

ANNEXE 4

ETUDE DU REGIME ALIMENTAIRE DE *BERYX SPLENDENS* SUR LES MONTS SOUS-MARINS DE NOUVELLE-CALEDONIE

LEHODEY P., DI MATTEO A., GRANDPERRIN R., HOFFSCHIR C.,
NAUGES C. et J. RIVATON

Au total, 4806 estomacs ont été analysés. Ils proviennent des 3 monts B, D et K échantillonnés tout au long des campagnes scientifiques BERYX, entre octobre 1991 et octobre 1992, à des profondeurs comprises entre 500 et 850 m.

MATERIEL ET METHODE

Les estomacs ont été conservés congelés. Par rapport à une conservation dans l'alcool, la congélation présente l'avantage d'éviter la dissolution des otolithes. Or, celles-ci ont été largement utilisées dans le dénombrement et l'identification des poissons-proies car elles étaient présentes en grand nombre dans les estomacs. Dans la mesure du possible, les proies ont été identifiées jusqu'au niveau taxonomique le plus bas. Elles ont été comptées et pesées (poids humide), les indications étant reportées sur des fiches individuelles puis saisies sur ordinateur. L'identification des poissons et des otolithes saggitae a été confiée à M. RIVATON ; une collection de référence des principales espèces de crevettes a été transmise, pour vérification d'identification, à M. CROSNIER, à l'Antenne ORSTOM du Muséum national d'Histoire naturelle. De même que les otolithes, les becs de céphalopodes sont nombreux dans les contenus stomacaux ; ils ont servi à dénombrer les céphalopodes mais n'ont pas été utilisés pour les déterminations spécifiques. Otolithes et becs se présentant toujours par paires dans les organismes, leur nombre a été divisé par deux pour obtenir le nombre de proies dont ils proviennent, en majorant d'une unité les effectifs impairs. Le nombre de poissons-proies et de céphalopodes-proies a donc été obtenu en sommant le nombre de proies entières et la moitié du nombre de pièces dures. Pour chaque catégorie de proie, le nombre (N), le poids humide (P) et fréquence d'occurrence (F) ont été calculés et exprimés en pourcentages :

N% = pourcentage du nombre N d'individus d'une catégorie de proies par rapport au nombre total de proies,

P% = pourcentage du poids P d'une catégorie de proies par rapport au poids total des proies,

F% = pourcentage d'occurrence F d'une catégorie de proies par rapport au nombre total d'estomacs contenant de la nourriture.

Ces pourcentages sont classiquement utilisés dans les études de régimes alimentaires. Ils sont complémentaires et doivent être analysés conjointement car, pris séparément, chacun d'eux altérerait l'information. En effet, le pourcentage en nombre donne trop d'importance aux petites proies par rapports aux proies plus volumineuses ; le pourcentage en poids ne tient pas compte des proies comptabilisées d'après les restes de pièces squelettiques ; enfin, le pourcentage d'occurrence ne tient compte ni du nombre ni du poids des proies. Pour faciliter l'analyse, différents auteurs (HUREAU, 1970 ; PINKAS *et al.*, 1971 ; ZANDER, 1982) ont combiné ces pourcentages sous forme d'indices. Ces indices tendant malgré tout à favoriser l'un ou l'autre des pourcentages, certains auteurs (ROSECCHI *et al.*, 1988) ont jugé nécessaire de les prendre tous en compte, ce qui finalement ne va pas dans le sens de la simplification recherchée au départ. Dans ces conditions, l'analyse du régime alimentaire des *Beryx* a été réalisée à partir des seuls pourcentages N%, P% et F%.

Les longueurs des *Beryx* échantillonnés sont comprises entre 13 à 55 cm. L'étude des influences du sexe, de la saison, de la profondeur de capture et du mont sur leur alimentation a été réalisée en tenant compte du fait que le régime alimentaire est susceptible de varier avec la taille. En conséquence, les longueurs ont été regroupées en quatre classes de tailles : inférieures à 31 cm, 31-35 cm, 36-40 cm, supérieures à 40 cm.

L'analyse des résultats a fait l'objet de tests statistiques (analyse de variance, test t de Student, χ^2 , comparaisons de pourcentages).

RESULTATS

Analyse globale

La liste complète des proies identifiées dans les contenus stomacaux de *Beryx splendens* est fournie en annexe ; le tableau 1 correspond à une liste réduite après regroupement par genres et par catégories de proies pour lesquelles l'effectif total est supérieur à 10. Sur les 4806 contenus stomacaux analysés 655 (13,6%) étaient vides. Cette valeur faible peut en partie être attribuée au fait que malgré la décompression subie lors de la remontée de la palangre, le gonflement de la

vessie gazeuse de *Beryx splendens* n'est pas suffisant pour comprimer l'estomac et entraîner la régurgitation. Par ailleurs, la prise en compte, en tant que proies, des becs de céphalopodes et des otolithes réduit considérablement le taux de vacuité car les estomacs où seules ces pièces squelettiques sont présentes ne sont pas comptabilisés comme estomacs vides. La grande quantité de proies dénombrées grâce à ces pièces est telle que les mesures de poids, qui n'en tiennent pas compte, ont été peu utilisées dans l'analyse, si ce n'est pour calculer les poids moyens des contenus stomacaux.

Le spectre alimentaire de *Beryx splendens* est très large. Les proies appartiennent pour l'essentiel à trois embranchements, Poissons¹ (N% = 54,8% ; P% = 56,4), Mollusques (N% = 23,0 ; P% = 8,0) et Crustacés (N% = 15,5 ; P% = 30,5%). Des pyrosomes et autres organismes "gélatineux" (N%=6,7 ; P% = 1,3) appartenant à l'embranchement des Tuniciers apparaissent néanmoins en quantité non négligeable. Les vers parasites trouvés dans les estomacs n'ont pas été pris en compte.

Les Poissons, qui constituent la part la plus importante des proies sont présents dans 75,6% des estomacs pleins (tableau 1). Sur un total de 8992 otolithes, 7907 d'entre elles ont été identifiées, ce qui a permis de prendre en compte 4263 poissons-proies supplémentaires, c'est à dire plus de la moitié du nombre total des poissons identifiés. Il est toutefois probable que certaines de ces otolithes proviennent en fait des estomacs des proies ingérées déjà partiellement digérées. 43 familles de poissons sont représentées. Un grand nombre le sont de façon occasionnelle, alors que quelques unes apparaissent plus régulièrement comme celles des Melamphidae (principaux genres : *Melamphaes*, *Scopelogadus*), des Bregmacerotidae (genre *Bregmaceros*), des Percichthyidae (genre *Howella*) et des Sternoptychidae (genre *Polyipnus*). La famille des Myctophidae est la plus importante et la plus diversifiée avec 47 espèces différentes. Représentant à elle seule 37,0% en nombre et 16,6% en poids du total des proies, elle a été observée dans plus de la moitié des estomacs analysés (F% = 53,1). Les principaux genres par ordre d'importance décroissante en nombre, poids et fréquence d'occurrence sont : *Diaphus*, *Lampanyctus*, *Ceratoscopelus* et *Lampadena*, chacun d'eux ayant une fréquence d'occurrence supérieure à 10% et contribuant à plus de 4% du nombre total de proies. Les genres *Nannobanchium*, *Benthosema*, *Bolinichthys* et *Hygophum* sont également fréquents ; ils sont observés dans plus de 5% des estomacs et constituent dans l'ensemble 9,3% du nombre de proies. A quelques rares exceptions près, ces espèces sont méso- ou bathypélagiques. Un grand nombre d'entre elles effectuent des migrations verticales nyctémérales, parfois de grande amplitude.

¹ Dans la suite du texte, les différents groupes taxonomiques commencent par une majuscule lorsqu'ils sont cités dans un contexte de systématique. Ils débutent par une minuscule dans les autres cas.

95,9% en nombre et 99,2% en poids des mollusques sont des Céphalopodes (tableau 1) ; ils sont présents dans près de la moitié des estomacs (F% = 47,1). Les individus en bon état sont très rares ; dans la plupart des cas ne subsistent que les becs, ce qui explique le faible pourcentage en poids. Les céphalopodes se distribuent sur une gamme de profondeur très étendue, depuis la surface jusqu'à plus de 5000 m. De même que les poissons méso- et bathypélagiques, de nombreuses espèces entreprennent des migrations verticales nyctémérales, se distribuant entre 400 et 800 m de profondeur durant la journée pour remonter la nuit jusqu'à 200 m, voire même en surface (ROPER *et al.*, 1984). Cinq familles sont représentées dans les contenus stomacaux, les plus fréquentes étant les Histioteuthidae, les Onychoteuthidae et les Spirulidae.

Les Crustacés les plus souvent ingérés sont des Décapodes Natantia (tableau 1). Il s'agit principalement des crevettes Pénéides (N% = 7,1 ; P% = 6,0) et Carides (N% = 3,7 ; P% = 7,0) ; elles ont été observées respectivement dans 14,0% et 8,6% des contenus stomacaux. Les genres les mieux représentés sont *Sergestes*, *Sergia* et *Gennadas* pour les Pénéides, *Acanthephyra* et *Systellaspis* pour les Carides. Ces cinq genres regroupent des espèces classées pour la plupart comme pélagiques à larges distributions bathymétriques ; celles du genre *Acanthephyra*, constituant 15,2% en nombre et 15,1% en poids du total des Crustacés Décapodes, sont le plus fréquemment distribuées à des profondeurs supérieures à 400-500 m (CROSNIER & FOREST, 1978 ; KIKUCHI & OMORI, 1985). Les autres crustacés (Copépodes, Amphipodes et Euphausiacés) sont des proies plus rares et surtout de plus petites tailles ; le fait qu'elles constituent l'essentiel du régime alimentaire de nombreux poissons mésopélagiques (LEGAND *et al.*, 1972 ; REPELIN, 1978 ; ROGER et GRANDPERRIN, 1976 ; CLARKE, 1980 ; ROGER, 1973, 1974) conduit d'ailleurs à penser qu'une partie d'entre elles a pu être ingérée par les proies des *Beryx* avant d'être régurgitée dans les estomacs de ces derniers.

Les Pyrosomes ont une valeur nutritionnelle à priori faible. Toutefois, celle-ci est sans doute augmentée par les quantités de phytoplancton et de microzooplancton qu'ils concentrent par filtration. Il n'est pas rare que ces organismes fassent l'objet d'une prédation intensive de la part de poissons pélagiques et démersaux (KASHKINA, 1987) ; plusieurs auteurs (WINSTANLEY, 1978 ; SEKI, 1988 ; HAIGHT *et al.*, 1993) ont d'ailleurs montré qu'ils pouvaient constituer des proies dominantes dans le régime alimentaire de plusieurs espèces profondes (*Pristipomoides zonatus*, *P. auricilla*, *Etelis coruscans*, *Hyperoglyphe porosa*).

Variations journalières

Les poses de palangre, à l'exception de deux d'entre elles, se sont déroulées avant l'aube tandis que les traits de chalut ont été réalisés à différents moments de la journée. Afin d'étudier

les variations du régime alimentaire au cours de la journée, les résultats de l'analyse des contenus stomacaux ont été regroupés en fonction de la période de capture :

- aube (pose de la palangre ou début du trait avant 7h)
- matin (pose de la palangre ou début du trait après 7h et avant 12h)
- midi (pose de la palangre ou début du trait après 12h et avant 18h)

Trois traits de chalut de fond qui ont été réalisés le soir, se sont révélés infructueux. Cette période n'a donc pas pu être prise en compte dans l'analyse des variations alimentaires journalières.

L'évolution du coefficient de vacuité ne fait pas ressortir de tendance particulièrement nette, si ce n'est une différence significative entre l'aube et le matin (tableau 2). En revanche, au cours de la journée, le nombre moyen de proies augmente alors que le poids moyen du contenu stomacal diminue nettement. Cette évolution signifierait qu'avant l'aube les *Beryx* chassent de grosses proies (poissons et céphalopodes) pour ensuite s'alimenter sur des proies plus petites mais plus nombreuses. En toute rigueur, il faudrait toutefois tenir compte du temps de persistance dans l'estomac des otolithes et des becs de céphalopodes. En effet, les pièces squelettiques trouvées dans les estomacs des *Beryx* capturés durant la journée pourraient éventuellement provenir de proies ingérées durant la nuit, ce qui entraînerait un biais dans le nombre moyen de proies par estomac des *Beryx* capturés de jour. L'évolution observée pourrait finalement s'expliquer de la façon suivante : durant la nuit, les *Beryx* chasseraient de grosses proies représentées par des céphalopodes et des poissons ; au fil de la journée, leur digestion progressive entraînerait la diminution du poids moyen du contenu stomacal, tandis que la persistance des pièces squelettiques, s'ajoutant aux proies de la journée, maintiendrait un nombre moyen de proies élevé.

Tableau 2 - Evolutions et comparaisons, au cours de la journée, des paramètres quantitatifs de l'état des contenus stomacaux de *Beryx splendens*.

	Aube	Matin	Midi
Nb total d'estomacs	4463	226	94
Nb d'estomacs non vides	3716	210	84
Coefficient de vacuité (%)	16,7	7,1	10,6
Comparaisons des coefficients de vacuité (ϵ)*			
(Aube-Matin) (Aube-Midi) (Matin-Midi)	3,8	1,6	1,1
Nb moyen de proies par estomac	3,1	4,1	5,0
Test de Student (P)**			
(Aube-Matin) (Aube-Midi) (Matin-Midi)	0,01	0,004	0,25
Poids moyen du contenu stomacal	4,4	3,6	1,9

* Les pourcentages sont significativement différents au seuil de risque 5% lorsque l'écart-réduit ϵ est supérieur à 1,96.

** La différence entre les nombres moyens de proies par estomac est significative au seuil de risque 5% lorsque $P < 0,05$.

L'évolution qualitative des principaux groupes de proies en fonction de l'heure semble effectivement confirmer ce schéma (fig. 1). Le nombre et la fréquence des céphalopodes sont élevés à l'aube et diminuent ensuite ; les pourcentages en nombre et en occurrence des poissons fluctuent peu au cours du nyctémère bien que le pourcentage en poids des Myctophidae diminue l'après-midi. La part des crustacés divers augmente l'après-midi, notamment en fréquence d'occurrence. Les petites proies (Ptéropodes, Amphipodes, Pyrosomes) sont également plus fréquentes dans la journée, en particulier les Ptéropodes Thécosomes qui sont représentés presque exclusivement par le genre *Cavolinia*. Dans le Pacifique tropical sud-ouest, ces organismes sont répartis en deux populations (LEGAND *et al.*, 1972) : la plus importante quantitativement se répartie de jour entre la surface et 450 m de profondeur et migre la nuit dans la couche superficielle 0-110 m ; la seconde se situe plus en profondeur, entre 700 et 950 m. Il est probable que ces organismes, distribués superficiellement la nuit, ne deviennent accessibles aux *Beryx* que lorsqu'ils redescendent plus en profondeur de jour.

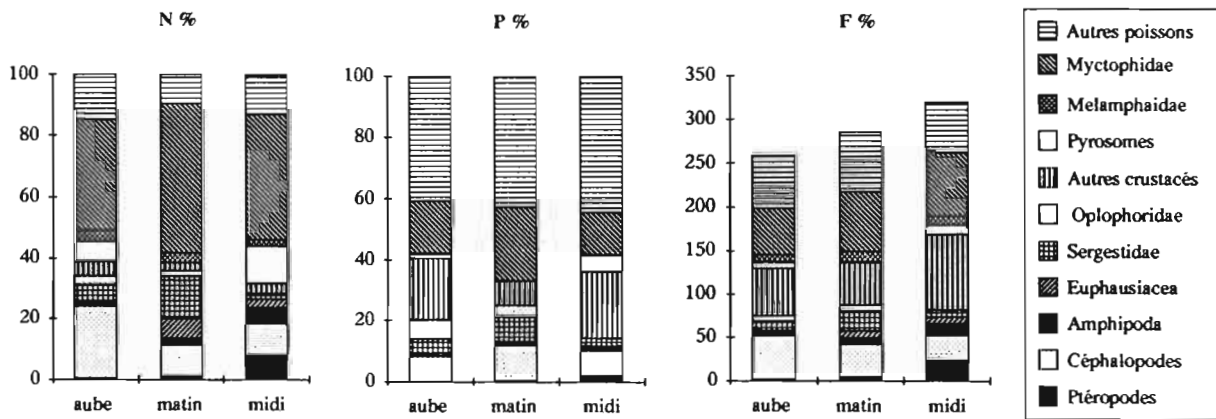


Figure 1 - Représentation des pourcentages en nombres (N%), poids (P%) et fréquences d'occurrence (F%) des principales catégories de proies de *Beryx splendens* en fonction des différentes périodes de la journée.

Variation du régime alimentaire avec la taille de *Beryx splendens*

L'analyse globale de la distribution des grands groupes de proies (tableau 3) en fonction des classes de tailles de *Beryx splendens* fait ressortir des différences très significatives à la fois en abondance ($\chi^2 = 712$; $P < 0,001$; d.d.l. = 24) et en fréquence d'occurrence ($\chi^2 = 180$; $P < 0,001$; d.d.l. = 24). Afin de les préciser, des comparaisons ont été réalisées deux à deux (tableau 4). Elles montrent que les proies se distribuent différemment d'une classe à l'autre, bien que les fréquences d'occurrence entre les deux dernières classes ne soient pas significativement différentes.

Tableau 3 - Pourcentages en nombres (N%), poids (P%) et fréquences d'occurrence (F%) des principales catégories de proies en fonction des classes de tailles de *Beryx splendens*. Coefficients de vacuité, nombres moyens de proies par estomac et poids moyens du contenu stomacal (CS).

	< 31 cm			31 - 35 cm			36 - 40 cm			> 40 cm		
	N%	P%	F%	N%	P%	F%	N%	P%	F%	N%	P%	F%
Ptéroscopes	3	1	8	1	0	2	0	0	0	0	0	1
Céphalopodes	14	8	33	19	7	47	25	8	53	27	9	57
Amphipodes	2	0	7	2	0	5	1	0	5	2	0	6
Euphausiacés	1	1	3	2	0	2	0	0	1	0	0	0
Sergestidae	4	8	8	8	7	15	5	4	11	5	6	11
Oplophoridae	0	2	1	2	4	5	3	6	8	5	7	10
Autres crustacés	4	25	55	4	18	55	4	22	57	5	18	51
Pyrosomes	2	1	3	3	1	4	8	2	8	10	1	8
Melamphaidae	4	0	9	4	0	9	4	1	10	4	0	10
Myctophidae	50	10	61	43	28	59	35	18	54	27	12	47
Autres poissons	16	44	59	14	35	62	14	39	62	15	46	60
Total	1806	728		3652	3503		4325	6765		3097	6522	
Nb d'estomacs non vides	626			1118			1401			882		
Nb total d'estomacs	779			1290			1680			1055		
Coefficient de vacuité (%)	19,6			13,3			16,6			16,4		
Nb de proies moy./estomac	2,9			3,3			3,1			3,5		
Poids moyen du CS (g)	1,2			3,1			4,8			7,4		

Tableau 4 - Comparaisons, à l'aide du test de χ^2 , de l'abondance et de la fréquence d'occurrence des principales catégories de proies (les mêmes que dans le tableau 3 moins Ptéroscopes et Euphausiacés) par classes de tailles de *Beryx splendens* (d.d.l. = 8). Au dessus de la diagonale : comparaison des nombres de proies (N) ; au dessous de la diagonale : comparaison des fréquences d'occurrences des proies (F).

	< 31 cm	31 - 35 cm	36 - 40 cm	> 40 cm
< 31 cm		$\chi^2 = 90,4$ P < 0,001	$\chi^2 = 277,7$ P < 0,001	$\chi^2 = 432,6$ P < 0,001
31- 35 cm	$\chi^2 = 45,7$ P < 0,001		$\chi^2 = 90,4$ P < 0,001	$\chi^2 = 392,5$ P < 0,001
36 - 40 cm	$\chi^2 = 88,9$ P < 0,001	$\chi^2 = 44,6$ P < 0,001		$\chi^2 = 72,7$ P < 0,001
> 40 cm	$\chi^2 = 124,3$ P < 0,001	$\chi^2 = 68,3$ P < 0,001	$\chi^2 = 15$ P > 0,05	

Le coefficient de vacuité de la classe 31-35 cm est significativement différent de celui des autres classes de tailles au seuil de risque 5% (écarts-réduits $\varepsilon_1=3,8$, $\varepsilon_2=2,5$ et $\varepsilon_3=2,1$ supérieurs à 1,96), mais cette différence ne semble pas attribuable à la taille puisque les coefficients des trois autres classes qui l'encadrent ne sont pas statistiquement différents entre eux ($\varepsilon_1=1,8$, $\varepsilon_2=0,1$ et $\varepsilon_3=1,8$). Les nombres moyens de proies par estomac des 3 dernières classes sont du

même ordre de grandeur (analyse de variance : $F = 2,41$; $P > F = 0,09$) ; ceux des deux classes extrêmes diffèrent significativement (test t de student : $P > |t| = 0,016$), mais restent toutefois très proches, ce qui ne permet pas de conclure à une augmentation du nombre de proies avec la taille de *Beryx splendens*. En revanche, le poids moyen du contenu stomacal augmente nettement avec la taille (tableau 3), ce qui signifierait, puisque le nombre moyen de proies par estomac reste le même, que les individus consomment en grandissant des proies de plus en plus grosses.

L'analyse détaillée des variations du régime alimentaire montre que le nombre et la fréquence d'occurrence des céphalopodes augmentent avec la taille (fig. 2). Cette évolution n'est pas ressentie au niveau du pourcentage en poids car les céphalopodes sont comptabilisés essentiellement à l'aide des becs non digérés. Les pyrosomes apparaissent de plus en plus fréquemment et en plus grands nombres au fur et à mesure que la taille augmente. Cette évolution est observée aussi pour les Oplophoridae ; très rares chez les petits individus de moins de 31 cm, leurs nombres augmentent, semble-t-il, au détriment des Sergestidae (fig. 2). Les Oplophoridae étant généralement distribuées plus en profondeur que les Sergestidae, cette observation indiquerait que les grands individus chassent plus en profondeur que les plus petits. Il est remarquable de constater que le pourcentage en nombre des Myctophidae diminue régulièrement lorsque la taille des *Beryx* augmente, passant de 51% du total des proies dans la classe des plus petites tailles à 27% dans celle des plus grandes. Toutefois le pourcentage d'occurrence diminue peu, ce qui indique que les Myctophidae demeurent une proie habituelle des *Beryx*. En grandissant, ces derniers pourraient sélectionner des Myctophidae plus gros, donc plus rares, ou les remplacer en partie par d'autres catégories de proies, en particulier les céphalopodes.

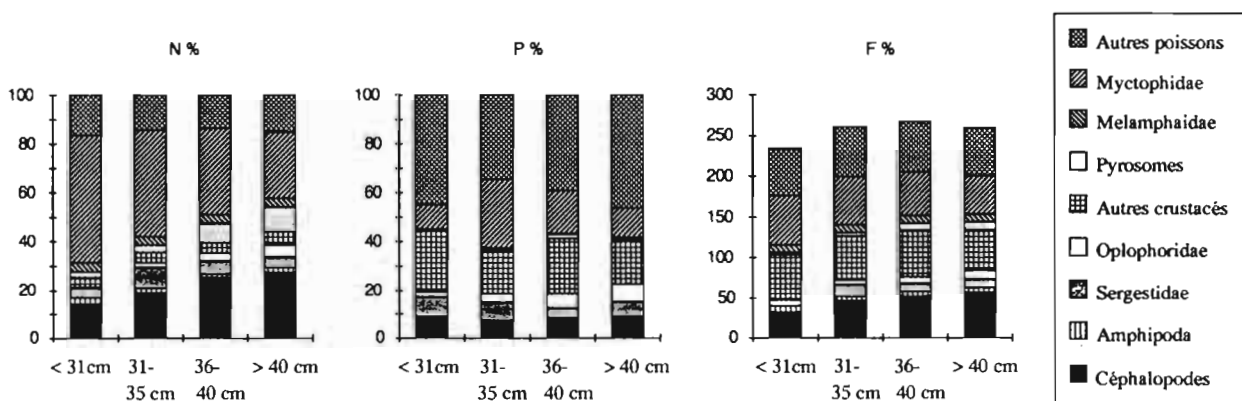


Figure 2 - Représentations des pourcentages en nombres (N%), poids (P%) et fréquences d'occurrence (F%) des principales catégories de proies en fonction des classes de tailles de *Beryx splendens*.

Plusieurs genres de Myctophidae (*Bolinichthys*, *Diaphus*, *Hygophum*, *Scopelopsis*, *Lampanyctus*, *Nannobranchium*) sont des proies régulières quelle que soit la taille des *Beryx*. D'autres genres ont une abondance qui diminue lorsque la taille augmente; il s'agit principalement de *Ceratoscopelus*, *Benthoosema*, *Diogenichthys* et *Symbolophorus* (fig. 3). Le genre *Symbolophorus*, uniquement représenté dans les contenus stomacaux par l'espèce *S. evermanni*, n'est présent que chez les plus jeunes individus (classe de tailles inférieures à 31 cm). Parmi les poissons migrants, cette espèce est pratiquement la seule qui soit abondante en surface durant la nuit (BEEBE & VANDER PYL, 1944). Dans le Pacifique sud-ouest tropical, les trois autres genres, classés parmi les "poissons migrants de grande amplitude" (GRANDPERRIN, 1975), ont une limite supérieure de concentration, de jour, qui se situe aux environs de 800 m alors qu'ils atteignent la proche surface durant la nuit. Plusieurs genres (*Lampadena*, *Lobianchia*, *Notoscopelus*) sont de plus en plus fréquents dans les contenus stomacaux lorsque la taille des *Beryx* augmente. Cette évolution est particulièrement nette pour le genre *Lampadena* dont l'espèce *L. luminosa*, l'un des principaux représentants de ce genre dans les contenus stomacaux, se concentre de nuit à une plus grande profondeur que les "poissons migrants de grande amplitude".

En résumé, les jeunes *Beryx* chasseraient dans une couche d'eau plus superficielle que les adultes. Il existerait une relation entre la taille des proies et celle des prédateurs. Les *Beryx* devenant plus rapides et plus sélectifs en grandissant, ils auraient alors accès à des proies plus grosses et plus profondes, en particulier aux céphalopodes.

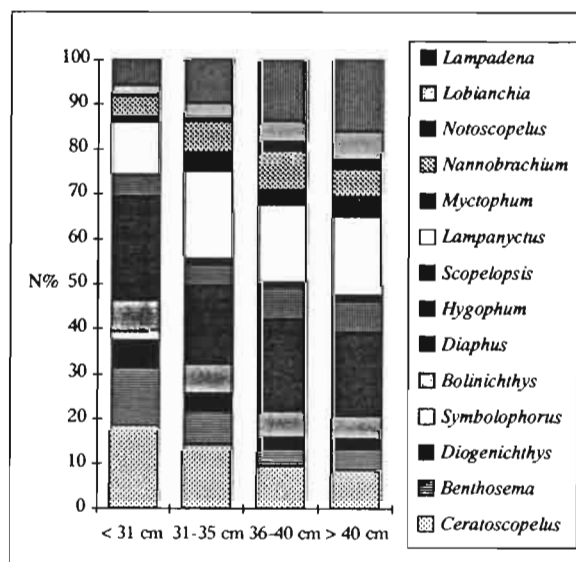


Figure 3 - Représentation de l'évolution avec la taille de l'importance numérique des principaux genres de Myctophidae entrant dans l'alimentation de *Beryx splendens*, en pourcentage du nombre de proies (N%) par rapport au total des genres considérés (classes de tailles en cm).

Les histogrammes de la figure 4 montrent que la structure de tailles des échantillons de *Beryx* semble varier suivant plusieurs facteurs : engin de pêche (sélectivités différentes), sexe (taux de croissance des femelles supérieur à celui des mâles), saison, profondeur et monts. Le régime alimentaire des *Beryx* étant influencé par la taille, il est donc nécessaire d'en tenir compte dans l'étude de l'influence de ces facteurs sur la composition des proies.

Variations avec le sexe

La comparaison des régimes alimentaires des deux sexes réalisée par classes de taille (tableau 5) montre qu'ils ne sont pas significativement différents (seuil 5%) sauf en ce qui concerne le nombre de proies pour les tailles de la classe 31-35 cm et pour celles qui sont supérieures à 40 cm. Pour la classe 31-35 cm, la différence est principalement due aux Melamphaidae ; pour les tailles supérieures à 40 cm, elle est imputable aux Pyrosomes et aux Céphalopodes. Le régime alimentaire peut donc dans l'ensemble être considéré comme identique chez les deux sexes.

Tableau 5 - Comparaisons, à l'aide du test de χ^2 , de l'abondance (N) et de la fréquence d'occurrence (F) des principales catégories de proies par sexe en fonction des classes de tailles de *Beryx splendens* (d.d.l. = 8).

Classes de tailles	< 31 cm	31 - 35 cm	36 - 40 cm	> 40 cm
N	$\chi^2 = 13,4$ P > 0,05	$\chi^2 = 22,02$ P < 0,01	$\chi^2 = 12,8$ P > 0,05	$\chi^2 = 25,9$ P < 0,01
F	$\chi^2 = 11,8$ P > 0,05	$\chi^2 = 6,27$ P > 0,05	$\chi^2 = 5,38$ P > 0,05	$\chi^2 = 7,4$ P > 0,05

Variations avec la saison

Pour toutes les classes de tailles, les pourcentages de vacuité diffèrent d'une saison à l'autre (tableau 6), le nombre d'estomacs vides étant toujours beaucoup plus élevé en hiver qu'en été. L'évolution, selon la saison, des nombres moyens de proies par estomac ne permet pas de dégager de tendance nette. En revanche, celle du poids moyen du contenu stomacal semblerait indiquer que les proies sont plus grosses en hiver qu'en été.

La composition du régime alimentaire par catégories de proies varie significativement en nombre et en occurrence suivant la saison (tableau 7). Ces variations proviennent essentiellement de la nette diminution de la part des Myctophidae (de 10 à 25% suivant les classes de tailles) dans l'alimentation des *Beryx* durant l'hiver austral (tableau 6). Cette diminution semble en partie compensée par une augmentation du nombre de Céphalopodes chez les plus jeunes (tailles

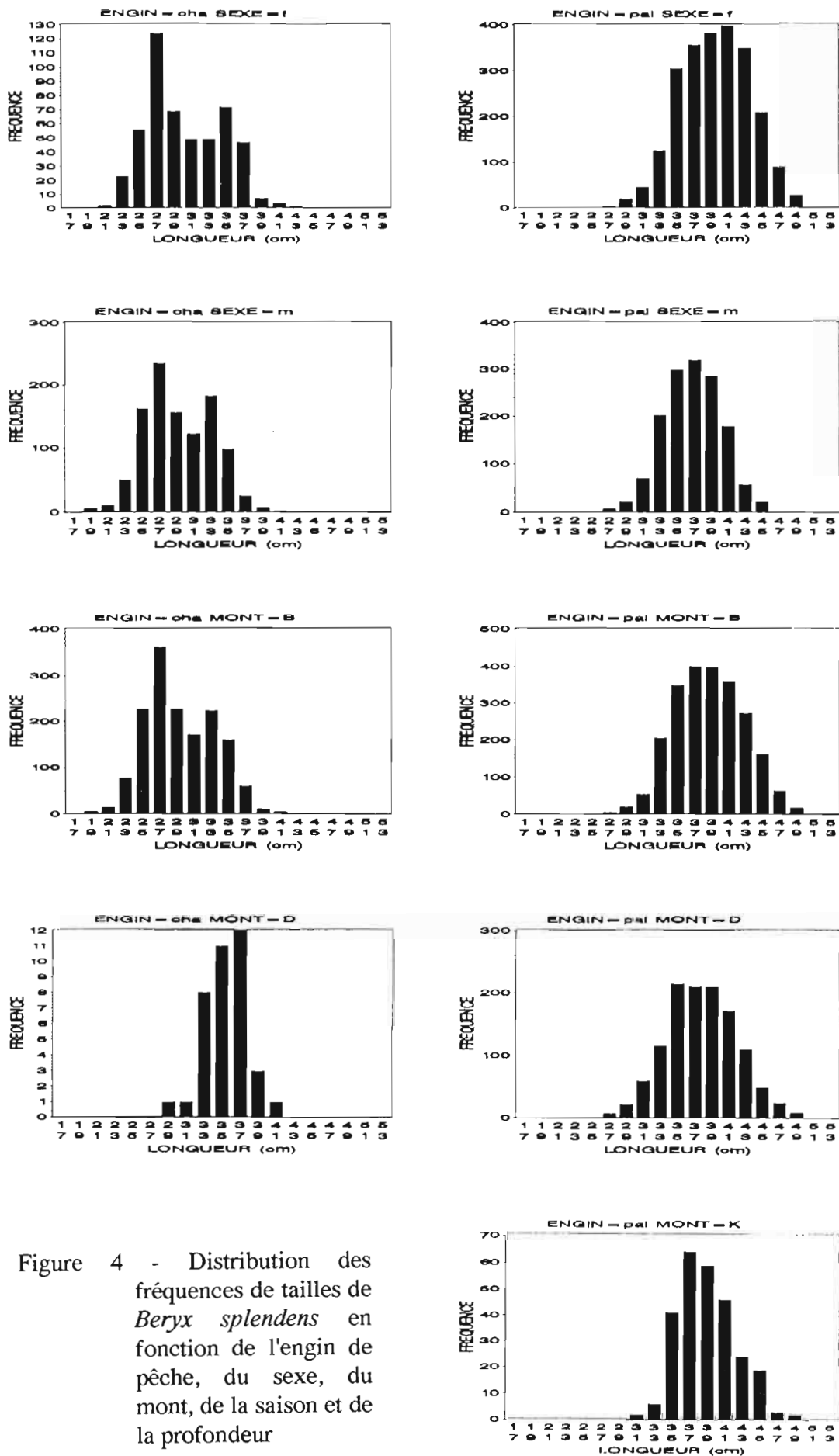


Figure 4 - Distribution des fréquences de tailles de *Beryx splendens* en fonction de l'engin de pêche, du sexe, du mont, de la saison et de la profondeur

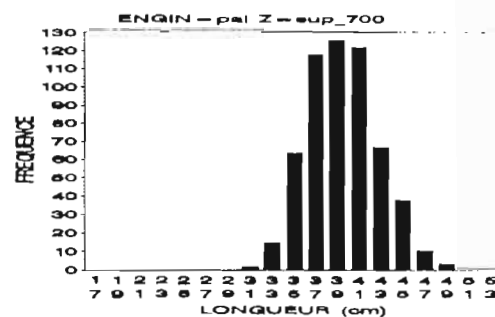
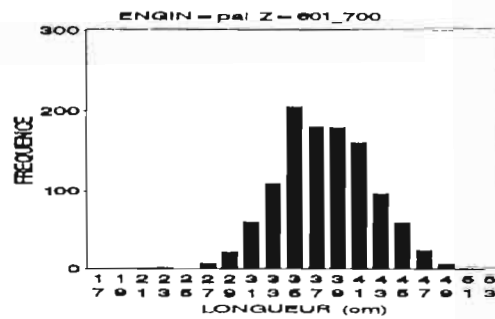
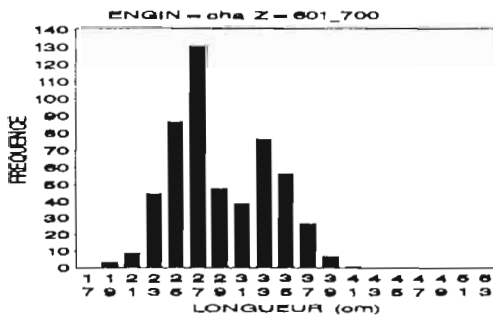
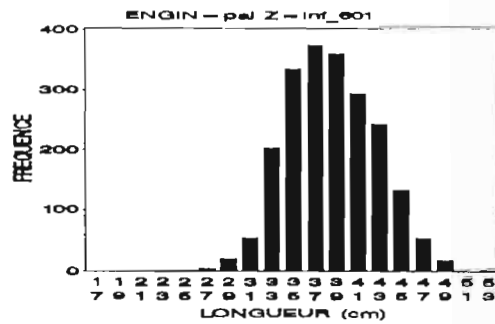
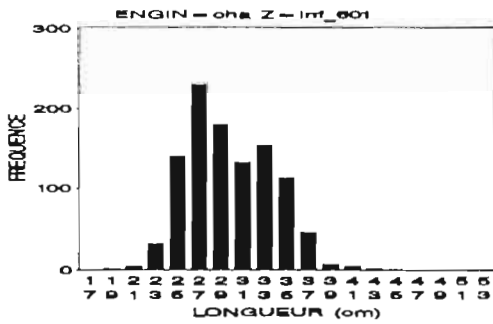
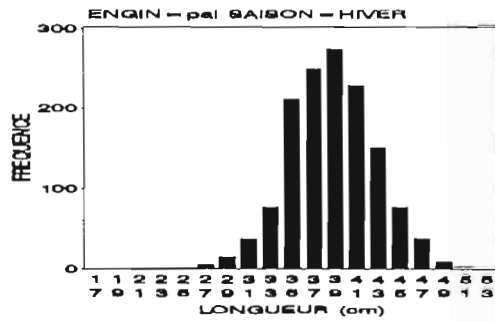
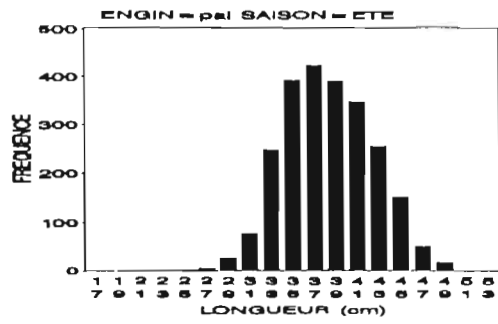
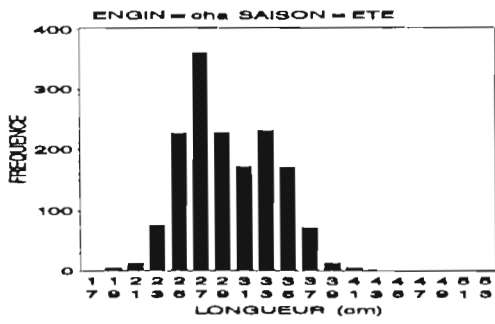


Figure 4 (fin) - Distribution des fréquences de tailles de *Beryx splendens* en fonction de l'engin de pêche, du sexe, du mont, de la saison et de la profondeur

inférieures à 35 cm) et par celle des Opolophoridae et des autres familles de poissons chez les plus âgés.

Tableau 6 - Pourcentages en nombre (N%) des principales catégories de proies en fonction de la saison et des classes de tailles de *Beryx splendens*. Coefficients de vacuité, nombres moyens de proies par estomac et poids moyens du contenu stomacal (CS). Les cases grisées indiquent que la différence entre les deux saisons est supérieure ou égale à 5%.

	< 31cm		31 - 35 cm		36 - 40 cm		> 40 cm	
	Eté	Hiver	Eté	Hiver	Eté	Hiver	Eté	Hiver
Céphalopodes	13	46	18	23	24	27	27	28
Amphipoda	3	0	2	1	2	1	2	1
Sergestidae	4	4	8	8	6	5	5	4
Opolophoridae	0	0	1	4	1	6	2	8
Autres crustacés	4	10	4	6	5	4	5	6
Pyrosomes	2	2	2	5	7	9	10	11
Melamphaidae	4	4	3	6	3	5	4	4
Myctophidae	53	28	47	32	39	29	33	19
Autres poissons	17	7	14	16	13	15	13	19
Nb total d'estomacs	730	67	980	304	1030	645	659	389
Nb d'estomacs non vides	598	43	867	245	890	509	566	309
Coefficient de vacuité (%)	18,1	35,8	11,5	19,4	13,6	21,1	14,1	20,6
Comparaisons des coef. de vacuité (ε)*	3,5		3,5		4,0		2,7	
Nb de proies moy./estomac	2,8	2,6	3,3	2,7	3,0	3,2	3,2	4,0
Test de Student (P)**	0,47		0,007		0,54		0,035	
Poids moyen du CS (g)	1,1	3,8	3,1	3,2	3,6	7,0	5,0	11,7

* Les pourcentages sont significativement différents au seuil de risque 5% lorsque l'écart-réduit ε est supérieur à 1,96.

** La différence entre les nombres moyens de proies par estomac est significative au seuil de risque 5% lorsque P < 0,05

Tableau 7 - Comparaisons, à l'aide du test de χ^2 , de l'abondance (N) et de la fréquence d'occurrence (F) des principales catégories de proies par saison en fonction des classes de tailles de *Beryx splendens* (d.d.l. = 8).

Classes de tailles	< 31 cm	31 - 35 cm	36 - 40 cm	> 40 cm
N	$\chi^2 = 110$ P < 0,001	$\chi^2 = 96$ P < 0,001	$\chi^2 = 121$ P < 0,001	$\chi^2 = 143$ P < 0,001
F	$\chi^2 = 26$ P < 0,01	$\chi^2 = 18$ P < 0,02	$\chi^2 = 59$ P < 0,001	$\chi^2 = 39$ P < 0,001

Toutes classes de tailles considérées, les proies de la famille des Melamphaidae sont plus nombreuses en hiver qu'en été. La même tendance est observée pour les Myctophidae des genres *Lampanyctus* et *Lampadena* (fig. 5) tandis que la situation s'inverse pour le genre *Diaphus*. Chez

les individus de taille inférieure à 36 cm, les genres *Ceratoscopelus* et *Benthoosema* sont mieux représentés en été qu'en hiver. *Symbolophorus* est présent surtout en hiver chez les *Beryx* mesurant moins de 31 cm. Chez les individus de taille supérieure à 35 cm, le genre *Hygophum* est plus fréquent en été qu'en hiver (fig. 5).

En résumé, l'alimentation des *Beryx* est soumise à des variations saisonnières. Ces variations sont sans doute à relier à des modifications du comportement migratoire de leurs proies qui sont sous l'influence de facteurs saisonniers (éclairage, température, production primaire, etc, ...). En hiver, les proies seraient moins accessibles de telle sorte que les *Beryx* auraient plus de difficultés qu'en été à satisfaire leurs besoins en nourriture.

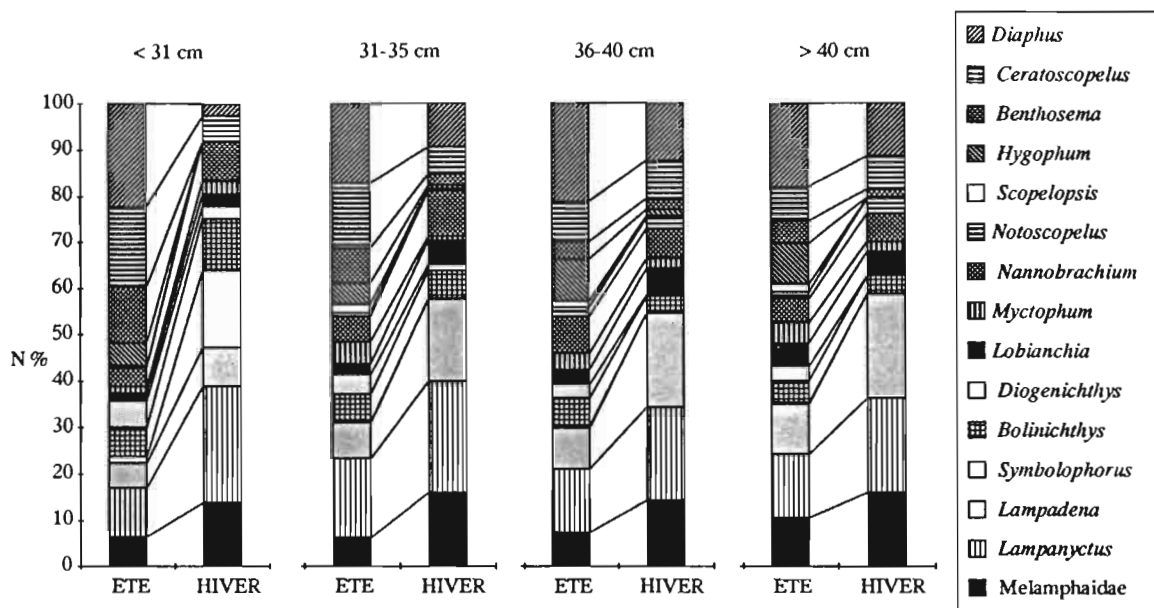


Figure 5 - Représentation des variations, dans le régime alimentaire de *Beryx splendens*, des pourcentages des nombres de proies (N%) selon la saison pour les principaux genres de Myctophidae et la famille des Melamphaidae.

Variations avec la profondeur

Les profondeurs de capture des échantillons de *Beryx* étudiés ont été regroupées en trois classes : inférieures à 600 m, 600-700 m et supérieures à 700 m. Les coefficients de vacuité diffèrent selon la profondeur et la taille des *Beryx* (tableau 8). Les petits individus (inférieurs à 35 cm) capturés en profondeur (au delà de 600 m) ont des coefficients de vacuité supérieurs à ceux qui proviennent des couches moins profondes. La situation s'inverse pour les plus gros individus (supérieurs à 35 cm) dont l'estomac est plus souvent vide dans les couches supérieures que dans les couches profondes. Les grands individus se nourriraient donc plus en profondeur

que les plus petits. Dans l'ensemble, le nombre moyen de proies ne varient pas significativement avec la profondeur alors que le poids moyen du contenu stomacal augmente, ce qui signifierait que la taille des proies croît lorsque la profondeur augmente.

Tableau 8 - Pourcentages en fréquences d'occurrence (F%) des principales catégories de proies en fonction de la profondeur et des classes de tailles de *Beryx splendens*. Coefficients de vacuité, nombres moyens de proies par estomac et poids moyens du contenu stomacal (CS). Les cases grisées indiquent que la différence est supérieure à 5%.

Strates de profondeurs *	< 31 cm			31 - 35 cm			36 - 40 cm			> 40 cm		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Céphalopodes	25	35	60	45	49	47	52	50	59	54	60	63
Amphipodes	8	6	7	6	5	7	6	4	3	7	5	2
Sergestidae	10	7	7	17	13	12	11	10	10	10	13	12
Oplophoridae	0	1	7	4	5	7	5	8	14	4	14	23
Autres crustacés	61	47	60	50	60	66	47	66	72	40	58	73
Pyrosomes	3	3	0	4	4	9	10	7	6	10	7	4
Melamphaidae	11	7	13	8	10	22	7	10	17	8	13	12
Myctophidae	70	53	40	66	51	40	58	48	51	48	44	49
Autres poissons	58	59	67	64	61	56	62	58	67	55	66	67
Nb total d'estomacs	315	395	17	690	496	79	892	472	302	590	272	181
Nb estomacs non vides	277	299	15	611	419	68	717	412	266	473	235	164
Coefficient de vacuité (%)	12,1	24,3	11,8	11,4	15,5	13,9	19,6	12,7	11,9	19,8	13,6	9,4
Comparaisons des coef. de vacuité (ε)** (1-2) (2-3) (1-3)	4,1	1,2	0,0	2,0	1,0	0,0	2,6	0,8	3,0	2,2	1,4	3,2
Nb proies moy./estomac	3,2	2,6	2,2	3,7	2,7	2,6	3,2	2,7	3,3	3,2	3,7	4,1
ANOVA (P) ***		0,27			0,01			0,13			0,13	
Poids moyen du CS (g)	1,2	0,9	8,1	2,8	3,8	3,1	3,1	5,4	8,8	3,8	8,3	16,2

* Strate 1: < 600 m ; strate 2 : 600-700 m ; strate 3 : > 700 m

** Les pourcentages sont significativement différents au seuil de risque 5% lorsque l'écart-réduit ϵ est supérieur à 1,96.

*** La différence entre les nombres moyens de proies par estomac est significative au seuil de risque 5% lorsque $P < 0,05$

La composition du régime alimentaire par catégories de proies varie suivant la profondeur (tableau 9). Toutefois, les différences sont peu marquées pour les deux strates les plus profondes car les fréquences d'occurrence ne diffèrent pas significativement. Dans toutes les classes de tailles, le pourcentage du nombre de Myctophidae-proies diminue avec la profondeur (fig. 6). Cette diminution est compensée : par les céphalopodes et les crustacés divers chez les plus petits individus (tailles inférieures à 31 cm), par les Oplophoridae chez les individus de tailles supérieures à 31 cm. Chez les individus de tailles supérieures à 35 cm, une diminution du nombre des pyrosomes avec la profondeur s'ajoute à celle des Myctophidae tandis que le nombre des poissons divers augmente. Les variations des fréquences d'occurrence suivent et confirment les évolutions décritent à partir des pourcentages en nombres de proies (tableau 8). Toutefois il

apparaît en plus une nette augmentation avec la profondeur de l'occurrence de la catégorie crustacés divers dans l'alimentation des individus de tailles supérieures à 30 cm (tableau 8).

Tableau 9 - Comparaisons, à l'aide du test de χ^2 , de l'abondance (N) et de la fréquence d'occurrence (F) des principales catégories de proies de *Beryx splendens* en fonction des strates de profondeurs (m) et des classes de tailles (d.d.l. = 8).

Classes de tailles		< 31 cm		31 - 35 cm		36 - 40 cm		> 40 cm	
(< 600 / 600-700)	N	$\chi^2 = 30$	P < 0,001	$\chi^2 = 50$	P < 0,001	$\chi^2 = 42$	P < 0,001	$\chi^2 = 142$	P < 0,001
	F	$\chi^2 = 17$	P < 0,05	$\chi^2 = 20$	P < 0,02	$\chi^2 = 36$	P < 0,001	$\chi^2 = 37$	P < 0,001
(600-700 / > 700)	N	$\chi^2 = 15$	P > 0,05	$\chi^2 = 54$	P < 0,001	$\chi^2 = 35$	P < 0,001	$\chi^2 = 52$	P < 0,001
	F	$\chi^2 = 6$	P > 0,05	$\chi^2 = 15$	P > 0,05	$\chi^2 = 9$	P > 0,05	$\chi^2 = 10$	P > 0,05
(< 600 / > 700)	N	$\chi^2 = 27$	P < 0,001	$\chi^2 = 109$	P < 0,001	$\chi^2 = 120$	P < 0,001	$\chi^2 = 200$	P < 0,001
	F	$\chi^2 = 17$	P < 0,05	$\chi^2 = 31$	P < 0,001	$\chi^2 = 60$	P < 0,001	$\chi^2 = 64$	P < 0,001

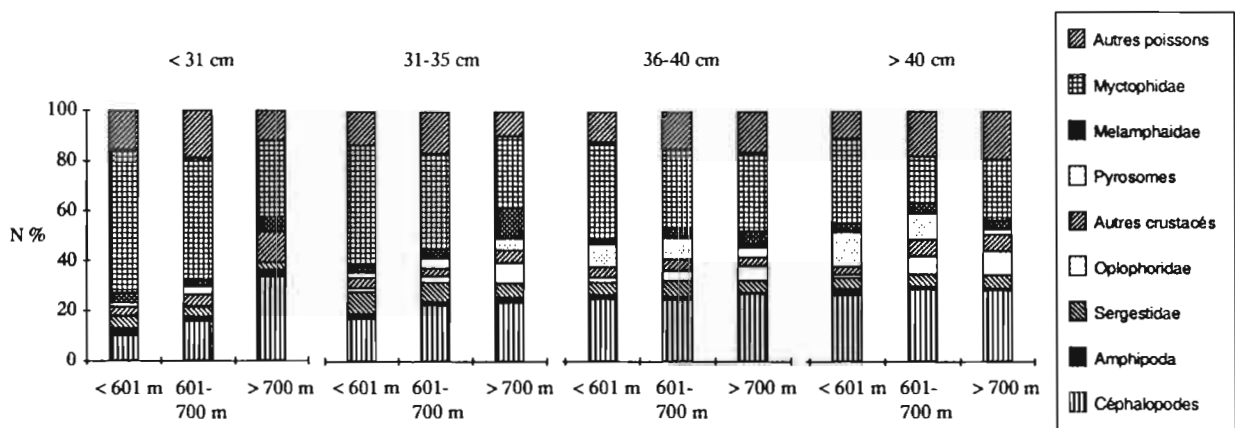


Figure 6 - Représentations des variations dans le régime alimentaire de *Beryx splendens* des pourcentages des nombres (N%) des principales catégories de proies selon la profondeur et en fonction des classes de tailles de *Beryx splendens*.

Variations avec les monts

En ce qui concerne la comparaison des régimes alimentaires des *Beryx* capturés sur les monts D et K, tous deux situés sur la ride des Loyauté, il n'y a pas de différence entre les coefficients de vacuité et les nombres moyens de proies par estomac (tableau 10). Les poids moyens des contenus stomacaux et les fréquences d'occurrence par catégories de proies sont du même ordre de grandeur. Des différences apparaissent toutefois dans les nombres de proies, une plus grande quantité de céphalopodes étant observée dans les contenus stomacaux des *Beryx* capturés sur le mont K. Globalement, le régime alimentaire des *Beryx* serait sensiblement le même sur les monts D et K.

En revanche, la comparaison des régimes alimentaires pour le mont B (ride de Norfolk) avec les régimes alimentaires pour les deux monts plus profonds D et K (ride des Loyauté) met en évidence des différences plus marquées (tableaux 10 et 11). Pour le mont B, le coefficient de vacuité des *Beryx* de plus de 35 cm est supérieur à celui des *Beryx* de même taille capturés sur les monts de la ride des Loyauté. La situation semble s'inverser pour les tailles inférieures à 36 cm (tableau 10). Le nombre moyen de proies par estomac pour le mont B est significativement plus élevé que pour les deux autres monts dans la classe de taille 31-35 cm ; il est le même pour les autres classes de tailles.

Tableau 10 - Pourcentages en nombre (N%) des principales catégories de proies en fonction du mont et des classes de tailles de *Beryx splendens*. Coefficients de vacuité, nombres moyens de proies par estomac et poids moyens du contenu stomacal (CS). Les cases grisées indiquent que la différence entre les deux saisons est supérieure à 5%.

	< 31 cm			31 - 35 cm			36 - 40 cm			> 40 cm		
	B	D	K	B	D	K	B	D	K	B	D	K
Ptéroscopes	4			1			0			0		
Céphalopodes	11	30	42	17	22	35	25	24	31	27	29	32
Amphipodes	2	1		2	2	5	2	1	0	2	1	1
Euphausiacés	2			2	0	1	0	1		0	0	
Sergestidae	4	5		8	8	4	5	6	6	4	6	4
Oplophoridae	0	1		1	3		2	6	4	1	10	9
Autres crustacés	4	7		4	3	2	4	4	3	5	6	3
Pyrosomes	2	4		2	6	5	9	7	6	15	3	1
Melamphaidae	3	5	11	2	6	14	2	5	7	3	4	5
Myctophidae	51	36	37	46	34	24	39	29	31	32	19	28
Autres poissons	17	9	11	13	16	11	12	17	12	11	22	16
Nb total estomacs	655	60	12	835	382	48	1004	520	142	690	280	73
Nb estomacs non vide	533	47	11	741	316	41	814	457	124	559	247	66
Coefficient de vacuité (%)	18,6	21,7	8,3	11,3	17,3	14,6	18,9	12,1	12,7	19,0	11,8	9,6
Comparaisons des coef. de vacuité (ε)* (B-D) (D-K) (B-K)	0,6	0,9	1,1	2,9	0,5	0,7	3,4	0,2	1,8	2,7	0,5	2,0
Nb proies moy./estomac	2,9	2,0	1,7	3,6	2,6	2,1	3,2	2,9	3,1	3,3	3,8	3,9
ANOVA (P)**		0,27			0,003			0,95			0,38	
Poids moyen du CS (g)	0,9	3,8	2,6	3,2	3,4	1,9	3,2	7,5	6,1	3,7	14,3	12,9

* Les pourcentages sont significativement différents au seuil de risque 5% lorsque l'écart-réduit ϵ est supérieur à 1,96.

** La différence entre les nombres moyens de proies par estomac est significative au seuil de risque 5% lorsque $P < 0,05$

Les principales catégories de proies se distribuent différemment en fréquences d'occurrence et en nombres sur le mont B et sur les deux monts D et K (tableau 11). En particulier, les Myctophidae sont proportionnellement plus nombreux dans les contenus stomacaux des *Beryx* capturés sur le mont B ; la situation inverse s'observe pour les Céphalopodes. Les individus de grandes tailles sur le mont B consomment un plus grand nombre

de Pyrosomes et moins d'Oplophoridae que ceux qui sont capturés sur les deux autres monts (tableau 10).

L'ensemble de ces observations est évidemment à rapprocher des résultats de l'étude des variations du régime alimentaire avec la profondeur.

Tableau 11 - Comparaisons, à l'aide du test de χ^2 , de l'abondance (N) et de la fréquence d'occurrence (F) des principales catégories de proies entre les monts B, D et K et en fonction des classes de tailles de *Beryx splendens* (d.d.l. = 8) .

Classes de tailles		< 31 cm		31 - 35 cm		36 - 40 cm		> 40 cm	
(B-D)	N	$\chi^2 = 41$	P < 0,001	$\chi^2 = 109$	P < 0,001	$\chi^2 = 122$	P < 0,001	$\chi^2 = 301$	P < 0,001
	F	$\chi^2 = 28$	P < 0,001	$\chi^2 = 37$	P < 0,001	$\chi^2 = 67$	P < 0,001	$\chi^2 = 80$	P < 0,001
(D-K)	N	$\chi^2 = 5,0$	P > 0,05	$\chi^2 = 26,4$	P < 0,001	$\chi^2 = 18,9$	P < 0,02	$\chi^2 = 20,0$	P < 0,02
	F	$\chi^2 = 4$	P > 0,05	$\chi^2 = 13$	P > 0,05	$\chi^2 = 5$	P > 0,05	$\chi^2 = 3$	P > 0,05
(B-K)	N	$\chi^2 = 21$	P < 0,01	$\chi^2 = 76$	P < 0,001	$\chi^2 = 57$	P < 0,001	$\chi^2 = 107$	P < 0,001
	F	$\chi^2 = 7$	P > 0,05	$\chi^2 = 39$	P < 0,001	$\chi^2 = 37$	P < 0,001	$\chi^2 = 35$	P < 0,001

DISCUSSION

Les études concernant l'alimentation de *Beryx splendens* sont rares. DUBOCHKIN & KOTLYAR (1989) analysent les contenus stomacaux d'individus capturés sur les monts Kitov (Océan Atlantique) et Naska (Océan Pacifique). Sur le mont Kitov, l'échantillon (115 juvéniles et adultes de tailles comprises entre 16 et 33 cm) provient de captures réalisées de nuit au chalut pélagique dans la couche d'eau 40-150 m au dessus de fonds de profondeurs comprises entre 200 et 1000 m. Sur le mont Naska, l'échantillon (67 poissons de tailles comprises entre 15 et 31 cm) est constitué d'individus pris au chalut de fond à l'aube et en début de matinée à des profondeurs de 220-320 m. Dans les deux cas, l'alimentation est dominée par les crustacés (euphausiacés, crevettes, amphipodes) et les poissons bathypélagiques ; à ces deux catégories majeures s'ajoutent les Tuniciers sur le mont Kitov et les Céphalopodes sur le mont Naska. Comme dans la présente étude, les auteurs notent que les proies deviennent plus grosses quand la taille des *Beryx* augmente ; les plus jeunes consomment des euphausiacés qu'ils remplacent progressivement, en grandissant, par des crevettes et des poissons (Myctophidae, Idiacanthidae, Chauliodontidae, Bregmacerotidae). MASUZAWA *et al.* (1975), donnent quelques indications sur le régime alimentaire des *Beryx* dans les eaux du Japon, sans préciser la gamme de tailles de l'échantillon. Leur analyse indique que les poissons (Melanostomiidae, Myctophidae, Nemichthyidae, Astronesthidae, Chauliodontidae) dominant en nombre, suivi du macroplancton (Euphausiacés, Isopodes, Amphipodes), des crevettes profondes et des calmars ; parmi les proies occasionnelles

on retrouve des copépodes et des organismes gélatineux. Il ressort de ces travaux que les grands groupes de proies observés en Nouvelle-Calédonie sont les mêmes que ceux décrits au Japon, en Atlantique et dans le Pacifique est, l'importance des petits crustacés sur les monts Kitov et Naska pouvant être attribuée au fait que les échantillons sont constitués d'individus de petites tailles.

Dans le Pacifique sud-ouest, LEGAND *et al.* (1972) et GRANDPERRIN (1975) ont échantillonné au moyen d'un filet IKMT 10 (chalut pélagique Isaacs-Kidd de 10 pieds) la faune présente dans le milieu hauturier. Celle-ci est dominée par les Myctophidae et les Gonostomatidae, qui sont les poissons bathypélagiques les plus abondants dans l'océan mondial et qui malgré leur taille relativement petite, représentent une biomasse énorme (FITCH & LAVENBERG, 1968). Ces deux familles ont peu d'importance dans la nutrition des thons du fait que ces derniers s'alimentent essentiellement de jour, période durant laquelle les Myctophidae, alors en profondeur, leurs sont peu accessibles (GRANDPERRIN, 1975). En revanche, l'ichtyofaune consommée par *Beryx splendens* est beaucoup plus proche de celle qui est présente dans le milieu. Ceci indiquerait que, contrairement aux thons, les *Beryx* s'alimenteraient principalement durant la nuit sur la faune migrante méso- et bathypélagique.

Ce type de comportement a effectivement été observé par GALAKTIONOV (1984) qui l'a mis en évidence à l'aide d'écho-sondeurs, un échantillonnage au chalut pélagique permettant de déterminer la composition des bancs détectés. Cet auteur montre que les *Beryx* sont distribués en bancs sur le fond durant la journée, ce qui les rend difficilement détectables au sondeur. Au crépuscule, ils se rassemblent en bancs plus denses pour migrer dans la zone pélagique où alternativement ils se dispersent puis s'agrègent pour former de grands bancs très denses (on peut penser qu'il s'agit là d'un comportement défensif). Durant la nuit, ils évoluent plus dans une direction horizontale que verticale puis redescendent à proximité du fond à l'aube. Le comportement semble varier avec la taille, les juvéniles se rassemblant et migrant plus rapidement que les adultes et entreprenant des mouvements verticaux de plus grandes amplitudes qui peuvent atteindre la base de la thermocline. La période active d'alimentation semble se situer entre le début de la dispersion dans la zone pélagique et celui du regroupement avant le retour sur le fond. Sa durée est variable et paraît fortement corrélée à l'intensité des courants de marées, les conditions les plus favorables (remplissage de l'estomac en un minimum de temps) correspondant aux étales des marées (courants les plus faibles), alors que les proies sont les plus accessibles.

Ces observations et les résultats de la présente étude permettent de dresser un schéma général de l'évolution du comportement et du régime alimentaire de *Beryx splendens*. Après l'éclosion des oeufs qui sont planctoniques, les larves dériveraient au sein de la couche d'eau superficielle (0-100 m) en se nourrissant de microplancton. Les juvéniles s'alimenteraient sur le macroplancton (euphausiacés, amphipodes, copépodes, larves de poissons, etc, ...). A partir d'une

certaine taille, lorsque les conditions deviendraient propices (présence d'un mont, profondeur favorable), ils s'établiraient sur un mont sous-marin et entreprendraient alors des migrations verticales quotidiennes pour s'alimenter sur les organismes méso- et bathypélagiques de la faune migrante. Il n'est pas impossible d'ailleurs que les juvéniles développent ce type de comportement migratoire avant même de s'établir sur un mont. Les variations du régime alimentaire avec la taille et avec la profondeur ainsi que les observations sur le comportement indiquent que les adultes se nourrissent plus en profondeur que les juvéniles, ces derniers pouvant migrer jusqu'à la limite inférieure de la thermocline, sans toutefois la franchir (GALAKTIONOV, 1984 ; DUBOCHKIN & KOTLYAR, 1989). Au fur et à mesure de leur croissance, les adultes limitent vers le haut l'amplitude de leurs migrations, chassant de ce fait plus en profondeur où ils capturent des proies plus grosses mais aussi plus rapides et probablement plus rares. Les jeunes individus, limités dans leurs chasses par une faible vitesse de nage, seraient obligés de migrer jusque sous la thermocline où les petites proies peu actives, donc aisément accessibles, sont nombreuses. Leur rapidité augmentant en même temps que leur taille, ils deviendraient progressivement capables de capturer des proies plus grosses, présentes plus en profondeur, ce qui leur éviterait d'avoir à migrer plus haut. De jour, de retour au dessus du fond, les *Beryx* continueraient de chasser des proies plus petites, notamment des crustacés.

La saison a une influence sur l'alimentation des *Beryx*. C'est ainsi qu'en hiver les estomacs sont plus fréquemment vides qu'en été et que l'importance des Myctophidae dans l'alimentation des *Beryx* diminue. Il se peut que cette situation soit due à des modifications du comportement migratoire de ces poissons-proies, soit dans la durée, soit dans l'amplitude de leurs migrations. Un tel comportement saisonnier a déjà été observé chez d'autres organismes ; tel est le cas de certains copépodes qui attendent le retour de la belle saison dans les eaux froides profondes où leur métabolisme est très ralenti (PERES, 1976). Il est également possible que la biomasse des espèces proies soit plus élevée en été qu'en hiver, cette différence pouvant être due à l'enrichissement hivernal de la couche de surface dont l'effet se répercuterait avec un retard croissant tout au long de la chaîne alimentaire. Alors que le phytoplancton profiterait immédiatement de cet enrichissement, le délai serait plus long pour le zooplancton² ; l'effet sur le micronecton (en particulier sur les Myctophidae) n'interviendrait que plusieurs mois après, donc en été, période durant laquelle la couche d'eau superficielle se réchauffe, se stratifie et s'appauvrit. Ce cycle saisonnier de disponibilité de nourriture serait à rapprocher du cycle de formation des anneaux de croissance des otolithes. La période estivale, conjuguant eaux chaudes et abondance de proies, correspond en effet à la formation de l'anneau de croissance rapide (opaque) ; la période hivernale (eaux froides et micronecton moins abondant ou/et moins accessible) à celle de l'anneau de

² Ainsi, d'après PERES (1976), la succession des générations de Copépodes est de l'ordre de quatre à six semaines.

croissance lente (hyalin). Les juvéniles, nés en été, profiteraient en revanche plus rapidement de l'enrichissement hivernal puisqu'ils se nourrissent sur le microplancton, ce qui expliquerait la croissance rapide de la première année se traduisant par un nucleus très développé.

L'étude de l'alimentation des *Beryx* a permis de les caractériser comme prédateurs. Afin de les situer plus précisément dans les circuits trophiques océaniques, il convient d'étudier quels sont les organismes qui les consomment à leur tour. Les informations concernant cette prédation sont rares. La première est sans doute fournie par CUVIER & VALENCIENNES (1833) qui dans leur "Histoire Naturelle des poissons" décrivent sous le nom de *Beryx delphini* le premier spécimen signalé de *Beryx splendens*. Celui-ci provenait de l'estomac d'un dauphin harponné dans les "mers de l'Inde" par 0°32' de latitude nord et 51° de longitude est (le méridien de référence était alors encore celui de Paris). Les auteurs n'en précisent pas la taille, mais il semble qu'il s'agissait d'un subadulte, voire d'un adulte. Ainsi, alors que la première description de cette espèce fut réalisée sur un individu ingéré, aucune information n'est, depuis, disponible sur la prédation des *Beryx* adultes. Il est toutefois probable qu'ils peuvent être la proie des grands prédateurs benthopélagiques (requins de fond, gros Gempylidae) et pélagiques (requins de pleine eau, thons et alliés, mammifères marins). Quelques travaux font en revanche référence à la prédation des post-larves et des juvéniles par les thons, les poissons lancets (*Alepisaurus ferox*) et les *Beryx* eux-mêmes. FOURMANOIR (1969) dénombre 3 exemplaires de *Beryx* (de longueur standard comprises entre 5,5 et 6,5 cm) sur 610 poissons identifiables trouvés dans les contenus stomacaux de 186 *Alepisaurus* capturés à la longue ligne dérivante dans les eaux de Nouvelle-Calédonie-Vanuatu. GRANDPERRIN (1975) rapporte la présence de 8 *Beryx* juvéniles identifiables dans les estomacs de 6 thons jaunes (*Thunnus albacares*) de longue ligne ; il note par ailleurs que sur les 128 otolithes trouvées dans 20 estomacs de thons jaunes, une provenait d'un *Beryx*. MASUZAWA *et al.* (1975) enfin, ont noté la présence d'un juvénile de 5 cm dans l'estomac d'un adulte.

Le régime et le comportement alimentaire des *Beryx* évoluent avec la taille. Ils se situent dans le réseau trophique océanique au niveau des zooplanctonivores pour les juvéniles et au niveau des micronectonivores-nectonivores pour les adultes. Ils se nourrissent sur un large spectre de proies qui sont presque exclusivement des organismes pélagiques dont la majeure partie appartient à la faune migrante méso- et bathypélagique qui, durant la nuit, vient puiser l'énergie du système superficiel pour le véhiculer de jour en profondeur. La faune benthique participe finalement très peu aux circuits trophiques conduisant aux *Beryx*. Ces derniers sont à leur tour la proie des grands prédateurs océaniques.

BIBLIOGRAPHIE

- BEEBE W., VANDER PYL M., 1944. Eastern Pacific expeditions of the New-York Zoological Society. XXXIII. Pacific Myctophidae (Fishes). *Zoologica N. Y.*, 29 : 59-95.
- CLARKE T. A., 1980. Diets of fourteen species of vertically migrating mesopelagic fishes in hawaiian waters. *Fishery Bulletin*, 78 (3) : 619-639
- CROSNIER A., FOREST J., 1973. Les crevettes profondes de l'Atlantique oriental tropical. ORSTOM Paris, Faune tropicale X1X : 409 p.
- DUBOCHKIN A. S., KOTLYAR A.N., 1989. On the feeding of Alfoncino (*Beryx splendens*). *J. Ichthyol.* 29 (5) : 1-8.
- FOURMANOIR P., 1969. Contenus stomacaux d'Alepisaurus (Poissons) dans le sud-ouest Pacifique. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.* 7 (4) : 51-61.
- GALAKTIONOV G. Z., 1984. Features of the schooling behavior of the alfoncina, *Beryx splendens* (Berycidae), in the thalassobathyl depths of the Atlantic Ocean. *J. Ichthyol.* 24: 148-151.
- GRANDPERRIN R., 1975. Structures trophiques aboutissant aux thons de longue ligne dans le Pacifique sud-ouest tropical. Thèse de l'Université d'Aix-Marseille II : 296 p.
- HAIGHT W. R., PARRISH J. D., HAYES T. A., 1993. Feeding ecology of deepwater lutjanid snappers at Penguin bank, Hawaii. *Transactions of the American Fisheries Society*, 122 : 328-347.
- HYSLOP E. J., 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17 : 411-429
- KASHKINA A. A., 1987. Feeding of fishes on Salps (Tunicata, Thaliacea). *J. Ichthyol.* 26 : 57-64
- KIKUCHI T., OMORI M., 1985. Vertical distribution and migration of oceanic shrimps at two locations off the Pacific coast of Japan. *Deep-Sea Research*, 32 (7A) : 837-851
- LEGAND M., BOURRET P., FOURMANOIR P., GRANDPERRIN R., GUEREDRAT J. A., MICHEL A., RANCUREL P., REPELIN R., ROGER C., 1972. Relations trophiques et distributions verticales en milieu pélagique dans l'océan Pacifique intertropical. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 10 (4) : 303-393.
- PARRISH J. D., 1987. The trophic biology of snappers and groupers. In POLOVINA J. J. and S. RALSTON (Ed.), *Tropical snappers and groupers : biology and fisheries management*, p. 405-463. Westview Press, Boulder and Lond.
- PERES J. M., 1976. *Précis d'océanographie biologique*. Presses Universitaires de France, 246 p.
- REPELIN R., 1978. Les amphipodes pélagiques du Pacifique occidental et central. Biologie écologie et relations trophiques avec la faune ichtyologique. *Trav. Doc. ORSTOM*, 86 : 381 p.
- ROGER C., 1973. Recherche sur la situation trophique d'un groupe d'organismes pélagiques (Euphausiacea). 5 : relations avec les thons. *Mar. Biol.*, 19 : 61-65.
- ROGER C., 1974. Les euphausiacés du Pacifique équatorial et sud-tropical : zoogéographie, écologie, biologie et situation trophique. *Mem. ORSTOM* 71 : 265 p.
- ROGER C., GRANDPERRIN R., 1976. Pelagic food webs in the tropical Pacific. *Limnology and Oceanography*, 21 (5) : 731-735.
- ROPER C. F. E., SWEENEY M. J., NAUEN C. E., 1984. FAO species catalogue. Vol.3. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fish. Synop.*, (125) Vol. 3 : 277 p.
- ROSECCHI E., TRACEY D.M., WEBBER W. R., 1988. Diet of orange roughy, *Hoplostethus atlanticus* (Pisces: Trachichthyidae) on the Challenger Plateau, New Zealand. *Marine Biology* 99 : 293-306
- SEKI M. P., 1988. The feeding habits of two deep slope snappers, *Pristipomoides zonatus* and *P. auricilla*, at Pathfinder reef, Mariana Archipelago. *Fishery Bulletin*, 86 (4) : 807-811
- WINSTANLEY R. H., 1978. Food of the trevalla *Hyperoglyphe porosa* (Richardson) off south-eastern Australia (Note). *N. Z. Journal of Marine and Freshwater Research*, 12 (1) : 77-79
- ZANDER C. D., 1982. Feeding ecology of littoral gobiid and blennioid fish of the Banyuls area (Mediterranean sea). I. Main food and trophic dimension of niche and ecotope. *Vie Milieu*, 32 (1) : 1-10