

**BIOLOGIE DU CETEAU,  
DICOLOGOGLOSSA CUNEATA (MOREAU)  
ETHOLOGIE ALIMENTAIRE**

par Françoise LAGARDERE

**Abstract.**

The study of the feeding behaviour of Ceteau, *Dicologoglossa cuneata* (MOREAU) (Soleidae, Pleuronectiformes), and the structure of the alimentary tract, show that this species is a predator of benthic invertebrates or invertebrate fragments wrecked. According to the increasing depth and the progressive decrease of water movements, its food preference is fragments of adult Bivalvia, Polychaeta and Amphipoda.

In this work, the feeding behaviour is studied in relation to age, sex and state of sexual maturity. Three patterns of seasonal bathymetric movements are proposed.

a) Anadromous trophic migration which takes place during Spring with movements towards the coast due to the warming of the waters.

b) Catadromous genetic migration, concerning in Summer adults only.

c) In Winter, whole the population removes from the coast deeper than 30 meters owing to the cooling of the waters and the increase of average water movements.

Analysis of movements of the immature population has shown the existence of a nursery of Ceteau in the south-west area of the fishing grounds surrounding the Isle of Oléron.

**Introduction.**

Au cours du travail de cartographie bionomique des fonds de pêche de la côte ouest de l'île d'Oléron que nous avons effectué précédemment (F. LAGARDÈRE, 1972), des observations sur les déplacements saisonniers de la pêche du Céteau, *Dicologoglossa cuneata* (MOREAU), ont été relevées. Ce petit Soleidae fait l'objet d'une pêche côtière artisanale depuis l'île de Ré jusqu'à Arcachon, notamment par les chalutiers du port de La Cotinière (île d'Oléron) où sont débarquées environ 250 tonnes par an. Ce tonnage est le plus important des chiffres donnés par FOREST (1974) pour chacun des ports intéressés par la pêche de cette espèce.

Par ailleurs, le Céteau est indiqué comme étant un prédateur d'Invertébrés benthiques par DIEUZIEDE et coll. (1955), ainsi que par DE GROOT (1971) et par SORBE (1972).

La présente étude a été entreprise afin de rechercher, d'une part, l'incidence des variations de l'environnement proprement benthique et des conditions hydrologiques sur les migrations saisonnières de ce poisson; d'autre part, la pression de prédation qu'il exerce sur les peuplements d'Invertébrés benthiques. Elle doit également permettre d'établir dans quelle mesure l'importance du tonnage débarqué correspond réellement à une abondance locale particulière du Céteau.

## **I. - Le biotope.**

Le Cèteau est, par excellence, un poisson de petits fonds, ses densités maximales se situent entre —5 et —60 m. Un seul et même biotope a été retenu pour la présente étude, dans ces limites bathymétriques, afin d'assurer, dans la mesure du possible, une comparaison optimale des observations faites sur les paramètres hydrologiques, grâce à l'élimination de variabilités issues des paramètres sédimentologiques.

Les sables « gris », sables fins plus ou moins vaseux ont été choisis en raison de leur extension de 0 à —45 m, de la caractérisation précédemment établie de leur faune d'Invertébrés benthiques aux différents niveaux bathymétriques et de la permanence d'une population de Cèteaux tout au long de l'année.

### **A. - Méthode de prélèvement.**

Le travail sur le terrain a été mené d'octobre 1970 à juin 1972. Huit aires de chalutage, de —5 à —40 m, ont été choisies en fonction des alignements à respecter pour la navigation et des zones de « croches » à éviter. Les embarquements ont eu lieu à bord des chalutiers de pêche artisanale de La Cotinière, port à marée, ce qui conditionne l'heure de prélèvement. De ce fait, toutes nos observations relèvent d'une activité diurne (5 h à 15 h). Le chalut utilisé est le chalut à crevettes (maille de 12 mm) équipant le bateau, doté d'un filet à plancton maillé en double poche sur l'aile du chalut, dans le but de récolter la faune vagile (petits Invertébrés et Poissons). Le chalut est tiré suivant la sonde du lieu et le traict dure environ 30 minutes.

L'exploitation de ces radiales saisonnières a permis de totaliser 84 chalutages. Ceux-ci ont été complétés par des dragages, des fauchages de faune vagile et des mesures hydrologiques. Ces mesures effectuées au moyen d'une bouteille à renversement, ont été prises à chaque point de chalutage immédiatement au-dessus du fond et au-dessous de la surface. Les embarquements saisonniers se faisant au cours de deux journées consécutives, il peut s'ensuivre des modifications dans le profil hydrologique obtenu, modifications imputables à des changements dans le régime des vents.

Une partie de la pêche (environ dix individus par classe de taille) quand celle-ci était abondante, ou la totalité de la pêche dans le cas contraire, ont été conservées pour étude. Un nombre important de petits individus du groupe 0 ont été capturés par le filet à plancton maillé en double poche.

L'échantillonnage réalisé au cours de ces trois opérations (chalutages, fauchages, dragages) a été stocké au formol à 10 %.

### **B. - Caractères bathymétriques et granulométriques.**

L'aire étudiée constitue une bande de sables très fins (63-125  $\mu$ ) perpendiculaire à la côte sud-ouest de l'île d'Oléron et sensiblement orientée selon l'axe de sortie des eaux du pertuis de Maumusson (fig. 1). La cartographie et la bathymétrie que nous en avons données (LAGARDÈRE, 1971) à la suite de LONGÈRE et DOREL (1970), a été reprise et vérifiée par CARALP et coll. (1972).

Un accident topographique, dû à l'existence d'un talus sous-marin, est à signaler entre les isobathes 25 et 30 m. On verra plus loin qu'il coïncide avec la profondeur critique séparant des zones hydrodynamiques où les phénomènes de décantation des éléments fins et les modifications thermiques saisonnières présentent des modalités différentes. Il serait intéressant de rechercher dans quelle mesure l'existence de ce talus peut contribuer à accentuer ces modifications saisonnières.

### **C. - Variations saisonnières du taux de sédimentation fine.**

Comme l'a montré LATOUCHE (1971), la totalité du secteur sud-ouest de l'île d'Oléron subit l'influence de l'estuaire de la Gironde. Il s'ensuit des phénomènes de décantation de dépôts argileux et de poudres en auréole, non seulement dans la vasière de la Gironde, mais également dans les sables « gris » qui lui succèdent plus au nord. Ces dépôts sont plus marqués en période de calme estival, masquant alors d'une pellicule plus ou moins importante les sables « gris ».

#### D. - Modifications hydrologiques saisonnières.

Les phénomènes hydrologiques saisonniers intéressant l'ensemble du golfe de Gascogne ont été décrits par VINCENT et KURC (1969) et des observations ultérieures ne modifient pas le schéma général (VINCENT, 1973). Les mesures, plus côtières, que nous avons effectuées s'insèrent

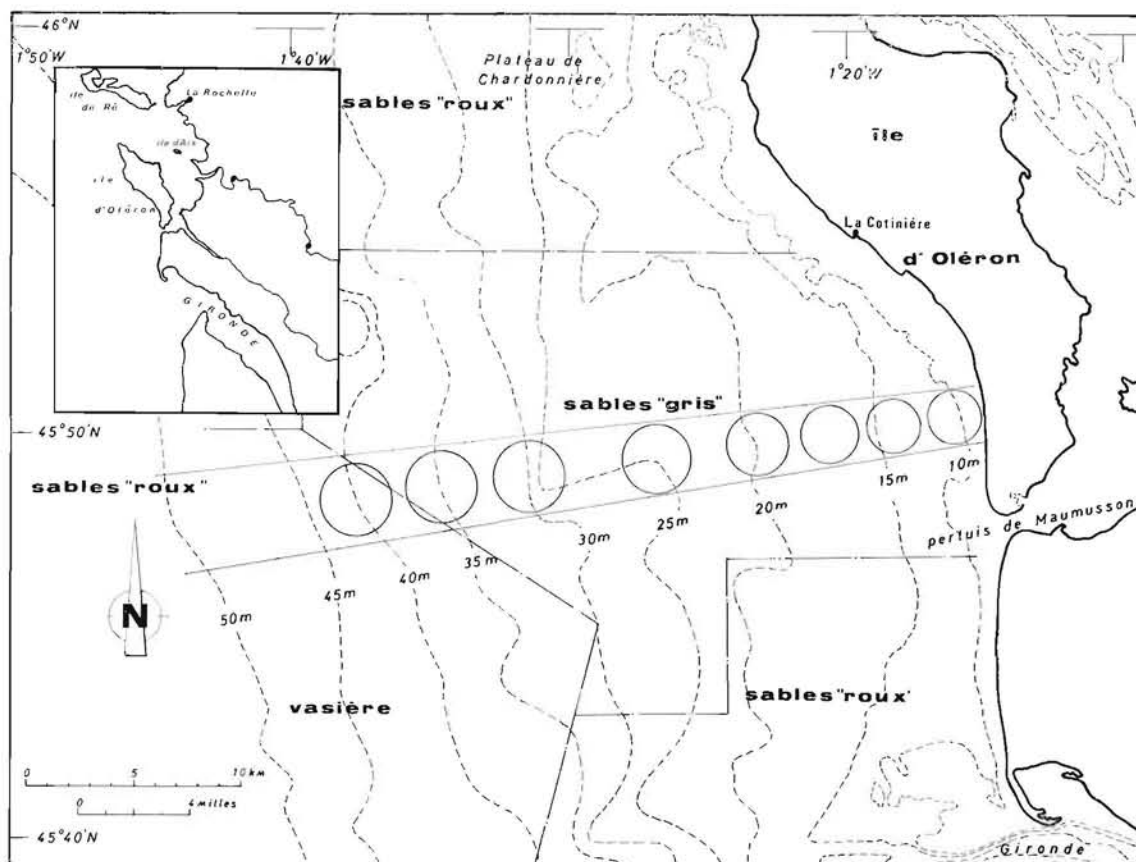


FIG. 1. — Carte bathymétrique. Disposition de la radiale saisonnière et des huit aires de chalutage.

parfaitement dans le cadre donné par ces auteurs. Entre la côte et — 40 m, on observe : la formation d'un bourrelet d'eau froide en hiver, le déplacement de ce bourrelet vers le large et un réchauffement côtier au printemps, une stratification thermoclinale des eaux en été et une homogénéisation progressive des couches d'eau en automne.

#### II. - Croissance et reproduction du Céteau, *Dicologlossa cuneata* (Moreau).

Afin d'aborder l'étude des migrations saisonnières du Céteau, les individus prélevés ont été mesurés (longueur totale), éviscérés en totalité et le sexe en a été déterminé.

##### A. - Classes d'âge.

Grâce au travail de FOREST (*op. cit.*), il a été possible d'établir les différentes classes d'âge auxquelles on peut rapporter les individus. Dans un souci de simplification, trois groupes ont été retenus : les individus immatures du groupe 0 ou recrutement de l'année, les individus immatures du groupe 1 et les adultes.

D'après FOREST (*op. cit.*), le début de la maturation des gonades se place en mai et la période de reproduction entre fin juin et fin septembre. Effectivement, les premiers individus juvéniles

( $L_t = 2,0$  cm) ont été récoltés lors d'un chalutage effectué le 1<sup>er</sup> juillet 1971. Les jeunes ainsi recrutés durant l'été (groupe 0) atteignent une taille moyenne de 10,8 cm en décembre et 12,4 cm l'été suivant, c'est-à-dire à la fin de leur première année (groupe 1). FOREST a établi (de façon certaine, au moins pour les femelles) que les jeunes d'un an ne se reproduisent pas mais continuent leur croissance et atteignent, au cours de leur deuxième hiver, la taille moyenne de 16,9 cm pour les mâles et 17,7 cm pour les femelles. Au printemps, lors de la reprise de croissance, ces individus (groupe 2) commencent leur maturation sexuelle et sont capables de se reproduire à la fin de leur deuxième année, c'est-à-dire en juillet-août, à la taille moyenne de 17,5 cm pour les mâles et 18,6 cm pour les femelles.

**B. - Croissance saisonnière et classes annuelles (fig. 2).**

La présente étude ayant pour but de faire ressortir des variations d'alimentation en fonction du milieu, des saisons et de la croissance, ne pouvait trouver toute sa signification que si chaque individu était replacé dans un contexte écologique précis en fonction de son âge et de son

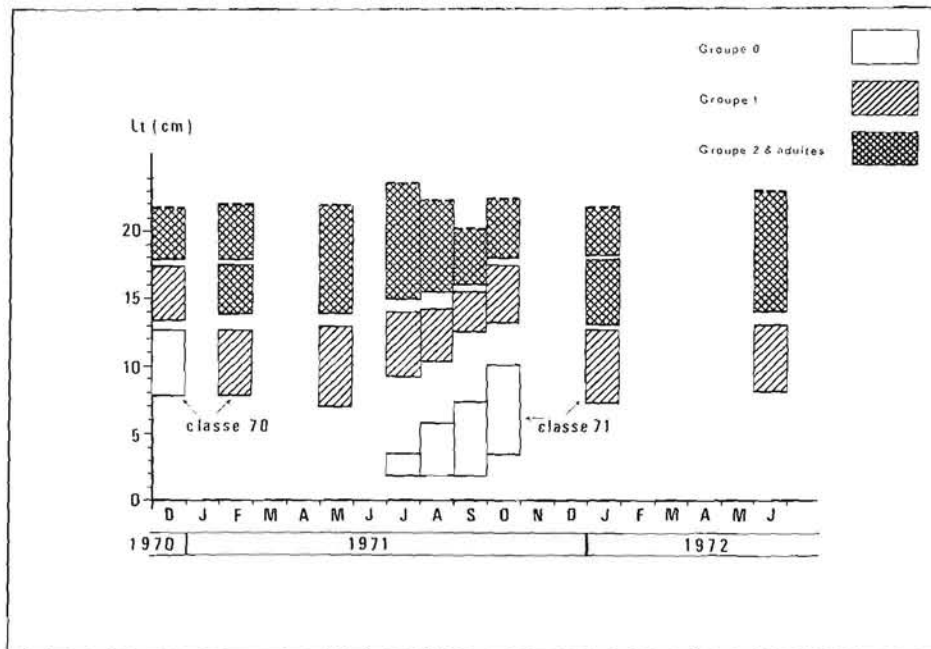


FIG. 2. — Classes annuelles et croissance saisonnière.

état de maturité sexuelle. Il convenait donc, connaissant la taille des individus, de pouvoir les situer dans l'un des trois groupes d'âge retenus, et ceci en tenant compte de la croissance saisonnière. Grâce au travail de FOREST (1974, p. 19-27) cela a été possible et malgré la présence de quelques individus de taille intermédiaire, l'ensemble de l'échantillonnage se regroupe bien autour des modes dominants pour les groupes 0, 1 et 2. Ainsi apparaissent les modalités de la croissance avec, comme l'a souligné FOREST (*op. cit.*), un arrêt hivernal, la reprise de croissance en mai-juin et un maximum de croissance d'août à octobre.

**C. - Variations saisonnières du sex-ratio (fig. 3).**

Les sexes sont séparés et le sexe se détermine avec certitude dès l'automne chez les individus du groupe 0 atteignant 7,0 cm. Le sex-ratio est exprimé en taux de masculinité: proportion du nombre d'individus mâles dans la population  $\left( \frac{\text{mâles}}{\text{mâles} + \text{femelles}} \right)$

Les variations du sex-ratio peuvent être liées à des facteurs internes propres à l'espèce (taux de masculinité à la naissance et mortalité différentielle de l'un des deux sexes) qui ne peuvent être abordés ici. Elles peuvent être dues à des déplacements propres aux populations de l'un ou l'autre sexe, à un comportement diurne ou nocturne différent selon le sexe ; elles peuvent également provenir d'une croissance différentielle des deux sexes (les femelles grandissant plus vite que les mâles) entraînant un artefact dû à l'engin de capture utilisé, ici le chalut crevettier à maille de 12 mm. Cet artefact a été en partie corrigé par l'utilisation du filet à plancton maillé en double poche précédemment mentionné.

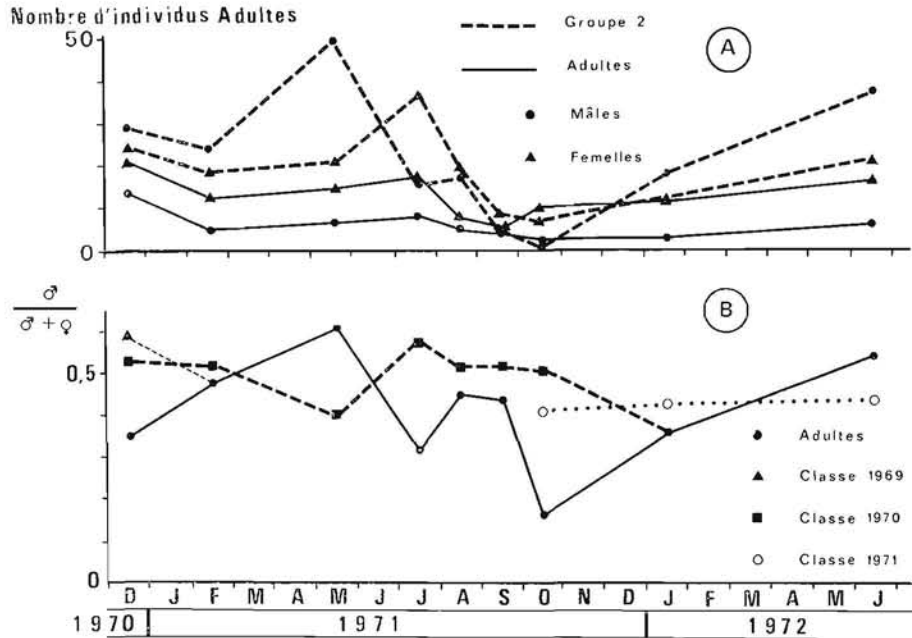


FIG. 3. — Variations saisonnières du taux de masculinité.

Les variations du sex-ratio des groupes 0 et 1, quand elles existent ne sont pas identiques à celles des adultes. Le taux de masculinité du groupe 0 reste en dessous de la moyenne, ce qui peut s'expliquer par une croissance plus rapide des femelles et par une identification sexuelle difficile chez les jeunes mâles. Les variations du taux de masculinité du groupe 1, en mai, proviennent d'une reprise de croissance plus rapide chez les femelles. Il s'ensuit une augmentation du taux de masculinité du groupe 1 à la fin de sa première année (juillet 1971) : les individus femelles atteignant plus rapidement la taille marchande (12 à 16 cm) voient ainsi leur stock diminuer. Les valeurs calculées pour la deuxième moitié de l'année montrent que les deux sexes sont également représentés.

Les variations du sex-ratio des individus adultes subissent d'importantes fluctuations, mais celles-ci dépendent d'autant moins de l'engin de capture que la taille des individus considérés est plus grande et que la différence de croissance entre les deux sexes s'atténue. C'est pourquoi seules les variations saisonnières du sex-ratio des individus adultes (groupe 2 à 6) pourront donner des indications sur les modalités de la reproduction et la localisation de la frayère.

Des comptages effectués sur la totalité de la population adulte (fig. 3 A) récoltée de jour montrent que le groupe 2 est dominant, quel que soit le sexe, et que le nombre de mâles âgés de plus de deux ans est toujours inférieur à celui des femelles du même âge. De plus, pour les captures de fin d'été, les courbes obtenues traduisent une nette diminution du nombre d'adultes, ces individus étant capturés uniquement dans les sables « gris ». Il convient de noter que cette diminution numérique affecte plus les mâles que les femelles. Ces observations sont à l'opposé

de celles de FOREST (*op. cit.*) qui a montré que les individus mâles sont les plus âgés (groupe 6) et que le taux de masculinité des groupes 3 à 5 atteint respectivement 0,37, 0,50 et 0,57. Il apparaît donc que, indépendamment de la différence de croissance sexuelle et de l'effort de pêche, les individus mâles peuvent avoir une localisation distincte de celle des femelles du même âge ou un comportement diurne différent.

Ceci est traduit par les variations du sex-ratio des individus adultes récoltés de jour à l'intérieur des sables « gris ». Dès la fin de l'hiver, s'amorce une augmentation du taux de masculinité qui coïncide avec le début de la période de maturation sexuelle et la reprise de croissance. A la population d'individus adultes s'ajoutent les individus du groupe 2 qui commencent alors leur première période de reproduction. Parmi eux, les mâles sont largement dominants, sans qu'une différence de taille justifie une différence de capture des deux sexes. Ce fait conduit à penser que le printemps, période de maturation sexuelle des individus adultes et de puberté des individus du groupe 2, correspond à une période d'intense activité pouvant entraîner des déplacements ou des regroupements des mâles. L'été, période de reproduction, est marqué par la baisse du taux de masculinité et par une diminution de plus en plus importante du nombre d'adultes (y compris les individus du groupe 2), les mâles étant les moins nombreux. Ce phénomène atteint son paroxysme en automne. Avec l'hiver débute l'augmentation du taux de masculinité et le regroupement des individus adultes dans la zone la plus profonde de la radiale de sables « gris ».

#### D. - Reproduction.

D'après FOREST (*op. cit.*), la reproduction se situe entre fin juin et fin septembre. Aux données acquises grâce au travail de cet auteur, il convient d'ajouter les observations suivantes.

Les différences numériques existant à l'intérieur des sables « gris » entre le nombre de mâles et de femelles âgés de plus de 2 ans conduisent à attribuer aux mâles un comportement et une localisation différents de ceux des femelles, les individus mâles vivant à une profondeur d'autant plus grande qu'ils sont plus âgés. Or, pendant toute la durée de la période de reproduction, les femelles mûres se pêchent entre — 5 et — 40 m, c'est-à-dire sur toute l'étendue de la radiale exploitée. Malgré ce décalage bathymétrique et compte tenu du nombre d'individus du groupe 2, les fluctuations du taux de masculinité des individus adultes pêchés à l'intérieur des sables « gris » suivent le schéma général de la reproduction : ce taux augmente pendant la maturation sexuelle et diminue graduellement pendant la période de reproduction. Il n'est donc pas exclu qu'une partie au moins de la population de Céteau (*Dicologlossa cuneata*) puisse se reproduire sur place. Cependant, il est tentant de rechercher une zone, frayère de l'espèce, où le nombre et l'âge des mâles et des femelles seraient le même.

Les œufs sont planctoniques, les individus juvéniles issus de cette ponte se pêchent dès juillet et sont très abondants sur les fonds de sables « gris » entre — 5 et — 20 m. De plus, quelques larves de *Soleidae* ont été récoltées à — 20 m à l'intérieur de la radiale exploitée. Pour ABOUSSOUAN à qui elles ont été confiées il s'agit de la larve non décrite de *Dicologlossa cuneata* (comm. pers.).

Ces observations permettent de penser que les fonds de sables « gris » constituent une « nursery » pour le Céteau. La vie planctonique des œufs est très brève. La vie larvaire et le développement des jeunes s'accomplissent *in situ*. Cette localisation au voisinage immédiat du rivage explique que cette espèce ait jusqu'ici échappé aux identifications des spécialistes de l'ichthyoplancton dans le golfe de Gascogne (ARBAULT et BOUTIN, 1968 ; ARBAULT et LACROIX-BOUTIN, 1969).

De l'ensemble de ces données il ressort que les deux sexes, dans la population d'individus immatures, se déplacent conjointement à l'intérieur du secteur d'Oléron et plus précisément des sables « gris ». Les fluctuations observées sont imputables à des différences de capture liées aux modalités de la croissance. Chez les individus adultes, les différences numériques des deux sexes et les variations saisonnières du sex-ratio nous obligent à considérer que les individus mâles ont un comportement et une localisation différents de ceux des individus femelles, et ceci dès la puberté chez les mâles du groupe 2. Le nombre très réduit de captures d'individus adultes, et plus spécialement de mâles, dès la fin de la période de reproduction donne à penser que ceux-ci ont des possibilités de migration qui débordent du secteur de l'île d'Oléron et affectent une aire géographique plus vaste.

A la lumière de ces premières indications, il conviendra de rechercher les relations existant entre les déplacements saisonniers du Cêteau, ses variations d'alimentation et les facteurs externes ou internes conditionnant ces variations. L'incidence de l'effort de pêche ainsi que les modifications du milieu benthique et hydrologique interviennent en tant que facteurs externes. Parmi les facteurs internes, la croissance saisonnière, le sexe et l'état de maturité sexuelle ont été retenus.

### III. - Ethologie alimentaire du Cêteau.

De nombreux travaux, dont ceux de VEGAS-VELEZ (1972) donnent une bibliographie détaillée, ont mis en évidence les relations assez étroites existant entre le régime alimentaire des Poissons et les particularités anatomiques de leur appareil digestif. C'est pourquoi les caractères principaux du tube digestif du Cêteau seront donnés ici.

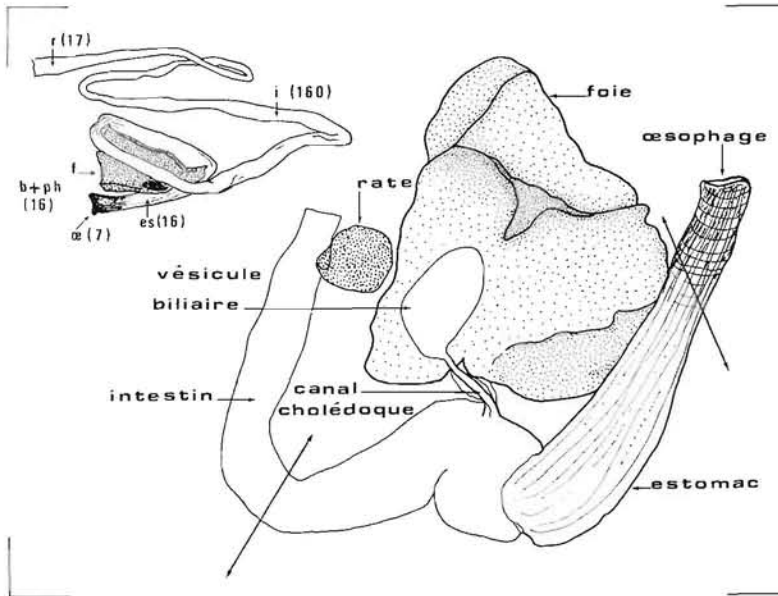


FIG. 4. — Appareil digestif du Cêteau, individu femelle (Ls: 17,5 cm). Schéma de l'intestin antérieur (flèches: points de section) et proportions relatives des différentes parties de l'appareil digestif (chiffres: proportions en millimètres); b) bouche, ph) pharynx, α) œsophage, es) estomac, f) foie, i) intestin, r) rectum.

#### A. - Principaux caractères anatomiques (fig. 4).

La surface cutanée, à l'extérieur de la bouche, est abondamment garnie de papilles sensorielles; les mâchoires supérieure et inférieure portent des dents maxillaires très fines du côté de la face aveugle. Les arcs branchiaux sont pourvus de branchicténies réduites à des tubercules, les branchicténies antérieures étant les plus développées. CHABANAUD (1927) remarque que le degré de développement des branchicténies du *Dicologlossa cuneata* mérite d'être souligné par rapport aux autres espèces de Soleidae. Les os pharyngiens supérieurs et inférieurs sont tapissés de brosses pharyngiennes. L'œsophage est court, pigmenté de noir extérieurement. L'estomac, rectiligne, comporte une région cardiaque bien différenciée et une région pylorique réduite à une valvule en anneau. Le canal cholédoque débouche dans le premier tiers de la première anse intestinale; celle-ci très généralement dilatée, peut stocker une partie des proies encore contenues dans l'estomac; toutefois, la digestion y est toujours plus avancée que dans celui-ci. Les proportions relatives relevées pour chacune des parties de l'appareil digestif sont voisines de celles données par DE GROOT (1971).

Sur sa face interne, l'intestin antérieur présente des plis longitudinaux au niveau de l'œsophage. Ces plis voient leur surface accrue par le développement de sinuosités à partir de l'estomac cardiaque, ce qui permet de bien distinguer les deux régions; ils ne deviennent jamais trans-

versaux. Dès la première anse intestinale, la paroi est plus mince, ornée de sinuosités anastomosées en réseau. Une étude histologique serait nécessaire pour compléter ces observations, BERTIN (1958 a) faisant remarquer que les structures histologiques ne coïncident pas nécessairement avec les structures anatomiques.

### B. - Méthode.

Le tube digestif, prélevé de l'œsophage à l'anus, a été étudié en deux temps. Dans une première approche, l'analyse du contenu digestif a porté sur la totalité de celui-ci en distinguant toutefois le contenu intestinal (intestin moyen et postérieur) du contenu stomacal. Il a été mentionné précédemment que les proies volumineuses (individus adultes de *Nephtys hombergi*, *Stylarioides monilifer*...) se trouvent à la fois dans la partie proprement stomacale et dans la première anse intestinale de l'intestin moyen. Afin de ne pas faire entrer deux fois la même proie dans les comptages numériques, les points de section de la partie antérieure du tube digestif ont été choisis comme indiqué dans la figure 4. Cependant, il est apparu rapidement que les proies à structures molles (Coelentérés ; siphons, pieds et individus juvéniles de Bivalves ; palpes de Polychètes...) sont très vite digérées. Il s'ensuit (si l'on tient compte de la totalité du contenu digestif), une surévaluation possible de l'importance de la fraction de nourriture représentée par les Crustacés, dont les carapaces sont déterminables même en fin de digestion. C'est pourquoi, dans la définition des différents régimes saisonniers, seul le contenu stomacal a été retenu.

Un nombre important d'estomacs (1300) a dû être examiné pour réunir un échantillonnage suffisamment représentatif de chaque chalutage et de chaque radiale. La méthode utilisée est numérique car, dans le cadre de cette étude préliminaire, étant donné le faible volume de la plupart des proies souvent ingérées, elle permet d'éviter les nombreuses manipulations nécessitées par la méthode volumétrique ou la méthode pondérale. Le contenu de chaque estomac est examiné à la loupe binoculaire, les proies sont identifiées, jusqu'à l'espèce quand l'état de digestion le permet, et comptées.

### C. - Principaux indices utilisés.

La signification des abréviations employées est la suivante :

T $\sigma$  = taux de masculinité (calculé uniquement pour la population sexualisée) ;

N = nombre d'estomacs examinés ;

N<sub>1</sub> = nombre d'estomacs contenant de la nourriture ;

n = nombre d'estomacs contenant une proie donnée ;

N<sub>p</sub> = nombre total des proies ingérées par un lot N de poissons ;

N<sub>m</sub> = nombre moyen de proies par estomac pour un lot N de poissons ;

C<sub>n</sub> = pourcentage en nombre ou rapport entre le nombre d'individus d'une proie donnée et le nombre total des diverses proies.

$$C_n = \frac{\text{nombre d'individus d'une proie} \times 100}{N_p} ;$$

F = fréquence, exprimée en pourcentage (occurrence des auteurs anglo-saxons) ; c'est le rapport entre le nombre n d'estomacs contenant une proie donnée et le nombre total d'estomacs examinés. En effet, suivant en cela PITT (1973) et dans le but de mettre en évidence des variations saisonnières, nous incluons le nombre d'estomacs vides dans le calcul de la fréquence,

$$F = \frac{n \times 100}{N} .$$

v = coefficient de vacuité. Il a été évalué de deux façons :

a) en pourcentage d'estomacs vides par rapport au nombre total d'estomacs examinés,

$$v = \frac{E_v \times 100}{N} ;$$

b) en évaluant le taux de vacuité de chaque estomac à 0, 1/4, 1/2, 3/4 et 1. ceci afin de rechercher l'existence de rythmes d'alimentation en relation avec l'heure du traict ; un estomac plein E<sub>p</sub> correspond à un taux de vacuité nul.



## D. - Expression des résultats.

### 1. - Inventaire faunistique.

Cet inventaire est exposé en fin de texte, index systématique des diverses proies ingérées par le Céteau. La précision systématique compense parfois un des défauts de la méthode numérique : en effet, l'identification, souvent jusqu'au niveau de l'espèce des différents groupes de proies, permet de mettre en évidence des différences de volume des proies ingérées par des Céteaux appartenant à une même radiale (dominance d'*Ampelisca* adultes à un niveau donné et de *Pariambus typicus inermis* à un autre niveau) ou à un même chalutage (*Diastylis bradyi*, *D. laevis* chez les Céteaux adultes et *Bodotria scorpioides*, *B. pulchella* chez les jeunes individus).

L'identification systématique des proies a pour but de donner des indications sur le comportement prédateur du Céteau en relation avec l'abondance, la fréquence, la mobilité, la taille et l'aptitude plus ou moins grande à l'enfouissement des proies qu'il ingère. La connaissance ultérieure de la faune benthique récoltée au même niveau mettra en évidence la nature du choix exercé ou imposé. Elle permettra également d'établir s'il existe des corrélations entre les modifications de faune benthique et les changements saisonniers de régime alimentaire.

### 2. - Profils topographiques.

La nature des proies déterminées, leur nombre et leur état de fraîcheur au niveau de l'estomac montrent que la prédation s'exerce à l'emplacement du chalutage et, par suite, il a été possible de regrouper les chalutages où la prédation s'exerce sur les mêmes proies. Trois zones où la prédation revêt les mêmes caractères systématiques sont définies par les limites bathymétriques suivantes : du rivage à — 12 m ; de — 12 m à — 23 m ; de — 23 m à — 40 m.

Une représentation topographique de la radiale exploitée, dans laquelle les limites de ces trois zones sont données, permet de figurer l'abondance et les déplacements bathymétriques et saisonniers de la population de Céteaux en relation avec les conditions hydrologiques, l'âge et les variations du taux de masculinité ( $T_{\sigma}$ ). Le diagramme circulaire donne la valeur moyenne du coefficient de vacuité.

### 3. - Tableaux cumulatifs des pourcentages en nombre et des fréquences (Cn et F).

Les résultats obtenus pour chaque radiale saisonnière étudiée sont donnés en un tableau conçu de la façon suivante.

Trois colonnes horizontales, regroupant les chalutages effectués dans les limites bathymétriques indiquées, donnent le pourcentage en nombre et la fréquence de la totalité des proies inventoriées dans les estomacs examinés. Ces proies sont classées par ordre systématique. Dans le groupe « Mollusques », les stades jeunes ont été séparés des adultes (individus ou fragments, ces différentes proies pouvant faire l'objet de prédation de poissons d'âge différent. Pour les mêmes raisons, et à cause de son abondance, le groupe « Crustacés » a été détaillé.

Trois colonnes verticales permettent de distinguer les différentes modalités de la prédation exercée par les trois groupes d'âge retenus.

Au cours du calcul du pourcentage en nombre, nous avons rencontré les mêmes difficultés que les précédents auteurs à propos du comptage des proies. En effet, les Capitellidae, extrêmement abondants, sont fragmentés ainsi que les palpes de Polychètes ; les Amphiuroidae ne sont représentés que par des fragments de bras ; les Bivalves peuvent être écrasés par les engins de pêche avant leur ingestion et ingérés par plusieurs poissons. De façon générale, les Actinies, les stades jeunes de Bivalves et parfois les Polychètes sont digérés si rapidement que toute estimation numérique précise est impossible.

## E. - Variations du coefficient de vacuité.

L'étude de ces variations est complétée par les indications données par l'utilisation du taux de vacuité (estimé à 0, 1/4, 1/2, 3/4 et 1). Ce taux a permis de définir les périodes d'activité diurne en fonction de la saison, de l'âge et du sexe.

### 1. - Variations saisonnières.

Les valeurs moyennes données par les diagrammes circulaires (fig. 6 à 9) montrent que le coefficient de vacuité est à son minimum au printemps ( $v = 7,6$ ) et qu'il augmente à partir de juillet, c'est-à-dire avec le début de la période de reproduction ( $v = 13,4$ ), jusqu'à l'hiver suivant ( $v = 25,0$ ). Les fluctuations que traduisent ces diagrammes disparaissent s'il est tenu compte de l'âge des individus. La figure 5 montre clairement l'incidence des phénomènes de maturation sexuelle et de reproduction chez les individus adultes qui, ainsi que le décrit BERTIN (1958 b), passent par une véritable phase de « boulimie » pendant la période de maturation des gonades, soit au printemps pour le Cèteau. Il ne semble pas que la période de reproduction corresponde à une phase d'anorexie chez cette espèce ; tout au plus observe-t-on une augmentation du coefficient de vacuité ( $v = 22,9$ ). Le maximum est atteint dès l'automne ( $v = 27,7$ ), le coefficient de vacuité se stabilisant autour de cette valeur durant l'hiver, c'est-à-dire pendant la période d'arrêt de croissance. Or, on a vu que l'automne est caractérisée par le déplacement des individus adultes et plus particulièrement des mâles qui quittent les fonds de sables « gris ».

Les variations saisonnières du coefficient de vacuité chez les individus du groupe I (classe 1970) suivent sensiblement celles des individus adultes, mais les valeurs calculées sont nettement inférieures, surtout pendant la période de reproduction. Il semble que les besoins de la croissance somatique donnent aux individus immatures du groupe I des exigences trophiques supérieures à celles des individus adultes.

Chez les individus immatures du groupe 0, les variations observées passent de  $v = 40,5$  pour le recrutement du mois d'août à  $v = 11,8$  en automne. Le coefficient de vacuité prend au cours du premier hiver du groupe 0 sensiblement la même valeur que celui du reste de la population de Cèteaux.

### 2. - Rythme d'alimentation en fonction de l'âge et du sexe.

Les variations de collecte de nourriture ayant été calculées à partir de pêche généralement diurnes, il convient de rechercher les relations existant entre l'heure du traict, le coefficient de vacuité, le nombre d'estomacs pleins  $Ep$  (taux de vacuité nul), l'âge et le sexe des individus.

Sauf au printemps, le nombre d'estomacs pleins diminue généralement dès le lever du jour sans qu'il soit possible d'établir, pour les individus qui s'alimentent, un rythme d'alimentation diurne c'est-à-dire une corrélation avec l'heure du chalutage en tenant compte des différences saisonnières d'ensoleillement. Cette diminution est plus marquée pour les mâles, quel que soit leur âge, et pour les individus immatures ; la proportion d'estomacs pleins est toujours plus élevée chez les femelles.

Or, à l'examen du contenu intestinal, deux cas peuvent se présenter

a) le Cèteau dont l'estomac est vide montre un intestin qui contient les mêmes proies que les estomacs des individus qui s'alimentent ; il a donc absorbé récemment la même nourriture que les individus pêchés de jour

b) l'intestin est vide ou contient des proies très digérées : dans ce cas on doit admettre que l'individu ne s'alimente pas ou se déplace.

Afin d'utiliser au mieux les résultats obtenus par l'examen des contenus intestinaux, il conviendrait de connaître de façon précise la vitesse de digestion du Cèteau et son rythme d'alimentation. Chez la Sole (*Solea solea* L.), KRUUK (1963) estime que le temps nécessaire pour que le transit soit complet est de 18 à 24 h. Comme l'examen des contenus intestinaux n'a jamais montré de changements faunistiques entre le contenu stomacal et le contenu intestinal, et compte tenu de ce que l'on sait de la fréquence des déplacements chez ces poissons, il devient possible de considérer que les individus dont l'estomac est vide peuvent s'alimenter la nuit, ce qui correspond bien à la différence de rendement entre les pêches diurnes et nocturnes constatée par les pêcheurs.

La figure 5 (A) donne les variations saisonnières du nombre d'estomacs pleins en fonction de l'âge des individus, exprimées en pourcentage par rapport au nombre total d'individus examinés. Elle montre que la période maximale d'alimentation diurne se situe au printemps, avec une petite reprise d'alimentation à l'automne, quel que soit l'âge des individus. Elle montre aussi les perturbations entraînées par le déroulement de la reproduction durant l'été chez les femelles qui s'alimentent le jour.

Des modifications accidentelles peuvent apparaître, dues à des modifications brutales des conditions hydrologiques. C'est ce qui s'est passé en septembre 1971 où les chalutages ont eu lieu alors que s'était établi un fort vent d'est.

Enfin, il semble qu'il n'existe aucune corrélation entre le rythme alimentaire diurne et l'heure de la marée.

### 3. - Parasitisme.

Aux particularités liées au rythme d'alimentation, il faut ajouter les perturbations entraînées chez le Cèteau par le parasitisme des Nématodes. Ainsi, sur environ 200 estomacs trouvés vides de nourriture (dans ces chiffres, le groupe 0 au moment du recrutement n'est pas compris en raison de son coefficient de vacuité très élevé), près du quart était occupé par des Nématodes parasites.

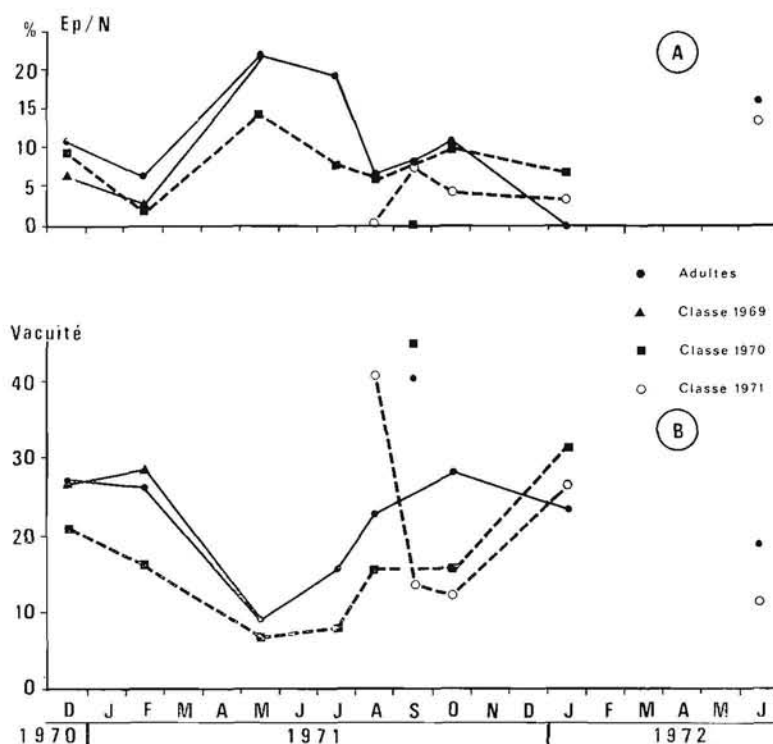


FIG. 5. — Variations saisonnières du coefficient de vacuité : A — du nombres d'estomacs pleins (Ep), B — du coefficient de vacuité (v).

La systématique de ces parasites n'a pas été faite. Toutefois, le travail de ALONCLE et DELAPORTE (1970) montre que de précieux enseignements peuvent en être retirés. Ces Nématodes sont de taille variable, mais généralement proportionnelle à celle de leur hôte. Ils ont été trouvés dans la cavité buccale, dans l'espace interbranchial, dans l'estomac, dans l'intestin et, pour les plus petits Cèteaux seulement, dans la cavité générale. Le fort coefficient de vacuité corrélatif à leur présence semble indiquer qu'ils entraînent des perturbations alimentaires chez les Cèteaux qu'ils parasitent.

De l'ensemble de ces données, on peut tirer deux conclusions :

a) les individus du groupe 0 ont un rythme alimentaire essentiellement nocturne, avec des possibilités d'alimentation diurne dès que leur taille augmente ;

b) les individus du groupe 1 et les adultes ont une activité trophique essentiellement nocturne sauf au printemps où se manifeste une alimentation diurne continue pendant toute la durée des chalutages (6 h - 13 h), cette activité diurne étant plus principalement l'apanage des femelles.

Deux types de comportements semblent pouvoir être définis :  
celui des individus immatures et des mâles chez lesquels l'activité de collecte est nocturne, sauf au printemps où se manifestent des possibilités d'alimentation diurne ;  
celui des femelles, et plus particulièrement des femelles en reproduction, chez lesquelles l'activité de collecte nocturne se prolonge par une activité diurne.

Il apparaît que la période d'activité diurne augmente alors que la durée de la nuit diminue et doit être mise en relation avec les transformations liées à la puberté et à la maturation sexuelle. Il conviendrait de rechercher dans quelle mesure ces rythmes d'activité mâles et femelles correspondent à des différences de besoins énergétiques et de comportement prédateur, différences se traduisant soit par une certaine inégalité de la rapidité de « chasse » des mêmes proies, soit par la recherche de proies différentes.

#### **F. - Déplacements bathymétriques saisonniers en relation avec les variations du coefficient de vacuité (fig. 6 à 9).**

Ces déplacements ont été étudiés en fonction de l'âge et du sexe des individus d'une part, des modifications hydrologiques d'autre part.

##### *1. - Individus immatures (groupes 0 et 1).*

Au printemps, les individus immatures du groupe 1 qui sont très abondants sur les fonds de 25 m (mai 1971), tendent à gagner l'isobathe 10 m (juin 1972) ; leur coefficient de vacuité est minimal et leurs possibilités d'alimentation diurne maximales. En été, ces individus immatures ont quitté les fonds supérieurs à 30 m et achevé leur mouvement en direction de la côte ; leur coefficient de vacuité augmente alors et leur alimentation est essentiellement nocturne ; c'est l'époque où se capturent aux profondeurs inférieures à 20 m les premiers jeunes issus de la reproduction de l'année et dont l'activité de collecte est nocturne. Durant l'automne, les individus du groupe 1 restent abondants dans les sables « gris », mais se déplacent vers la partie la plus profonde de la radiale exploitée. Le coefficient de vacuité est voisin de celui de l'été mais le pourcentage d'estomacs pleins est plus grand chez les femelles. Or, les mâles, dont le nombre augmente à partir de 30 m, semblent être les premiers à se déplacer. Seuls les individus du groupe 0 ne se déplacent pas et intensifient leur activité alimentaire ; ils sont responsables des densités les plus importantes de Cétéaux à l'intérieur des sables « gris » durant cette saison. En hiver, la population non sexualisée se concentre aux profondeurs supérieures à 30 m ; seuls quelques individus immatures se pêchent encore sur les fonds inférieurs à 20 m et ils appartiennent très généralement au groupe 0 ; le coefficient de vacuité est maximal.

##### *2. - Individus adultes (y compris le groupe 2).*

De façon générale, les individus du groupe 2 représentent la majorité de la population adulte.

Au printemps, les adultes effectuent le même mouvement en direction de la côte que les individus immatures. Les valeurs du taux de masculinité ( $T_{\sigma}$ ) indiquent que les femelles se déplacent les premières (mai 1971), les femelles âgées étant deux à trois fois plus nombreuses que les mâles du même âge ; leur coefficient de vacuité est minimal. La migration des femelles est suivie de celle des mâles qui sont, pour la plupart, des individus du groupe 2 subissant les modifications de la puberté (juin 1972,  $v = 34,2$ ).

Durant l'été, la population adulte occupe la totalité de la radiale des sables « gris », mais les individus sont d'autant plus âgés qu'ils sont situés plus profondément et cette différence augmente au fur et à mesure que la période de reproduction avance. Le nombre de mâles et plus particulièrement de mâles âgés diminue ; cette diminution numérique des mâles traduit : soit un comportement différent (enfouissement diurne dans le sédiment), soit une localisation bathymétrique ou géographique différente. A ce moment, le coefficient de vacuité augmente. Cette augmentation du coefficient de vacuité plus marquée chez les mâles traduit chez ceux-ci une activité essentiellement nocturne.

Avec l'automne, le nombre d'individus adultes diminue dans les captures, ce qui traduit, pour la totalité de la population adulte, un mouvement migratoire qui va s'accroissant vers les

biotopes les plus profondément situés de l'espèce. La diminution progressive du taux de masculinité ( $T\sigma$ ) montre que les mâles précèdent les femelles dans ce déplacement. Le coefficient de vacuité tend vers sa valeur hivernale bien que certaines femelles puissent encore s'alimenter de jour. Ce regroupement s'achève durant l'hiver, saison au cours de laquelle il n'y a pas d'individus adultes au-dessus de l'isobathe 25 m.

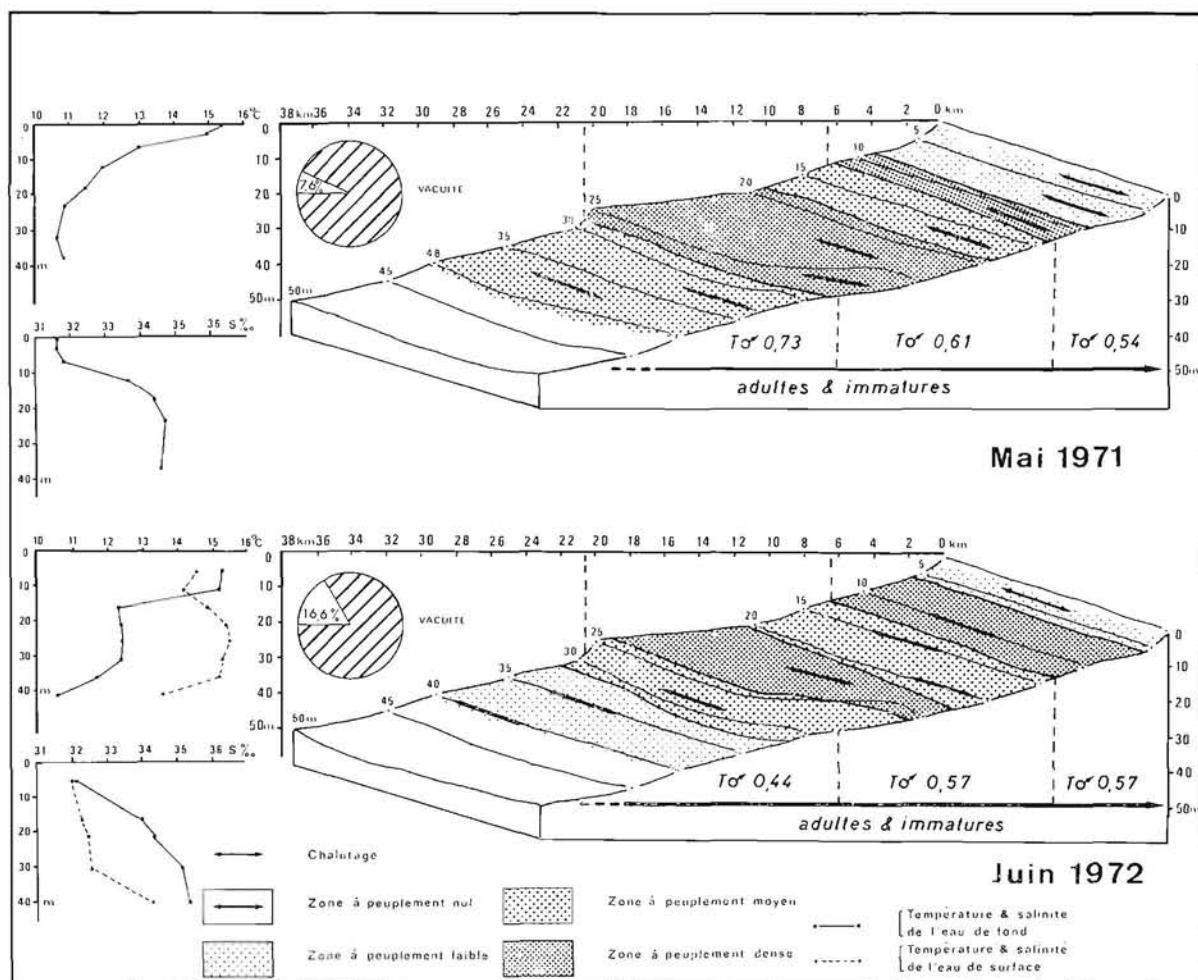


FIG. 6. — Profils topographiques du printemps.

### 3. - Conditions hydrologiques (fig. 6 à 9).

Le caractère saisonnier des déplacements bathymétriques du Céteau conduit à rechercher l'incidence éventuelle, sur ceux-ci, des modifications hydrologiques. Les courbes de température et de salinité obtenues (où sont distinguées couche d'eau de fond et couche d'eau de surface) montrent que, dès le printemps, la couche d'eau de fond tend à s'individualiser de la couche d'eau de surface et que ce caractère s'accroît durant l'été, la température et la salinité atteignant leurs valeurs maximales quel que soit le niveau bathymétrique. Il apparaît également que les plus grandes variations affectent les eaux comprises entre le rivage et l'isobathe 25 m et qu'au-delà de cet isobathe, au niveau du fond, seule la température varie ; la salinité reste très proche de 35‰ à partir de l'isobathe 25 m et ceci pendant toute l'année.

Ainsi, le mouvement du printemps vers la côte, correspondant au début du réchauffement, conduit l'ensemble de la population de Céteaux vers les eaux les moins salées.

Durant l'été, une thermocline se forme entre — 20 et — 25 m et la salinité augmente (cette augmentation étant la plus importante dans la frange côtière 0 — 25 m). Les eaux les plus chaudes mais les moins salées favorisent donc la population adulte la plus côtière et les individus immatures. Les individus adultes qui se déplacent vers la partie la plus profonde de la radiale étudiée retrouvent des eaux moins chaudes (à même température que les eaux côtières du printemps) mais plus salées.

Dès les premiers coups de vent d'automne se produit une homogénéisation des couches d'eau et il s'ensuit un rapide refroidissement des eaux même les plus côtières. La salinité de l'eau de fond commence à diminuer. A cette période correspond une intensification des déplacements d'individus adultes et le début de la migration vers les profondeurs de plus de 30 m des individus du groupe 1.

En hiver, la température de la couche d'eau de fond est supérieure à celle de la couche d'eau de surface et ceci dès 10 m ; la salinité diminue, les courbes correspondant aux mesures effectuées près du fond et de la surface étant pratiquement confondues. Durant l'hiver, l'isobathe 10 m représente une limite bathymétrique que même la fraction la plus jeune de la population ne peut franchir. Quant aux individus adultes, ils recherchent des eaux plus calmes et plus chaudes aux profondeurs supérieures à 30 m.

Pour les mesures effectuées au niveau du fond uniquement, les variations de salinité accusent un écart annuel de 3.40 ‰ et l'écart thermique annuel est de 14°, ceci entre les deux niveaux bathymétriques extrêmes de la radiale étudiée. Les caractères hydrologiques de la couche d'eau de fond sont voisins de ceux de la couche d'eau de surface jusqu'à une profondeur qui varie entre 20 et 30 m selon la saison.

Ainsi donc, les Cèteaux du groupe 0 sont les plus eurythermes : ils se déplacent les derniers lors du recul hivernal (fig. 9 et tabl. 7, 8 et 9 correspondants (1)) et même si la majorité des individus immatures a rejoint les adultes dans les biotopes situés à plus de 30 m, une petite fraction du groupe 0 est capable de se maintenir entre — 10 et — 30 malgré l'hiver. Tout ou partie de la population du groupe 1 suit les individus adultes dans leurs déplacements bathymétriques du printemps et de l'hiver. En règle générale, les Cèteaux effectuent leurs déplacements bathymétriques d'autant plus vite qu'ils sont plus âgés : les adultes regagnent les premiers les profondeurs supérieures à 30 m et parmi eux les mâles se déplacent d'abord. Ceci traduit une sensibilité aux modifications hydrologiques d'autant plus grande que les individus sont plus âgés, cette sensibilité étant accrue chez les mâles.

Deux types de déplacements bathymétriques paraissent étroitement liés aux variations thermiques :

- a) le mouvement vers la côte lié au réchauffement printanier ;
- b) le recul hivernal, à une profondeur plus grande, lié à l'intensification de l'hydrodynamisme et au refroidissement des eaux côtières.

Il semble que l'isotherme 9° constitue une barrière que les adultes ne peuvent franchir. Ces déplacements affectent toutes les classes d'âge et sont dus à des modifications de la frange côtière qui tantôt devient propice à l'espèce, tantôt inhospitalière.

A ces déplacements se surimposent une migration qui ne concerne que les individus adultes et qui a lieu en période estivale, c'est-à-dire sans qu'une modification thermique inverse du réchauffement printanier intervienne. On a vu qu'au fur et à mesure que se déroulent les phénomènes de la reproduction (celle-ci ayant lieu durant l'été), le nombre de mâles puis de femelles diminue, cette diminution affectant d'abord les fonds de moins de 30 m. Ceci nous conduit à penser qu'à cette période prend place une migration génétique de type catadrome, donc inverse du déplacement bathymétrique printanier, qui conduit les individus adultes vers des eaux de même température que celles qu'ils habitaient au printemps. Il semble que le déroulement de la maturation sexuelle soit le facteur déclenchant de cette migration (FAGE, 1958).

Les variations du coefficient de vacuité et le pourcentage d'estomacs pleins montrent également l'incidence des besoins énergétiques sur les déplacements de la totalité de la population de Cèteaux. Le minimum du coefficient de vacuité correspond au déplacement bathymétrique printanier

(1) Les tableaux 1 à 9 sont placés en annexe.

et une reprise d'alimentation automnale suit la reproduction, chez les femelles essentiellement, quel que soit leur âge. Dans les deux cas, l'activité de collecte la plus intense se manifeste chez les individus qui se déplacent vers les fonds de sables « gris » situés en deçà de l'isobathe 30 m.

Il convient donc de rechercher l'existence de modifications de régime alimentaire en fonction de l'âge, du sexe et de la localisation des Cêteaux.

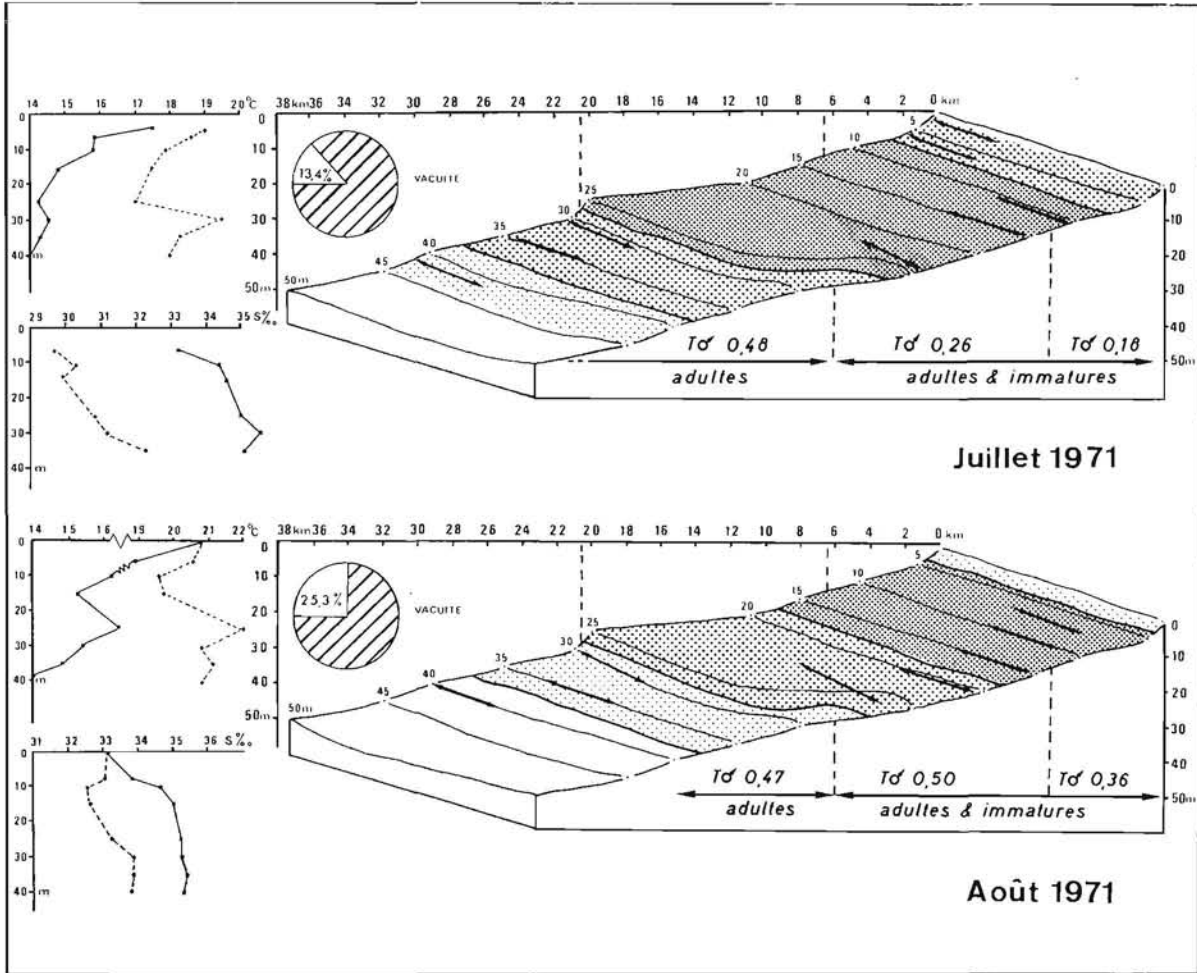


FIG. 7. — Profils topographiques de l'été (légende : se reporter figure 6).

**G. - Variations saisonnières dans l'alimentation du Cêteau, *Dicologlossa cuneata* (Moreau) (tabl. 1 à 9).**

1. - *Individus immatures* (groupe 0 et 1).

Printemps.

Sur les fonds n'atteignant pas 25 m, où se concentrent les densités maximales de Cêteaux du groupe 1, ce sont principalement les Amphipodes, les Harpacticoïdes et les Polychètes qui font l'objet de la prédation de ce groupe, les Polychètes étant les plus fréquents aux profondeurs inférieures à 10 m (palpes de *Magelona*, tentacules d'*Owenia fusiformis* et *Lanice conchylega*, *Capitellidae* et individus juvéniles d'autres espèces). Il s'y ajoute des Copépodes planctoniques, des stades jeunes de Mollusques et des Cumacés (*Diastylis bradyi* juv., *Bodotria scorpioides* et

*Pseudocuma longicornis*). Parmi les Amphipodes, l'espèce *Argissa stebbingi*, la plus abondante, atteint un pourcentage en nombre Cn de 44,8 (juin 1972).

Eté.

La totalité des individus du groupe 1 se tient en deçà de l'isobathe 25 m. Leur prédation s'exerce sur les Polychètes (mêmes espèces qu'au printemps et des individus juvéniles de *Nephtys*, *Glycera*, *Diopatra neapolitana*, *Stylarioides*, *Pectinaria*...), des fragments de Bivalves (individus juvéniles et adultes) et des Amphipodes dont la presque totalité est représentée par le Caprellidae *Pariambus typicus inermis* (Cn = 66,0). Le nombre et la fréquence des Amphipodes augmentent dans la frange côtière, ce qui correspond à une distribution bathymétrique de ce groupe inverse de celle du printemps ; cette augmentation des Amphipodes est en relation avec une moindre agitation progressive des eaux. Le nombre de Copépodes planctoniques et de Cumacés diminue.

C'est l'époque où apparaissent les premiers individus du groupe 0. Les proies capturées sont les mêmes que celles du groupe 1 mais de plus petite taille. Il s'y ajoute, avec une fréquence non négligeable, des éléments de la méiofaune (Harpacticoïdes et Ostracodes). Les fréquences très basses sont dues à un indice de vacuité élevé.

Automne.

L'automne marque le début du recul hivernal vers la profondeur de la population d'individus immatures, les individus du groupe 1 étant affectés les premiers par ce déplacement, qui intervient alors que des perturbations hydrodynamiques tendent à uniformiser les conditions hydrologiques sur toute l'épaisseur de la couche d'eau et accentuent les phénomènes de remise en suspension. On retrouve alors la même distribution bathymétrique des différentes catégories de proies qu'au printemps : les Polychètes sont d'autant plus abondants que la profondeur est faible et la relation est inverse pour les Amphipodes. Le fait marquant est que le Caprellidae *Pariambus typicus inermis* se trouve remplacé par un nombre beaucoup plus varié d'espèces d'Amphipodes (*Ampelisca* sp. div., *Argissa stebbingi*, *Leucothoe imparicornis*, *Periocolodes longimanus* et *Pontocrates altamarinus*). Le déplacement vers un biotope situé à une profondeur supérieure à 30 m se traduit également par l'apparition de proies nouvelles (*Stenelais limicola* juv., *Diplocirrus glaucus*, *Melinna palmata*, *Photis longicaudata*) et par la diversification des groupes de proies (Mysidacés *Gastrosaccus spinifer* et *G. normani* ; Cumacés *Diastylis laevis* juv., *Bodotria scorpioides* et *B. pulchella*, *Pseudocuma longicornis* ; Natantia *Philocheras bispinosus*). Les Coelentérés (Actinies) et les bras d'Echinodermes (*Amphiura filiformis*) apparaissent alors en tant que proies secondaires.

Le maintien du recrutement dans la zone la moins profonde, affectée de la turbulence la plus forte, permet aux individus du groupe 0 d'utiliser au maximum les Polychètes et les Bivalves très abondants à ce niveau. Les Polychètes consommés sont essentiellement des Capitellidae, qui recouvrent ces fonds d'un véritable feutrage, ainsi que des individus juvéniles, des palpes et des tentacules des espèces déjà citées. Étant donné le morcellement de ces proies dès le niveau de l'estomac, leur nombre est difficile à évaluer ; la fréquence de ces Capitellidae peut atteindre  $F = 87,5\%$ . Les Bivalves, en dehors de quelques stades jeunes, sont représentés par des fragments (d'individus adultes et juvéniles) comprenant aussi bien des morceaux de branchie, de pieds, de manteau que des siphons. En ce qui concerne la capture des Bivalves, il faut donc aussi bien inclure la possibilité d'ingestion de proies déjà écrasées et fragmentées, que le broutage des siphons qui est ordinairement mentionné par les auteurs. Parmi les siphons ont été identifiés ceux de *Donax*, *Macra* et, beaucoup plus rarement, ceux de *Tellina*. Quant aux Amphipodes, les espèces les plus fréquemment ingérées sont *Pariambus typicus inermis*, *Periocolodes longimanus*, *Ampelisca* sp. div., *Microtopopus maculatus*. Les éléments de méiofaune diminuent mais le nombre de Cumacés (*Diastylis bradyi* et *Pseudocuma longicornis*) et de Mysidacés (*Gastrosaccus spinifer*, *Paramysis spiritus* et *Schistomysis kervillei*) augmente.

Hiver.

A partir du mois de janvier, on considère par simplification que les immatures vivant leur premier hiver appartiennent au groupe 1 et que ceux qui passent leur deuxième hiver appartiennent



au groupe 2. Toutefois, l'éthologie alimentaire de ces derniers a été traitée à part de celle des individus déjà sexualisés jusqu'à la période de maturation sexuelle (c'est-à-dire au printemps), afin de mettre en évidence de possibles différences de régime alimentaire.

Dès le mois de décembre, la majorité des individus du groupe 1, puis du groupe 2, se tient à des profondeurs supérieures à 30 m. Leur prédation s'exerce essentiellement sur les Amphipodes (principalement *Ampelisca* sp. div., et *Pariambus typicus inermis*, ainsi que *Harpinia della vallei*, *Leucothoe imparicornis*, *Sextonia longirostris*, *Perioculodes longimanus*, *Photis longicaudata*...) et sur un nombre croissant de Cumacés au fur et à mesure que s'annonce la fin de l'hiver (*Diastylis laevis* et *Bodotria scorpioides* surtout). Il s'y ajoute, avec un nombre et une fréquence variables, des Polychètes (*Sthenelais limicola*, *Lumbriconereis gracilis*, *Owenia fusiformis*, des fragments de *Maldanidae* et de *Terebellidae*, fréquemment *Ampharete grubei* et *Melinna palmata*. On doit noter l'importance que prennent alors les Actinies et les Echinodermes (bras d'individus adultes d'*Amphiura filiformis* et individus juvéniles d'*Ophiura*).

Les individus du groupe 0 (qui deviennent groupe 1 en janvier), dont le recul hivernal est plus lent, n'atteignent le niveau le plus profond de leur habitat qu'en fin d'hiver. Leur choix faunistique s'exerce sur les mêmes proies que celles de la classe les précédant ; toutefois, la fréquence et l'abondance de ces proies sont fonction de leur taille, les plus petites de ces proies étant les plus capturées. Ainsi, les Amphipodes dominants sont *Pariambus typicus inermis* et *Argissa stebbingi*, le nombre de cette dernière espèce augmentant à la fin de l'hiver. Le nombre des Cumacés augmente de la même façon ; ce sont principalement des individus de petit volume (*Pseudocuma longicornis*, *Bodotria scorpioides* et *B. pulchella*), ces espèces étant plus nombreuses que les individus juvéniles de *Diastylis bradyi* et *D. laevis*. Les Cétéaux du groupe 0 se distinguent des individus immatures précédents par le fait qu'ils font une plus grande consommation de Polychètes (individus juvéniles et Trichobranchinae de très petite taille), l'abondance de ceux-ci étant d'autant plus grande que la profondeur diminue. Ils se distinguent également par une utilisation plus grande de la microfaune (Ostracodes et Harpacticoïdes). On remarque enfin une ingestion assez fréquente de fragments végétaux.

## 2. - Individus adultes (y compris le groupe 2, excepté en hiver).

Printemps.

Comme pour les individus immatures, le printemps est caractérisé, chez les adultes, par l'extrême diversité et l'abondance des proies. Ceci découle de la possibilité d'alimentation à tous les niveaux bathymétriques et du déplacement printanier. Les Amphipodes, les Polychètes et les Mollusques sont les proies préférentielles. Ce régime est complété par des Actinies, des Copépodes planctoniques, des Harpacticoïdes, des Cumacés (*Diastylis bradyi* et *D. laevis* jeunes et adultes), des Natantia (*Philocheras trispinosus* et *P. bispinosus*), des Echinodermes (bras d'*Amphiura filiformis* et *Acrocrida brachiata*, individus juvéniles). Les Amphipodes sont variés et leur nombre augmente avec la profondeur (*Orchomonella nana*, *Ampelisca* sp. div., *Argissa stebbingi*, *Harpinia della vallei*, *Amphilochus neapolitanus*, *Sextonia longirostris*, *Perioculodes longimanus*, *Atylus falcatus*, *Gammarus crinicornis*, *Photis longicaudata*, *Pariambus typicus inermis*...). Les diverses espèces d'*Ampelisca* sont les plus fréquentes, au détriment des *Argissa stebbingi* plus volontiers capturées par les jeunes (Cn = 25.6). Les Polychètes sont d'autant plus abondants que la profondeur est plus faible ; ce sont essentiellement des individus adultes (*Sthenelais limicola*, *Nephtys hombergi*, *Glycera convoluta*, *Owenia fusiformis*, *Stylarioides monilifer*, *Lanice conchylega*...) donc, tous assez volumineux, et des Capitellidae. Les Mollusques, également d'autant plus abondants que l'on se rapproche du rivage, sont représentés par des fragments d'individus adultes, parmi lesquels il est important de noter des pieds de Solenidae ou de Solecurtidae (dont *Cultellus pellucidus* et *Pharus legumen*).

Été.

Au cours de l'été, de profondes modifications, dues à la reproduction, interviennent. Nous avons vu qu'à cette saison prend place une migration génétique de type catadrome. Ce déplacement et les causes dont il découle, retiennent d'autant plus sur la quantité et la qualité de la nourriture absorbée que la saison est plus avancée. Ainsi, au début de l'été et dans le sens des

profondeurs croissantes, les proies préférentielles sont les Mollusques (individus juvéniles et fragments de *Cultellus pellucidus*, fragments et siphons de *Macra corallina* et *Tellina fabula*), les Polychètes (mêmes espèces qu'au printemps), auxquelles s'ajoutent *Pectinaria koreni*, *Ampharete grubei*, des parties antérieures d'individus adultes de *Diopatra neapolitana*, des *Phyllocididae* et des *Maldanidae*, les Amphipodes (mêmes espèces qu'au printemps et *Stenothoe marina*, *Pontocrates altamarinus*, *Microprotopus maculatus*). Vers la fin de l'été, le nombre d'*Orchomonella nana* et d'*Ampelisca* augmente. Sont également ingérés des Cumacés (*Diastylis* et *Bodotria*), des Natantia (*Philocheras*) et des Reptantia (individus juvéniles de *Macropipus* et de Pagures). La fréquence plus grande des Coelentérés et des Echinodermes (bras d'Amphiuridae) à la fin de l'été indique un appauvrissement de la nourriture et un comportement de prédation plus passif.

#### Automne.

Dès l'automne, la majorité des individus adultes se pêche à des profondeurs supérieures à 30 m. Toutefois, quelques adultes (essentiellement des femelles) viennent faire des incursions trophiques vers le rivage. Les proies ingérées alors sont les mêmes qu'en été. Dans la zone la plus profonde de la radiale de sables « gris » (— 23 m — 40 m) et selon le gradient hydrodynamique déjà constaté, les proies préférentielles sont les Amphipodes avec les espèces *Ampelisca* sp. div. (les plus abondantes), *Harpinia della valtei*, *Photis longicaudata*, *Eusirus longipes*, *Cheirocratus* sp.). Il s'y ajoute des Cumacés (*Diastylis laevis*, *Bodotria scorpioides*, *Eudorella truncatula*), des Natantia (*Philocheras bispinosus*), des Polychètes (essentiellement *Sthenelais limicola* et *Lumbriconereis gracilis*), des Mysidacés (*Gastrosaccus normani*), des Echinodermes (bras et individus juvéniles d'Amphiuridae). On doit noter aussi la relative importance de l'Opisthobranche *Philine quadripartita*.

#### Hiver.

Durant l'hiver, le régime alimentaire adopté pendant l'automne ne se modifie que lentement. Les principales modifications sont l'importance prise par les Echinodermes (bras d'*Amphiura*, *Ophiura* juv.) et les Coelentérés (Actinies *Edwardsiidae* notamment), la diminution du nombre d'Amphipodes (*Ampelisca brevicornis*, *A. spinipes*, *Leucothoe imparicornis*, *Sextonia longirostris*, *Pontocrates altamarinus*, *Pariambus typicus inermis*) au profit des Cumacés *Diastylis laevis* et *Bodotria scorpioides*, l'augmentation du nombre de Polychètes. La fréquence de fragments végétaux, exceptionnelle chez cette espèce, semble aller de pair avec la prédation des bras d'*Amphiura filiiformis* et traduire un comportement de collecte relativement plus passif.

De l'ensemble de ces données, il ressort que l'interaction de différents facteurs intrinsèques et extrinsèques conditionne les variations saisonnières observées dans l'alimentation du Cèteau.

### H. - Analyse des facteurs déterminants les variations saisonnières d'alimentation du Cèteau, *Dicologlossa cuneata* (Moreau).

#### 1. - Facteurs externes.

L'étude des déplacements bathymétriques saisonniers des populations de Cèteaux a permis de mettre en évidence l'incidence des conditions hydrologiques et hydrodynamiques. Il en résulte des fluctuations de densité du nombre d'individus selon la profondeur et la saison considérées. Ainsi, au printemps, la population la plus dense tient dans la partie médiane de l'espace bathymétrique dans lequel se déplace l'espèce; avec l'été, elle tend à gagner la zone littorale; au cours de l'automne, elle se déplace vers la zone bathymétrique la plus profonde où elle se cantonne durant l'hiver.

La fréquence et l'abondance des principales proies ingérées par le Cèteau, étudiées en fonction de leurs variations saisonnières et de la bathymétrie, traduisent de la même façon les modifications du milieu, selon un gradient hydrodynamique qui conditionne leur nature et leur répartition.

Ce phénomène est très net au printemps du fait de l'abondance des Cèteaux, adultes et immatures, dans les trois zones bathymétriques. Il reste encore perceptible en automne, au printemps et à l'automne correspondant aux deux saisons où les conditions hydrologiques permettent aux Cèteaux de se rapprocher ou de se maintenir dans la zone littorale et où les conditions hydro-

dynamiques favorisent la remise en suspension de bon nombre de proies, sans pour autant exclure le prédateur par une turbulence excessive. Le printemps et l'automne sont donc les saisons où les Polychètes et les fragments de Mollusques constituent des proies préférentielles dans la zone la plus littorale, alors que les Amphipodes sont d'autant plus nombreux qu'on s'éloigne du rivage, et deviennent les proies préférentielles dans la zone la plus profonde de l'habitat.

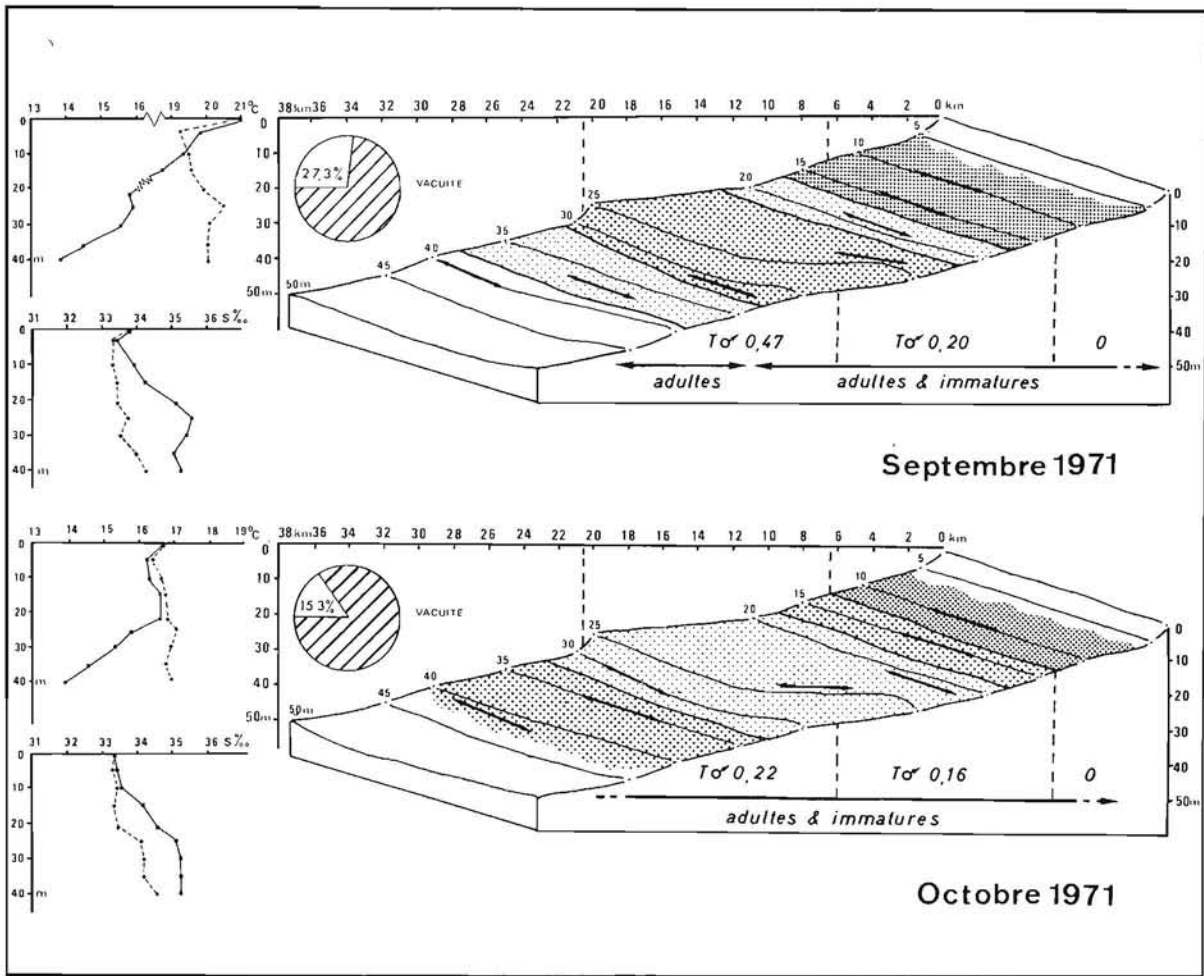


FIG. 8. — Profils topographiques de l'automne (légende : se reporter figure 6).

L'existence de ce gradient bathymétrique et hydrodynamique permet d'expliquer la présence de pieds de Bivalves (*Solenidae* ou *Solecurtidae*) dans l'estomac des individus adultes pêchés au printemps dans la zone littorale. En effet, l'inventaire faunistique montre que le Céteau est un prédateur d'Invertébrés superficiels ; de plus, très peu de Bivalves adultes trouvés dans les estomacs sont entiers. Or, la dentition du Céteau ne lui permet pas de briser les coquilles et il est peu vraisemblable qu'il puisse fouir jusqu'au niveau d'un pied de *Solenidae*. Nous pensons que l'écrasement des Bivalves et la mise à la surface de certains Polychètes (tels *Stylarioides monilifer*, *Pectinaria koreni*, *Lanice conchylega*) est dû au passage des engins traînants. A faible profondeur, ce matériel animal est remis en suspension par la houle et, du fait de sa densité plus faible, décante moins rapidement que le sédiment et peut être utilisé par les poissons. La présence de nombreux Polychètes et Bivalves entiers ou fragmentés, en épave sur les plages, est la manifestation extrême de ce processus d'altération des peuplements benthiques, visible parce que se déroulant près du rivage, dû à la pratique intensive des arts traînants.

Ces données sont étayées par les observations directes de CADDY (1973) qui a pu apprécier l'effet de labourage des panneaux de chalut et le pouvoir attractif des Pectinidæ écrasés par ceux-ci sur les crabes et les poissons.

Au fur et à mesure que la profondeur augmente, les possibilités de remise en suspension décroissent du fait de la diminution de la turbulence, tandis que, au contraire, les processus de décantation prédominent, ce qui conduit à un enfouissement rapide des débris. C'est pourquoi, dans la zone la plus profonde de l'habitat du Cêteau, les proies préférentielles de celui-ci sont des Crustacés vagiles, Amphipodes ou Cumacés.

En période de calme estival, ce gradient bathymétrique est moins net et peut même s'inverser. Toutefois, seule une étude globale de la faune d'Invertébrés benthiques récoltés au même niveau montrera dans quelle mesure cette inversion ne provient pas de modifications dans l'abondance respective des différentes catégories de proies.

En effet, certaines variations saisonnières d'alimentation du Cêteau ne peuvent s'expliquer que par des changements de comportement ou des variations numériques, ne se reproduisant pas à d'autres saisons et probablement en relation avec le cycle biologique de la proie. Le prédateur utilise ces variations numériques à son profit, ainsi au printemps, les Harpacticoïdes, les Copépodes planctoniques et les stades jeunes de Bivalves (probablement des post-larves d'*Abra*) sont particulièrement abondants. C'est aussi la saison où l'Amphipode *Argissa stebbingi* est capturé par le Cêteau avec une fréquence et une abondance remarquables. En été, ce sont le Caprellidae *Pariambus typicus inermis* et les *Ampelisca sp. div.* qui sont les plus consommés. L'automne est la seule saison où un nombre relativement important de Natantia et de Mysidacés sont capturés ; dans le sens des profondeurs croissantes, ce sont *Philocheras trispinosus* et *P. bispinosus* pour les Natantia et *Paramysis spiritus*, *Schistomysis kervillei*, *Gastrosaccus spinifer* et *G. normani* pour les Mysidacés. Cette rareté des Mysidacés dans les contenus stomacaux du Cêteau, alors que les fauchages nous ont permis de récolter un matériel très abondant, nous a conduit à penser soit que l'activité nocturne du prédateur et de la proie éventuelle s'exerce à des niveaux différents (les Mysidacés étant pélagiques la nuit), soit que le Cêteau a une chasse trop lente pour la capture des Mysidacés. Les Mysidacés capturés durant l'automne ne le seraient que parce qu'ils présentent une diminution d'activité provoquée par le refroidissement et les effets de la houle.

La majorité des Natantia capturés est représentée par des *Crangonidae*, ce qui est aussi l'indice d'une chasse lente. En hiver, cette lenteur de chasse semble s'accroître : c'est l'époque où sont ingérés en grand nombre les Actinies et les fragments d'Echinodermes. La reprise d'alimentation en fin d'hiver coïncide avec une abondance particulière des Cumacés *Diastylis laevis* et *Bodotria scorpioides*.

Ainsi, les modifications hydrologiques et hydrodynamiques du milieu peuvent imposer (recul hivernal) ou permettre (rapprochement printanier du rivage) aux Cêteaux, quel que soit leur âge, des déplacements bathymétriques. À ces variations saisonnières de densité du prédateur se surimposent différentes modalités de répartition des proies directement conditionnées par le régime hydrodynamique, cette répartition hydrodynamique et bathymétrique des proies disponibles étant elle-même contrôlée par de possibles « explosions » de la population de l'un ou l'autre des invertébrés benthiques utilisables comme proies, « explosion » découlant des particularités de son cycle biologique.

## 2. - Facteurs internes.

Certaines variations saisonnières d'alimentation chez le Cêteau dépendent directement de caractéristiques morphologiques, physiologiques et éthologiques qui lui sont propres et parmi lesquelles il faut faire intervenir en premier lieu la taille des individus considérés. Il convient donc d'examiner également dans quelle mesure le sexe et l'état de maturité sexuelle peuvent modifier le comportement prédateur.

La taille.

Dès les premières captures ( $5,8 > Lt > 2,0$ ), l'index faunistique du recrutement montre que les individus du groupe 0 s'attaquent aux mêmes espèces que les Cêteaux d'un an et les adultes. Toutefois, ils n'ingèrent que des fragments de ces espèces ou des stades juvéniles, ou encore l'espèce la moins volumineuse de la catégorie de proies considérée. À cette saison, c'est-à-dire pendant l'été,

les Cèteaux du groupe 0 consomment plus de méiofaune que les autres groupes. Ceci ne signifie pas que les autres groupes d'âge ne capturent plus la méiofaune ; l'utilisation de cette catégorie de proies par les individus immatures d'un an et même par les adultes dépend de l'abondance relative des autres catégories de proies, du biotope et de l'abondance même de la méiofaune (cf, en mai 1971, le cas des Harpacticoides).

Dès l'automne, les individus les plus grands du groupe 0 ( $9,8 > Lt > 2,0$ ) tendent à acquérir le même régime alimentaire que celui qu'avaient, au même niveau et en été, les individus du groupe 1. Aux fragments de Polychètes, ils ajoutent des individus juvéniles entiers ; ils ne se contentent plus de stades jeunes de Bivalves et ingèrent de plus en plus fréquemment des fragments de Bivalves, individus adultes et jeunes ; la méiofaune se trouve de plus en plus remplacée, dans leur régime, par les Amphipodes de petite taille et même par les Mysidacés.

Durant l'hiver, le régime alimentaire du groupe 0, ne se modifie pas quant à la nature des proies, mais, en règle générale, un indice de vacuité plus bas, une fréquence et un pourcentage en nombre plus élevés, traduisent chez les individus du groupe 0 une activité plus intense que celle des individus plus âgés.

Au printemps, ces individus immatures (groupe 1) consomment les mêmes catégories de proies que les adultes, mais le pourcentage numérique de celles-ci est d'autant plus élevé que les proies sont plus petites. Au cours de l'été, les individus d'un an tendent à acquérir le régime alimentaire des individus adultes. Le nombre de proies volumineuses se multiplie pendant l'automne, saison au cours de laquelle, dans la zone la plus profonde des sables « gris », les histogrammes du groupe 1 et des adultes sont voisins. Cette similitude se poursuit en hiver.

Chez les adultes, le nombre de proies adultes ingérées entières ou à l'état de fragments est toujours plus élevé. Seuls les adultes sont capables de se nourrir des Polychètes adultes *Nephtys hombergi*, *Diopatra neapolitana*, *Stylarioides monilifer*, *Lanice conchylega*, des pieds volumineux de Bivalves déjà signalés, des *Ampelisca spinipes*.

Ainsi, comme l'a montré YASUDA (1960 a et b) pour les poissons carnivores et les jeunes poissons, la taille de la proie est proportionnelle à la taille du prédateur et plus spécialement à la largeur de sa bouche. BURDAK (1968) a précisé ces notions en mettant en évidence la proportionnalité qui existe entre la croissance de la mâchoire et la croissance générale, les modifications des os de la mâchoire étant d'autant plus importantes que l'individu grandit plus vite. C'est pourquoi seuls les individus du groupe 0 sont limités dans le choix de leurs proies, les individus du groupe 1 et les adultes pouvant continuer à ingérer les proies que consomme le groupe 0 tout en enrichissant leur régime de proies nouvelles. De ce fait, la nature faunistique des proies varie peu et, pour un même niveau bathymétrique, les variations saisonnières sont dues aux différences numériques des diverses catégories de proies ingérées, ces différences numériques résultant directement de la taille des proies et de celle du prédateur. Il est alors possible de définir trois types de régimes alimentaires en fonction de l'âge du Cèteau et caractérisés par les étapes suivantes : ingestion de fragments d'Invertébrés, ingestion d'individus juvéniles et ingestion d'adultes.

- 1) Cèteaux du groupe 0 : fragments de Polychètes, stades jeunes de Bivalves, méiofaune, Petits Amphipodes.
- 2) Cèteaux du groupe 1 : individus juvéniles de Polychètes, stades jeunes et fragments de Bivalves, Amphipodes variés, Cumacés.
- 3) Cèteaux adultes : Coelentérés, Polychètes, Bivalves (adultes et fragments d'adultes), Amphipodes, Cumacés, Echinodermes (fragments).

Or, on a vu que les individus du groupe 0 grandissent très vite puisqu'ils peuvent atteindre 12,8 cm dès le premier hiver qui suit leur recrutement pour une longueur totale de 15,5 cm chez les individus du groupe 1 et 19,9 cm chez les adultes. De fait, l'examen des variations saisonnières d'alimentation en fonction de l'âge et du niveau bathymétrique a montré que les changements qualitatif et quantitatif de nourriture se faisaient au cours de l'automne, c'est-à-dire alors que s'achève la période de croissance la plus rapide de l'individu. Ainsi, le régime alimentaire type 0 ne couvre que deux saisons ; dès l'hiver le groupe 0 tend vers le régime alimentaire type 1 qu'il manifestera pleinement lors de la reprise d'alimentation du printemps. A l'automne suivant, c'est-à-dire avant l'arrêt de croissance hivernal et la crise de la puberté, les individus immatures du groupe 1, qui achèvent leur croissance annuelle, commencent à s'alimenter comme des adultes.

Le sexe et état de maturité sexuelle.

Compte tenu des différences numériques relevées dans les captures entre le nombre d'individus mâles et femelles, et des différences de comportement diurne et nocturne relevées, la comparaison des pourcentages en nombre et des fréquences des proies dans les deux sexes montre que les individus immatures ont le même comportement prédateur quel que soit le sexe.

Des différences notables se manifestent chez les individus adultes. Au printemps, malgré un taux de masculinité de 0,54 dans la zone littorale et une alimentation diurne chez les mâles, la presque totalité des Polychètes correspond aux captures des femelles ( $C_n = 75,7$  chez les femelles pour un total  $C_n = 80,8$ ) alors que les mâles chassent davantage les petites proies (Mollusques juv., Copépodes planctoniques, méiofaune, Mysidacés et larves de Poissons). En été, l'ingestion des Actinies que nous avons considérée comme étant le signe d'une alimentation moins active est exclusivement le fait des mâles. En automne, l'alimentation des mâles est réduite en fréquence et en nombre. Ces modifications peuvent traduire un comportement diurne et nocturne différent, elles se calquent également sur les modalités de la reproduction : alimentation importante des deux sexes pendant la période de maturation sexuelle, migration génétique de type catadrome et recul hivernal affectant d'abord les mâles. L'ingestion de nombreux Polychètes et fragments de Bivalves adultes traduit une chasse plus passive chez les femelles, mais couvrant certainement de gros besoins énergétiques, ce type d'alimentation étant permis par un rapprochement côtier plus long dans le temps pour les femelles puisqu'il peut reprendre en automne.

De l'analyse des variations saisonnières d'alimentation il ressort que la population de Cèteaux effectue, quand les conditions de milieu le permettent, des déplacements trophiques dans les sables « gris ». Ces déplacements sont de plus grande amplitude pour les individus adultes que pour les individus immatures, ceux-ci subissant d'autant moins le recul hivernal qu'ils sont plus jeunes. Grâce à une faune très riche en Invertébrés benthiques, ce biotope nourrit les individus immatures qui peuvent aussi satisfaire aux besoins d'une croissance somatique particulièrement rapide. Les individus adultes, pendant leur période de maturation sexuelle, et une partie des femelles après la période de reproduction, utilisent la faune abondante de la zone la plus littorale ; ils effectuent donc une véritable migration trophique de type anadrome vers les petits fonds de sables « gris ».

#### I. - Définition du comportement prédateur du Cèteau, *Dicologlossa cuneata* (Moreau).

L'ensemble de nos observations sur l'éthologie alimentaire du Cèteau montre que c'est un prédateur essentiellement nocturne d'Invertébrés benthiques et de fragments d'Invertébrés en épave. Grâce à la systématique précise à laquelle nous nous sommes attachée, il nous est possible de penser que c'est un prédateur de proies lentes ou immobiles et vivant sur le sédiment ou dans les couches superficielles de celui-ci. En effet, le Cèteau, même à l'état adulte, se montre incapable de fouiller le sédiment à la profondeur où s'enfouissent les Bivalves adultes, qui ne sont jamais ingérés entiers, mais après avoir été « déterrés » et écrasés par les engins de pêche. De même, les Amphipodes sont principalement des *Ampelisca*, *Harpinia*, *Argissa*, *Pariambus*, etc., c'est-à-dire des espèces soit tubicoles, soit fouisseuses superficielles, soit appartenant à l'épifaune ; les Natantia sont presque tous des Crangonidae donc benthiques ; les Cumacés sont abondants, alors que les Mysidacés sont rares. De façon générale, les espèces nageuses sont très faiblement représentées. Le Cèteau est aussi un prédateur essentiellement opportuniste puisque ses variations saisonnières d'alimentation peuvent provenir de modifications de la faune d'Invertébrés benthiques, et que, lors des déplacements bathymétriques qui lui sont imposés par les fluctuations hydrologiques, il s'adapte à la nourriture trouvée *in situ*. Toutefois, quand les conditions de milieu le permettent, il recherche les petits fonds qui lui offrent la faune la plus abondante.

Comme VEGAS-VELEZ (1972), nous pensons qu'il serait bon de définir, sur des critères précis, l'utilisation des termes proies préférentielles, secondaires et accessoires. L'étude de l'alimentation saisonnière du Cèteau en fonction de l'âge des individus et de la profondeur à laquelle se pratique la pêche montre que des variations sensibles peuvent intervenir. On comprend alors que pour DE GROOT (1971), le Cèteau soit un prédateur de Polychètes et de Bivalves, alors que, pour SORBE (1972), c'est un prédateur d'Amphipodes.

Le Cèteau étant un prédateur chez lequel la nature systématique des proies ne varie pas lors du passage de l'alimentation juvénile à l'alimentation adulte, nous pensons qu'il conviendrait de

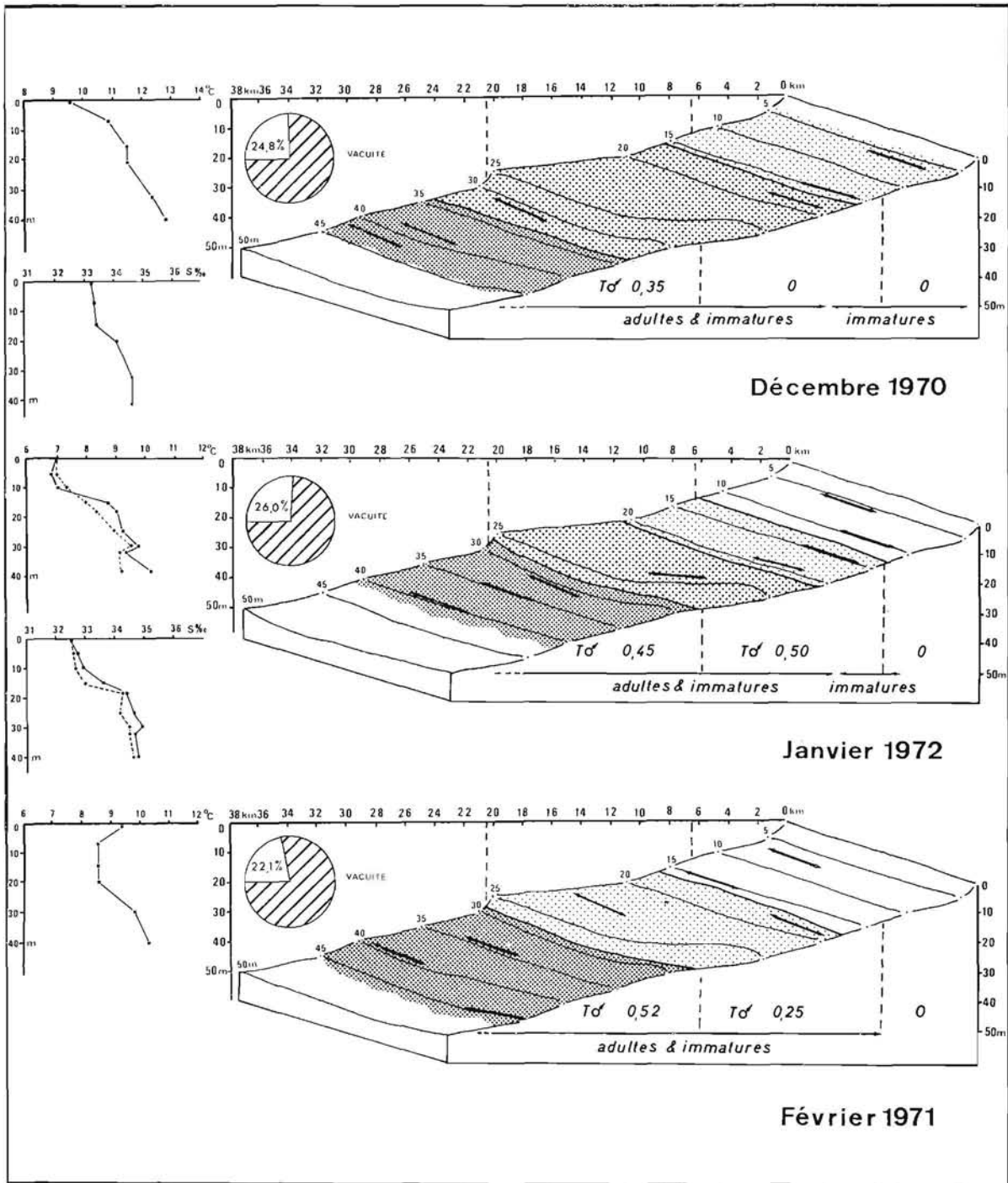


FIG. 9. — Profils topographiques de l'hiver (légende: se reporter figure 6).

réserver le terme de proies préférentielles aux catégories d'Invertébrés qui atteignent les plus forts pourcentages en nombre et fréquences quels que soient l'âge et le niveau bathymétrique. Ainsi, les Polychètes, les Bivalves et les Amphipodes deviennent proies préférentielles, les Cœlentérés, les Copépodes planctoniques, la méiofaune, les Cumacés et les Echinodermes qui peuvent atteindre de forts indices selon la saison, seraient proies secondaires.

D'après son éthologie alimentaire et ses structures anatomiques (nombre de branchiospines et longueur relative de l'intestin par rapport à la longueur standard de l'individu  $LI/Ls = 1,01$ ), le Cèteau se classe parmi les Poissons benthophages carnivores polyphages, tels qu'ils ont été définis par VEGAS-VELEZ (*op. cit.*).

Il convient de noter également que le nombre moyen de proies par estomac  $N_m$  est d'autant plus faible que le volume des proies ingérées est plus important. Cette constatation fait ressortir l'intervention probable du phénomène de « satiété » déjà étudié par d'autres auteurs, notamment KEAST et WELSH (1968). A cette observation peut se relier le taux de vacuité important dû au parasitisme par les Nématodes.

Enfin, il faut préciser qu'il n'a pas été observé d'ingestion de sédiment. La quantité de sable trouvée dans les estomacs a toujours pu être mise en relation avec la présence de Polychètes ; elle provient soit de la digestion de Polychètes qui ingèrent du sable, soit de la digestion de tube de Polychètes.

### **Conclusion.**

Dans son étude sur la biologie du Cèteau, FOREST (*op. cit.*) donne, avec une bibliographie détaillée, la répartition géographique de cette espèce en Atlantique et précise que c'est une espèce à tendance thermophile. Dans le golfe de Gascogne, le Cèteau ne semble pas transgresser l'isotherme  $9^{\circ}\text{C}$  ; de ce fait, ses populations les plus denses se situent dans la zone sud-Gascogne, même s'il est pêché jusqu'aux Sables-d'Olonne. A ce seuil de tolérance thermique se surimpose un seuil de tolérance d'ordre hydrodynamique. Si les différences d'importance des apports relevées dans deux de ses principales aires de distribution (Maroc : COLLIGNON, 1969 et 1971 ; golfe de Gascogne : SORBE 1972, et FOREST, 1974) montrent que c'est un poisson de fonds relativement faibles, les observations faites dans le sud du golfe de Gascogne permettent de constater que ses secteurs de pêche se situent rarement au voisinage de la zone de déferlement et qu'ils sont d'autant moins proches du rivage que le plateau continental devient plus étroit. De la même façon, grâce au travail de MAURIN (1968), il apparaît que, sur les côtes du Maroc, ses populations les plus denses se localisent dans la région sud, c'est-à-dire, dès que s'élargit le plateau continental. Son biotope optimal correspond donc aux petits fonds des aires géographiques à plateau continental large et par suite, les types sédimentaires dominants de son habitat sont les sables fins plus ou moins envasés, bien que ses marges de tolérance, en ce qui concerne la granulométrie, aillent depuis les vases jusqu'aux sables moyens. Ainsi, le secteur sud-ouest de l'île d'Oléron lui offre le cadre écologique qui lui est le plus favorable, ce secteur étant, de plus, enrichi par les apports de la Gironde (NIAUSSAT et BURCART, 1963 ; ALLEN et coll., 1971).

L'analyse numérique de la composition de la population en fonction de l'âge des Cèteaux et de la saison a permis de situer, à l'intérieur du secteur sud-ouest de l'île d'Oléron et plus précisément des sables « gris », l'existence d'une « nursery » de Cèteaux. L'étude des déplacements bathymétriques saisonniers a montré que les individus immatures n'effectuent, avant d'atteindre l'âge adulte, que des déplacements limités à l'intérieur de ce secteur. Grâce à une croissance très rapide, ils atteignent la taille marchande avant leur première reproduction. S'ajoutant aux adultes, ils contribuent grandement par leur nombre à accroître l'importance du tonnage de Cèteaux débarqués à La Cotinière.

Les causes des déplacements bathymétriques saisonniers se sont révélées liées à un ensemble complexe de facteurs parmi lesquels nous avons pu mettre en évidence l'importance des conditions hydrologiques et hydrodynamiques, la quantité et la qualité de la nourriture offerte, l'âge des Cèteaux, leur rythme d'alimentation, le sexe et l'état de maturité sexuelle.

Deux types de déplacements bathymétriques saisonniers sont rendus possibles ou imposés à toutes les classes d'âge par les modifications des conditions hydrologiques et hydrodynamiques. Il



s'agit du rapprochement côtier printanier dû au réchauffement des eaux et du recul hivernal lié au refroidissement des eaux côtières et à l'intensification de l'agitation des eaux.

Ces modifications du milieu conditionnent les différences de densité du prédateur selon le niveau bathymétrique et la saison mais également, la répartition et la nature des proies suivant un gradient hydrodynamique. Ceci ressort de l'analyse des facteurs externes des variations d'alimentation du Cèteau. Dans le sens de l'atténuation de ce gradient, c'est-à-dire depuis le rivage vers le large, les proies les plus abondantes sont les fragments de Bivalves d'abord, ensuite les Polychètes, et enfin les Amphipodes ; de ce fait, le niveau bathymétrique du maximum d'abondance de ces trois catégories de proies se déplace en fonction de la saison. De plus, il est apparu que cette disponibilité des proies peut varier en fonction du cycle biologique des Invertébrés benthiques. L'examen des facteurs internes de ces variations d'alimentation, parmi lesquels ont été retenus la taille, le sexe et l'état de maturité sexuelle, montrent que l'acquisition de l'alimentation adulte se fait en trois étapes caractérisées par l'ingestion de très petites proies ou de fragments de proies, l'ingestion d'individus juvéniles de ces mêmes proies et enfin l'ingestion d'individus adultes ou de fragments de ces individus. Ces changements s'effectuent au cours de l'automne, c'est-à-dire après la période de croissance maximale du Cèteau. Étudiés en fonction de l'âge, du sexe et de l'état de maturité sexuelle des Cèteaux, la nature faunistique et le nombre des proies ingérées mettent en lumière l'importance des ressources alimentaires offertes par les sables « gris ». Leur utilisation est également révélée par l'examen des variations du coefficient de vacuité, variations traduisant l'existence d'un rythme trophique, nocturne ou nocturne et diurne selon la saison.

L'ensemble de ces observations montre la possibilité de migrations trophiques de type anadrome à l'intérieur des sables « gris ». Elles se font à la faveur du rapprochement côtier et permettent aux Cèteaux, quel que soit leur âge, de gagner la zone littorale où la quantité de nourriture offerte est la plus importante. Les individus immatures effectuent ces déplacements dans le sens du réchauffement tant que les conditions hydrologiques ne se modifient pas et jusqu'à la période de la puberté c'est-à-dire jusqu'à ce qu'ils atteignent deux ans (longueur totale : 17,5 cm pour les mâles et 18,6 cm pour les femelles).

Les adultes effectuent le même type de migration trophique : ce déplacement est net au printemps et, pour les femelles essentiellement, en automne. Cependant, chez les adultes, de profondes perturbations entraînées par la maturation sexuelle et la reproduction interviennent. En effet, au terme du rapprochement printanier, les adultes tendent à quitter les sables « gris », les mâles se déplaçant les premiers. Ce déplacement se fait dans le sens inverse de celui lié au réchauffement des eaux, dès le début de la période de reproduction, il correspond à une migration génétique de type catadrome dont le facteur déterminant est la fin de la maturation sexuelle.

Il apparaît que le Cèteau, *Dicologlossa cuneata* (MOREAU), effectue trois types de déplacements bathymétriques saisonniers dans le secteur sud-ouest de l'île d'Oléron. Il s'agit de migrations holobiotiques thalassobies (*sensu* FAGE et FONTAINE, 1958). Elles ont été mises en évidence à l'intérieur des sables « gris » grâce à la distinction de trois niveaux bathymétriques et d'hydrodynamisme existant au sein de ces sables et à la discrimination entre Cèteaux du recrutement de l'année, individus immatures d'un an et individus adultes. Les Cèteaux trouvent donc dans les sables « gris » un biotope éminemment favorable, où les individus immatures peuvent satisfaire aux besoins de leur croissance somatique et les adultes, à ceux de la maturation sexuelle.

Grâce à la précision systématique à laquelle nous nous sommes attachée, il nous a été possible de définir de façon aussi détaillée que possible le comportement prédateur du Cèteau. Par ses structures anatomiques et son éthologie alimentaire, il appartient au groupe des Poissons benthophages carnivores polyphages (VEGAS-VELEZ, 1972). C'est un prédateur essentiellement nocturne d'Invertébrés benthiques ou de fragments d'Invertébrés en épave, il chasse des proies lentes ou immobiles et superficielles, fragments de Bivalves, Polychètes et Amphipodes préférentiellement ; de ce fait, l'incidence de sa prédation sur la faune de Natantia, et plus particulièrement de Crevettes commerciales, est négligeable. Il s'adapte aux modifications de la faune d'Invertébrés benthiques grâce à son éclectisme, et aux modifications du milieu par ses déplacements bathymétriques. Enfin, il utilise avec le plus grand profit, les nombreux Invertébrés écrasés ou remis à la surface par les engins traînants comme en témoignent ses peuplements denses, son développement étant, de plus, favorisé par une croissance rapide et une maturité sexuelle précoce.

Station marine d'Endoume  
Antenne de La Rochelle  
C.R.E.O.  
LA ROCHELLE



## APPENDICE

### Index systématique des diverses proies ingérées par le Céteau

Fragments végétaux et graines

#### Coelentérés

Polypes d'Hydraires et méduses

Actinies Edwardsiidae

#### Cténaires

*Beroë* sp. (?)

#### Polychètes

Aphroditidae  
Hermioninae juv.  
Polynoïnae  
*Malmgrenia castanea* (?) Mc INTOSH  
*Harmothoe* sp.  
*Sigalion mathildae* (AUDOUIN et MILNE EDWARDS)  
*Sthenelais limicola* (ELHERS)  
Phyllodocidae  
*Phyllodoce groënlandica* OERSTED  
*Eteone* sp.  
*Mystides limbata* (SAINT-JOSEPH)  
*Nereis zonata* MALMGREN  
*Nereis succinea* LEUCKART  
*Nephtys* sp.  
*Nephtys hombergii* AUDOUIN et MILNE EDWARDS  
*Glycera* sp.  
*Glycera convoluta* KEFERSTLIN  
*Goniada* sp.  
*Glycinde nordmanni* (MALMGREN)  
*Onuphis* sp.

*Diopatra neapolitana* DELLE CHIAJE  
*Lumbriconereis* sp.  
*Lumbriconereis gracilis* EHLERS  
*Magelona* sp.  
*Magelona papillicornis* F. MÜLLER  
Spionidae  
*Spiophanes bombyx* (CLAPARÈDE)  
Chaetopteridae (tubes)  
*Stylarioides monilifer* DELLE CHIAJE  
*Diplocirrus glaucus* HAASE  
Capitellidae (*Mediomastus* sp. ?)  
Maldanidae  
*Clymene oerstedii* CLAPARÈDE  
*Owenia fusiformis* DELLE CHIAJE  
*Pectinaria koreni* (MALMGREN)  
*Ampharete grubei* MALMGREN  
*Melinna palmata* GRUBE  
*Lanice conchylega* (PALLAS)  
Trichobranchinae  
Quelques stades Métatrochophore

#### Bivalves (ind. juv. et fragments)

*Nucula turgida* juv. LECKENBY et MARSHALL  
*Modiolus* sp. juv.  
*Mysella bidentata* (MONTAGU)  
*Venus striatula* (DA COSTA)  
*Mactra corallina* (LINNÉ)  
*Spisula subtruncata* (DA COSTA)  
*Donax vittatus* (DA COSTA)

*Tellina fabula* GMELIN  
*Abra alba* (WOOD)  
*Pharus legumen* (LINNÉ)  
Solenidae  
*Cultellus pellucidus* (PENNANT)  
*Corbula gibba* (OLIVI)  
*Pandora* sp. juv.

#### Gastéropodes

Prosobranches sp. div. (ind. juv.)  
*Nassa* sp., juv.

*Philine quadripartita* ASCANIUS

### Microfaune et microflore

Ostracodes, Foraminifères, Harpactiroïdes, Echinodères, Diatomées benthiques  
Copépodes planctoniques (non déterminés)

#### Mysidacés

*Gastrosaccus spinifer* (GOËS)  
*Gastrosaccus normani* (G.O. SARS)

*Schistomys kervillei* (G.O. SARS)  
*Paramysis spiritus* (NORMAN)

#### Amphipodes

*Hippomedon denticulatus* BATE  
*Orchomonella nana* KRÖYER  
*Ampelisca* sp. div.  
*Ampelisca brevicornis* (A. COSTA)  
*Ampelisca spinipes* A.J. BOECK  
*Argissa stebbingi* BONNIER  
*Bathyporeia* sp.  
*Bathyporeia pelagica* (BATE)  
*Urothoe grimaldi* var. *poseidonis* RIEBISH  
*Harpinia della vallei* CHEVREUX  
*Amphilocheus neapolitanus* DELLA VALLE  
*Amphilocheoides odontonyx* (BOECK)  
*Leucothoe imparicornis* NORMAN  
*Stenothoe* sp.  
*Stenothoe marina* (BATE)  
*Sextonia longirostris* CHEVREUX  
*Periculodes longimanus* (BATE et WESTWOD)

*Pontocrates arenarius* (BATE)  
*Pontocrates altamarinus* (BATE et WESTWOOD)  
*Monoculodes subnudus* (NORMAN)  
*Apherusa ovalipes* NORMAN et SCOTT  
*Apherusa jurinei* (MILNE-EDWARDS)  
*Atylus swammerdami* (MILNE-EDWARDS)  
*Atylus falcatus* (METZGER)  
*Eusirus longipes* BOECK  
*Cheirocratus sundevalli* (H. RATHKE)  
*Cheirocratus intermedius* O. SARS  
*Melita palmata* (MONTAGU)  
*Gammarus crinicornis* STOCK  
*Aura typica* KRÖYER  
*Microprototus maculatus* NORMAN  
*Photis longicaudata* (BATE et WESTWOOD)  
*Pariambus typicus inermis* MAYER

#### Cumacés

*Cumopsis fagei* BACESCO  
*Bodotria scorpioides* (MONTAGU)  
*Bodotria pulchella* (G.O. SARS)  
*Eocuma dollfusi* CALMAN  
*Eudorella truncatula* (SPENCE BATE)

*Pseudocuma longicornis* (SPENCE BATE)  
*Pseudocuma similis* G.O. SARS  
*Diastylis laevis* NORMAN  
*Diastylis bradyi* NORMAN

#### Décapodes Natantia

*Palaemon serratus* juv. (PENNANT)  
*Pandalina brevirostris* juv. (RATHKE)  
*Processa parva* HOLTHUIS

*Philocheras trispinosus* (HAILSTONE)  
*Philocheras bispinosus* (HAILSTONE)

#### Reptantia

*Macropipus* sp. juv.

#### Anomoures

*Anapagurus laevis* (?) juv. (BELL)

#### Crustacés divers

Larves Nauplius, Zoë, Cypris, larves de crustacés Pécararides (Mysidacés ?),  
larves de Natantia, larve Mégalope de Décapodes

Mues de Cirripèdes  
*Nebalia* sp.

*Idothea linearis* (LINNÉ)  
*Arcturella* sp.

#### Echinodermes

*Amphiura filiformis* (O.F. MÜLLER)  
*Acrocrida brachiata* (MONTAGU)

*Ophiura* sp. juv.

### Autres Invertébrés

Chaetognathes  
Némertes  
Phoronidiens

Pycnogonides *Anoplodactylus petiolatus* (KRÖYER)  
Insectes

### Poissons

Œufs, individus juvéniles, Soleidae juv.

\* Cet index restitue l'ordre systématique adopté pour les tableaux 1 à 9 placés en annexe.

### BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (G.P.), KLINGEBIEL (A.) et VIGNEAUX (M.), 1971. — Modalités de répartition des suspensions issues de l'estuaire de la Gironde sur le plateau continental atlantique. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **273**, p. 2211-2214.
- ALONCLE (H.) et DELAPORTE (F.), 1970. — Populations et activité de *Thunnus alalunga* de l'Atlantique N.E. étudiées en fonction du parasitisme stomacal. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **34** (3), p. 297-300.
- ARBAULT (S.) et BOUTIN (N.), 1968. — Ichthyoplancton. Oeufs et larves de poissons téléostéens dans le golfe de Gascogne en 1964. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **32** (4), p. 413-476.
- ARBAULT (S.) et LACROIX-BOUTIN (N.), 1969. — Epoques et aires de ponte des poissons téléostéens du golfe de Gascogne en 1965-1966 (œufs et larves). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (2), p. 181-202.
- BERTIN (L.), 1958 a. — Appareil digestif, in : *Traité de Zoologie*, publié sous la direction de P.P. GRASSE. — Paris, MASSON. Agnathes et Poissons, **13** (2), p. 1248-1302.  
— 1958 b. — Sexualité et fécondation, in : *Traité de Zoologie*, publié sous la direction de P.P. GRASSE. — *Ibid.*, **13** (2), p. 1584-1652.
- BURDAK (V.D.), 1968. — Changes in the relation size of the jaw apparatus in Fishes in relation to age. — *Probl. Ichthyol.*, **8** (6), p. 870-873.
- CADDY (J.F.), 1973. — Underwater observations on tracks of dredges and trawls and some effects of dredging on a scallop ground. — *J. Fish. Res. Board Can.*, **30**, p. 173-180.
- CARALP (M.), KLINGEBIEL (A.), LATOUCHE (C.), MOYES (J.), PRIUD'HOMME (R.) et coll., 1972. — Bilan cartographique des études effectuées sur le plateau continental aquitain au 28 février 1972. — *Bull. Inst. Géol. Bassin Aquitaine*, Numéro spécial, 25 p., 13 cartes.
- COLLIGNON (J.), 1969. — Première note sur le peuplement en poissons benthiques du plateau continental atlantique marocain. — *Bull. Inst. Pêches marit.*, Maroc, **17**, p. 11-44.  
— 1971. — Les poissons benthiques du plateau continental marocain : 2<sup>e</sup> note : le peuplement des sables côtiers. — *Ibid.*, **18**, p. 37-69.
- CHABANAUD (P.), 1927. — Les Soles de l'Atlantique Oriental Nord et des mers adjacentes. — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, **488**, 68 p.
- DIEUZEIDE (R.), NOVELLA (M.) et ROLAND (J.), 1955. — Catalogue des Poissons des côtes algériennes. — III. — *Bull. Trav. Sta. aquic. Pêche Castiglione*, n<sup>o</sup> 116 sér., **6**, 384 p.
- FAGE (L.) et FONTAINE (M.), 1958. — Migrations, in : *Traité de Zoologie*, publié sous la direction de P.P. GRASSE. — Paris, MASSON. Agnathes et Poissons, **13** (3), p. 1850-1884.
- FOREST (A.), 1974. — Contribution à l'étude de la biologie et de la pêche du Cèteau, *Dicologlossa cuneata* (MOREAU) dans le sud du golfe de Gascogne. — Thèse spécialité, U.E.R. Sciences de la Mer et de l'environnement, Univ. Aix-Marseille, 114 p.
- GROOT (S.J. DE), 1971. — On the interrelationships between morphology of the alimentary tract, food and feeding behaviour in Flatfishes. — *Neth. J. Sea Res.*, **5** (2), p. 121-196.
- KEAST (A.) et WELSH (L.), 1968. — Daily feeding periodicities, food uptake rates and dietary changes with hour of day in some lake Fishes. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, **25** (6), p. 1133-1144.
- KRUUK (H.), 1963. — Diurnal periodicity in the activity of the common sole, *Solea vulgaris* QUENSEL. — *Neth. J. Sea Res.*, **2** (1), p. 1-28.
- LAGARDÈRE (F.), 1971. — Les fonds de pêche de la côte ouest de l'île d'Oléron. Cartographie bionomique. III. — Les peuplements benthiques. — *Téthys*, **3** (3), p. 507-538.

- LATOUCHE (C.), 1971. — Les argiles des bassins alluvionnaires aquitains et des dépendances océaniques. Contribution à l'étude d'un environnement. — Thèse Doctorat d'état ès Sciences naturelles, t. 1, 415 p., t. 2, 96 pl.
- LONGÈRE (P.) et DOREL (D.), 1970. — Etude des sédiments meubles de la vase de la Gironde et des régions avoisnantes. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **34** (2), p. 233-256.
- MAURIN (C.), 1968. — Ecologie ichthyologique des fonds chalutables atlantiques (de la baie ibéro-marocaine à la Mauritanie) et de la Méditerranée occidentale. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **32** (1), p. 1-147.
- NIAUSSAT (P.M.) et BOUCART (R.), 1963. — Importance des courants locaux, au nord de l'embouchure de la Gironde comme cause éventuelle d'accumulation du phytoplancton. — *Cah. océanogr.*, 15<sup>e</sup> année, **8**, p. 525-526.
- PITT (T.K.), 1973. — Food of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) from the Grand Bank, Newfoundland. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, **30**, p. 1261-1273.
- SORBE (J.C.), 1972. — Ecologie et éthologie alimentaire de l'ichthyofaune chalutable du plateau continental sud-Gascogne. — Thèse spécialité, U.E.R. Sciences de la Mer et de l'Environnement, Univ. Aix-Marseille, 125 p.
- VEGAS-VELEZ (M.), 1972. — Contribution à l'étude de l'appareil digestif des Téléostéens. Rapports avec l'éthologie alimentaire. — Thèse Doctorat d'état ès Sciences naturelles, Univ. Aix-Marseille, n° C.N.R.S. : A.O. 7618, 206 p.
- VINCENT (A.), 1973. — Les variations de la situation thermique dans le golfe de Gascogne en 1969 et 1970. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **37** (1), p. 5-18.
- VINCENT (A.) et KURC (G.), 1969. — Les variations de la situation thermique dans le golfe de Gascogne et leur incidence sur l'écologie de la pêche de la sardine en 1968. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (2), p. 203-212.
- YASUDA (F.), 1960 a. — The feeding mechanism in young fish. — *Rec. oceanogr. Works, Japan* **5** (2), p. 133-138.  
— 1960 b. — The feeding mechanism in some carnivorous fishes. — *Ibid.*, **5** (2), p. 153-160.

**ANNEXE**

---





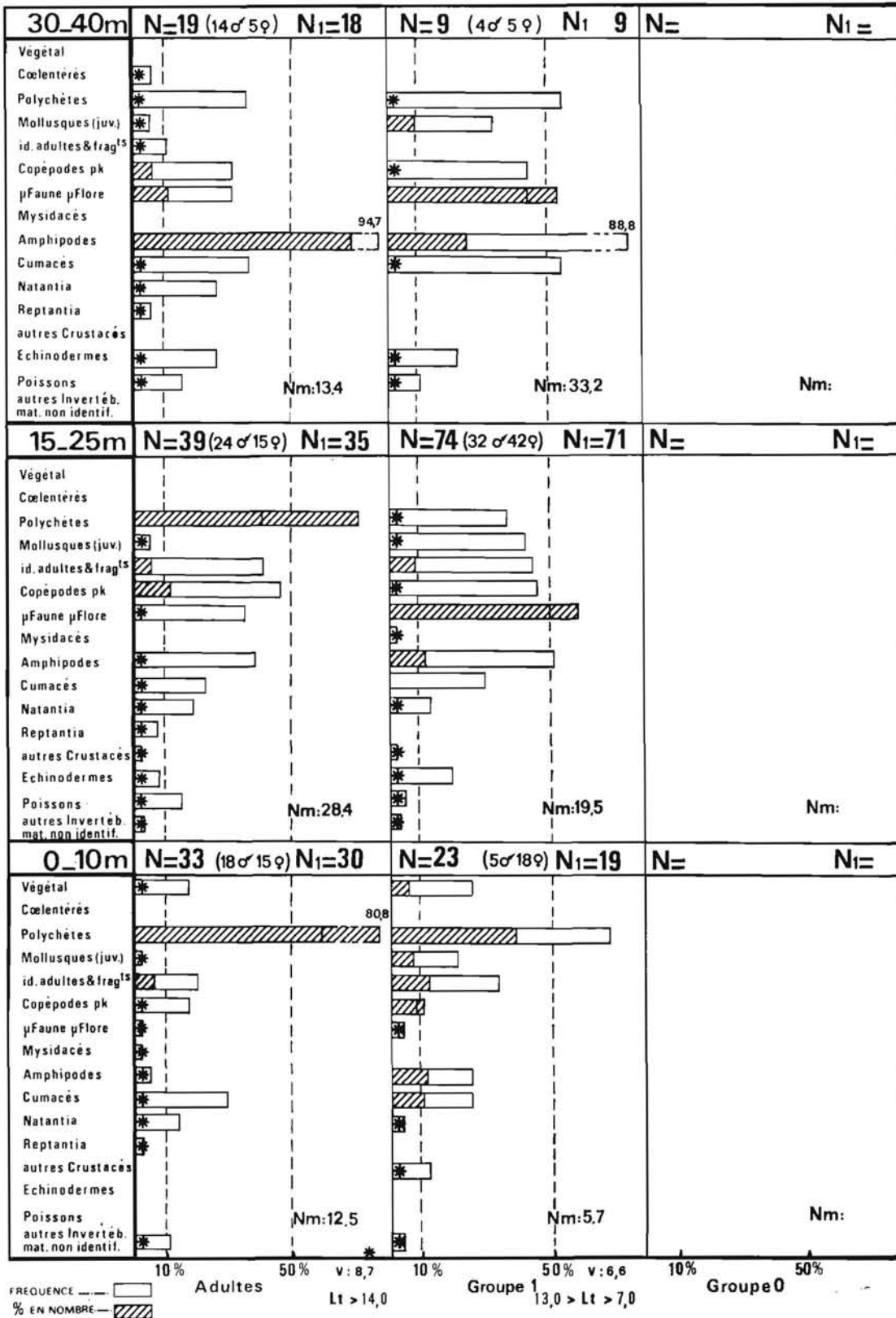
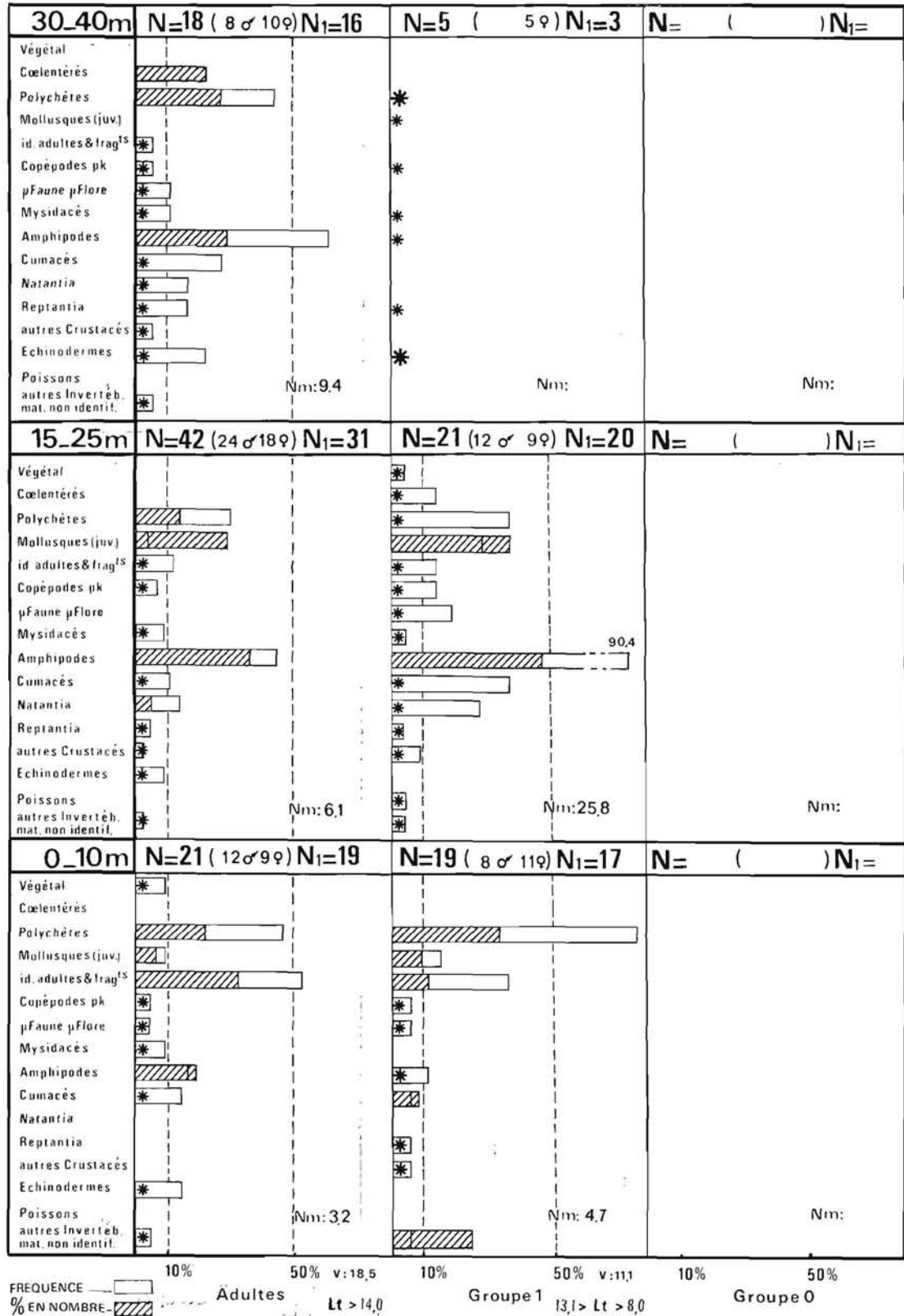
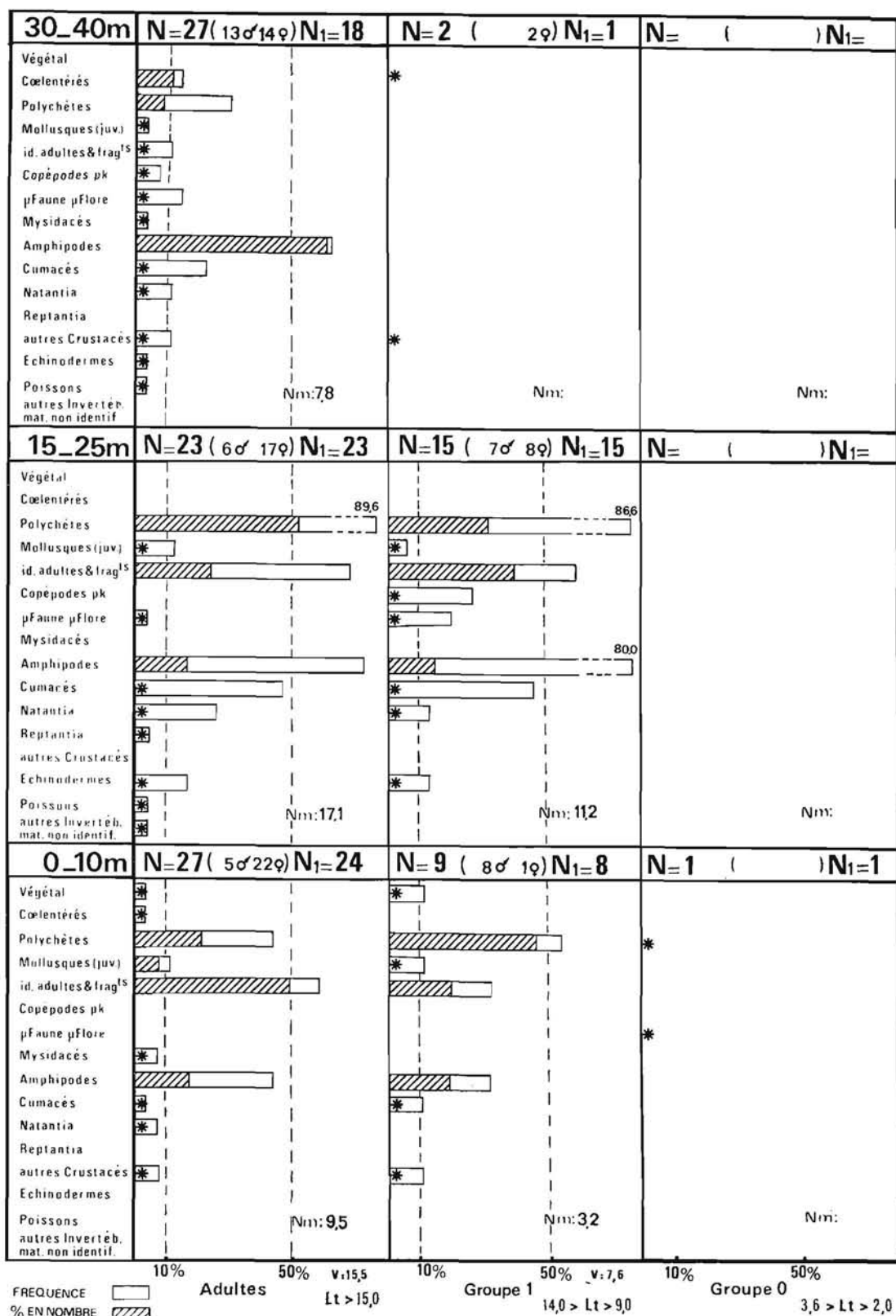


TABLE 1. — Mai 1971 (\* : pourcentage en nombre inférieur à 5%).



TABL. 2. — Juin 1972 (\* : pourcentage en nombre inférieur à 5% ou moins de 5 estomacs pleins).



TABL. 3. — Juillet 1971 (\* : pourcentage en nombre inférieur à 5% ou moins de 5 estomacs pleins).

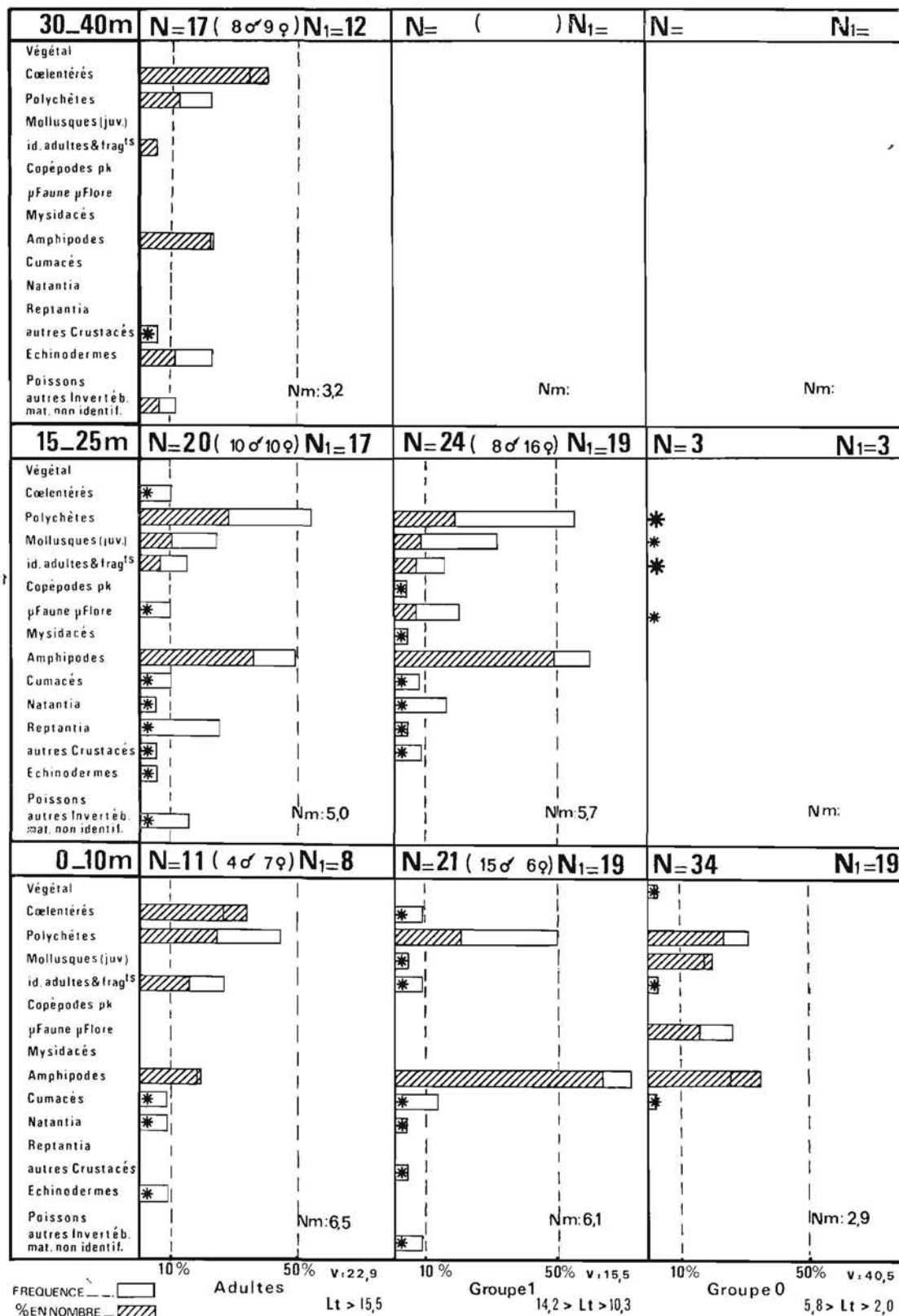


TABLE 4. — Août 1971 (\* : pourcentage en nombre inférieur à 5% ou moins de 5 estomacs pleins).

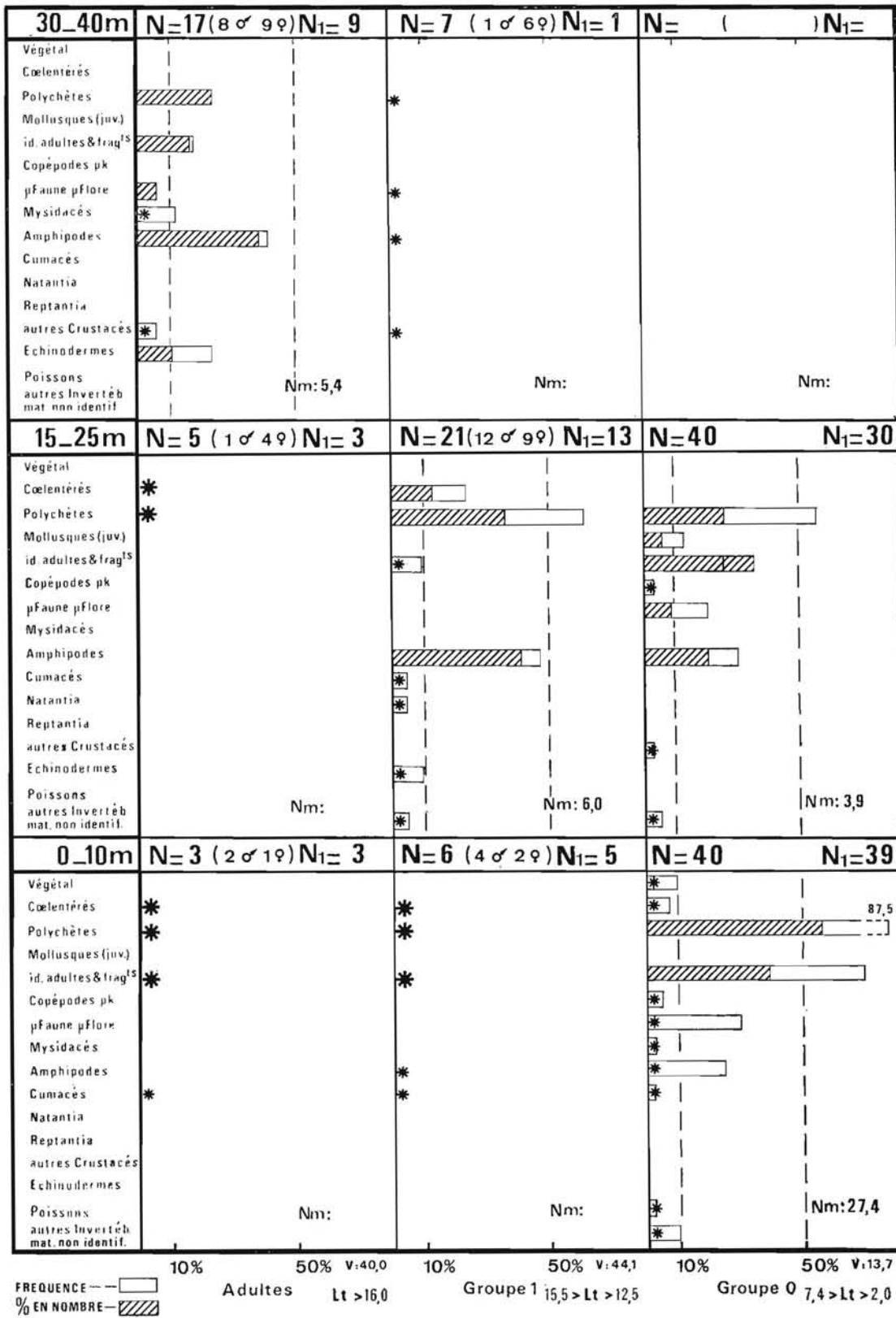
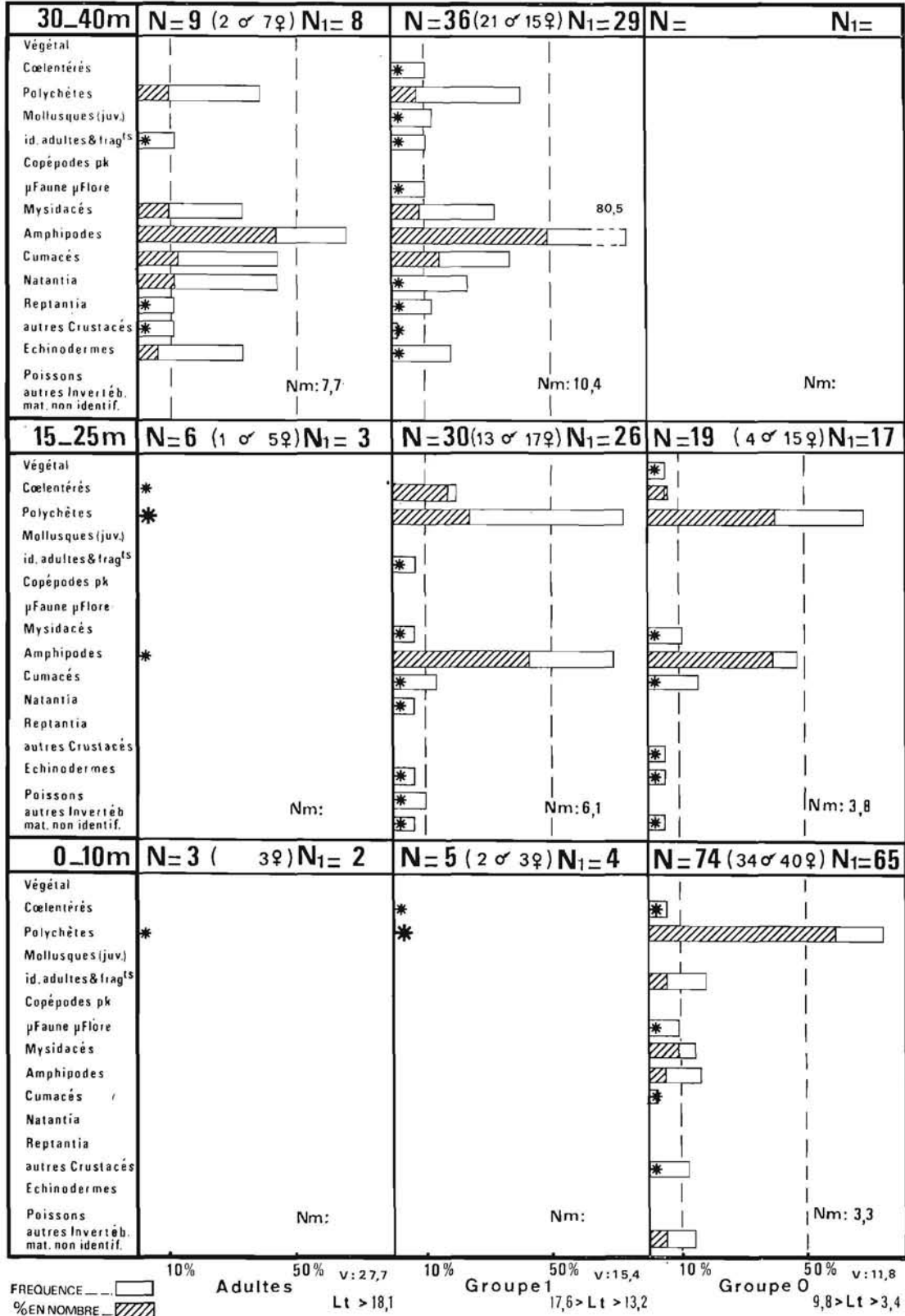
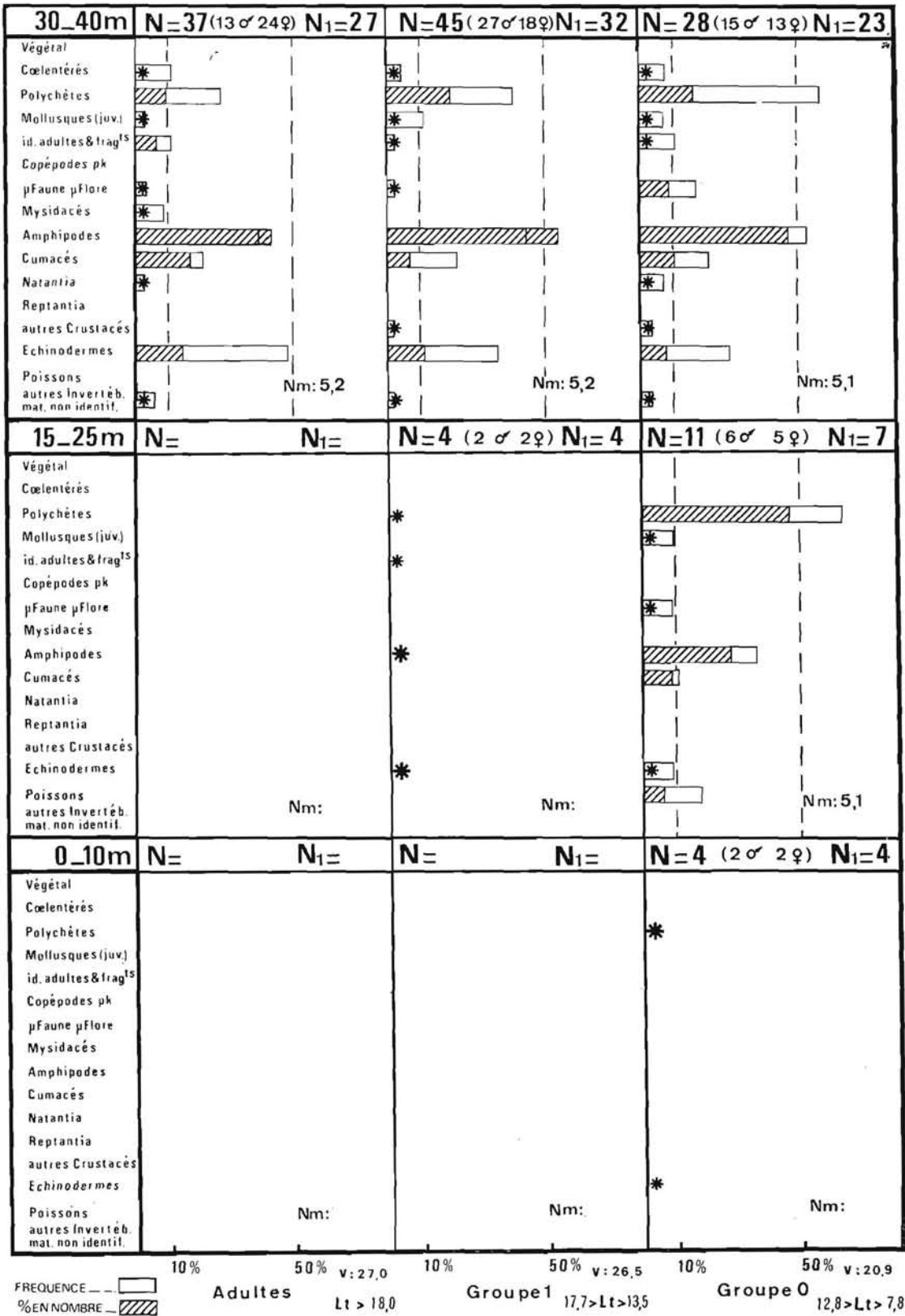


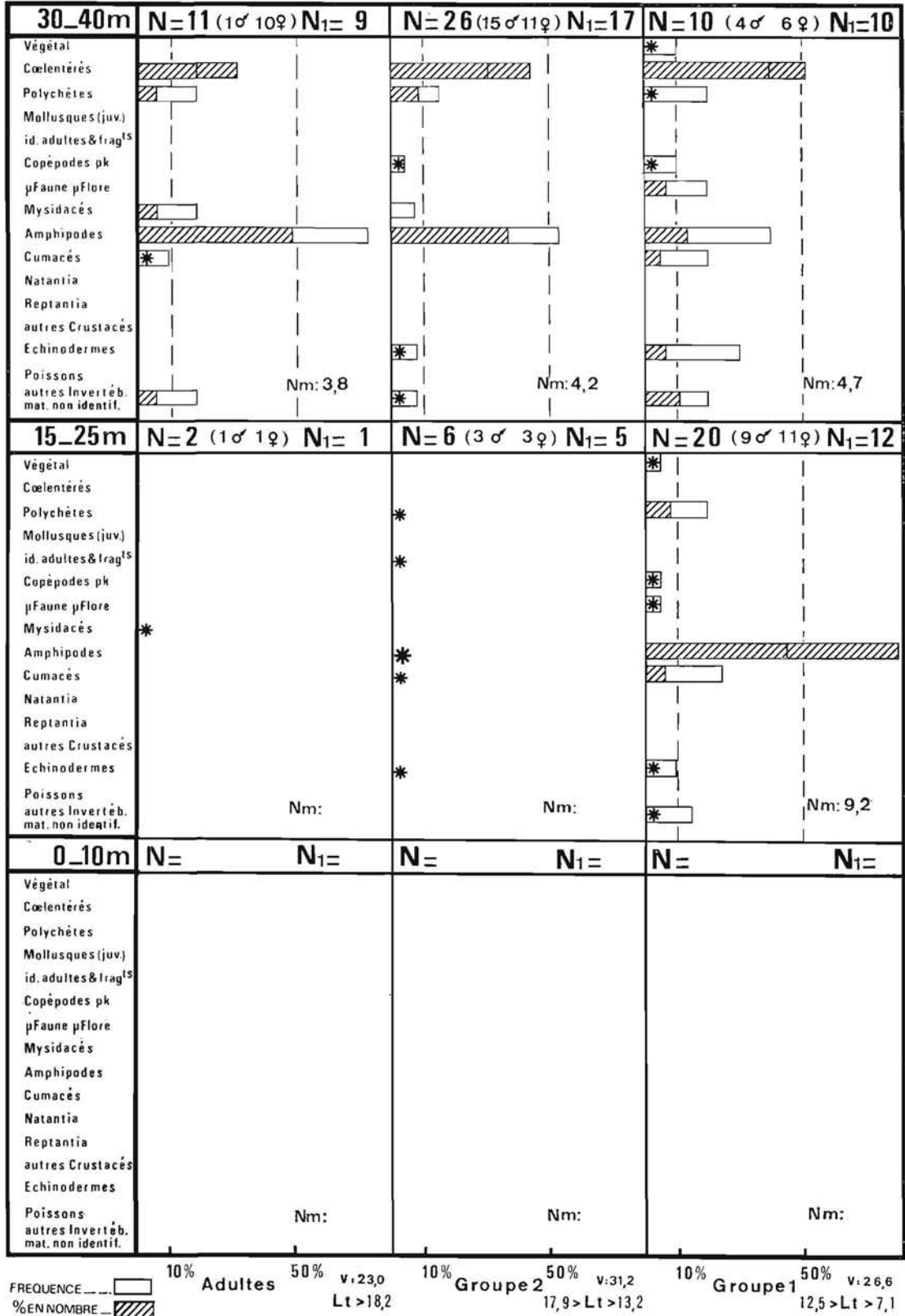
TABLE 5. — Septembre 1971 (\* : pourcentage en nombre inférieur à 5% ou moins de 5 estomacs pleins).



TABL. 6. — Octobre 1971 (\* : pourcentage en nombre inférieur à 5% ou moins de 5 estomacs pleins).



TABL. 7. — Décembre 1970 (\*: pourcentage en nombre inférieur à 5% ou moins de 5 estomacs pleins).



TABL. 8. — Janvier 1972 (\* : pourcentage en nombre inférieur à 5% ou moins de 5 estomacs pleins).



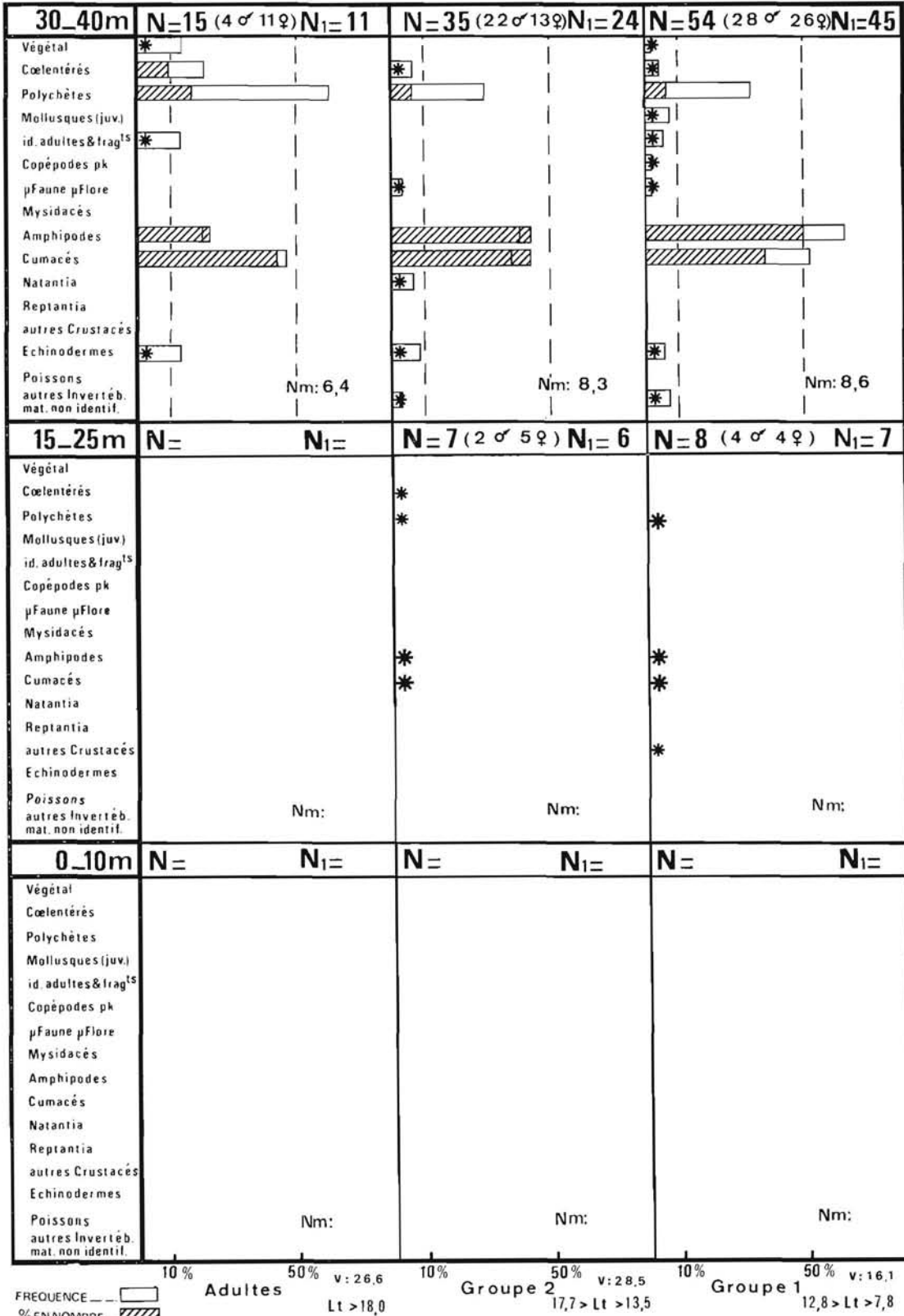


TABLEAU 9. — Février 1971 (\* : pourcentage en nombre inférieur à 5% ou moins de 5 estomacs pleins).