longueur du petit pocheteau gris, *Dipturus cf. flossada*, en mer Celtique (n=170)

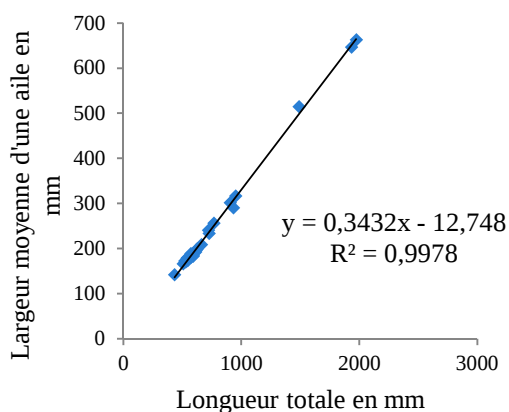


Figure 79 : Rapport largeur moyenne des ailes-longueur du grand pocheteau gris, *Dipturus cf. intermedia* (n=27)

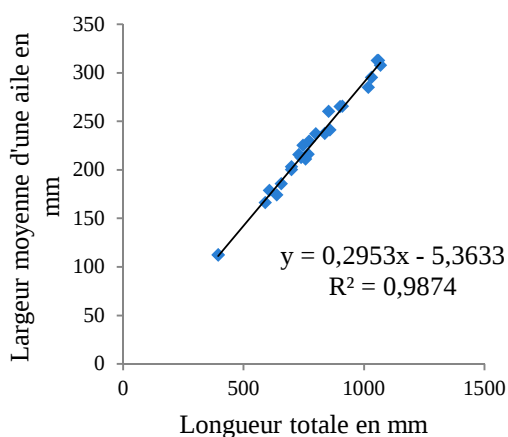


Figure 80 : Rapport largeur moyenne des ailes-longueur du pocheteau noir, *Dipturus oxyrinchus*, à l'Est de la Corse (n=26)

D. RESUME DES COEFFICIENTS

Tableau 14: Les relations taille-poids vide ($y = ax^b$) par espèces, par sexes et par zones géographiques

Espèce	Sexe	Coefficient a	Coefficient b	R ²
<i>Dipturus</i> cf. <i>flossada</i> de mer Celtique (Figure 67)	M	0,000002	3,1718	0,9965
	F	0,000002	3,1555	0,9963
<i>Dipturus</i> cf. <i>intermedia</i> (Figure 68)	M	0,0000002	3,4453	0,9862
	F	0,0000005	3,3236	0,995
<i>Dipturus</i> <i>nidatosiensis</i> (Figure 69)	M	0,0000003	3,3549	0,9951
	F	0,000001	3,1919	0,9905
<i>Dipturus</i> <i>oxyrinchus</i> à l'Est de la Corse (Figure 70)	M	0,0000004	3,294	0,9959
	F	0,0000006	3,2409	0,995

Tableau 15 : Les relations taille-poids total ($y = ax^b$) par espèces, par sexes et par zones géographiques pour le petit pocheteau gris et le pocheteau

Espèce	Sexe	Coefficient a	Coefficient b	R ²
<i>Dipturus</i> cf. <i>flossada</i> de mer Celtique (Figure 71)	M	0,000002	3,192	0,9968
	F	0,000001	3,2034	0,9959
<i>Dipturus</i> <i>oxyrinchus</i> à l'Est de la Corse (Figure 72)	M	0,0000005	3,2804	0,9947
	F	0,0000007	3,2342	0,9955

Tableau 16 : Les relations Longueur totale - Largeur ($y = ax + b$) par espèces et par zones géographiques

Espèce	Coefficient a	Coefficient b	R ²
<i>Dipturus</i> cf. <i>flossada</i> de mer Celtique (Figure 73)	0,7075	9,3838	0,9972
<i>Dipturus</i> cf. <i>intermedia</i> (Figure 74)	0,7836	-38,255	0,9975
<i>Dipturus</i> <i>nidatrosiensis</i> (Figure 75)	0,702	37,553	0,9839
<i>Dipturus oxyrinchus</i> à l'Est de la Corse (Figure 76)	0,6492	-2,6778	0,9969

Tableau 17 : Les relations Longueur totale - Largeur d'une aile ($y = ax + b$) par espèces et par zones géographiques

Espèce	Coefficient a	Coefficient b	R ²
<i>Dipturus</i> cf. <i>flossada</i> de mer Celtique (Figure 78)	0,3048	12,223	0,9833
<i>Dipturus</i> cf. <i>intermedia</i> (Figure 79)	0,3432	-12,748	0,9978
<i>Dipturus oxyrinchus</i> à l'Est de la Corse (Figure 80)	0,2953	-5,3633	0,9874

VI. INTERACTIONS AVEC LA PECHE PROFESSIONNELLE

A. CAPTURE EN FONCTION DES ENGINES ET DES ESPECES CIBLES PAR LA FLOTTILLE FRANÇAISE

Les données récoltées par les observateurs en mer durant le programme OBSMER fournissent des informations sur l'ensemble de la flottille française. Leur analyse permet d'apprécier les taux de capture accidentelle de pocheteau en fonction des engins de pêche. Dans la base de données OBSMER, les deux espèces de pocheteaux gris ne sont pas différenciées. C'est pourquoi, l'ensemble des résultats de ce paragraphe concerneront le complexe pocheteau gris. Deux formules sont utilisées pour comparer les captures accidentelles en fonction des engins de pêche:

$$\text{Taux de capture par OP} = \frac{\text{Nombre de pocheteaux gris capturés}}{\text{Nombre d'OP observée}}$$

1. Les engins de pêche

Le programme OBSMER entre 2009 et 2014 compte 47903 opérations de pêche (OP) observées pour 1929 individus de pocheteaux gris dénombrés. Ces observations ont été réalisées sur onze types d'engins (Tableau 18).

Seul trois des onze engins observés capturent des pocheteaux gris : le chalut de fond, le filet et la senne de fond (Tableau 19). Ces métiers sont inégalement représentés au sein de la flottille française (Leblond *et al.*, 2014). Les zones exploitées par ces différents engins ne couvrent pas toujours les zones de présence des pocheteaux gris (Figure 81).

Les pourcentages d'OP observées ayant donné lieu à des captures accidentelles montrent que la senne de fond est l'engin pour lequel les prises sont les plus fréquentes avec 2,63% des OP donnant lieu à des captures accidentelles contre 1,87% et 0,22% pour respectivement le chalut de fond et le filet de fond (Tableau 18). La senne de fond et le chalut de fond ont un taux de capture par OP équivalent de respectivement 0,069 et 0,065 individu par OP. Le filet a pour sa part un taux de capture de 0,014 individu par OP.

Tableau 18 : Répartition des captures de pocheteaux gris par engins de pêche observés au cours du programme OBSMER.

Engins	OP observées	OP avec capture de pocheteaux gris	% d'OP avec une capture accidentelle	Nombre de pocheteaux gris capturés	Taux de capture par OP
Senne de fond	1178	31	2,63	81	0,069
Chalut de fond	26445	494	1,87	1656	0,065
Filet de fond	14012	31	0,22	192	0,014
Chalut à perche	241	0	0	0	0
Palangre et ligne de fond	626	0	0	0	0
Drague	408	0	0	0	0
Chalut pélagique	1757	0	0	0	0
Senne pélagique	158	0	0	0	0
Palangre et ligne pélagique	1488	0	0	0	0
Filet pélagique	53	0	0	0	0
Casier	1536	0	0	0	0

Tableau 19 : Données chiffrées sur la place des engins de pêche concernés par la capture de pocheteaux gris au sein de la flotte française sur l'ensemble des façades pour l'année 2012 (Leblond *et al.*, 2014)

Engins	Nombre de navire au sein de la flotte française	Nombre annuel de mois d'activité
Filet	1057	8150
Chalut de fond	1025	8024
Senne de fond	12	84

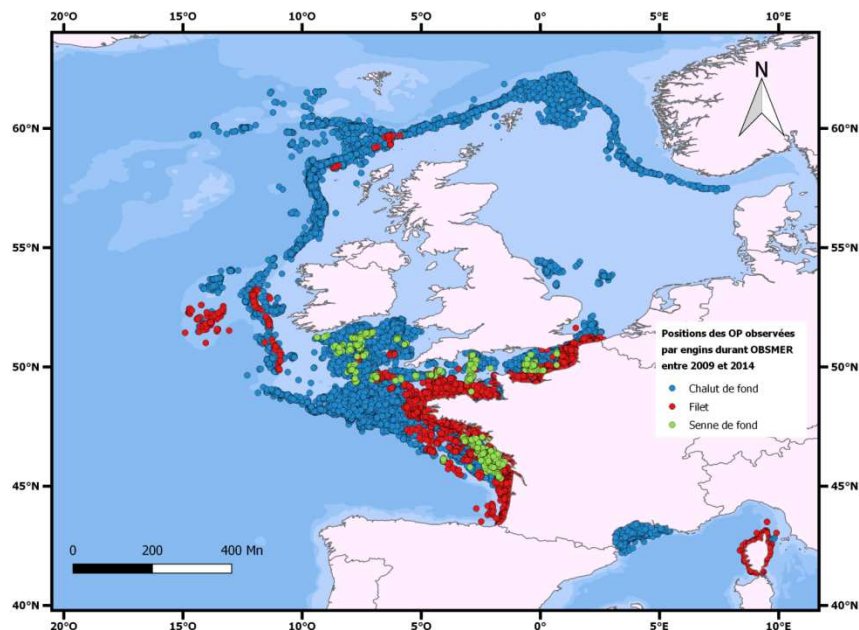


Figure 81 : Carte représentant les positions des opérations de pêche observées par le programme OBSMER entre 2009 et 2014 pour les engins concernés par les captures accidentelles

La senne de fond est très peu représentée au sein de la flottille française avec seulement 11 navires et 84 mois d'exploitation (Tableau 19). D'après Leblond *et al.* (2014), cet engin est rarement en activité sur les zones de présence des pocheteaux. Les fileyeurs (représentées en rouge sur la Figure 81) n'exploitent que partiellement les zones de présence des pocheteaux gris comme le montre également les résultats de Leblond *et al.*, (2014). Ceci peut expliquer la faible proportion d'OP observées donnant lieu à une capture de pocheteau. Ainsi, bien que ce type de pêche est le plus fréquent de la flottille française avec 1057 navires armés correspondant à 8150 mois d'exploitation (Tableau 19), les fileyeurs français n'interagissent qu'occasionnellement avec les pocheteaux gris. Les chalutiers ont une pression de pêche importante au sein de la flottille française, 1025 chalutiers ont passé 8024 mois en mer sur l'année 2012 (Tableau 19). Ils sont également les navires de pêche dont les zones d'exploitation se trouvent le plus fréquemment dans l'aire de distribution des pocheteaux gris (Leblond *et al.*, 2014).

L'ensemble de ces résultats indique que pour la flottille française le chalut est l'engin ayant le plus d'impact sur les populations de pocheteaux gris. Une étude des autres flottilles européennes serait nécessaire pour évaluer l'impact réel des différents engins sur l'ensemble des populations des deux espèces de pocheteaux gris.

2. Les espèces cibles

Les comparaisons entre engins permettent de déterminer la proportion de la flottille potentiellement impliquée dans les captures. Les données OBSMER ont également été analysées en prenant en compte les espèces ciblées. Ces résultats peuvent apporter des informations à la fois sur l'impact de chacun des métiers de pêche et sur l'habitat des pocheteaux gris en définissant les zones géographiques avec le plus grand nombre de captures accidentelles et les espèces associées. Des captures accidentelles de pocheteaux sont observées lors de campagnes de pêches ayant ciblé 11 taxons différents (nommé

'espèces cibles' par les organisations professionnelles) sur les 26 taxons ciblés par la pêche française (Tableau 20)

Tableau 20 : Répartition des captures de pocheteaux gris par espèce cible observées au cours du programme OBSMER.

Espèces cibles	OP observées	OP avec capture de pocheteaux gris	% d'OP avec une capture accidentelle	Nombre de pocheteaux gris capturés	Taux de capture par OP
Lingue bleue	127	6	4,72	44	0,35
Langoustine commune	2656	187	7,04	691	0,26
Baudroie	7120	121	1,7	486	0,068
Gadidés divers	939	26	2,77	63	0,067
Poissons divers	10814	122	1,13	441	0,041
Poissons de grands fonds	1720	24	1,39	58	0,034
Merlu	1584	16	1,01	51	0,032
Lieu noir	2070	18	0,87	38	0,018
Merlan	1035	8	0,77	13	0,0135
Raies	349	3	0,86	3	0,009
Poissons plats	8257	7	0,085	41	0,005

Les captures accidentelles de pocheteaux sont plus fréquentes dans les pêcheries ciblant les lingues bleues et les langoustines avec respectivement un taux de capture par OP de 0,35 et 0,26. En observant la carte de répartition de ces OP (Figure 82), les captures de pocheteaux gris par les langoustiniers sont principalement situées sur le plateau de la mer Celtique et concernent donc essentiellement la petite espèce. Les quantités capturées par ce métier sont les plus importantes avec 691 individus observés par OBSMER et 7 % des OP donnant lieu à des captures. Les lingues bleues sont ciblées sur le talus au nord-ouest de l'Ecosse, cette espèce est principalement rencontrée à des profondeurs comprises entre 750 et 1000 m (Large *et al.*, 2010). Ces données laissent penser que les individus capturés par les pêcheries ciblant la lingue bleue sont principalement de grands pocheteaux gris.

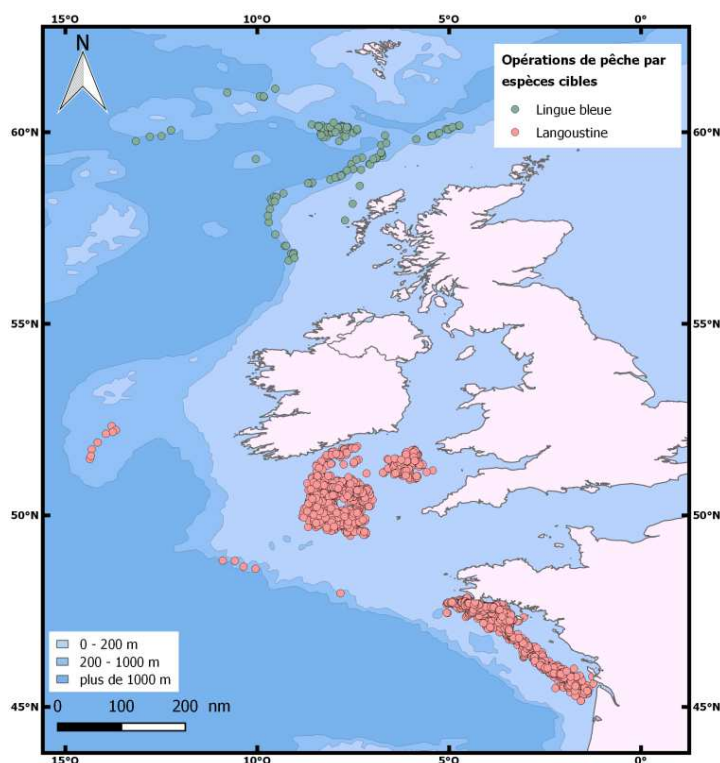


Figure 82 : Répartition des opérations de pêche observées pour les espèces cibles lingue bleue et langoustine commune entre 2009 et 2014

Les taux de capture de pocheteaux gris par OP calculés sont élevés ce qui pourrait signifier que la concentration des individus l'est également dans ces zones de pêche. Les espèces cibles ou les espèces associées pourraient être des proies potentielles pour les pocheteaux. Les langoustines n'ont été identifiées qu'à deux reprises lors des analyses des contenus stomacaux dans le bol alimentaire de deux individus mesurant 849 mm et 815 mm. Très peu des spécimens observés étaient issus des zones de pêche à langoustine ce qui pourrait expliquer la faible proportion de cette proie dans les estomacs disséqués. La récupération de spécimens sur les zones de présence des langoustines et des lingues bleues permettrait de définir si ces espèces ciblées par les professionnels sont retrouvées dans le bol alimentaire des pocheteaux gris.

B. TAUX DE MORTALITE DES PETITS POCHETEAUX GRIS A LA CAPTURE ACCIDENTELLE A BORD DES CHALUTIERS PROFESSIONNELS

1. Taux de mortalité des individus à la capture

Durant, les huit embarquements du programme POCHETEAUX soit 110 jours sur des navires professionnels, environ 1500 individus ont été capturés par les chalutiers échantillonnés (soit 13 individus par jour de mer). L'état des pocheteaux capturés est estimé selon des critères physiques observables dans le vivier par les scientifiques embarqués (Tableau 21). La condition physique de plus de 1200 individus a été évaluée au cours du programme.

Tableau 21: Echelle d'évaluation des conditions physiques des pocheteaux à bord des chalutiers professionnels

Etats		Critères
0 - Mort	➔	Aucun mouvement
1 - Faible	➔	Mouvement des spiracles lent et absence de réaction à la manipulation
2 – Bon	➔	Réaction à la manipulation et bon rythme des spiracles
3 - Excellent	➔	Nage activement dans le vivier, réaction forte à la manipulation et bon rythme des spiracles

Si l'on considère que tous les individus embarqués vivants (Etats « 1 - Faible », « 2 - Bon » et « 3 - Excellent ») vont survivre à la capture alors le taux de mortalité estimé est de 33,5 % (Figure 83). Toutefois, cette valeur pourrait être sous-estimée car des séquelles telles que des hémorragies internes ou des fractures pourraient entraîner une mortalité post-capture difficilement mesurable. L'étude de Enever *et al.* (2009) a essayé de quantifier cette mortalité post capture. Pour cela, des individus de différentes espèces de raies ont été maintenus en viviers pendant des durées allant de 48 à 60 h après la capture. Les résultats montrent un taux de mortalité de 45 % des individus en viviers (Enever *et al.*, 2009). A titre d'exemple concernant les lésions internes potentiellement subit par les individus capturés accidentellement par les navires professionnels. Un spécimen capturé au large de l'archipel des Glénan a été placé en observation dans un vivier de la station marine de Concarneau. Ce spécimen a été maintenu un mois en captivité avant de mourir. Lors de la dissection, une hémorragie interne a été observée au niveau de la ceinture scapulaire située proche du cœur. Ce spécimen a donc survécu un mois malgré une lésion interne importante causée par la capture.

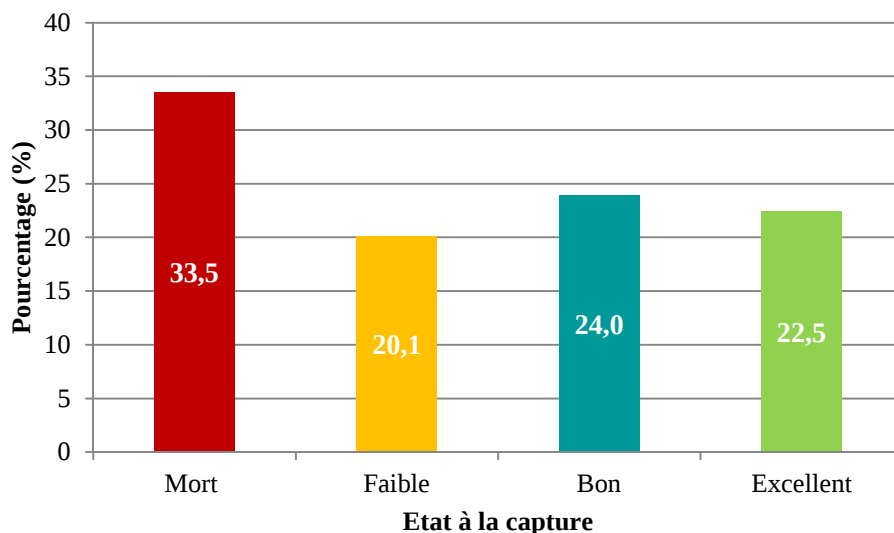


Figure 83 : Proportions d'individus catégorisés en états : « Mort » (n=407), « Faible » (n=244), « Bon » (n=291) et « Excellent » (n=273) lors de la capture à bord des chalutiers professionnels

Le métier de pêche au chalut effectue des traines d'une durée variant de 1h30 pour les chalutiers côtiers à 7h00 pour les chalutiers hauturiers. Lors de la collecte de données à bord des chalutiers professionnels, les durées de traine étaient comprises entre 2h et 5h45. La mortalité peut varier en fonction du temps d'immersion des engins, l'étude de Enever *et al.*, (2009) montre que le taux de mortalité est supérieur sur des traines commerciales de trois à quatre heures que sur des traines inférieures à une heure. Une étude spécifique de survie sur ces espèces devrait être menée afin de déterminer l'impact du temps de traine sur la survie avec des temps d'immersion différents. L'ensemble de ces résultats semble indiquer que le taux de mortalité pourrait être sous-estimé si uniquement les individus catégorisés « 0 – Mort » sont pris en compte. En considérant que les individus catégorisés « 1 – Faible » ont une faible chance de survie à long terme, la valeur du taux de mortalité s'élèverait alors à 53,6% sur les chalutiers hauturiers.

2. Variation du taux de mortalité en fonction de la taille des petits pocheteaux gris

Ici le taux de mortalité va être analysé en fonction de la taille des individus. Des classes de taille de 200 mm ont été sélectionnées pour les analyses (Figure 84). Les jeunes individus inférieurs à 400 mm ont un taux de mortalité de 58,8 % suite à la capture par des chalutiers hauturiers. Les individus de plus de 1000 mm sont généralement en vie à l'ouverture du chalut avec un taux de mortalité de 15,5% (classe 1000-1200 : 10,3% et classe 1200 et plus : 20,8% (Figure 84)). Dans la classe de taille 1000-1200, la proportion d'individus « 1 – Faible » est également la plus importante avec 47,4% des individus. Les classes de taille intermédiaires sont les moins représentées dans la population de petits pocheteaux gris mais ce sont aussi les classes pour lesquelles les individus montrent les meilleurs résultats concernant la sensibilité à la capture avec 28,2% et 28,75% d'individus catégorisés respectivement « Bon » et « Excellent ».

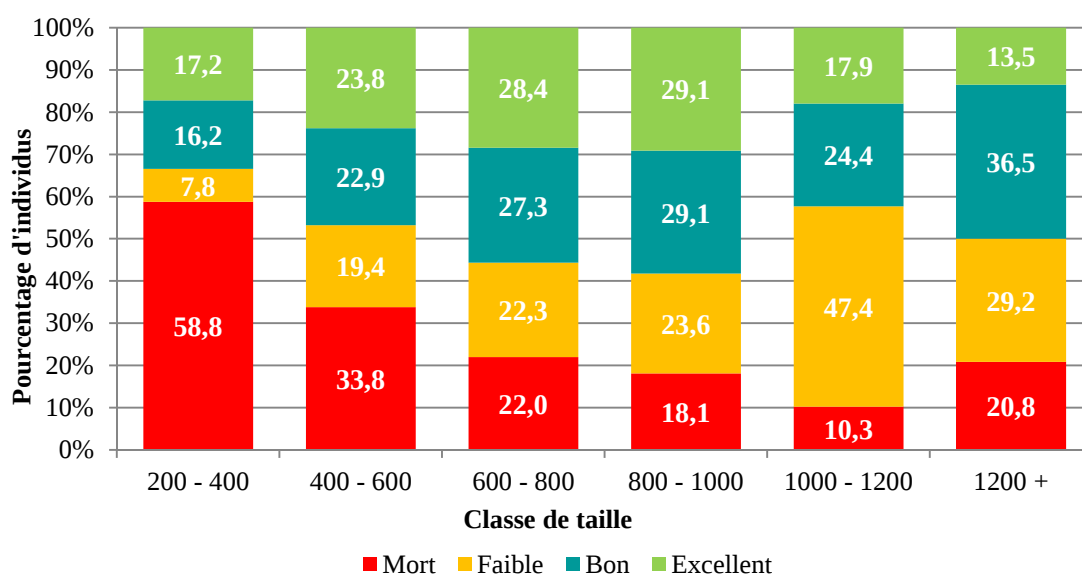


Figure 84 : Proportions des individus de petits pocheteaux gris capturés par états et par classes de taille 200 mm.

La sensibilité n'est donc pas la même en fonction de la taille des individus (Figure 84). Une différence statistiquement significative a été calculée pour la mortalité entre les classes de taille analysées (ANNOVA, $P < 0,05$) démontrant que les individus des petites classes de taille sont plus sensibles à la capture accidentelle.

Sur les chalutiers professionnels, lorsque le chalut est remonté à bord, l'ensemble de la capture est placé dans un parc de stockage. Une fois le chalut remis à l'eau, les marins entament le travail de tri en sélectionnant les poissons commercialisables. Cet enchaînement d'opérations, remise à l'eau du chalut et tri, prend généralement plus de 30 minutes et peut durer parfois plus d'une heure. Par la suite, le parc est vidé et les rejets (ensemble des prises non commercialisables) sont remis à l'eau. Dans le cas des pocheteaux, et des autres espèces de raies, les individus des classes de taille supérieures sont facilement repérés par les marins et rapidement remis à l'eau (Laptikhovsky, 2004). Les plus petits individus quant à eux tendent à rester parmi les rejets jusqu'au nettoyage du parc. Ce temps passé sur le pont peut influencer le taux de mortalité des raies (Laptikhovsky, 2004). Ceci pourrait expliquer le taux de mortalité supérieur des jeunes individus lors des captures accidentelles.

Les chaluts professionnels sont équipés d'une grille à l'entrée de la poche du chalut. Cette grille de 50 cm de maillage sert à éviter que des cailloux volumineux déchirent la poche. Les plus gros pocheteaux sont bloqués sur cette grille qui lors du virage est placée sur l'enrouleur pour ramener le matériel à bord. Les individus sont alors compressés sur l'enrouleur et supportent le poids du chalut restant à l'eau et de la capture. Aucune lésion létale n'est visible mais la probabilité de fractures et d'hémorragies internes est importante. La manipulation des individus de plus de 1000 mm, soit plus de 6kg, peut également engendrer des lésions sur le squelette lors de la remise à l'eau. Ces lésions pourraient influencer leurs chances de survie.

Comme dans le paragraphe précédent, si l'on considère que les individus catégorisés « 1 - Faible » ont une faible chance de survie. Une meilleure estimation du taux de mortalité à la capture prendrait en compte les états « 0 - Mort » et « 1 - Faible ». Les jeunes individus « 200-400 » et « 400-600 » ont alors un taux de mortalité respectivement de 66,6 % et de 53,2% suite à la capture par des chalutiers hauturiers. Les individus de taille moyenne, quant à eux, auraient un taux de mortalité inférieur à 50%. Les individus des classes de taille supérieures « 1000-1200 » et « 1200 et plus » auraient un taux de mortalité de 57,7% et de 52% respectivement.

C. DEBARQUEMENTS DE POCHETEAUX ENREGISTRES DANS LE CADRE DE LA DCF

Le programme européen nommé Data Collection Framework (DCF) a pour but de récolter des informations sur l'ensemble des ressources halieutiques européenne afin d'avoir une vision globale de l'évolution des stocks. Dans ce cadre, le MNHN est en charge depuis 2011 d'un programme de veille dans les criées de France métropolitaine concernant les élasmobranches. Cet échantillonnage a permis de réunir des informations sur les débarquements de pocheteaux de Norvège et de pocheteaux gris sous forme entiers, vidés ou en ailes.

1. Composition des débarquements

Entre 2012 et 2015, sur les 1589 débarquements échantillonnés, 35 comportaient des pocheteaux à la vente : 20 à Lorient, 10 au Guilvinec et 5 à Concarneau (Tableau 22). Les individus sont généralement vendus sous les noms « *Raja oxyrinchus*_Pocheteau noir » ou

« *Raja clavata*_Aile de Pocheteaux ». Quand des mesures ont été prises sur des ailes, ces dernières ont été couplé par classe de taille puis élevé par le taux d'échantillonnage afin d'obtenir un effectif de débarquement en nombre d'individus.

Tableau 22 : Nombre de pocheteaux observés par espèce dans les débarquements des criées française entre 2012 et 2015

Criées	Grands pocheteaux gris	Petits pocheteaux gris	Pocheteaux de Norvège	Pocheteaux noirs
Lorient	1657	73	29	0
Guilvinec	2	0	60	8
Concarneau	0	1	90	0
Total	1659	74	179	8

Un total de 1920 individus a été débarqué, dont 86,4% étaient des grand pocheteaux gris, 9,35% des pocheteaux de Norvège, 3,85% des petits pocheteaux gris et seulement 0,42% des pocheteaux noirs bien que leur nom soit utilisé pour la vente.

La majorité des pocheteaux débarqués sont observé à Lorient. Cette criée est le lieu de vente des chalutiers hauturiers exploitant le talus au Nord-Ouest de l'Ecosse. La proportion des deux espèces de pocheteaux gris à la vente dans cette criée semble en adéquation avec les proportions observées lors des embarquements scientifique dans cette zone de l'Atlantique Nord Est.

2. Distribution en taille des débarquements

Pour obtenir une distribution en taille des individus débarqués pour les deux espèces principales une relation entre la longueur des ailes et la longueur totale est nécessaire. Les valeurs obtenues précédemment vont être utilisées pour cette conversion chez le grand pocheteau gris (n=1657 individus en ailes). Pour le pocheteau de Norvège (n=29 individus en aile), un rapport entre la taille des ailes et la longueur totale, qui est une relation linéaire, a été calculée en utilisant le rapport entre la longueur totale d'un individu de pocheteau de Norvège et sa largeur couplé au rapport entre la largeur des individus et la longueur d'une aile chez les espèces du même genre. Le ratio obtenu est de 3,06.

2.1 Le grand pocheteau gris

La distribution en classe de taille 100 mm du grand pocheteau gris (Figure 86) décrit une cloche avec un maximum d'effectif entre 700 et 800 mm (n=418). La médiane est de 938 mm. La taille à maturité pour cette espèce est estimée à 1975 mm et 1855 mm pour les femelles et les mâles respectivement. Un pic d'individus adultes est donc attendu dans les classes de taille supérieure à 1700 mm, mais contrairement à la distribution théorique pour une espèce de raie, ce pic n'est pas observé.

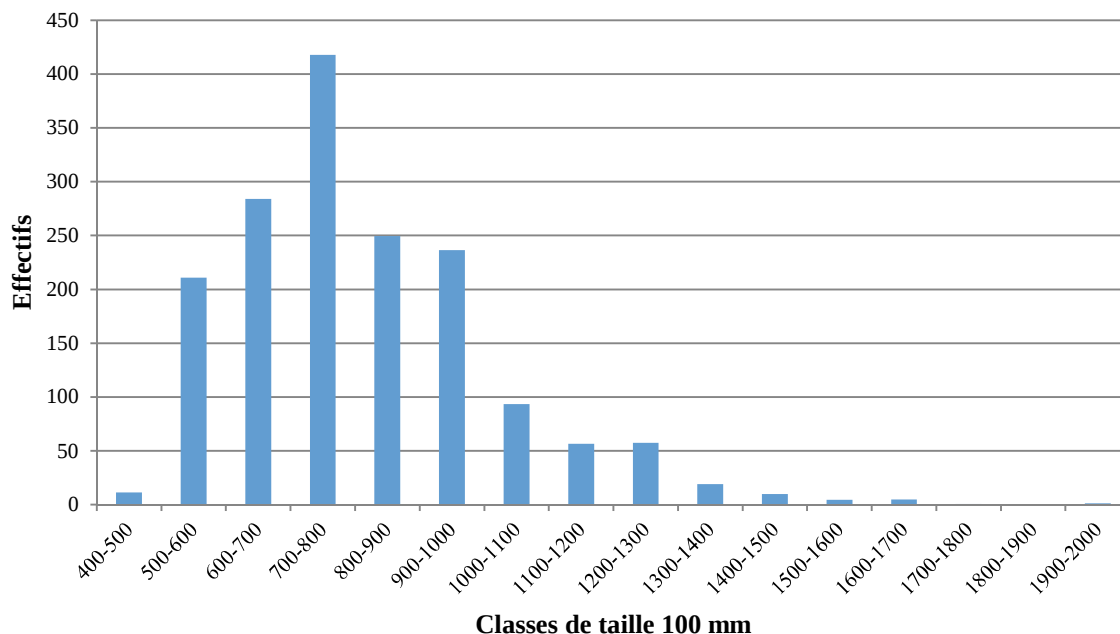


Figure 86 : Distribution en taille des individus débarqués de grand pocheteau gris, *Dipturus cf. intermedia* (n=1659)

Deux hypothèses peuvent expliquer l'absence des adultes au sein des débarquements : (1) la distribution spatiale des classes de taille est différente et les navires de pêche français ne fréquentent pas les zones de présence des adultes ; (2) la population est soumise ou a été soumise à une forte pression de pêche qui a entraîné la chute du nombre d'individus adultes tel que le prédit le modèle théorique développé par Iglésias *et al.* (2010).

Les distributions en taille de cette espèce à la fois sur le plateau (Figure 28) et sur le talus (Figure 86) sont similaires avec une faible quantité d'adultes capturés. L'hypothèse basée sur un biais dans l'échantillonnage ne semble donc pas vérifiée. Ainsi, la population présente une distribution en taille caractérisant sa forte exploitation passée.

2.1 Le Pocheteau de Norvège

Les données sur cette espèce sont peu nombreuses, sa taille maximum est estimée à 2000 mm et sa taille à maturité n'est pas encore connue. C'est une espèce dont l'habitat s'étend de 200 m à 1000 m avec une majorité des captures réalisées au-delà des 500 m. Sa capture est accessoire pour la pêche professionnelle qui n'exploite de nos jours que rarement les zones qu'elle fréquente. Les observations en criée proviennent principalement du Guilvinec et de Concarneau et concernent la flottille hauturière pratiquant le métier du chalut en profondeur.

Cette espèce est listée comme « quasi menacées » par l'IUCN en se basant sur sa taille importante et sur les traits d'histoire de vie devant se rapprocher du grand pocheteau gris, c'est-à-dire une croissance lente et une reproduction tardive. Ces caractéristiques la rendent donc très sensible à l'exploitation (Dulvy *et al.*, 2008).

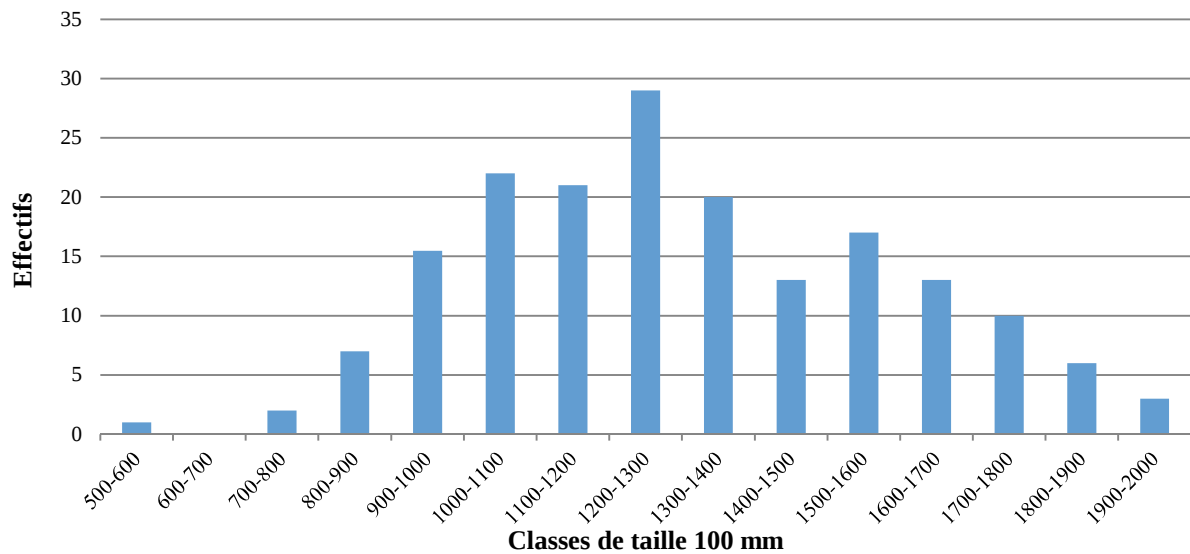


Figure 87 : Distribution en taille des individus débarqués de pocheteau de Norvège, *Dipturus nidarosiensis* (n=179)

La distribution en taille présente un pic situé dans les tailles moyennes (Figure 87). La médiane est de 1283 mm et la classe de taille la plus représentée est 1200-1300. Parmi, les individus mesurés en criée, la maturité a pu être constatée sur 57 mâles soit 12 adultes et 45 immatures. Bien que peu d'individus soient disponibles, le modèle de *L50* a été appliqué à ces données. La taille à maturité des mâles est de 1542 mm (Figure 88). La forme inclinée de la courbe de *L50* s'explique certainement par le faible échantillonnage. La taille à maturité des femelles, si l'on se base sur les autres espèces du genre *Dipturus*, devrait se trouver dans des classes de taille plus élevée (environ 100 mm). Ainsi le *L50* des femelles devrait se situer entre 1600 de 1700 mm.

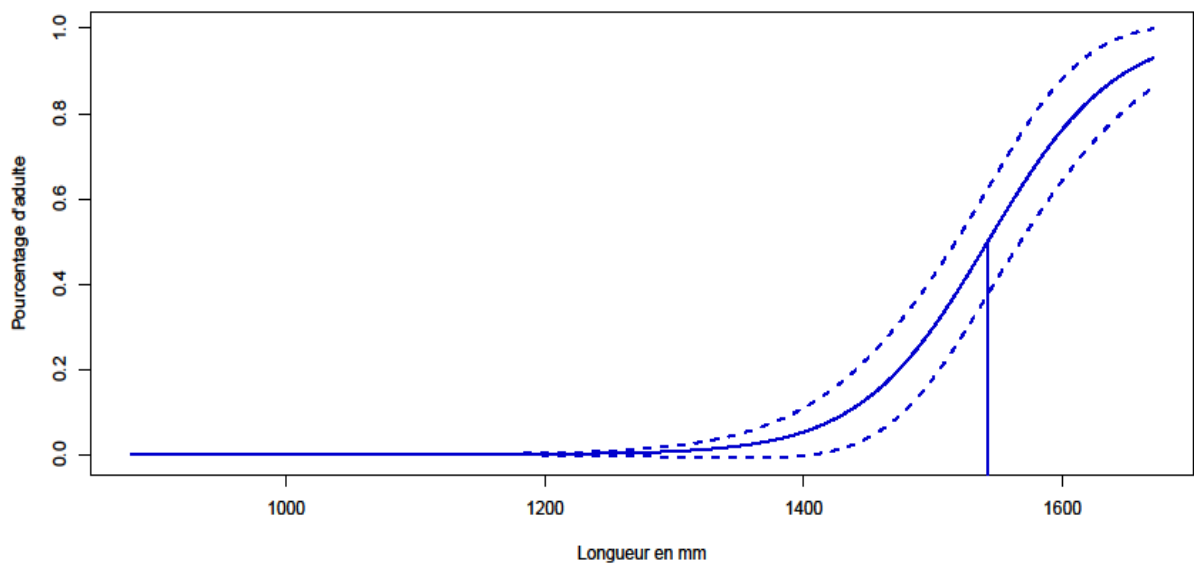


Figure 88 : Représentation de la taille à 50% de maturité (*L50*) des Mâles (n=57) *Dipturus nidarosiensis*.

Les individus au-delà de 1500 mm sont donc potentiellement des adultes. La distribution en taille ne semble pas être affectée pour cette partie de la population. Le léger pic sur la classe 1500-1600 pourrait désigner une accumulation des individus adultes. Les données ne sont pas suffisantes pour documenter l'état de la population de pocheteau de Norvège mais cette dernière ne montre pas le même pattern que la population de grands pocheteaux gris. Le pocheteau de Norvège n'a jamais été la cible de la pêche professionnelle. C'est aussi une espèce dont les traits d'histoire de vie se rapprochent des grands pocheteaux gris. Sa distribution en taille pourrait être considérée comme un témoin de la distribution attendue pour les grands pocheteaux gris.

D. CONCLUSION

Les deux espèces de pocheteaux gris sont depuis 2009 protégées par des règlements européennes interdisant leur commercialisation dans l'ensemble des eaux de la communauté à l'exception des zones CIEM Va et Vb. L'impact de la pêche ciblée antérieur à 2009 est encore visible sur la population de la grande espèce au travers de la distribution en taille de ses effectifs.

Ces espèces sont toujours présentes sur les fonds fréquentés par des espèces à fortes valeurs commerciales telles que les langoustines et les lingues bleues ce qui implique que des individus sont régulièrement capturés dans les engins de pêche. Les navires ciblant la langoustine et la lingue bleue sont majoritairement gréés avec des chaluts de fond. Toutes espèces cibles confondues, ce type d'engins est utilisé dans une grande partie de l'aire de distribution des pocheteaux et est l'engin le plus fréquemment en interaction avec les pocheteaux. Au vue des zones d'exploitation, les captures accidentelles de la flottille française concerneraient plus particulièrement les petits pocheteaux gris.

Au sein de la mer Celtique, la pêche professionnelle hauturière n'a pour le moment aucun moyen d'éviter la capture de ces espèces. Des réflexions visant à la création d'engins de pêche plus sélectifs sont au centre de la recherche sur la technologie des pêches mais pour l'heure aucun dispositif ne semble convenir pour les espèces étudiées. L'évitement des habitats préférentiels des pocheteaux apparaît être le seul moyen efficace d'éviter leur mortalité par pêche.

CONCLUSION GENERALE

La confusion, durant presque un siècle, des deux espèces de pocheteaux gris a eu des conséquences préjudiciables à leur évaluation halieutique. La bonne définition taxonomique du modèle étudié est un préalable indispensable à toutes les études biologiques manipulant la notion d'espèce. Dans le cas des pocheteaux gris, la redistinction tardive des deux espèces confondues a mis en défaut tous les travaux publiés sur le complexe d'espèces. Cette confusion a conduit à une sous-estimation de l'impact de l'activité humaine sur ces espèces dont la petite espèce de pocheteau gris. La distribution en taille de la population de *Dipturus cf. flossada* est totalement masquée au sein de celle du complexe d'espèces.

Les mesures de protection semblent avoir un effet bénéfique sur la grande espèce. Son aire de répartition actuelle est extrêmement réduite comparée à son aire historique mais le taux de capture semble en augmentation pour cette espèce. Sa présence sur les zones exploitées par la pêche professionnelle la rend toujours sensible à la capture accidentelle. La création d'une aire marine protégée dans les Hébrides pourrait agir comme une réserve d'individus capable de favoriser le maintien des effectifs. La distribution en taille de l'espèce ne fait pas apparaître de reconstitution des populations d'adultes depuis l'interdiction de pêche. La maturité tardive et la croissance lente de l'espèce suggère des reconstitutions des populations pluri-décennaux. La population située au nord des îles britanniques semblant être, si ce n'est la dernière, la plus importante concentration d'individus pour cette espèce. Le suivi de son évolution dans les prochaines années permettrait de confirmer la tendance observée depuis 2011.

La répartition des petits pocheteaux gris est quant à elle morcelée. L'échantillonnage des campagnes halieutiques européennes couvrent les zones de Rockall et de la mer Celtique. Le nombre de capture tend à augmenter depuis 2011 dans les deux localités mais dans une proportion plus faible en mer Celtique. L'explication semble résider dans l'exploitation différentielle de ces deux zones par la flottille européenne. En effet, la mer Celtique est soumise à une pression de pêche plus importante avec notamment une pêche au chalut ciblée sur la langoustine dans sa partie centrale. Les captures accidentelles y sont fréquentes et les taux de mortalité à la capture laissent penser que l'impact de la pêche sur la population est conséquent. Les pocheteaux sont observés sur une grande partie de la mer Celtique. En tant que prédateur supérieur, certaines des proies identifiées sont également des espèces ciblées par les professionnels. Ces données semblent indiquer que les interactions entre les pêcheurs et les pocheteaux sont inévitables. Une amélioration de la sélectivité des engins de pêche ne pourrait pas assurer l'évitement des captures sur l'ensemble des gammes de taille de l'espèce. Les individus de petits pocheteaux gris semblent être distribués en une multitude de petites zones de concentration pouvant s'expliquer par la présence d'un lieu de ponte à proximité. Une solution pour assurer une protection efficace pourrait être la mise en place d'aires marines protégées englobant des lieux de ponte et leurs nourriceries associées.

L'ensemble de ces résultats restent en grande partie exploratoire. Les connaissances accumulées sur ces espèces ne représentent que cinq années de suivis. Les conclusions de cette étude devront être vérifiées à l'aide des données qui seront collectées dans les années à venir. Des études de dynamique et de génétique des populations ainsi que sur l'utilisation de l'habitat seraient la suite logique aux études menées.

Durant cette étude, l'accent a été mis sur les petits pocheteaux gris de la mer Celtique car l'espèce est capturée par les navires français. Les modèles de dynamique des populations nécessitent des connaissances sur les traits d'histoire de vie (Frisk *et al.*, 2002; Frisk *et al.*, 2001; Walker & Hislop, 1998). L'une des données essentielles, qui fait défaut pour la plupart des éla-smobran-ches, est la structure en âge de la population. C'est pourquoi,

une grande partie de l'étude s'est appliquée au développement d'une clé longueur-âge pour les petits pocheteaux gris. Le point primordial dans toutes études de sclérochronologie est la validation de la lecture d'âge. La clé longueur-âge sera validée par le retour d'individus marqués à l'alizarine. Les résultats de cette nouvelle méthode de validation seront valables pour *Dipturus cf. flossada* mais ne pourront pas valider les lectures d'âge sur d'autres espèces. Si cette nouvelle méthode s'avère efficace, elle fournira un procédé de validation fiable pour d'autres études. Une fois validée, la clé longueur-âge pourra être appliquée à la distribution en taille décrite pour les petits pocheteaux gris de mer Celtique afin d'obtenir une distribution en âge. Elle permettra également une validation de l'âge à maturité.

Les autres traits d'histoire de vie à intégrer dans un modèle de dynamique des populations sont la fécondité et le taux de mortalité par classe d'âge. La fécondité pourrait être déduite de la quantité d'ovule sur les femelles mais la saisonnalité de reproduction semble faiblement marquée pour les raies hauturières. Il sera donc difficile de déterminer l'avancement du cycle des femelles observées et les résultats ne seront qu'une estimation. Le taux de mortalité par classes d'âges pourra être estimé à partir de la distribution en âge. Les taux de mortalité observés lors de cette étude serviront à corriger les taux rétrocalculés et à estimer la mortalité naturelle de l'espèce. Ces recherches permettront d'évaluer l'état général de l'espèce dans ce secteur et de prédire son évolution. Si dans le futur, une réouverture de la pêche était envisagée ces modèles permettraient de déterminer le seuil d'exploitation supportable pour assurer un renouvellement durable de l'espèce.

REMERCIEMENTS

Nous souhaitons remercier France Filière Pêche pour le financement de cette étude et plus particulièrement Morgane Ramonet pour son accompagnement depuis 2013.

L'organisation de producteur Pêcheurs Manche Atlantique par le biais de Julien Lamotte pour sa collaboration dans le cadre de ce programme.

La DPMA, avec Marie-Bénédicte Peyrat, Didier Saillier et Maximilien Simon, pour l'acceptation de notre appel à données et les autorisations de pêche scientifique de pocheteaux.

Les équipages des chalutiers professionnels ayant acceptés un observateur du MNHN à leur bord et plus particulièrement, l'équipage du Bara Lodenn de l'armement Bigouden avec une pensée toute particulière à Dédé.

Les marins pêcheurs et le personnel de criée pour le retour des individus marqués et le partage de leurs connaissances.

Les laboratoires Ifremer de Sète (UMR MARBEC) et de Lorient pour nous avoir permis de réaliser notre protocole de marquage lors des campagnes halieutiques MEDITIS et EVOHE et plus spécifiquement les chefs de mission Michèle Salaun et Angélique Jadaud.

Stuart Hetherington et Victoria Bendall du CEFAS pour leur collaboration et leur invitation à bord de leurs campagnes annuelles ciblant les pocheteaux gris.

L'institut irlandais, Inland Fisheries Ireland, en la personne de Graham Johnston, pour la mise à disposition de données concernant les captures de pocheteaux en Irlande.

Jónbjörn Pálsson de l'institut de recherche Marine de Reykjavik pour les informations sur les pocheteaux gris capturés dans les eaux islandaises.

Jean-Luc Jung du laboratoire BIOGEMM de l'Université de Bretagne Occidentale pour sa collaboration sur la mise en place d'une étude de génétique des populations.

L'ensemble du personnel de la station de biologie marine de Concarneau et plus particulièrement : Damien Dreux pour le marquage du premier petit pocheteau gris recapturé. Pierre-Yves Lebon et Sébastien Mayot pour les collectes de données en criée et pour le marquage d'individus en mer sur la Thalassa et sur l'Europe. Pascal Breton pour les kilomètres effectués de criée en criée à la recherche d'individus recapturés. Daniel Sellos pour l'analyse des échantillons de génétique. Claudie Guegnant pour la gestion administrative et comptable du programme. Alfred Goujon pour sa réactivité et sa créativité avec l'élevage des roussettes. Les étudiantes ayant effectué un stage au sein de l'équipe dans le cadre du programme POCHETEAUX : Marion Dirand, Jenny Bortoluzzi et Mathilde Mahé.

Les personnes impliquées dans la tentative de mise en œuvre d'une campagne en mer en février 2016. Notamment un grand merci à Fabien Morandeau de l'Ifremer Lorient pour son aide précieuse dans l'organisation de cette campagne. L'équipage du Côtes de la Manche qui aura tout tenté pour mener à bien cette mission. Ainsi que Jean-Pierre Salin, Malika Ouida de l'INSU, Dorothée Kopp et Sonia Mehault de l'Ifremer Lorient, Eric Feunteun de la station de Dinard, Rachel Sellin de Technopole.

Hélène Gadenne pour les nombreux échanges de ces derniers mois. Alexandre Cerruti pour son aide en cartographie.

Et bien d'autres surement oubliés dans cette liste.

BIBLIOGRAPHIE

- Abdulla, A. (2004). Status and Conservation of Sharks in the Mediterranean Sea. IUCN Global Marine Programme .
- Acosta, C. (2002). Spatially explicit dispersal dynamics and equilibrium population sizes in marine harvest refuges. *ICES Journal of Marine Science* 59 (3), 458–468. doi:10.1006/jmsc.2002.1196
- Aldebert, Y. (1997). Demersal resources of the Gulf of Lions (NW Mediterranean). Impact of exploitation on fish diversity. *Vie Et Milieu* 47 , 275–285.
- Aversa, M. I., Dans, S. L., Garcia, N. A., & Crespo, E. A. (2011). Growth models fitted to *Dipturus chilensis* length-at-age data support a two-phase growth. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84, 33-49.
- Beamish, R., & Mc Farlane, G. A. (1983). The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Transactions of the American Fisheries Society*, 112(6), 735-743.
- Bendall, V. a, Hetherington, S. J., Ellis, J. R., Smith, S. F., Ives, M. J., Gregson, J., & Ainsley, A. (2012). Spurdog, Porbeagle and Common Skate Bycatch and Discard Reduction. Fisheries Science Partnership 2011-2012, Final Report. Celtic Sea.
- Blanchard, J. L., Mills, C., Jennings, S., Fox, C. J., Rackham, B. D., Eastwood, P. D., & Brien, C. M. O. (2005). Distribution – abundance relationships for North Sea Atlantic cod (*Gadus morhua*): observation versus theory. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62 (2005), 2001–2009. doi:10.1139/F05-109
- Braccini, J. M., & Perez, J. E. (2005). Feeding habits of the sand skate *Psammobatis extenta* (Garman, 1913): sources of variation in dietary composition. *Marine and Freshwater Research* 56 (4), 395–403. doi:10.1071/MF04205
- Brander, K. (1981). Disappearance of common skate *Raia batis* from Irish Sea. *Nature* 290 , 48–49.
- Branstetter, S. (1987). Age and growth validation of newborn sharks held in laboratory aquaria, with comments on the life history of the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Copeia* 1987:291-300.
- Brown, S. C., Bizzarro, J. J., Cailliet, G. M., & Ebert, D. A. (2012). Breaking with tradition: Redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environmental Biology of Fishes* 95 (1), 3–20. doi:10.1007/s10641-011-9959-z
- Cailliet, G.M. (1990). Elasmobranch age determination and verification: an updated review. NOAA Tech. Rep. NMFS 90, 157-165.
- Cailliet, G.M. & Tanaka, S. (1990). Recommendations for research needed to better understand the age and growth of elasmobranchs. NOAA Tech. Rep. NMFS 90 pp. 505-507.
- Cailliet, G. M., & Goldman, K. J. (2004). Age determination and validation in chondrichthyan fishes. *Biology of sharks and their relatives*, 14, 339-447.
- Cailliet, G.M., Smith, W.D., Mollet, H.F., & Goldman, K.J. (2006). Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes* 77: 211-228.
- Campana, S.E. (2001). Accuracy, precision, and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J Fish Biol* 59:197–242.
- 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: 30-38.
- Campana, S.E., Natanson, L.J., & Myklevoll, S. (2002). Bomb dating and age determination of large pelagic sharks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 59:450–455.

- Caraguel, J. M., Charrier, F., Mazel, V., & Feunteun, E. (2015). Mass marking of stocked European glass eels (*Anguilla anguilla*) with alizarin red S. *Ecology of Freshwater Fish*, 24(3), 435–442.
- Carus, J. V. (1893). Faunae Mediterraneae sive Descriptio Animalium Maris Mediterranei Incolarum Vol. II. In *Faunae Mediterraneae sive Descriptio Animalium Maris Mediterranei Incolarum* (E. Schweiz, p. 523). Stuttgart.
- Caudron, A., & Champigneulle, A. (2009). Multiple marking of otoliths of brown trout, *Salmo trutta* L., with alizarin redS to compare efficiency of stocking of three early life stages. *Fisheries Management and Ecology*, 16(3), 219–224.
- Clark, R. S. (1922). Rays and Skates (Raiae). No. I.- Egg-Capsules and Young. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 12 , 577–643.
- Clark, R. S. (1928). Rays and Skates: a revision of the european species (Fishery Bo). His Majesty's stationery office
- Clarke, M. R. (1986). A handbook of identification of cephalopods beaks. (M. R. Clarke, Ed.). Clarendon Press. Oxford University Press. doi:193.190.8.15
- Conrath, C. L., & Musick, J. A. (2004). Reproductive Biology of Elasmobranch. In J. C. Carrier, J. A. Musick, & M. R. Heithaus (Eds.), *Biology of Sharks and Their Relatives* (pp. 291–312). CRC Press.
- Cox, D. L., & Koob, T. J. (1993). Predation on elasmobranch eggs. *Environmental Biology of Fishes* 38 (1–3), 117–125. doi:10.1007/BF00842908
- Cox, D. L., Walker, P., & Koob, T. J. (1999). Predation on Eggs of the Thorny Skate. *Transactions of the American Fisheries Society* 128 , 380–384. doi:10.1577/1548-8659(1999)128<0380:POEOTT>2.0.CO;2
- Davis, C.D., Cailliet, G.M., & Ebert, D.A. (2007). Age and growth of the rougtail skate, *Bathyraja trachura* (Gilbert, 1892), from the eastern North Pacific. *Env. Bio. Fishes* , 80: 325–336.
- Dean, M.N. & Summers, A.P. (2006) Mineralized Cartilage in the skeleton of chondrichthyan fishes. *Zoology*, 109 (2): 164–168 DOI: 10.1016/j.zool.2006.03.002.
- Dorel, D. (1986). Poissons de l'Atlantique nord-est: Relations taille-poids. IFREMER Report .
- Du Buit, M. H. (1973). Variations saisonnières et géographiques des raies dans les captures des chalutiers concarnois: prise par unité d'effort, fréquence et importance des espèces. *Cahiers de Biologie Marine* 14 , 529–545.
- Du Buit, M. H. (1977). Age et croissance de *Raja batis* et de *Raja naevus* en Mer Celtique. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 37 (3), 261–265.
- Du Buit, M.-H. (1972). Etude du stock de raies de la mer Celtique. *Travaux du Laboratoire de Biologie Halieutique, Université de Rennes*.
- Du Buit, M.-H. (1976). The ovarian cycle of the cuckoo ray, *Raja naevus* (Müller and Henle), in the Celtic Sea. *Journal of Fish Biology* 8 , 199–207. Retrieved from <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1095-8649.1976.tb03943.x/abstract>
- Dulvy, N. K., Baum, J. K., Clarke, S., Compagno, L. J. V., Cortes, E., Domingo, A., Valenti, S. (2008). You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18 , 459–482. doi:10.1002/aqc
- Dulvy, N. K., & Reynolds, J. D. (2002). Predicting extinction vulnerability in skates. *Conservation Biology* 16 (2), 440–450. doi:10.1046/j.1523-1739.2002.00416.x
- Ebert, D. A., & Bizzarro, J. J. (2009). Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). *Environmental Biology of Fishes* 80 (2–3), 221–237. doi:10.1007/s10641-007-9227-4
- Ellis, J. R., Morel, G., Burt, G., & Bossy, S. (2010). Preliminary observations on the life history and movements of skates (Rajidae) around the Island of Jersey, western English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91 (6), 1185–1192. doi:10.1017/S0025315410001906
- Enever, R., Catchpole, T. L., Ellis, J. R., & Grant, A. (2009). The survival of skates (Rajidae) caught by demersal trawlers fishing in UK waters. *Fisheries Research* 97 (1–2), 72–76. doi:10.1016/j.fishres.2009.01.001

- Francis, M. P., Maolagáin, C. Ó., & Stevens, D. (2001). Age, growth, and sexual maturity of two New Zealand endemic skates, *Dipturus nasutus* and *D. innominatus*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 35(4), 831-842.
- Frisk, M. G., Miller, T. J., & Fogarty, M. J. (2001). Estimation and analysis of biological parameters in elasmobranch fishes: a comparative life history study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58 (5), 969–981. doi:10.1139/cjfas-58-5-969
- Frisk, M., Miller, T., & Fogarty, M. (2002). The population dynamics of little skate *Leucoraja erinacea*, winter skate *Leucoraja ocellata*, and barndoor skate *Dipturus laevis*: predicting exploitation limits using matrix analyses. *ICES Journal of Marine Science* 59 , 576–586. doi:10.1006/jmsc.2002.1177
- Gallagher, M., & Nolan, C. P. (1999). A novel method for the estimation of age and growth in rajids using caudal thorns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(9), 1590-1599.
- Gedamke, T., DuPaul, W. D., & Musick, J. A. (2005). Observations on the life history of the barndoor skate, *Dipturus laevis*, on Georges Bank (western North Atlantic). *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 35, 67-78.
- Goldman, K. J., Cailliet, G. M., Andrews, A. H., & Natanson, L. J. (2012). Assessing the age and growth of chondrichthyan fishes. *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC Press LLC, New York, 423-451.
- Griffiths, A. M., Sims, D. W., Cotterell, S. P., El Nagar, A., Ellis, J. R., Lynghammar, A., ... Genner, M. J. (2010). Molecular markers reveal spatially segregated cryptic species in a critically endangered fish, the common skate (*Dipturus batis*). *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 277 (1687), 1497–1503. doi:10.1098/rspb.2009.2111
- Griffiths, A. M., Sims, D. W., Johnson, A., Lynghammar, A., McHugh, M., Bakken, T., & Genner, M. J. (2011). Levels of connectivity between longnose skate (*Dipturus oxyrinchus*) in the Mediterranean Sea and the north-eastern Atlantic Ocean. *Conservation Genetics* 12 (2), 577–582. doi:10.1007/s10592-010-0127-3
- Guérin-Ganivet, J. (1912). La faune Ichthyologique des Côtes méridionales de la Bretagne. *Travaux Scientifiques Du Laboratoire de Zoologie et de Physiologie Maritimes de Concarneau* 4 (6), 1–121.
- Hamlett, W. C., & Koob, T. J. (1999). Female Reproductive System. In W. C. Hamlett (Ed.), *Sharks, Skates, and Rays: The biology of elasmobranch fishes* (The Johns, pp. 398–443).
- Härkönen, T. (1986). Guide to the otoliths of the bony fishes of the Northeast Atlantic. (T. Härkönen, Ed.). Danbiu ApS. Biological Consultants.
- Hayward, P. J., & Ryland, J. S. (1995). *Handbook of the marine fauna of North-West Europe*. (P. J. Hayward & J. S. Ryland, Eds.). Oxford University Press.
- Hetherington, S. J., Bendall, V. A., Barreau, T., Smith, F., Sandeman, L. R., Royston, A., & Nelson, P. (2016). Final Report - NEPTUNE 2.0 - Monitoring of common skate in the Celtic Sea in partnership with the fishing industry Stuart. CEFAS, pp77.
- Hoenig, J. M., Morgan, M. J., & Brown, C. A. (1995). Analysing differences between two age determination methods by tests of symmetry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(2), 364-368.
- Hoff, G. R. (2009). Skate *Bathyrāja spp.* egg predation in the eastern Bering Sea. *Journal of Fish Biology* 74 (1), 250–269. doi:10.1111/j.1095-8649.2008.02137.x
- Hoff, G. R. (2010). Identification of skate nursery habitat in the eastern Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series* 403 , 243–254. doi:10.3354/meps08424
- Holden, M. J. (1975). The fecundity of *Raja clavata* in british waters. *ICES Journal of Marine Science* 36 (2), 110–118. doi:10.1093/icesjms/36.2.110
- Holden, M. J., & Vince, M. R. (1973). Age validation studies on the centra of *Raja clavata* using tetracycline. *Journal du Conseil*, 35(1), 13-17.
- Hunt, J. C., Lindsay, D. J., & Shahalemi, R. R. (2011). A nursery site of the golden skate (Rajiformes: Rajidae: *Bathyrāja smirnovi*) on the Shiribeshi Seamount, Sea of Japan. *Marine Biodiversity Records* 4 , e70. doi:10.1017/S1755267211000728

- Iglésias, S. P., Toulhoat, L., & Sellos, D. Y. (2010). Taxonomic confusion and market mislabelling of threatened skates: Important consequences for their conservation status. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20 (3), 319–333. doi:10.1002/aqc.1083
- ISSG. Sharks : an introduction to their life history, management and conservation (2011).
- Kabat, A. R. (2013). Predatory ecology of naticid gastropods with a review of shell boring predation. *Malacologia* 53 (9), 1689–1699.
- Kadri, H., Marouani, S., Bradai, M. N., Bouaïn, A., & Morize, E. (2014). Age, Growth, Mortality, Longevity and Reproductive Biology of the White Skate, *Rostroraja alba* (Chondrichthyes: Rajidae) of the Gulf of Gabès (Southern Tunisia, Central Mediterranean). *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 14(1).
- Kimura, D. K. (1977). Statistical assessment of the age-length key. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 34(3), 317-324.
- Kohler, N. E., Turner, P. a, Hoey, J. J., Natanson, L. J., & Briggs, R. (2002). Tag and recapture data for three pelagic shark species: blue shark (*Prionace glauca*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and porbeagle (*Lamna nasus*) in the North Atlantic Ocean. *International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas, Collective Volume of Scientific Papers SCRS/2001/64* 54 (4), 1231–1260. doi:10.1182/blood-2003-06-2171.Reprints
- Krebs, C. J. (1989). *Ecological Methodology*. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc.
- Kusher, D. I., Smith, S. E., & Cailliet, G. M. (1992). Validated age and growth of the leopard shark, *Triakis semifasciata*, with comments on reproduction. *Environmental Biology of Fishes*, 35(2), 187-203.
- Langton, R. W. (1982). Diet overlap between Atlantic cod, *Gadus morhua*, silver hake, *Merluccius bilinearis*, and fifteen other northwest Atlantic finfish. *Fishery Bulletin* 80 (4), 745–759.
- Lapikhovsky, V. V. (2004). Survival rates for rays discarded by the bottom trawl squid fishery off the Falkland Islands. *Fishery Bulletin* 102 (4), 757–759.
- Large, P. A., Diez, G., Drewery, J., Laurans, M., Pilling, G. M., Reid, D. G., Vinnichenko, V. I. (2010). Spatial and temporal distribution of spawning aggregations of blue ling (*Molva dypterygia*) west and northwest of the British Isles. *ICES Journal of Marine Science* 67 (3), 494–501. doi:10.1093/icesjms/fsp264
- Laurec, A. & Le Guen, J.C. (1981). *Dynamique des populations marines exploitées. Publications du Centre National pour l'Exploitation des Océans CNEXO/Centre Océanologique de Bretagne. Rapports Scientifiques et Techniques N° 45. Tome 1 : Concepts et modèles : 117pp.*
- Leblond, E., Daurès, F., Léonardi, S., Demaneche, S., Merrien, Cl., Berthou, P., Lespagnol, P. (2014). *Synthèse des flottilles de pêche 2012. France.*
- Licandeo, R. R., Lamilla, J. G., Rubilar, P. G., & Vega, R. M. (2006a). Age, growth, and sexual maturity of the yellownose skate *Dipturus chilensis* in the south-eastern Pacific. *Journal of Fish Biology*, 68(2), 488-506.
- Licandeo, R., Cerna, F., & Céspedes, R. (2006b). Age, growth, and reproduction of the roughskin skate, *Dipturus trachyderma*, from the southeastern Pacific. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 64(1), 141-148.
- Licandeo, R., & Cerna, F. T. (2007). Geographic variation in life-history traits of the endemic kite skate *Dipturus chilensis* (Batoidea: Rajidae), along its distribution in the fjords and channels of southern Chile. *Journal of Fish Biology*, 71(2), 421-440.
- Love, M. S., Schroeder, D. M., Snook, L., York, A., & Cochrane, G. (2008). All their eggs in one basket: A rocky reef nursery for the longnose skate (*Raja rhina* Jordan & Gilbert, 1880) in the southern California Bight. *Fishery Bulletin* 106 (4), 471–475.
- Lovich, J. E., & Gibbons, J. W. (1992). A Review of Techniques For Quantifying Sexual Size Dimorphism. *Growth, Development & Aging* 56 , 269–281.
- Lucifora, L. O., & García, V. B. (2004). Gastropod predation on egg cases of skates (Chondrichthyes, Rajidae) in the southwestern Atlantic: Quantification and life history implications. *Marine Biology* 145 (5), 917–922. doi:10.1007/s00227-004-1377-8

- Lucifora, L. O., Menni, R. C., & Escalante, A. H. (2005). Reproduction, abundance and feeding habits of the broadnose sevengill shark *Notorynchus cepedianus* in north Patagonia, Argentina. *Marine Ecology Progress Series* 289, 237–244. doi:10.3354/meps289237
- Lynghammar, A., Christiansen, J. S., Griffiths, A. M., Fevolden, S. E., Hop, H., & Bakken, T. (2014). DNA barcoding of the northern Northeast Atlantic skates (Chondrichthyes, Rajiformes), with remarks on the widely distributed starry ray. *Zoologica Scripta* 43 (5), 485–495. doi:10.1111/zsc.12064
- Martin, J. (2010). Les invertébrés marins du golfe de Gascogne à la Manche orientale. (J. Martin, Ed.) (1st ed.). Quae.
- Martin, L. K., & Cailliet, G. M. (1988). Age and growth determination of the bat ray, *Myliobatis californica* Gill, in central California. *Copeia*, 762–773.
- Meunier, F. J. (1988). Détermination de l'âge individuel chez les ostéichthyens à l'aide de la squeletteochronologie. *Acta Oecologica Oecologia Generalis*. 9(3):299–329.
- Meunier, F. J. (1992). L'estimation de l'âge individuel chez le chondrichthyens: revue bibliographique des problèmes méthodologiques. Tissus durs et âge individuel des vertébrés. ORSTOM/INRA, Paris, 281–297.
- Muto, E., SOARES, L., & GOITEIN, R. (2001). Utilização dos recursos alimentares pelas raias *Rioraja agassizii* (Müller & Henle, 1841) e *Psammobatis extenta* (Garman, 1913) na plataforma continental de Ubatuba, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 61 (2), 217–238.
- Natanson, L. J., Mello, J. J., & Campana, S. E. (2002). Validated age and growth of the porbeagle shark (*Lamna nasus*) in the western North Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin*, 100(2), 266–278.
- Natanson, L. J., Kohler, N. E., Ardizzone, D., Cailliet, G. M., Wintner, S. P., & Mollet, H. F. (2006). Validated age and growth estimates for the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the North Atlantic Ocean. *Environmental Biology of Fishes*, 77(3–4), 367–383.
- Neat, F., Pinto, C., Burrett, I., Cowie, L., Travis, J., Thorburn, J., ... Wright, P. J. (2014). Site fidelity, survival and conservation options for the threatened flapper skate (*Dipturus cf. intermedia*). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 25 (1), 6–20. doi:10.1002/aqc.2472
- Nieto, A., Ralph, G. M., Comeros-raynal, M. T., Kemp, J., Criado, M. G., Allen, D. J., Afonso, P. (2015). European Red List of Marine Fishes.
- Nolf, D. (2013). The diversity of fish otoliths, past and present. (E. Steurbaut, R. Brzobohaty, & K. Hoedemakers, Eds.). Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen.
- Oddone, M. C., & Vooren, C. M. (2005). Reproductive biology of *Atlantoraja cyclophora* (Regan 1903) (Elasmobranchii: Rajidae) off southern Brazil. *ICES Journal of Marine Science* 62 (6), 1095–1103. doi:10.1016/j.icesjms.2005.05.002
- Okamura, H., & Semba, Y. (2009). A novel statistical method for validating the periodicity of vertebral growth band formation in elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66(5), 771–780.
- Parsons, G.R. (1993). Age determination and growth of the bonnethead shark *Sphyrna tiburo*: a comparison of two populations. *Mar Biol* 117:23–31.
- Pauly, D., Christensen, V., & Walters, C. (2000). Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 57 (3), 697–706. doi:10.1006/jmsc.2000.0726
- Petersen, C.G. (1891). Eine Methode zur Bestimmung des Alters und Wuchses der Fische. *Mitteilungen des deutschen Seefischereij-Vereins* 11, 226–235.
- Pianka, E. R. (1970). On r and K selection. *The American Naturalist* 104 (940), 592–597.
- Pianka, E. R. (1972). r and K selection or b and d selection. *The American Naturalist* 106 (651), 581–588.
- Piercy, A. N., Carlson, J. K., Sulikowski, J. A., & Burgess, G. H. (2007). Age and growth of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, in the north-west Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. *Marine and Freshwater Research*, 58(1), 34–40.

- Pinkas, L., Oliphant, M. S., & Iverson, I. L. K. (1971). Food Habits of Albacora, Bluefin tuna, and Bonito in California Waters. California Department of Fish and Game: Fish Bulletin 152, 1–105.
- Pinnegar, J., Jennings, S., O'Brien, C., & Polunin, N. (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), 377–390. doi:10.1046/j.1365-2664.2002.00723.x
- Rasmussen, L. E. L., Hess, D. L., & Luer, C. a. (1999). Alterations in serum steroid concentrations in the clearnose skate, *Raja eglanteria*: Correlations with season and reproductive status. *Journal of Experimental Zoology* 284 (5), 575–585. doi:10.1002/(SICI)1097-010X(19991001)284:5<575::AID-JEZ13>3.0.CO;2-I
- Rinewalt, C. S., Ebert, D. A., & Cailliet, G. M. (2007). Food habits of the sandpaper skate, *Bathyraja kincaidii* (Garman, 1908) off central California: seasonal variation in diet linked to oceanographic conditions. In D. A. Ebert & J. A. Sulikowski (Eds.), *Biology of Skates* (Vol. 27, pp. 41–57). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Risso, A. (1826). Histoire naturelle des principales productions de l'Europe Méridionale et particulièrement de celles des environs de Nices et des Alpes Maritimes. Tome Troisième. In *Histoire naturelle des principales productions de l'Europe Méridionale et particulièrement de celles des environs de Nices et des Alpes Maritimes* (E.-G. Levrá, pp. 142–159). Paris.
- Saglam, H., & Ak, O. (2012). Reproductive biology of *Raja clavata* (Elasmobranchii: Rajidae) from Southern Black Sea coast around Turkey. *Helgoland Marine Research* 66 (2), 117–126. doi:10.1007/s10152-011-0252-5
- San Martín, M. J., Perez, J. E., & Chiaramonte, G. E. (2005). Reproductive biology of the South West Atlantic marbled sand skate *Psammobatis bergi* Marini, 1932 (Elasmobranchii, Rajidae). *Journal of Applied Ichthyology* 21 (6), 504–510. doi:10.1111/j.1439-0426.2005.00667.x
- Schmitt, J. D., Gedamke, T., Dupaul, W. D., Musick, J. A., Schmitt, J. D., Gedamke, T., ... Hall, C. (2015). Ontogenetic and Sex-Specific Shifts in the Feeding Habits of the Barndoor Skate. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* 7, 409–418. doi:10.1080/19425120.2015.1063553
- Serra-Pereira, B., Erzini, K., & Figueiredo, I. (2015). Using biological variables and reproductive strategy of the undulate ray *Raja undulata* to evaluate productivity and susceptibility to exploitation. *Journal of Fish Biology*, n/a-n/a. doi:10.1111/jfb.12653
- Scharer R.M., Patterson III W.F., Carlson J.K., & Poulakis G.R. (2012) Age and Growth of Endangered Smalltooth Sawfish (*Pristis pectinata*) Verified with LA-ICP-MS Analysis of Vertebrae. *PLoS ONE* 7(10): e47850. doi:10.1371.
- Shephard, S., Gerritsen, H., Kaiser, M. J., & Reid, D. G. (2012). Spatial Heterogeneity in Fishing Creates de facto Refugia for Endangered Celtic Sea Elasmobranchs. *PLoS ONE* 7 (11). doi:10.1371/journal.pone.0049307
- Smale, M. J., & Cowley, P. D. (1992). The feeding ecology of skates (Batoidea: Rajidae) off the Cape south coast, South Africa. *South African Journal of Marine Science* 12 (March 2015), 823–834. doi:10.2989/02577619209504744
- Stevens, J.D. (1975). Vertebral rings as a method of age determination in the blue shark, *Prionace glauca* L. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 55: 657-665.
- Stevens, J. D., Bonfil, R., Dulvy, N. K., & Walker, P. A. (2000). The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 57 (3), 476–494. doi:10.1006/jmsc.2000.0724
- Stevens, J. D., Bradford, R. W., & West, G. J. (2010). Satellite tagging of blue sharks (*Prionace glauca*) and other pelagic sharks off eastern Australia: Depth behaviour, temperature experience and movements. *Marine Biology* 157 (3), 575–591. doi:10.1007/s00227-009-1343-6
- Treloar, M. A., Laurenson, L. J. B., & Stevens, J. D. (2007). Dietary comparisons of six skate species (Rajidae) in south-eastern Australian waters. *Environmental Biology of Fishes* 80 (2–3), 181–196. doi:10.1007/s10641-007-9233-6

- Turan, C. (2008). Molecular systematic analyses of Mediterranean skates (Rajiformes). Turkish Journal of Zoology 32 (4), 437–442.
- Tweddle, D. (1975). Age and growth of the catfish *Bagrus meridionalis* Gunther in southern Lake Malawi. Journal of Fish Biology, 7(5), 677-685.
- Von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). Human biology, 10(2), 181-213.
- Walker, P. A., & Hislop, J. R. G. (1998). Sensitive skates or resilient rays? Spatial and temporal shifts in ray species composition in the central and north-western North Sea between 1930 and the present day. ICES Journal of Marine Science 55 , 392–402. doi:10.1006/jmsc.1997.0325
- Wetherbee, B. M., Cortés, E., & Bizzarro, J. J. (2004). Food Consumption and Feeding Habits. In J. C. Carrier, J. A. Musick, & M. R. Heithaus (Eds.), Biology of Sharks and Their Relatives (pp. 223–242). CRC Press. doi:doi:10.1201/b11867-11
- Wintner, S. P., and Cliff, G. (1996). Age and growth determination of the blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, from the east coast of South Africa. Fishery Bulletin 94, 135–144.
- Wolff, G. A. (1984). Identification and estimation of size from the beaks of 18 species of cephalopods from the Pacific Ocean. U.S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration National Marine Fisheries Service (Vol. 17).
- Yigin, C. and Ismen, I. 2010. Age, growth, reproduction and feed of longhosed skate, *Dipturus oxyrinchus* (Linnaeus,1758) in Saros bay, the north Aegean Sea. Journal of Applied Ichthyology 26: 913-919. doi: 1111/j.1439-0426.2010.01510.x