



HAL
open science

Stratégies alimentaires et énergétiques de la prédation chez les mammifères marins

Jérôme Spitz

► **To cite this version:**

Jérôme Spitz. Stratégies alimentaires et énergétiques de la prédation chez les mammifères marins. Sciences agricoles. Université de La Rochelle, 2010. Français. NNT : 2010LAROS306 . tel-00565430

HAL Id: tel-00565430

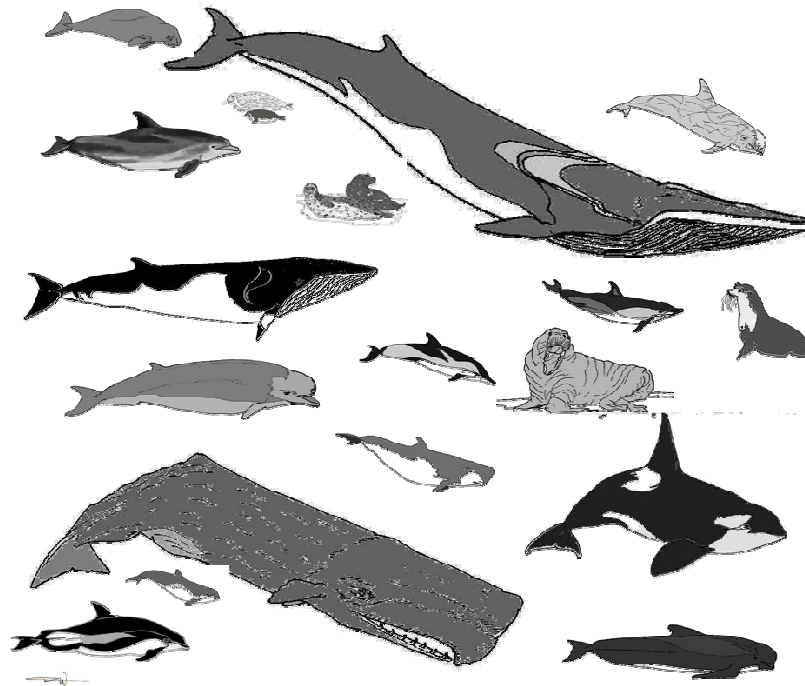
<https://theses.hal.science/tel-00565430>

Submitted on 12 Feb 2011

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

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

STRATEGIE ALIMENTAIRE ET ENERGETIQUE DE LA PREDATION CHEZ LES MAMMIFERES MARINS



Thèse présentée par Jérôme SPITZ

soutenue le 30 septembre 2010
pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de La Rochelle

JURY :

Eric FEUNTEUN
Frédéric MÉNARD
Andrew TRITES
Yves CHEREL
Anik BRIND'AMOUR
Vincent RIDOUX

Professeur, *Muséum National d'Histoire Naturelle*, Président du jury
Chargé de recherche-HDR, *IRD*, Rapporteur
Professor, *University of British Columbia*, Rapporteur
Directeur de recherche, *CNRS*, Examineur
Chargée de recherche, *Ifremer*, Examineur
Professeur, *Université de La Rochelle*, Directeur de thèse



UNIVERSITÉ DE LA ROCHELLE

Biologie de l'environnement, des populations, écologie marine

Ecole doctorale Gay-Lussac

Laboratoire Littoral, Environnement et Sociétés (LIENSs)

UMR 6250 ULR-CNRS

STRATEGIE ALIMENTAIRE ET ENERGETIQUE DE LA PREDATION CHEZ LES MAMMIFERES MARINS

Thèse présentée par Jérôme SPITZ

soutenue le 30 septembre 2010

pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de La Rochelle

JURY :

Eric FEUNTEUN
Frédéric MÉNARD
Andrew TRITES
Yves CHEREL
Anik BRIND'AMOUR
Vincent RIDOUX

Professeur, *Muséum National d'Histoire Naturelle*, Président du jury
Chargé de recherche-HDR, *IRD*, Rapporteur
Professor, *University of British Columbia*, Rapporteur
Directeur de recherche, *CNRS*, Examineur
Chargée de recherche, *Ifremer*, Examineur
Professeur, *Université de La Rochelle*, Directeur de thèse



REMERCIEMENTS

Cette thèse n'est pas le produit de moi seul. Ce travail est aussi la somme des nombreuses rencontres, des échanges, de l'aide et du soutien (scientifique ou non) qui l'ont jalonné. Si je ne peux avoir un mot pour tous, je tiens néanmoins à adresser de chaleureux remerciements à ceux et celles qui ont été déterminants pour l'aboutissement de cette thèse.

A celui sans qui rien ne serait arrivé, Vincent Ridoux. Je n'ai de mots pour exprimer ma gratitude et mon respect autant pour l'homme que pour le scientifique.

A ceux qui ont toute ma reconnaissance, Stéphane Da-Cunha et Cyril Hue du Parc Zoologique de La Flèche pour avoir donné vie à ce projet et m'avoir laissé le mener en toute sérénité.

A ceux qui ont accepté d'examiner ce travail, Anik Brind'Amour, Yves Cherel, Eric Feunteun, et en particulier à ceux qui ont accepté d'en être rapporteurs, Frédéric Ménard et Andrew Trites pour avoir sacrifié un bout d'été pour me lire.

A ceux sans qui les résultats ne seraient pas ce qu'ils sont, Vanessa Becquet pour sa persévérance à mettre au point l'indicateur mitochondrial, qui n'a d'égal que mon amitié ; Anik Brind'Amour pour m'avoir donné à Nantes un "quatrième coin" de table sur lequel travailler ; Yves Cherel pour son œil aussi affuté qu'un bec de *Lepidoteuthis* ; Robert Galois pour m'avoir aidé à mettre un peu plus de gras dans cette histoire.

A ceux qui ont donné un coup de main au cours d'un stage, Stéphane Bertin, Anne-Kristell Jouan, Laetitia Mariotti, Emeline Mourocq, Valérie Schoen et Camille Treilhes. C'est aussi grâce vous !

A ceux qui signalent et qui découpent du mammifère marin, l'ensemble des membres du Réseau National d'Echouages, pour leur action quotidienne sur le terrain.

A ceux qui embarquent sur EVHOE et PELGAS, pour des campagnes qui ont autant enrichi mon congélateur (scientifique, évidemment) que mes liens sociaux et scientifiques.

A ceux qui voient arriver le bout de leur thèse, Jeremy pour avoir été le compère du dernier effort ; Vanessa, Tiphaine, Paula, Hélène et Aurore, pour m'avoir fait sortir un peu de MA thèse en m'ouvrant un peu la vôtre... Courage les filles !

A ceux qui sont plus des amis que des collègues, Cécile, Florence, Ghislain, Olivier, Paco, Vincent et Willy, pour être toujours là quand j'avais besoin d'un conseil, d'un coup de main, d'une donnée ou d'une bière...

A ceux qui, même s'ils n'ont toujours pas bien compris le fonctionnement d'une thèse universitaire, m'apportent soutien et affection, mes amis et toute ma famille, en particulier, mon papa dont l'intérêt pour les documentaires animaliers a sûrement façonné, au cours des dimanches pluvieux de mon enfance, le chemin que j'ai choisi.

A celles qui sont mes princesses, Alycia et Naomie pour me rappeler ce qui est le plus important dans la vie.

A celle qui a toujours été là, Anne pour toutes nos grandes choses et tous nos petits riens.

Encore merci.

AVANT-PROPOS.....	1
CHAPITRE I. INTRODUCTION ET CADRE THEORIQUE.....	3
I.1. L'alimentation : un besoin pour l'organisme	3
I.2. L'alimentation : décrire l'écologie des espèces.....	6
I.3. L'alimentation : comprendre les stratégies de la prédation.....	8
I.4. L'alimentation : les besoins des mammifères marins.....	10
I.5. Hypothèse et stratégie de la thèse	13
CHAPITRE II. LE REGIME ALIMENTAIRE DES MAMMIFERES MARINS DE L'ATLANTIQUE NORD-EST.....	15
II.1. Un descripteur central de l'écologie, une base scientifique pour la conservation	15
II.2. Une méthodologie à l'épreuve.....	16
II.3. L'alimentation des pinnipèdes	18
II.4. L'alimentation des grands plongeurs du golfe de Gascogne	20
II.5. L'alimentation des petits cétacés en zone océanique	24
II.6. L'alimentation des petits cétacés en zone néritique	27
II.7. Bilan et perspectives de l'étude de l'alimentation des mammifères marins en France	32
CHAPITRE III. LA PROFITABILITE DES PROIES.....	35
III.1. La prise en compte de la qualité de l'alimentation : une nécessité au sein des écosystèmes marins.....	35
III.2. La qualité intrinsèque des espèces fourrages.....	37
III.3. La recherche de la qualité est elle toujours rentable ?.....	42
III.4. Vers des modèles fonctionnels de réseaux trophiques	45
CHAPITRE IV. ETUDE DE CAS : LE DAUPHIN COMMUN, PREDATEUR SELECTIF AU MODE DE VIE COUTEUX.....	47
IV.1 Un mode de vie énergétiquement couteux nécessite-t-il une alimentation riche ?	47
IV.2. Une sélection indépendante de la taxonomie des proies	48
IV.3. Une sélection indépendante de l'abondance des proies dans l'environnement.....	51
IV.4. La notion de choix : un concept à mieux intégrer aux relations proie- prédateur.....	53
CHAPITRE V. REGIME ENERGETIQUE ET COUTS D'EXISTENCE CHEZ LES MAMMIFERES MARINS.....	55
V.1. Estimer les besoins et la consommation des mammifères marins.	55
V.2. A la recherche d'indicateurs de coût d'existence	57
V.3. Le régime énergétique des cétacés dans l'Atlantique nord-est.	61
V.4. Relation entre qualité de l'alimentation et coût d'existence	65

CHAPITRE VI. RELIER LES CARACTERISTIQUES DE PREDATEURS ET LES CARACTERISTIQUES DE PROIES.....	71
VI.1. Oublions la taxonomie	71
VI.2. Tester les relations entre les traits des proies et des prédateurs : une approche en trois matrices	72
VI.3 Quelles relations fonctionnelles entre les traits des mammifères marins et les traits de leurs proies ?	75
VI.4. De la compréhension des relations proies-prédateurs à la prédiction des régimes alimentaires	78
CHAPITRE VII. DISCUSSION GENERALE.....	81
VII.1. Bilan général : de la description naturaliste à l'écologie évolutive	81
VII.2. Les limites de l'approche.....	83
VII.3. Vers une hypothèse complémentaire de la théorie de l'approvisionnement optimal	85
VII.4. Perspectives	90
REFERENCES	93
ANNEXE 1. THE DIET OF HARBOUR SEAL <i>PHOCA VITULINA</i> AT THE SOUTHERN LIMIT OF ITS EUROPEAN DISTRIBUTION (NORMANDY, FRANCE).....	107
ANNEXE 2. PREY PREFERENCES AND FORAGING NICHE SEGREGATION AMONG THE COMMUNITY OF DEEP-DIVING ODONTOCETES FROM THE BAY OF BISCAY, NORTHEAST ATLANTIC.....	127
ANNEXE 3. PREDATOR AND PREY BODY SIZES IN MARINE FOOD WEBS.....	153
ANNEXE 4. PROXIMATE COMPOSITION AND ENERGY CONTENT OF FORAGE SPECIES FROM THE BAY OF BISCAY: HIGH OR LOW QUALITY FOOD?	159
ANNEXE 5. PREY SELECTION BY THE COMMON DOLPHIN: FULFILLING HIGH ENERGY REQUIREMENTS WITH HIGH QUALITY FOOD	175
ANNEXE 6. UNPUBLISHED DATA ON THE DIET OF COMMON DOLPHIN IN THE NORTHEAST ATLANTIC.....	193
ANNEXE 7. TELL ME WHAT YOU EAT, I WILL TELL YOU HOW YOU LIVE: THE RELATIONSHIP BETWEEN QUALITY OF DIET AND COST OF EXISTENCE	199
ANNEXE 8. TESTING THE PREY TRAITS-PREDATOR TRAITS RELATIONSHIPS USING THREE-MATRIX APPROACHES.....	213
ANNEXE 9. PARTICIPATIONS A DES CONFERENCES SCIENTIFIQUES.....	227

AVANT-PROPOS

Ce travail porte sur l'écologie alimentaire des mammifères marins de l'Atlantique nord-est et principalement sur la base de la description de l'alimentation des espèces présentes. Ce thème a débuté au sein de l'Université de La Rochelle (ou repris après les travaux de thèse de Geneviève Desportes soutenus en 1985), il y a environ 10 ans à l'arrivée de Vincent Ridoux. Alors, la première espèce dont le régime alimentaire a été décrit à partir de restes retrouvés dans les fèces et dans les estomacs est le phoque gris de l'Archipel de Molène. Par chance, le jeune stagiaire à qui on avait confié cette tâche n'était autre que moi... Quelques années et quelques estomacs plus tard, le projet et le financement d'une thèse ont vu le jour. Les objectifs de cette thèse, ma thèse, étaient de clore les descriptions de régime alimentaire des mammifères marins pour les espèces non-décrites par nos travaux antérieures, puis d'essayer de dépasser la simple description de l'alimentation pour tendre vers une meilleure compréhension des stratégies alimentaires à l'échelle de l'ensemble des mammifères marins de l'Atlantique nord-est, et en particulier, étudier le rôle de la valeur énergétique des proies.

Le format des thèses scientifiques évolue de plus en plus vers une structure dite de "thèse sur publications" correspondant à l'effort actuel (mais discutable) de forte production scientifique. Une des difficultés de ce format est souvent de présenter un document cohérent du début à la fin. Certaines redondances ou des difficultés à suivre un fil conducteur sont inhérentes à la juxtaposition des articles scientifiques dans un volume unique. Une alternative est de proposer une synthèse en français, accessible à un grand nombre de lecteurs, fondée sur les articles scientifiques issus du travail de thèse et rassemblés eux en annexes. J'ai choisi cette solution pour rédiger mon manuscrit de thèse. Le manuscrit suivant est donc structuré en deux grandes parties, une synthèse des travaux de recherche, et des annexes principalement constituées par des articles scientifiques publiés, soumis ou en préparation). Les annexes sont disposées dans l'ordre de leur lien avec les chapitres de la synthèse (Tableau 0).

Tableau 0. Chapitres de la synthèse et annexes correspondantes

CHAPITRE	ANNEXE	TITRES	STATUT
II.	1.	Spitz J. , Mariotti L., Caillot E., Ridoux V. & Elder J.F. The diet of the harbour seal at the southern limit of its European range. <i>NAMMCO Scientific Publication</i> , 8.	<i>Sous presse</i>
	2.	Spitz J. , Cherel Y., Bertin S., Kiszka J., Dewez A. & Ridoux V. Prey preferences and foraging niche segregation among the community of deep-diving odontocetes from the Bay of Biscay, northeast Atlantic. <i>Soumis à Deep-Sea Research Part I</i> .	<i>Soumis</i>
	3.	Barnes C., Bethea D.M., Brodeur R.D., Spitz J. , Ridoux V., Pusineri C., Chase B.C., Hunsicker M.E., Juanes F., Conover D.O., Kellermann A., Lancaster J., Ménard F., Bard F.-X., Munk P., Pinnegar J.K., Scharf F.S., Rountree R.A., Stergiou K.I., Sassa C., Sabates A. & Jennings S., 2008. Predator and prey body sizes in marine food webs. <i>Ecology</i> , 89(3): 881.	<i>Publiée</i>
III.	4.	Spitz J. , Mourocq E., Schoen V. & Ridoux V., 2010. Proximate composition and energy content of forage species from the Bay of Biscay: high or low quality food? <i>ICES Journal of Marine Science</i> , 67: 909-915.	<i>Publiée</i>
IV.	5.	Spitz J. , Mourocq E., Leauté J.-P., Quéro J.-C. & Ridoux V., 2010. Prey selection by the common dolphin: fulfilling high energy requirements with high quality food. <i>Journal of Experimental Marine Biology and Ecology</i> .	<i>Sous presse</i>
	6.	Unpublished data on the diet of common dolphin in the northeast Atlantic.	<i>Non publiée</i>
V.	7.	Spitz J. , Becquet V., Galois R. & Ridoux V. Tell me what you eat, I will tell you how you live: the relationship between quality of diet and cost of existence in marine mammals.	<i>En préparation</i>
VI.	8.	Spitz J. , Brind'Amour A. & Ridoux V. Testing the prey traits-predator traits relationships using three-matrix approaches.	<i>En préparation</i>

Enfin, une partie de ce travail de thèse ainsi que des données issues de ce travail ont été présentées lors de conférences scientifiques (Annexe 9).

CHAPITRE I. INTRODUCTION ET CADRE THEORIQUE

1.1. L'alimentation : un besoin pour l'organisme

Survivre. Manger pour vivre. La quête de nourriture est l'un des premiers objectifs de toutes les espèces vivantes. La survie d'une espèce est conditionnée à la bonne santé de ses individus (Stearns, 1992). Pour chaque organisme l'alimentation doit ainsi couvrir l'ensemble de ses besoins pour la croissance, la maintenance (*i.e.* renouvellement cellulaire, fonctionnement des organes, thermorégulation,...), la reproduction (*i.e.* production de gamètes, accouplement, gestation, soins parentaux,...) et l'activité (*i.e.* migration, recherche de nourriture, fuite,...). L'activité cellulaire est l'échelle unitaire du fonctionnement d'un organisme. Cette activité est sous la contrainte des apports spécifiques de l'alimentation (*e.g.* protéines, lipides, vitamines, éléments essentiels,...) et plus largement de l'énergie fournie par la nourriture absorbée (Schmidt-Nielsen, 1997). En fonction des organismes (*i.e.* des unicellulaires aux vertébrés supérieurs), les besoins en nutriments, en éléments essentiels ou en énergie sont différents (Crawford, 1968). Par conséquent, les caractéristiques de l'alimentation en termes d'apports ou plus globalement en termes de qualité de l'alimentation doivent donc être, autant que possible, considérées à l'échelle de l'espèce si le questionnement posé relève de l'écologie ou la biologie évolutive.

Cependant, en fonction des modèles biologiques étudiés, il existe une grande variabilité de prise en compte scientifique des besoins et de la qualité de l'alimentation. Poussées à l'extrême chez l'homme, l'évaluation des besoins alimentaires et la description du rôle de chaque nutriment ont fait de la nutrition une science qui analyse méthodiquement la composition des aliments et son influence sur la santé de l'homme (Garrow *et al.*, 2000). Chez l'animal domestique ou d'élevage, le contrôle de l'alimentation (*i.e.* sa composition, sa qualité, sa quantité) est un enjeu majeur pour optimiser la croissance, la reproduction, l'état de santé ou la longévité (Dryden, 2008). Par contre, pour la faune sauvage, l'évaluation des besoins est encore trop souvent restreinte à un besoin alimentaire global exprimé en biomasse, voire même en masse de carbone sans aucune prise en compte qualitative de l'alimentation (*e.g.* Cumberland *et al.*, 2001 ; Leguerrier *et al.*, 2003 ; Pakhomov *et al.*, 1996). Pourtant, depuis plusieurs décennies de nombreuses théories

et modèles ont été développés pour estimer les besoins énergétiques de différentes espèces sauvages (Brown *et al.*, 2004 ; Kleiber, 1975 ; Kooijman, 2010). Mais, ces progrès en physiologie animale sont rarement mis en perspective par une analyse des caractéristiques nutritionnelles des régimes alimentaires.

L'étude de l'énergétique animale trouve sa genèse dès février 1783 lorsque Lavoisier et Laplace mettent en évidence la relation quantitative entre la respiration et l'augmentation de température grâce à la création d'un calorimètre testé sur un cochon d'Inde (Lavoisier & Laplace, 1783). Il a depuis été démontré que l'énergie produite par un organisme provient de la dégradation des substrats organiques, principalement par la voie oxydative (Schmidt-Nielsen, 1997). La principale source de production énergétique est alors la respiration. De ce fait, l'intensité de l'activité respiratoire permet, sous certaines conditions, de mesurer la consommation en énergie et donc d'en déduire les besoins énergétiques d'un organisme. Ainsi, la consommation en oxygène d'un organisme mature au repos reproductif, immobile, en zone de neutralité thermique et dont le système digestif est inactif permet d'établir son taux métabolique de base (BMR : *Basal Metabolic Rate*) c'est-à-dire les besoins énergétiques nécessaires au maintien de la masse et de la composition corporelle constantes, ou dit de manière plus empirique, au bon fonctionnement des organes au repos. Principalement dépendant de la masse et du type d'organisme (*e.g.* unicellulaire, poïkilotherme, homéotherme), le BMR de chaque espèce vivante peut être prédit à partir de la masse corporelle par la relation de Kleiber (Equation 1 ; Figure I.1 ; Brown & West, 2002 ; Kleiber, 1932, 1975) :

$$\text{Equation 1 : } \text{BMR} = \alpha M^{0,75}$$

où M est la masse corporelle et α une constante dépendante du modèle biologique (en fonction des unités utilisées à la fois pour la masse corporelle et les besoins métaboliques).

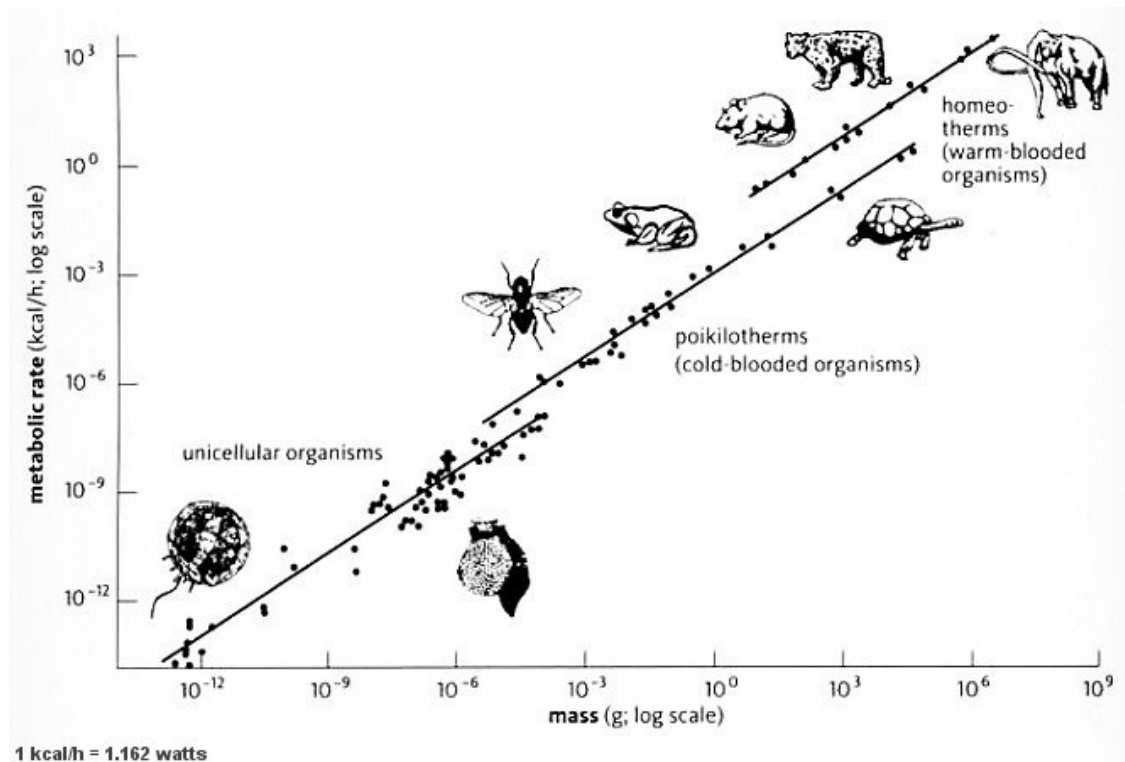


Figure 1.1. Relation entre le BMR et la masse corporelle dans le monde animal réparti en trois groupes fonctionnels : organismes unicellulaires, poikilothermes, homéothermes (Brown & West, 2002).

Compte tenu de la difficulté qu'il y a à placer des organismes dans les conditions nécessaires à la mesure du BMR, le bien fondé des valeurs de BMR obtenues empiriquement et la paramétrisation de la relation de Kleiber sont largement discutés (e.g. Gallivan, 1992 ; Speakman *et al.*, 1993 ; White & Seymour, 2003). Toutefois, le BMR reste l'indicateur couramment utilisé pour comparer le métabolisme animal à l'échelle intra ou interspécifique (e.g. Elgar & Harvey, 1987 ; Kvist & Lindstrom, 2001). Les difficultés de mesure du BMR ont, néanmoins, favorisé la définition du taux métabolique au repos (RMR : *Resting Metabolic Rate*) qui peut être mesuré dans des conditions moins strictes que le BMR et dont la valeur est généralement considérée comme proche (e.g. Peterson *et al.*, 1990). Enfin, comme de nombreuses espèces ne peuvent être placées dans les conditions expérimentales nécessaires à la mesure du BMR ou même du RMR, le taux métabolique courant (FMR : *Field Metabolic Rate*), ou taux métabolique journalier moyen (ADMR : *Average Daily Metabolic Rate*), est mesuré *in situ* notamment par des techniques de double-marquage isotopique de l'eau permettant d'évaluer les coûts d'activités (Lavigne, 1996 ; Nagy, 1983, 1987, 1994) (Equation 2).

$$\text{Equation 2 : } \text{FMR} \approx \text{ADMR} = \beta * \text{BMR}$$

où β est un facteur représentant l'ensemble des coûts d'activités.

En conséquence, si le BMR est le référentiel du métabolisme individuel en physiologie, le FMR est souvent considéré en écologie car il prend en compte le coût des activités et permet donc d'évaluer directement la consommation en nourriture d'un organisme en conditions naturelles et d'en extrapoler les besoins à l'échelle de la population (e.g. Barlow et al., 2008 ; Sparling et al., 2008 ; Speakman, 2000 ; Williams, 1987).

1.2. L'alimentation : décrire l'écologie des espèces

Un prédateur est défini comme un organisme libre en quête d'une nourriture composée d'autres organismes vivants : les proies. Une grande variété de prédateurs existe alors, et la nature de la relation de prédation est souvent décrite taxonomiquement : les prédateurs herbivores se nourrissant d'organismes végétaux, les carnivores d'organismes animaux et les omnivores d'un mélange d'organismes appartenant à ces deux catégories (Begon *et al.*, 2005). Au sein de ces grands types de prédateurs, la taxonomie des proies est encore utilisée pour caractériser plus finement la prédation. Par exemple, pour des prédateurs carnivores marins, il est généralement d'usage de séparer les ichtyophages (consommateurs de poissons), les teuthophages (consommateurs de céphalopodes) ou bien encore les planctonophages (consommateurs de zooplancton). Cette classification sommaire, pouvant être encore déclinée à des niveaux taxonomiques inférieurs, permet une première approche de l'écologie alimentaire des espèces prédatrices.

La description plus fine des proies composant le régime alimentaire d'un prédateur permet de définir sa niche alimentaire. La niche écologique est la description de l'utilisation par une espèce de l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques de son environnement. Considérée communément comme un espace à n dimensions (chaque dimension étant un facteur de l'environnement), la niche écologique est alors très difficile à décrire en détail (Hutchinson, 1957). La niche alimentaire est un sous-ensemble de la niche écologique

permettant de décrire l'utilisation des ressources par un prédateur selon trois dimensions majeures :

- 1- une dimension trophique définie par les caractéristiques des proies (e.g. espèces, tailles, qualité,...) ;
- 2- une dimension spatiale composée par les habitats de recherche alimentaire ;
- 3- et une dimension temporelle qui comprend les rythmes d'activités alimentaires (de l'échelle journalière au cycle annuel).

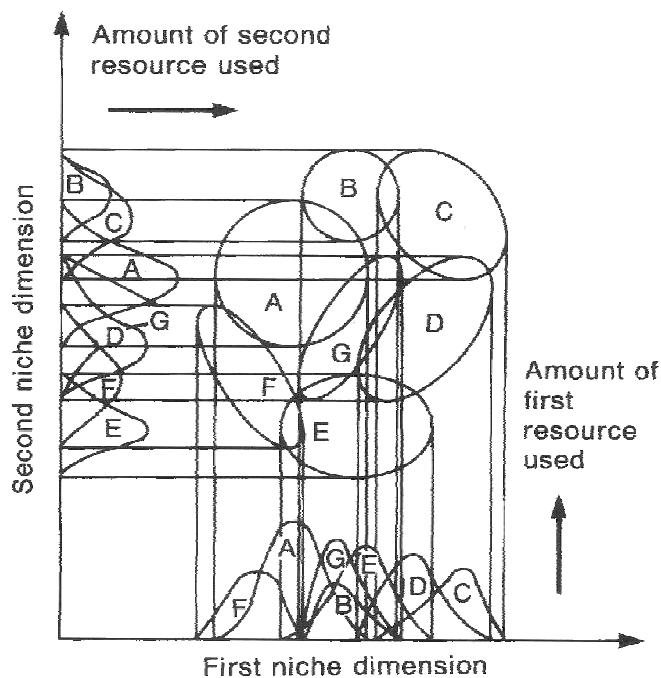


Figure 1.2. Représentation schématique à deux dimensions des niches de sept espèces différentes (Chapman & Reiss, 1999).

La description des niches alimentaires est largement utilisée pour la compréhension du rôle des espèces dans le fonctionnement des écosystèmes en illustrant principalement le partage des ressources entre différentes espèces (Pianka, 1974). En effet, différentes espèces peuvent présenter d'importants chevauchements sur certaines dimensions de leurs niches écologiques lorsque ces dimensions sont considérées séparément alors que les niches sont en fait distinctes (Figure 1.2 : Chapman & Reiss, 1999). L'étendue de la niche permet également de renseigner le degré de plasticité alimentaire d'une espèce. Ainsi une niche

étendue décrira un prédateur généraliste et, au contraire, une niche étroite correspondra à un prédateur spécialiste. L'enjeu majeur apparaît donc de bien identifier les dimensions pertinentes pour l'évaluation des niches alimentaires. En effet, l'évaluation du degré de sélectivité d'un prédateur est dépendante des choix faits pour décrire les ressources qu'il exploite. Par exemple, un prédateur pourra être décrit comme généraliste si un grand nombre d'espèces proies différentes sont présentes dans son alimentation, alors que l'étude de la distribution en taille de ces proies pourrait révéler un prédateur beaucoup plus sélectif ; dans ce cas la taille des proies serait un descripteur plus pertinent de l'alimentation que la composition taxonomique pour estimer les critères de sélection des proies par les prédateurs.

1.3. L'alimentation : comprendre les stratégies de la prédation

Une stratégie en écologie peut être définie comme la mise en place d'un ensemble cohérent de caractéristiques morphologiques, physiologiques, écologiques ou comportementales parmi un ensemble large d'alternatives et permettant de répondre à des problèmes écologiques majeurs tels que la reproduction ou l'alimentation (Cody, 1966 ; Barbraud, 1993 ; Stearns, 1980). Les stratégies alimentaires correspondent alors à un ensemble cohérent de réponses permettant d'optimiser le succès alimentaire d'une espèce :

- 1- Dimension trophique : quelles sont les caractéristiques des proies recherchées ?
- 2- Dimension spatiale : où rechercher ces proies ?
- 3- Dimension temporelle : quand rechercher ces proies ?
- 4- Composante comportementale : en présence des proies, comment les capturer ?

Le succès d'une stratégie alimentaire pour un prédateur (*i.e.* satisfaire ses besoins par le gain énergétique entre les coûts de mise en œuvre d'une stratégie et le bénéfice apporté par l'ingestion de nourriture) est lié à ses adaptations morphologiques, physiologiques et sociales ainsi qu'aux limitations que celles-ci imposent. Ces caractéristiques ont pour la plupart été façonnées sous l'action de la sélection naturelle (MacArthur, 1962). Par exemple,

de nombreuses adaptations morphologiques semblent résulter de l'optimisation de la capture des proies telle que la forme du bec des oiseaux ou la dentition des mammifères (Figure I.3 : Feldhamer *et al.*, 2007).

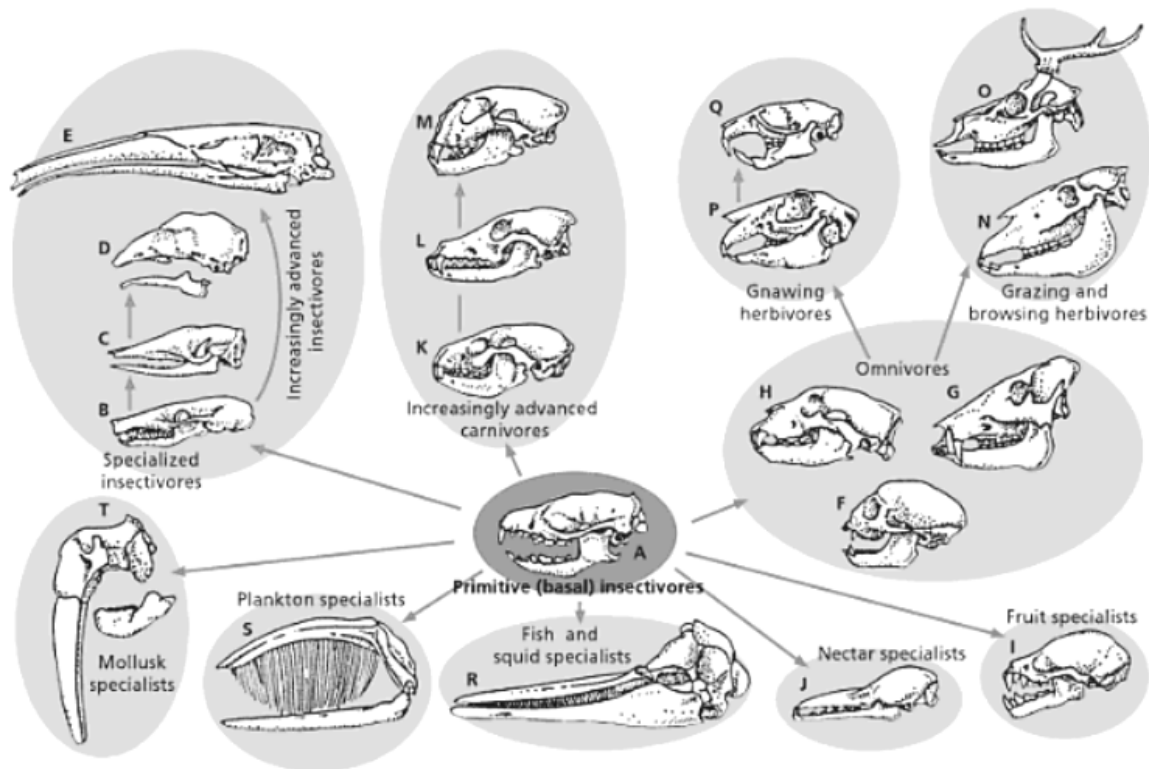


Figure I.3. Spécialisation du crâne et de la dentition chez les mammifères en fonction de leurs habitudes alimentaires : A, modèle d'insectivore primitif ; B, C, D, E, insectivores ; F, G, H, omnivores ; I, frugivores ; J, nectarivores ; K, L, M, carnivores ; N, O, brouteurs ; Q, P, rongeurs ; R, ichthyophage ou teuthophage ; S, planctonophage, T, malacophage (Feldhamer *et al.*, 2007).

Les flux d'énergie semblent également jouer un rôle clé dans le déterminisme des proies recherchées par un prédateur, et donc, dans l'établissement des stratégies alimentaires. Ainsi, l'étude des coûts et des bénéfices associés aux comportements alimentaires (recherche et capture des proies) a fait émerger une théorie majeure en écologie alimentaire : la théorie de l'approvisionnement maximal (OFT : *Optimal Foraging Theory*, Charnov, 1976 ; Emlen, 1966 ; MacArthur & Pianka, 1966). L'OFT propose que le choix des proies, c'est-à-dire la stratégie d'alimentation, doit optimiser le gain énergétique entre les coûts de la mise en œuvre de la stratégie et l'apport de la nourriture. Après avoir

suscité de nombreux débats (Pierce & Ollason, 1987 ; Stephen & Krebs, 1986 ; Zach & Smith, 1981), l'OFT propose aujourd'hui trois prédictions fondamentales (Sih & Christensen, 2001 ; Stephens & Krebs, 1986;). La première suggère que les prédateurs devraient sélectionner les proies qui leur rapportent le plus d'énergie comparativement aux coûts de recherche et de capture des espèces proies disponibles. La seconde propose que lorsque l'abondance des proies les plus profitables augmente dans l'environnement, alors, les proies les moins profitables devraient être négligées ; la conséquence serait la spécialisation des prédateurs. Enfin, selon la dernière prédiction, les prédateurs devraient présenter des seuils quantitatifs liés aux différents coûts ou bénéfices des comportements alimentaires (*e.g.* temps de manipulations des proies, taille des bancs de proies, ...) pour inclure ou exclure une espèce proie de son régime alimentaire optimal.

Dans le cadre de recherche proposé par l'OFT, la connaissance du champ de proies d'un prédateur (*i.e.* compositions et caractéristiques des espèces proies disponibles) apparaît alors nécessaire à la compréhension et à l'évaluation des stratégies de prédation d'une espèce, au même titre que la description de son alimentation et l'évaluation de ses besoins métaboliques.

1.4. L'alimentation : les besoins des mammifères marins

Les mammifères marins définissent un ensemble polyphylétique de mammifères utilisant le milieu marin pour s'alimenter. Cet assemblage repose ainsi plus sur un regroupement fonctionnel d'espèces que sur une phylogénie stricte. Ainsi, l'assemblage classiquement admis regroupe l'intégralité de l'ordre des Cétacés et celui des Siréniens qui sont constitués d'espèces exclusivement aquatiques, et au sein de l'ordre des Carnivores, les Pinnipèdes qui utilisent le milieu terrestre à différents degrés pour se reposer, se reproduire et muer, mais s'alimentent toujours en mer (Berta *et al.*, 2008). Enfin certaines espèces de mammifères qui trouvent leur nourriture en mer sont parfois considérées dans cet assemblage fonctionnel comme la loutre de mer, l'ours polaire ainsi que deux espèces de chauve-souris (Reynolds *et al.*, 1999). Les mammifères marins regroupent donc une gamme

d'espèces très variées tant en ce qui concerne leurs origines phylogénétiques que leurs caractéristiques morphologiques ou comportementales.

L'étude des stratégies alimentaires chez les mammifères marins est difficile car s'alimentant le plus généralement sous l'eau la description de leurs comportements alimentaires ainsi que la connaissance de leur champ de proies sont le plus souvent parcellaires. De plus, la taille et le mode de vie de ces espèces rendent rarement possible l'expérimentation contrôlée. Ainsi pour chaque espèce de mammifère marin, aller de la simple analyse de "quelles sont les espèces proies ?" vers la compréhension de "pourquoi ces espèces proies en particulier sont retrouvées dans l'alimentation ?" est une démarche qui est encore peu suivie. L'analyse de l'alimentation chez les mammifères marins se limite souvent à l'observation de la diversité et aux proportions relatives des espèces proies rencontrées dans l'alimentation du prédateur. L'interprétation de cette diversité résulte la plupart du temps d'une approche mécanistique de la prédation en explorant, par exemple, les relations entre taille des proies et taille des prédateurs (*e.g.* Tollit *et al.*, 1997) ou encore entre taille des proies et mode de capture (MacLeod *et al.*, 2006). Par conséquent, l'appréciation de la sélection des proies par les mammifères marins est généralement réduite à l'interprétation de la richesse spécifique de l'alimentation. Ainsi des espèces présentant une alimentation monotypique telles que les siréniens et les baleines à fanons sont qualifiées de sélectives car ce sont respectivement des brouteurs de végétaux aquatiques ou des filtreurs de crustacés (*e.g.* Anderson, 1998 ; Fiedler *et al.*, 1998). A l'inverse, l'ensemble des mammifères marins à dents, pouvant présenter un large spectre d'espèces proies, sont considérées comme généralistes, c'est-à-dire ayant une niche alimentaire étendue (*e.g.* Hartcourt *et al.*, 2002), voire opportuniste, c'est-à-dire dont l'alimentation est principalement le reflet de la disponibilité des niveaux trophiques inférieurs (*e.g.* Bearzi *et al.*, 2009).

Les liens éventuels entre la description de l'alimentation et l'évaluation des besoins métaboliques sont trop rarement considérés chez les mammifères marins (Benoit-Bird, 2004 ; Meynier *et al.*, 2008). La première limitation est qu'il est rarement possible de mettre un mammifère marin dans les conditions expérimentales nécessaires à la mesure de son métabolisme, qu'il soit de base ou d'existence. Les études antérieures, principalement sur des animaux de captivité, véhiculent l'idée générale que les mammifères marins ont un métabolisme plus élevé (environ 2 à 2,5 fois) que les mammifères terrestres de même taille

(Figure I.4 : Costa & Williams, 1999). Cependant, la réalité est beaucoup plus complexe (Costa & Williams, 1999). En effet, les coûts d'existence en mer sont l'explication avancée du métabolisme élevé des mammifères marins. Or, les adaptations au milieu marin sont vraisemblablement différentes en fonction des modèles de mammifères marins. Ainsi, les siréniens présenteraient un métabolisme inférieur aux prédictions de Kleiber, les phoques présenteraient un métabolisme proche des mammifères terrestres, les otaries, les delphinidés et la loutre de mer auraient eux un métabolisme nettement plus élevé. De plus, tous les tissus n'ont pas le même taux métabolique (Kleiber, 1975), or la composition corporelle (*e.g.* densité des os, proportion du lard, proportion du muscle, ...) peut présenter de fortes variations en fonction des espèces de mammifères marins. Ces différences de composition corporelle peuvent entraîner des différences significatives des taux métaboliques par unité de masse. Enfin, la représentativité des études passées souffre de nombreux problèmes de standardisation et de conformité aux exigences établies par Kleiber (1975) pour réaliser des comparaisons interspécifiques des besoins métaboliques de base (Gallivan, 1992 ; Lavigne *et al.*, 1986).

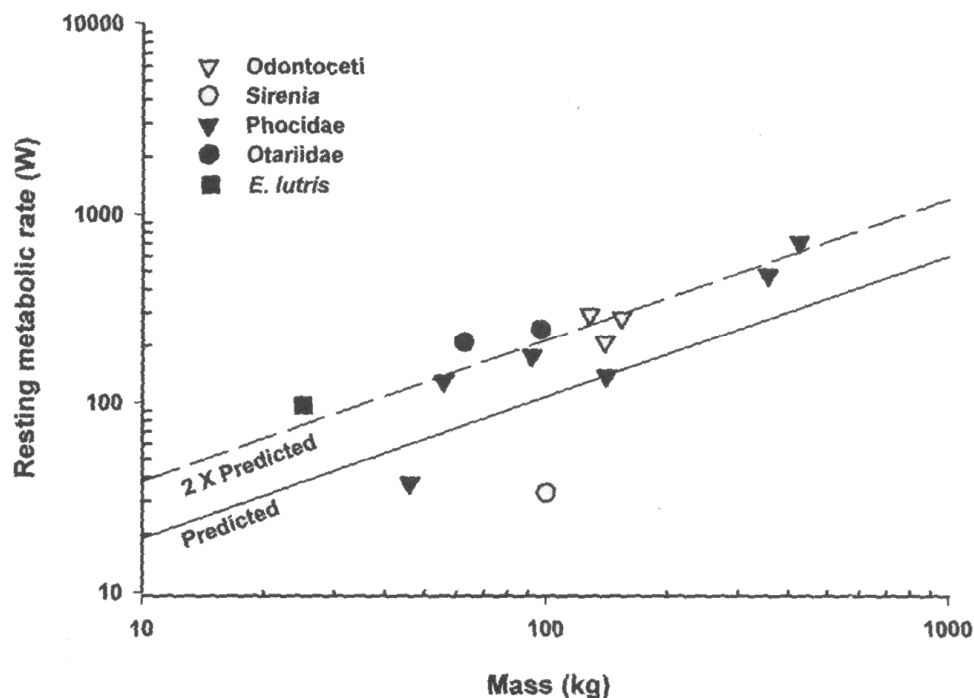


Figure I.4. Besoins métaboliques au repos (RMR) mesurés chez différentes espèces de mammifères marins en fonction de leur masse corporelle (Costa & Williams, 1999). La ligne continue illustre les prédictions de la relation de Kleiber, la ligne discontinue représente deux fois les valeurs prédites.

Le développement récent d'études intraspécifiques a permis de nombreuses avancées dans l'étude du métabolisme basal et des coûts spécifiques de la locomotion, la reproduction ou la thermorégulation pour quelques espèces, principalement des pinnipèdes (e.g. Davis & Weihs, 2007 ; Liwanag *et al.*, 2009 ; Rosen & Trites, 2003 ; Sparling & Fedak, 2004). Ces travaux ont permis de mieux définir les besoins métaboliques de ces espèces. Par contre, de nombreuses espèces de mammifères marins ne peuvent être soumises aux expérimentations classiques permettant la mesure du métabolisme, comme principalement les cétacés. Ainsi, les comparaisons interspécifiques reposant sur des mesures et non pas sur des valeurs prédictives déduites de la relation de Kleiber ne peuvent être réalisées. Ce manque de données est un frein pour l'étude des liens entre les besoins métaboliques et les caractéristiques de l'alimentation au sein des mammifères marins. Un objectif majeur en écologie des prédateurs supérieurs marins est de trouver des approches innovantes pour définir la relation entre l'alimentation et les besoins énergétiques.

1.5. Hypothèse et stratégie de la thèse

Le présent travail se propose d'aller au-delà de la simple analyse taxonomique des régimes alimentaires en utilisant les caractéristiques des proies pour explorer certains aspects des stratégies alimentaires et de l'énergétique de la prédation chez les mammifères marins. L'objectif majeur est de contribuer à une meilleure compréhension du "pourquoi une proie est une proie ?" en s'attachant plus particulièrement à étudier le lien entre la valeur énergétique des espèces proies et le coût d'existence des prédateurs. En effet, il est attendu que la profitabilité énergétique des proies intervienne dans les schémas de sélection de proies mis en place par les mammifères marins.

Afin de pouvoir tester cette hypothèse, ce travail se propose de répondre à 5 grandes questions (détaillées ci-après) permettant de progresser de la description des régimes alimentaires vers la compréhension des relations fonctionnelles entre proies et prédateurs.

- Quel est le régime alimentaire des espèces de mammifères marins fréquentant le golfe de Gascogne et les eaux adjacentes ?
- Quel est le contenu énergétique des espèces fourrages disponibles pour des prédateurs dans le golfe de Gascogne ?
- A l'échelle d'une espèce, existe-t-il une sélection active des proies chez le dauphin commun en lien avec la qualité des espèces fourrages ?
- A l'échelle de l'ensemble des mammifères marins, existe-t-il une relation entre la qualité de leur alimentation et des indicateurs de leur coût d'existence ?
- Comment s'affranchir de la taxonomie dans l'étude des relations proie-prédateur en explorant uniquement l'existence de liens entre les traits fonctionnels des espèces proies et les traits fonctionnels des prédateurs?

CHAPITRE II. LE REGIME ALIMENTAIRE DES MAMMIFERES MARINS DE L'ATLANTIQUE NORD-EST

Les analyses présentées dans cette thèse reposent sur des prélèvements dont l'origine est le golfe de Gascogne et les eaux adjacentes (sud de la mer Celtique, Manche). Dans un souci de clarté, le terme Atlantique nord-est sera utilisé dans l'ensemble du document pour délimiter l'aire géographique de l'étude bien qu'il existe à cette échelle géographique d'autres études disponibles sur le régime alimentaire des mammifères marins essentiellement en Galice et dans les Iles britanniques.

II.1. Un descripteur central de l'écologie, une base scientifique pour la conservation

Le régime alimentaire est un descripteur central de l'écologie des prédateurs supérieurs marins et une source fondamentale d'informations sur leur rôle au sein des écosystèmes. L'alimentation observée pour un prédateur donné résulte du croisement de la disponibilité des ressources trophiques et d'une stratégie de recherche de nourriture. La disponibilité des proies est déterminée, d'une part, par les caractéristiques définissant la distribution et l'abondance des espèces telles que la latitude, l'habitat, ou les processus hydrologiques, et d'autre part, les caractéristiques définissant l'accessibilité des proies pour un prédateur telles que leurs distributions verticales, leurs tailles, ou encore, leurs capacités de fuite. Les stratégies de recherche de nourriture sont sous la contrainte des besoins énergétiques du prédateur et sont donc directement associées aux coûts et aux bénéfices de cette recherche. Ainsi le succès de la stratégie d'alimentation pour un prédateur (*i.e.* satisfaire ses besoins grâce au gain entre le coût de la capture d'une proie et son apport énergétique) est lié à ses limitations physiologiques, morphologiques ou à son fonctionnement social. La composition spécifique du régime alimentaire d'un prédateur apparaît donc être la résultante ou l'expression de différents processus évolutifs qui ont façonné certaines de ses caractéristiques physiologiques, morphologiques et sociales. Les caractéristiques des proies d'un prédateur servent ainsi de descripteurs pour de nombreux aspects de son écologie.

La bonne connaissance de l'alimentation et des caractéristiques des proies ciblées par les mammifères marins constitue également une base nécessaire pour la conservation de ces espèces protégées et la gestion des habitats et ressources qu'elles utilisent. Certaines interactions anthropiques peuvent être identifiées, comme par exemple, la mise en évidence

de relations de compétition avec les pêcheries (Trites *et al.*, 1997) ou les risques liés aux changements de disponibilité de proies (Haug *et al.*, 2002). L'exposition aux contaminants peut également être calculée chez les prédateurs supérieurs marins, la voie trophique étant la principale source de contamination (Lahaye *et al.*, 2005). Enfin, des habitats préférentiels de chasse peuvent être définis ce qui peut permettre d'identifier des zones géographiques d'intérêt pour chaque espèce (Ridoux, 1994). Parfois, lorsque les communautés de proies permettent de distinguer suffisamment des zones géographiques ou des habitats, des stocks d'une même espèce ayant des comportements alimentaires différents peuvent être identifiés, comme pour le dauphin commun dans l'Atlantique nord-est, et des informations pertinentes pour la définition d'unités de management peuvent ainsi être dégagées (Caurant *et al.*, 2009).

II.2. Une méthodologie à l'épreuve

L'homme s'intéresse probablement à la nourriture des animaux sauvages depuis la préhistoire. Initialement dans une démarche visant à mieux comprendre les habitudes de certaines espèces de subsistance, les proies retrouvées dans leurs estomacs devaient alors permettre d'affiner les techniques de chasse et notamment le choix des appâts. Les premiers apports naturalistes sur l'analyse de contenus stomacaux semblent dater d'Aristote (Barthélemy-Saint Hilaire, 1883). Pour l'époque contemporaine, les travaux fondateurs sur l'analyse de contenus stomacaux de mammifères marins apparaissent à la moitié du XX^{ème} siècle avec Rae (1963, 1965) qui propose les premiers résultats détaillés sur l'alimentation des mammifères marins. Puis, Clarke (1956, 1962) pénètre les communautés de céphalopodes profonds par l'étude de leurs becs retrouvés dans les estomacs de cachalots. Dès lors, les études vont se multiplier permettant ainsi de décrire à travers le monde les proies des mammifères marins. L'analyse des restes non-digérés retrouvés dans les estomacs ou les fèces devient alors la méthode classiquement utilisée pour l'étude de l'écologie alimentaire des prédateurs marins.



Figure II.1. Pièces résistantes à la digestion (os, otolithes, becs de céphalopodes) retrouvées dans un estomac de cétacé.

Cette méthode repose sur l'identification des restes stomacaux non-digérés retrouvés dans le tractus digestif à la mort de l'animal, soit sur la base de critères taxonomiques classiques lorsque les restes sont peu digérés, soit de pièces diagnostiques dures telles que les otolithes et les os chez les poissons ou les mandibules, communément appelées becs, chez les céphalopodes (Figure II.1).

Initialement, les résultats apparaissent

comme des inventaires taxonomiques des proies identifiées. Puis l'analyse est devenue quantitative, principalement par l'apport des relations allométriques permettant d'estimer les longueurs et masses individuelles des proies par la mesure de leurs otolithes ou leurs becs. Les principales limites et biais de la technique sont liés à la digestion différentielle des espèces dans l'estomac (la taille des pièces diagnostiques influençant leur taux de découverte) et à la représentativité de l'échantillonnage des animaux analysés. En effet, l'accès aux prélèvements d'espèces protégées comme les mammifères marins est opportuniste, essentiellement basé sur la collecte des échouages ou des captures accidentelles. L'échantillonnage peut en être affecté en termes de taille, de couverture spatio-temporelle ou de composition en âge, en sexe ou en statut reproducteur. Cependant, le recul disponible sur cette méthodologie a permis la prise en compte et la réduction de nombre de ces biais. Ainsi à travers la compréhension des effets de la digestion sur les restes retrouvés (*e.g.* Pierce & Boyle, 1991 ; Santos *et al.*, 2001a ; Tollit *et al.*, 2003) et l'apport de l'analyse numérique, un certain nombre de filtres, de corrections et d'indices sont disponibles, permettant à la fois de mieux évaluer et d'augmenter la représentativité des résultats. L'un des problèmes majeurs reste la surestimation de certaines espèces à cause de l'accumulation de leurs pièces dures résistantes à la digestion (Santos *et al.*, 2001a). Pour limiter ce biais, la distinction des restes présentant encore des traces de chair (fraction fraîche) de l'ensemble des restes retrouvés dans l'estomac tend à se généraliser dans les études récentes (Meynier *et al.*, 2008 ; Pottier *et al.*, 2007 ; Pusineri *et al.*, 2007).

Toutefois, l'analyse des contenus stomacaux et des fèces apparaît souvent fastidieuse car le temps d'analyse est long et l'opérateur doit avoir une très bonne connaissance taxonomique des espèces proies et des pièces diagnostiques, ce qui nécessite un investissement important sur le long terme. Par ailleurs, cette méthode, basée sur la mémoire visuelle d'une grande variété de pièces diagnostiques, n'est pas automatisable et requiert un effort individuel d'auto-formation considérable. Les dernières années ont ainsi vu émerger des techniques souvent présentées comme des alternatives à l'analyse traditionnelle des contenus stomacaux ; il s'agit de l'identification génétique des restes non-digérés, de l'analyse des acides gras ou de la mesure des rapports d'isotopes stables dans les différents tissus des prédateurs. Cependant, si ces techniques présentent des avantages indéniables et apportent une vision complémentaire de celle proposée par l'analyse des contenus stomacaux, elles ne permettront jamais d'avoir le détail et le niveau de finesse à l'échelle de l'espèce proie et de ses caractéristiques individuelles qui sont documentés par la méthode traditionnelle.

II.3. L'alimentation des pinnipèdes

Le phoque gris *Halichoerus grypus*

Le régime alimentaire du phoque gris a été analysé à partir de fèces et de contenus stomacaux collectés essentiellement dans l'archipel de Molène, Bretagne (Ridoux *et al.*, 2007). Son alimentation est variée et se caractérise par des proies de grande taille (Figure II.2), incluant des poissons et céphalopodes vivant à proximité du fond. Les espèces principales sont la vieille (*Labrus bergylta*), le congre (*Conger conger*), le bar (*Dicentrarchus labrax*) et la sole (*Solea solea*) pour les poissons, la seiche commune (*Sepia officinalis*) pour les céphalopodes (Tableau II.1). Une variabilité assez importante de l'alimentation semble exister dont l'origine serait à la fois ontogénique et liée au développement des stratégies individuelles de chasse.

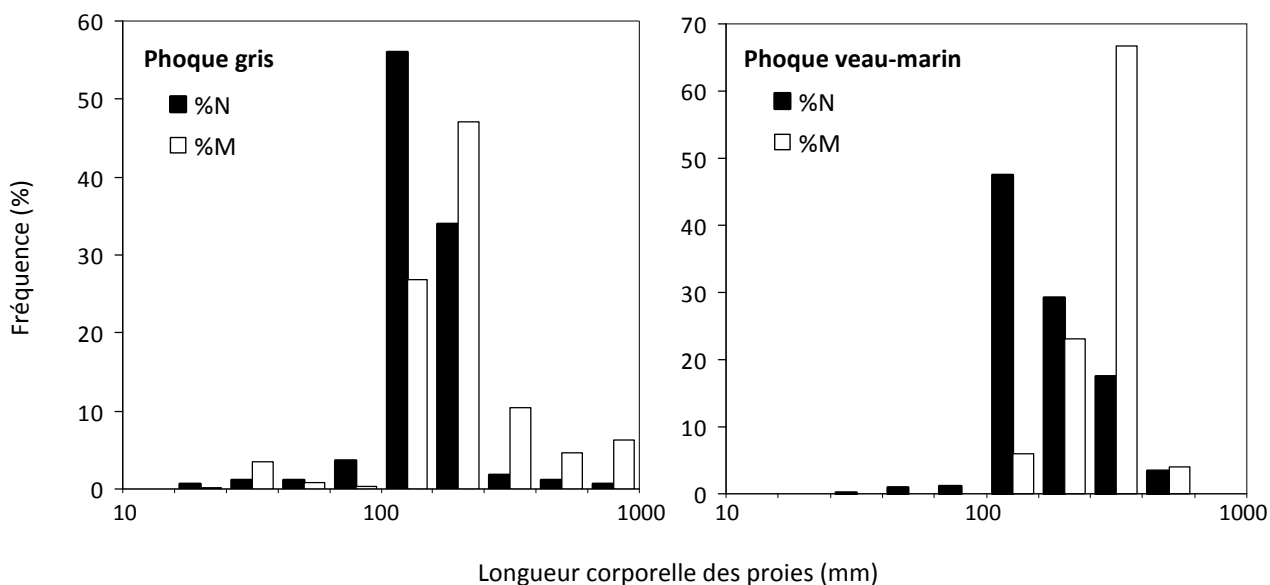


Figure II.2. Distribution en fréquence en nombre et en fréquence en masse de l'ensemble des espèces proies du phoque gris (à gauche) et du phoque veau-marin (à droite).

Le phoque veau-marin *Phoca vitulina*

Le régime alimentaire du phoque veau-marin en France a été analysé à partir de fèces collectés dans la baie de Veys, Normandie (Annexe 1). Son alimentation se compose d'un nombre restreint d'espèces de poissons de grande taille (Figure II.2), deux espèces démersales, les mullets (mugilidae) et la plie (*Pleuronectes platessa*), et une espèce pélagique l'orpie (*Belone belone*). Aucun céphalopode, ni crustacé n'a été trouvé (Tableau II.1).

Tableau II.1. Principales familles de proies composant le régime alimentaire du phoque gris et du phoque veau-marin.

	Phoque gris				Phoque veau-marin	
	Estomac (n=14)		Fecès (n=145)		Fecès (n=121)	
	%N	%M	%N	%M	%N	%M
POISSONS						
Congridae	2,9	9,4	4,2	20,7		
Atherinidae	3,6	0,2	4,7	0,3		
Ammoditidae			10,5	0,6	7,9	0,9
Belonidae	2,2	2,2	4,7	1,1	14,2	19,2
Callionymidae	0,7	0,1	2,1	0,1		
Gadidae	38,4	9,5	27,8	7,3	4,4	1,5
Mugilidae	0,7	2,5	0,5	0,7	10,0	48,6
Cottidae			5,8	0,6		
Callionymidae					14,7	3,8
Serranidae			5,2	11,9	0,2	0,4
Labridae			18,3	50,6		
Sparidae	2,9	1,5				
Scombridae			2,1	0,9		
Carangidae	2,9	1,4	0,5	0,8	0,2	0,2
Pleuronectidae	1,4	0,9	1,0	0,5	41,5	23,7
Soleidae	2,1	10,2	4,2	2,3	2,8	1,3
Autres poissons	0,7		4,7		4,0	0,4
CEPHALOPODES						
Loliginidae	5,8	7,9	3,6	1,4		
Sepiidae	24,6	52,3				
Octopodidae	0,7	0,5				
CRUSTACES						
Brachiouridae	2,1	0,2				
Galatheae	5,8	0,2				
OISEAUX						
Alcidae	2,2	1,6				

II.4. L'alimentation des grands plongeurs du golfe de Gascogne

Les préférences alimentaires des grandes espèces de cétacés à dents ont été décrites à partir des contenus stomacaux collectés sur les animaux retrouvés échoués sur le littoral Atlantique (Annexe 2).

Tableau II.2. Principales familles de proies composant le régime alimentaire des grands cétacés plongeurs.

	Globicephale noir		Dauphin de Risso		Péponocephale		Baleine à bec de Cuvier		Baleine à bec de Sowerby		Hyperodon boréale		Cachalot		Cachalot pygmée		Cachalot nain	
	(n=11)		(n=2)		(n=3)		(n=10)		(n=3)		(n=1)		(n=3)		(n=8)		(n=1)	
	%N	%M	%N	%M	%N	%M	%N	%M	%N	%M	%N	%M	%N	%M	%N	%M	%N	%M
CEPHALOPODES																		
Sepiidae	0,6	0,1	85,7	93,9	4,7	43,6			7,8	18,5								
Sepiolidae					18,2	0,0												
Loliginidae	0,4	3,0			3,6	9,9									0,3	0,7		
Ctenopteridae															0,1	0,1		
Onychoteuthidae	0,1	1,5					0,1	0,3					3,1	7,0				
Cycloteuthidae													0,1	0,2				
Gonatidae	7,2	6,5					4,7	14,4					14,5	2,9	0,3	1,0		
Lepidoteuthidae													0,6	6,2				
Pholidoteuthidae													0,1	0,2				
Architeuthidae													0,3	5,7				
Histioteuthidae	6,9	8,1					48,7	35,8					70,5	58,5	81,7	78,2	100	100
Brachioteuthidae	0,7	0,0					1,1	0,1							0,3	0,1		
Ommastrephidae	5,3	12,4			7,8	26,4	0,2	0,7					0,6	0,4	3,0	9,5		
Chiroteuthidae							0,1	0,0					0,4	0,0	1,7	3,0		
Mastigoteuthidae	0,1	0,3					0,1	0,1					0,2	0,0	1,0	1,0		
Cranchiidae	72,1	27,3					41,2	48,2			98,7	93,6	7,9	1,4	2,2	3,2		
Vampyroteuthidae							0,1	0,0					0,2	0,2				
Stauroteuthidae											1,3	6,4						
Octopodidae	4,6	31,9	14,3	5,3														
Alloposidae							0,1	0,1					1,5	17,2				
POISSONS																		
Stomiidae							0,4	0,2										
Myctophidae									0,3	1,0					0,1	0,1		
Gadidae	0,2	0,2			56,8	13,7	0,3	0,1	81,2	52,8					2,7	1,4		
Carangidae	1,1	1,6																
Merluccidae	0,1	0,1			6,8	5,0			7,8	27,1					0,3	0,1		
Pleuronectidae					2,1	1,4												
Autres poissons	0,3	0,7					0,1	0,0	2,0	0,0					0,3	0,0		
AUTRES INVERTEBRES																		
Crevettes															0,4	0,1		
Crabes									0,7	0,0					5,1	0,7		
Salpes		6,1		0,8				0,1										

Le globicéphale noir *Globicephala melas*

Le régime alimentaire du globicéphale noir est essentiellement composé par des céphalopodes de petite taille (Figure II.3). L'originalité de son alimentation dans le golfe de Gascogne est la présence à la fois d'espèces démersales caractéristiques du plateau continental comme les poulpes (Octopodidae) et d'espèces pélagiques océaniques comme *Galiteuthis armata* ou *Gonatus steenstrupi* (Tableau II.2). Les poissons, bien que présents en faible quantité, pourraient être occasionnellement une ressource exploitée par le globicéphale noir.

Le dauphin de Risso *Grampus griseus*

Le régime alimentaire du dauphin de Risso apparaît exclusivement teuthophage (Tableau II.2). Les espèces de céphalopodes rencontrées, les seiches (*Sepia* spp.) et les poulpes (Octopodidae), sont caractéristiques de la zone démersale du plateau continental du golfe de Gascogne. En termes de taille de proies ingérées, le dauphin de Risso apparaît être généraliste (Figure II.3).

Le péponocéphale *Peponocephala electra*

Le péponocéphale présente un régime alimentaire mixte composé d'environ 80 % de céphalopodes et 20 % de poissons (Tableau II.2). Les espèces proies rencontrées sont de petite taille et vivent à proximité du fond ; elles rassemblent principalement les seiches (*Sepia* spp.), les calamars de la famille des Ommastrephidés (*Illex coindetii* et/ou *Todaropsis eblanae*), le merlan (*Merlangius merlangus*) et le merlu (*Merluccius merluccius*).

La baleine à bec de Cuvier *Ziphius cavirostris*

Le régime alimentaire de la baleine à bec de Cuvier est presque exclusivement teuthophage (Tableau II.2). La totalité de la diversité des espèces de céphalopodes rencontrées appartient à la faune épi à bathy-pélagique océanique du golfe de Gascogne. L'alimentation repose sur plusieurs espèces appartenant à la famille des Cranchidés (*Teuthowenia megalops*, *Galiteuthis armata*, *Megalocranchia* sp.), à la famille des Histiotéuthidés (*Histiotéuthis reversa* et *H. bonnellii bonnelli*), et enfin, à la famille des Gonatidés (*Gonatus steenstrupi*).

Le mésoplodon de Sowerby *Mesoplodon bidens*

Le régime alimentaire du mésoplodon de Sowerby est dominé par les poissons (environ 80 %) et complété par des céphalopodes (Tableau II.2). La totalité des proies rencontrées est de petite taille (Figure II.3) et appartient à la faune néritique du golfe de Gascogne dont principalement, pour les poissons, des gadiformes (*Trisopterus* spp., *Micromesistius poutassou*, *Merluccius merluccius*), et pour les céphalopodes, les seiches (*Sepia* spp.).

L'hyperodon boréal *Hyperoodon ampullatus*

L'hyperodon présente un régime alimentaire exclusivement teuthophage. Une faible diversité d'espèces proies est observée pour ce prédateur. Dans le golfe de Gascogne, deux céphalopodes océaniques ont été identifiées dans son alimentation, en majorité, le cranchidé *Teuthowenia megalops* puis l'octopode océanique *Stauroteuthis syrtensis* (Tableau II.2).

Le cachalot *Physeter macrocephalus*

Le régime alimentaire du cachalot apparaît être exclusivement teuthophage. Malgré une importante diversité de céphalopodes océaniques, une espèce, *Histioteuthis bonnelli bonnelli*, domine largement l'alimentation du cachalot dans le golfe de Gascogne (Tableau II.2). Les céphalopodes ingérés sont de grande taille (Figure II.3) et la part des espèces "géantes" (*Architeuthis dux*, *Taningia danae* ou *Haliphron atlanticus*) est notable bien que probablement surestimée par une élimination plus tardive des grands becs de l'estomac.

Le cachalot pygmée *Kogia breviceps*

Le régime alimentaire du cachalot pygmée est constitué très largement de petits céphalopodes océaniques, et de quelques poissons et crustacés (Tableau II.2). Malgré une importante diversité de proies rencontrées, une espèce, *Histioteuthis reversa*, domine très largement l'alimentation du cachalot pygmée.

Le cachalot nain *Kogia sima*

Une seule espèce de céphalopode océanique, *Histioteuthis reversa*, a été rencontrée chez le cachalot nain (Tableau II.2).

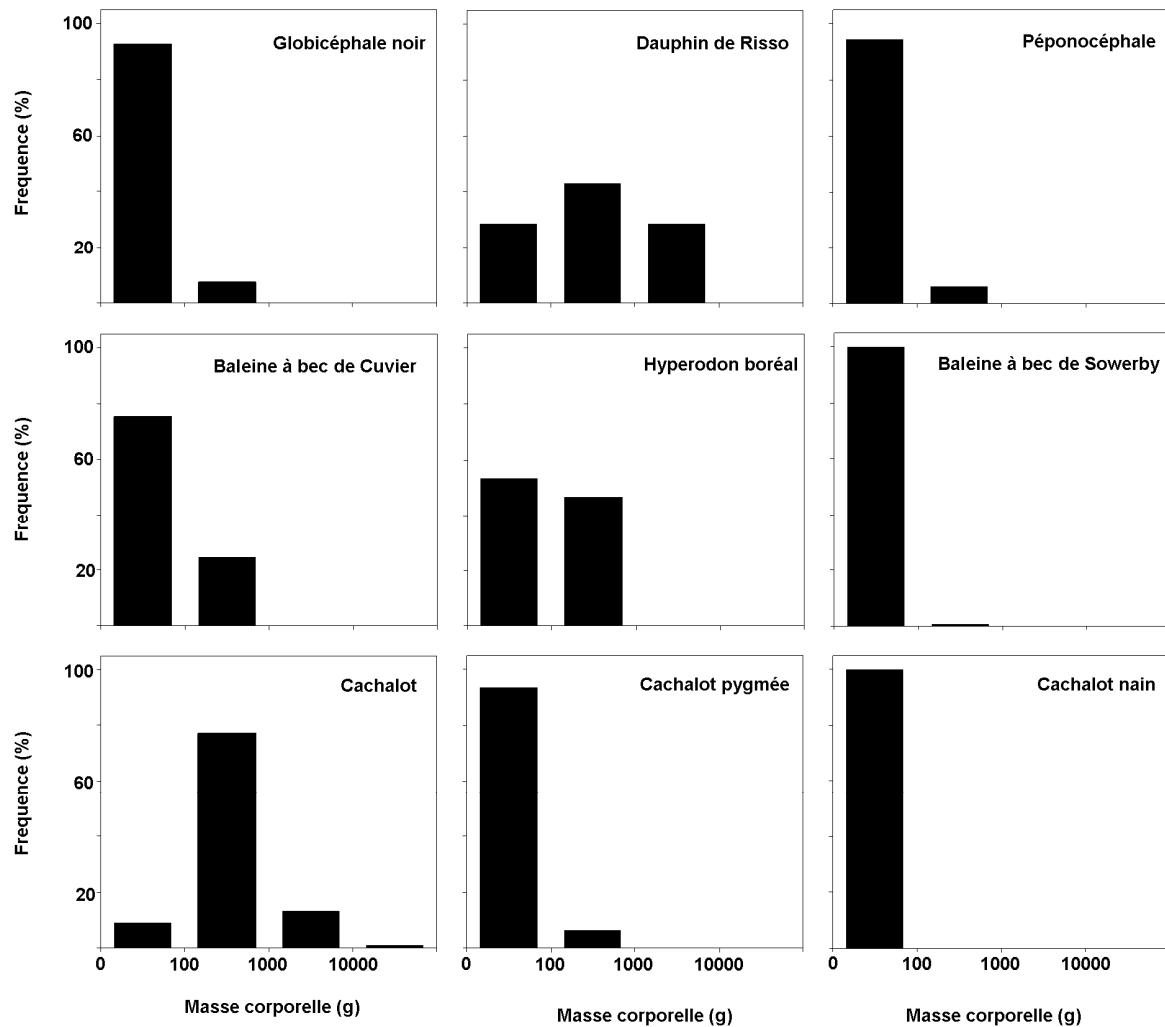


Figure II.3. Distributions en masse des espèces proies des grands cétacés plongeurs dans le golfe de Gascogne.

II.5. L'alimentation des petits cétacés en zone océanique

Un programme d'observateurs embarqués sur la pêche aux filets maillants dérivant a permis de collecter sur des dauphins capturés accidentellement les contenus stomacaux utilisés pour décrire l'alimentation des deux petites espèces de cétacés, le

dauphin commun, *Delphius delphis* (Pusineri *et al.*, 2007) et le dauphin bleu et blanc, *Stenella coeruleoalba* (Ringelstein *et al.*, 2006) dans la zone océanique du golfe de Gascogne.

Tableau II.3. Principales familles de proies composant le régime alimentaire du dauphin commun et du dauphin bleu et blanc en zone océanique du golfe de Gascogne.

	Dauphin commun n=63				Dauphin bleu et blanc n=60			
	Total		Fraction fraîche		Total		Fraction fraîche	
	%N	%M	%N	%M	%N	%M	%N	%M
POISSONS								
Platyroctidae	<0,1	0,3	<0,1	0,7	0,2	1,5	0,2	1,5
Sternoptychidae	7,2	1,3	9,4	3,3	3,1	0,9	2,6	0,9
Chauliodontidae	0,1	0,3	0,1	0,6	1,1	4,3	0,5	2,4
Stomiidae	0,2	0,8	<0,1	0,1	0,8	1,9	1,4	3,5
Bathylagidae	0,1	0,2	0,1	0,4	0,9	1,9	0,9	1,2
Myctophidae	79,0	38,8	83,3	68,6	49,4	23,0	60,4	39,8
Paralepididae	1,5	1,4	1,9	3,3	2,4	1,8	4,4	2,8
Scomberesocidae	1,0	5,5	0,1	1,2	0,1	0,2	<0,1	<0,1
Bramidae	<0,1	1,5	<0,1	3,7				0,0
Nomeidae	0,4	4,3	0,2	4,3	<0,1	0,2	0,1	0,4
Autres poissons	0,5	1,1	0,2	0,8	4,0	3,0	1,5	1,3
CEPHALOPODES								
Onychoteuthidae	0,5	3,7	0,0	1,5	1,1	5,7	0,2	1,9
Gonatidae	0,9	11,7	<0,1	0,8	3,7	2,4	0,4	3,5
Histioteuthidae	0,8	6,7	0,4	1,5	6,3	13,3	6,7	20,8
Brachioteuthidae	2,9	2,1	2,3	3,1	9,9	0,2	13,2	8,4
Ommastrephidae	<0,1	0,2	<0,1	<0,1		1,1	<0,1	0,8
Cranchiidae	3,4	17,9	0,2	1,9	10,9	31,9	1,3	4,1
Autres cephalopodes	0,1	1,1	0,0	0,2	0,4	1,2	0,5	0,8
CRUSTACES								
Sergestidae	0,7	0,9	0,9	2,0	2,2	2,5	2,3	2,8
Pasiphaeidae	0,2	0,3	0,2	0,4	1,4	1,8	1,3	1,8
Autres crustacés	0,6	0,2	0,8	0,4	1,7	0,9	2,3	1,1

Le dauphin commun *Delphinus delphis*

Les poissons, et particulièrement les petites espèces grégaires, dominent le régime alimentaire du dauphin commun en zone océanique. Les céphalopodes sont d'une importance secondaire. Les crustacés n'occupent qu'une place mineure dans la composition des espèces proies rencontrées (Tableau II.3). Les myctophidés, dont essentiellement *Notoscopelus kroeyeri*, apparaissent être la proie préférentielle du dauphin commun dans la zone océanique du golfe de Gascogne. L'apport en masse dans l'alimentation du dauphin commun est principalement dû à des proies dont la taille est comprise entre 15 et 30 cm (Figure II.4).

Le dauphin bleu et blanc *Stenella coeruleoalba*

Le dauphin bleu et blanc présente un régime alimentaire mixte composé de poissons (39 %) et de céphalopodes (56 %), complété dans une moindre mesure par les crustacés (Tableau II.3). Les myctophidés sont la famille de poissons la plus importante dans l'alimentation avec principalement *Notoscopelus kroeyeri* et *Lobianchia gemellarii*. Parmi les céphalopodes, le cranchidé *Teutowenia megalops* et les petites espèces de la famille des histioteuthidés sont les proies majeures. L'apport en masse dans l'alimentation du dauphin commun est principalement dû à des proies dont la taille est comprise entre 5 et 25 cm (Figure II.4).

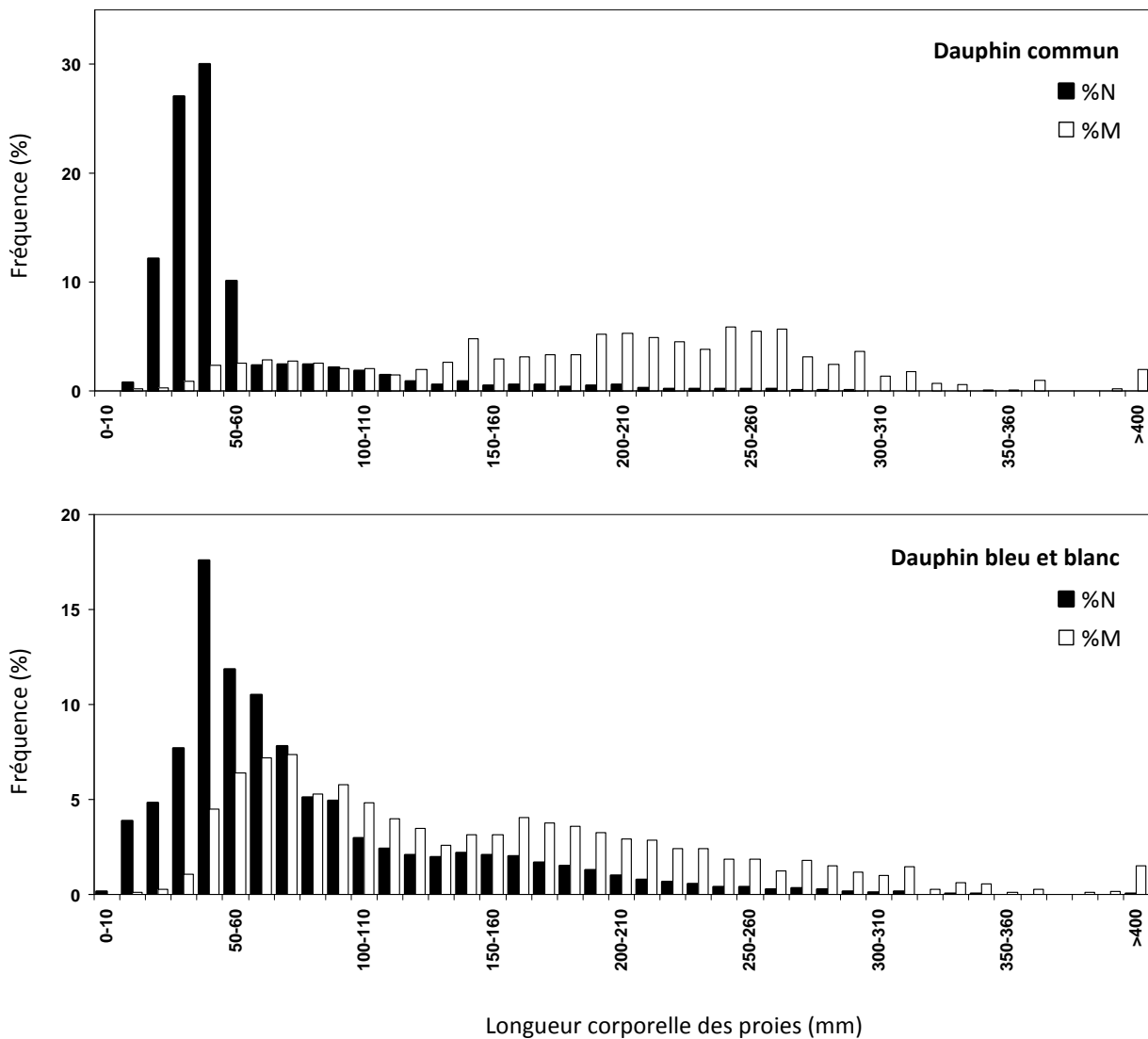


Figure II.4. Distributions en fréquence en nombre et en fréquence en masse de l'ensemble des espèces proies du dauphin commun (en haut) et du dauphin bleu et blanc (en bas) en zone océanique.

II.6. L'alimentation des petits cétacés en zone néritique

Les régimes alimentaires du marsouin commun, *Phocoena phocoena* et du grand dauphin, *Tursiops truncatus* (Spitz *et al.*, 2006a), du dauphin commun (Meynier *et al.*, 2008) et du dauphin bleu et blanc (Spitz *et al.*, 2006b) ont été décrits à partir des contenus stomacaux collectés sur les animaux retrouvés échoués sur le littoral Atlantique.

Le marsouin commun *Phocoena phocoena*

Le régime alimentaire du marsouin est composé d'un assemblage de petites espèces de poissons vivant en bancs à proximité du fond (Tableau II.4 ; Figure II.5). Quatre espèces, retrouvées dans des proportions équivalentes, dominent largement le régime alimentaire : le merlan (*Merlangius merlangus*), le merlan bleu (*Micromesistius poutassou*), le chinchard (*Trachurus trachurus* et/ou *mediterraneus*) et la sardine (*Sardina pilchardus*). La présence d'espèces à affinité océanique comme le krill (*Meganyctiphanes norvegica*) ou le brosse améthyste (*Maurolicus muelleri*) retrouvées dans certains estomacs suggère que le marsouin n'exploite pas uniquement les zones côtières. L'apport en masse dans l'alimentation du marsouin est principalement dû à des proies dont la taille est comprise entre 15 et 30 cm (Figure II.5).

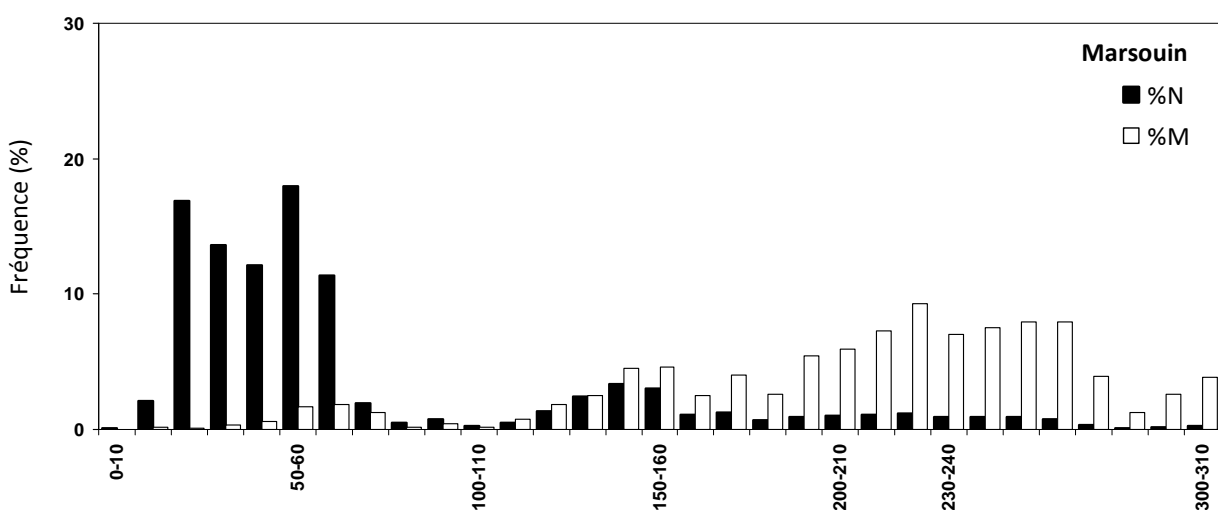


Figure II.5. Distribution en fréquence en nombre et en fréquence en masse de l'ensemble des espèces proies du marsouin en zone néritique.

Le grand dauphin *Tursiops truncatus*

L'alimentation du grand dauphin est caractérisée par la présence de nombreuses espèces démersales de grande taille, aussi bien des poissons que des céphalopodes (Tableau II.4). Ainsi les plus grands spécimens retrouvés atteignent près de 70 cm de longueur totale (Figure II.6). Les principales proies sont le merlu (*Merluccius merluccius*), les mullets (famille des mugilidés), le chinchard, le tacaud (*Trisopterus luscus*), les dorades (famille des sparidés), le bar (*Dicentrarchus labrax*) ou l'encornet (*Loligo vulgaris* et/ou *forbesi*). L'apport en masse dans l'alimentation du grand dauphin est principalement dû à des proies dont la taille est comprise entre 20 et 45 cm (Figure II.7).

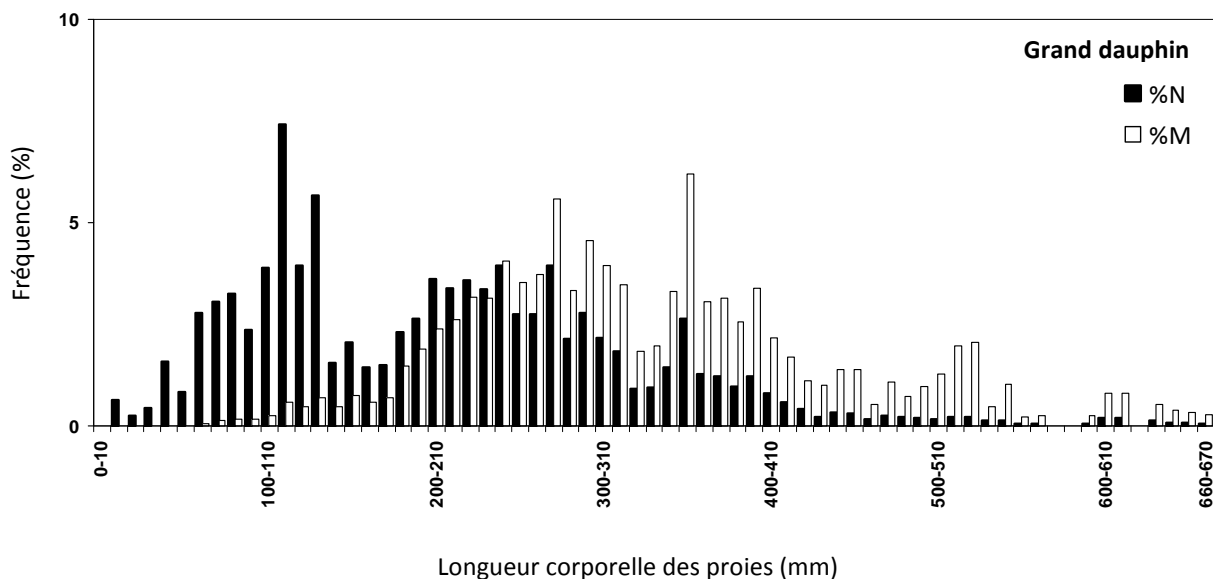


Figure II.6. Distribution en fréquence en nombre et en fréquence en masse de l'ensemble des espèces proies du grand dauphin en zone néritique.

Le dauphin commun *Delphinus delphis*

Le régime alimentaire du dauphin commun sur le plateau du golfe de Gascogne est largement dominé par les petites espèces de poissons pélagiques grégaires (Tableau II.4), essentiellement l'anchois (*Engraulis encrasicolus*), la sardine, le sprat (*Sprattus sprattus*), le chinchard et le maquereau (*Scomber scombrus*). La part des céphalopodes est restreinte. L'étude des variations saisonnières révèle une proportion constante entre les petits poissons pélagiques et les autres espèces (principalement gadidés et céphalopodes) ; par contre la

composition spécifique au sein des petits pélagiques peut présenter de larges variations. L'apport en masse dans l'alimentation du dauphin commun est principalement dû à des proies dont la taille est comprise entre 10 et 25 cm (Figure II.7).

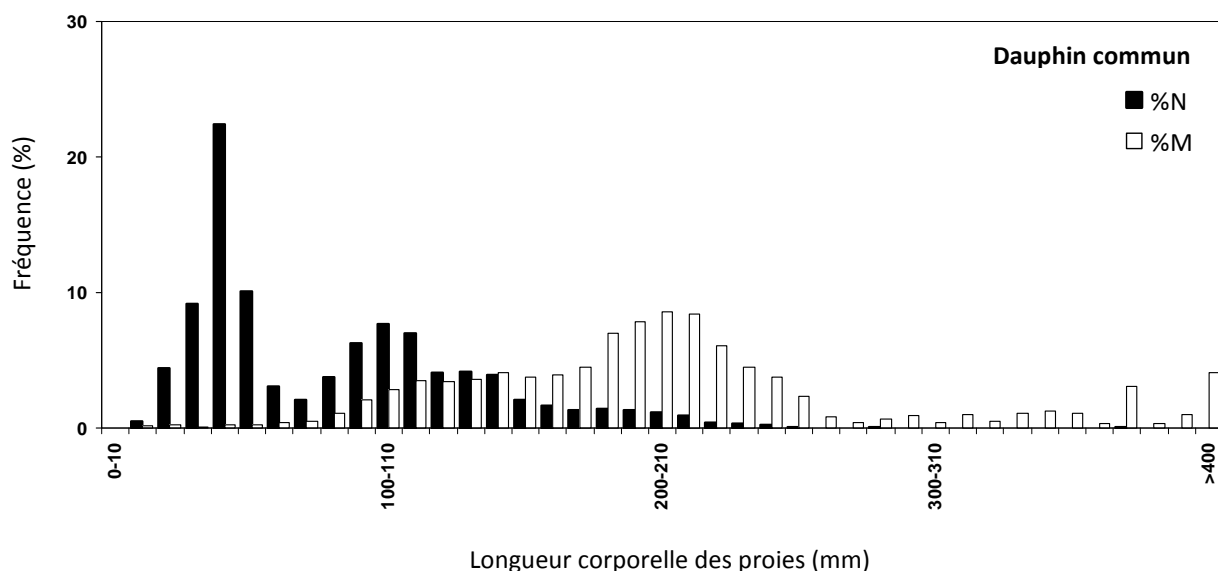


Figure II.7. Distribution en fréquence en nombre et en fréquence en masse de l'ensemble des espèces proies du dauphin commun en zone néritique.

Le dauphin bleu et blanc *Stenella coeruleoalba*

Les dauphins bleu et blanc retrouvés échoués le long des côtes atlantiques présentent une alimentation mixte entre espèces océaniques (myctophidés, sternoptychidés, gonatidés, histioteuthidés,...) et espèces néritiques (gadidés, engraulidés, loliginidés, sepiidés,... ; Tableau II.4). Certaines espèces exclusivement côtières comme le prêtre (*Atherina presbyter*) sont également retrouvées. Cet assemblage de proies indique que le dauphin bleu et blanc est capable d'exploiter à la fois la zone océanique et les eaux du plateau continental du golfe de Gascogne, et ce à des échelles de temps réduites, comme l'atteste la présence simultanée de proies indicatrices des deux types d'habitats dans le même estomac. L'apport en masse dans l'alimentation du dauphin commun est principalement dû à des proies dont la taille est comprise entre 10 et 25 cm (Figure II.8).

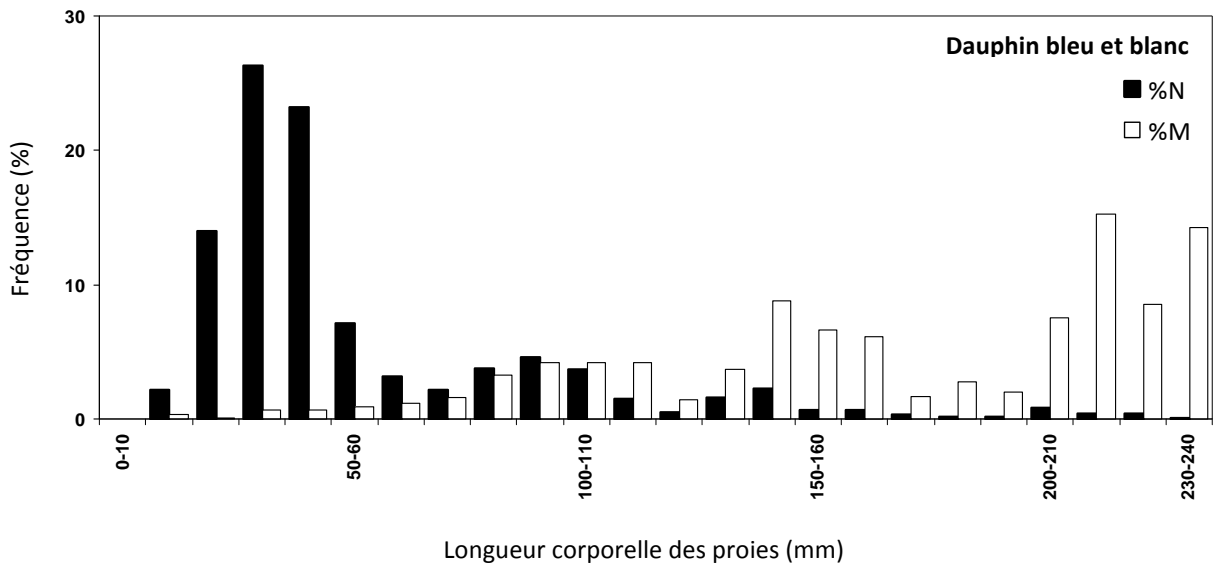


Figure II.8. Distribution en fréquence en nombre et en fréquence en masse de l'ensemble des espèces proies du dauphin bleu et blanc en zone néritique.

Tableau II.4. Principales familles de proies composant le régime alimentaire du marsouin, du grand dauphin et du dauphin bleu et blanc en zone néritique du golfe de Gascogne.

	Marsouin n=29		Grand dauphin n=25		Dauphin bleu et blanc n=32		Dauphin commun n=71			
	Total		Total		Total		Total		Fraction fraîche	
	%N	%M	%N	%M	%N	%M	%N	%M	%N	%M
POISSONS										
Ammodytidae			2,6	0,1			0,8	0,4	1,3	0,9
Sternoptychidae	0,2	0,0			0,7	0,0				
Myctophidae					2,3	0,5				
Atherinidae	0,3	0,1	0,1	0,0	19,4	13,5	0,2	0,2	0,4	0,3
Clupeidae	2,3	21,3	15,4	4,1			13,4	40,4	13,1	52,9
Engraulidae	0,5	0,3	2,4	0,2	0,2	0,2	15,2	12,4	23,3	22,6
Gadidae	49,9	45,5	24,2	7,3	34,6	37,9	18,7	12,3	1	1
Gobidae	21,5	1,1	0,3	0,0	31,9	0,9	26,1	0,1	42,2	2,5
Carangidae	5,2	27,6	15,6	13,2			13,8	19,2	1,7	5
Merluccidae	0,3	1,4	20,2	40,8	0,6	2,1	0,7	2,2	0,4	1,8
Mugilidae			4,5	12,1						
Scombridae	0,1	0,9	0,9	2,3			0,6	6,6	0,3	5,6
Serranidae			4,2	5,5						
Sparidae			2,7	4,6						
Pleuronectiformes			0,5	0,5						
Autres poissons	4,1		0,7	0,2	1,5	0,0	0,5	1,6	0,5	1,7
CEPHALOPODES							2,6	3,2	3,8	2,5
Loliginidae	0,8	0,6	3,7	9,3	1,4	4,7				
Sepiolidae	1,7	0,2			3,4	0,4	7,3	1,3	12	3,2
Ommastrephidae	0,1	0,2			0,7	18,8	0,1	0,1		
Gonatidae					1,8	20,8				
Autres cephalopodes	0,3	0,7	0,1	0,0	0,7	0,5				
CRUSTACES										
Euphausiacea	12,7	0,2								
Autres crustacés			1,9	0,1	0,6	0,0				

Seuls les contenus stomacaux de dauphins communs présentaient suffisamment de restes frais pour que la fraction fraîche soit traitée séparément de l'ensemble des restes retrouvés.

II.7. Bilan et perspectives de l'étude de l'alimentation des mammifères marins en France

Les préférences alimentaires de différentes espèces de mammifères marins ont été aussi étudiées dans d'autres secteurs de l'Atlantique nord-est tels que la mer du Nord (*e.g.* Santos *et al.*, 2001b, 1999), la péninsule Ibérique (*e.g.* Santos *et al.*, 2004a, 2007a) ou l'archipel des Canaries (Fernandez *et al.*, 2009 ; Santos *et al.*, 2007b). Pourtant, la continuité dans la collecte et l'analyse des contenus stomacaux et de fèces collectés font, de la quinzaine d'espèces étudiées, l'une des communautés de mammifères marins dont l'alimentation est la plus documentée au monde.

Toutefois, le régime alimentaire de deux rorquals importants dans les écosystèmes de l'Atlantique nord-est, le rorqual commun (*Balenoptera physalus*) et le petit rorqual (*Balenoptera acurostrata*) demeure ici mal connu. Dans les zones où l'alimentation de ces espèces a été étudiée, le régime alimentaire du rorqual commun est exclusivement composé de krill (Notarbartolo-di-Sciara *et al.*, 2003 ; Víkingsson, 1997). Il en est donc certainement ainsi dans le golfe de Gascogne avec *Meganyctiphanes norvegica* comme espèce d'euphausiacé la plus abondante. Par contre, l'alimentation du petit rorqual paraît plus variée en fonction des zones géographiques et serait soit également dominée par du krill soit composée de petits poissons pélagiques (Friedlaender *et al.*, 2009 ; Lindstrom *et al.*, 2002 ; Pierce *et al.*, 2004 ; Skaug *et al.*, 1997). Pour le golfe de Gascogne, seul un otolithe de mugilidé a été retrouvé dans les contenus stomacaux analysés (Spitz, non publié) et la signature isotopique en azote des animaux échoués révèle un niveau trophique similaire aux petits delphinidés ($\delta^{15}\text{N} \approx 12\text{‰}$), c'est-à-dire un niveau trophique supérieur à la signature du rorqual commun dans la même zone ($\delta^{15}\text{N} \approx 9\text{‰}$: Chouvelon & Bustamante, non publié). Il apparaît donc très probable que l'alimentation du petit rorqual dans le golfe de Gascogne soit dominée par les poissons, comme c'est le cas autour des îles Britanniques (Pierce *et al.*, 2004).

D'autre part, mis à part les biais inhérents à la méthode employée (*e.g.* Murie, 1987; Pierce & Boyle, 1991; Santos *et al.*, 2001a), certaines lacunes principalement dues à la difficulté de contrôler l'échantillonnage affectent la représentativité des données. Ainsi en fonction des espèces, il existe des différences de taille d'échantillon, de couverture spatio-temporelle ou de composition en âge, sexe ou statut reproducteur. D'autre part, la

séparation de la fraction fraîche et des restes accumulés n'a pas pu être généralisée à cause de la faible quantité de restes frais retrouvés dans les estomacs de certaines espèces.

Ainsi l'ensemble de ces constats suggère des éléments pour la mise en place d'une stratégie pour l'étude de l'alimentation des mammifères marins dans cette région. Tout d'abord, il apparaît nécessaire de maintenir l'effort de collecte et d'analyses des contenus stomacaux afin, d'une part, d'augmenter la représentativité liée à la qualité de l'échantillonnage pour les espèces ayant les plus faibles fréquences d'apparition en échouage. L'augmentation des données disponibles pourrait permettre également l'étude de l'alimentation à des échelles plus fines, à la fois temporelles (*e.g.* saisons, années), populationnelles (*e.g.* classes d'âge, statut reproducteur) mais aussi contextuelles (*e.g.* captures accidentelles). D'autre part, la continuité de l'analyse des contenus stomacaux sur le long terme permet l'obtention de séries de données à fort potentiel scientifique notamment dans un contexte de changements environnementaux (*e.g.* réchauffement climatique, surpêche) mais aussi l'évaluation des conséquences d'évènements ponctuels (*e.g.* marée noire). Cependant, ces efforts devront s'accompagner nécessairement de mesures ou de travaux visant à augmenter la représentativité liée à l'analyse des données. Premièrement, le développement en cours des modèles de dérive des cétacés (Peltier *et al.*, 2010) permettrait à terme de spatialiser les zones de mortalité des animaux retrouvés échoués et donc de spatialiser l'origine des proies retrouvées dans chaque estomac. Cette démarche permettrait de retrouver une certaine maîtrise d'un échantillonnage souvent trop opportuniste issu uniquement de cadavres retrouvés échoués. Ensuite, la prise en compte de la digestibilité différentielle des proies retrouvées est un enjeu majeur pour la quantification de la composition de l'alimentation. Par ailleurs, l'évaluation de la consommation d'une espèce proie par ses prédateurs dépend étroitement de la significativité des équations allométriques liant les dimensions des pièces dures retrouvées aux longueurs et masses individuelles des spécimens dont elles sont issues. Les relations disponibles dans la littérature reposent trop souvent sur un faible nombre d'échantillons et sont donc peu robustes face à des relations issues de collections de références constituées localement (Figure II.9). Une solution internationale unique de mise à jour des relations disponibles à travers un portail Internet collaboratif (*e.g.* Fishbase) pourrait être envisagée afin de standardiser les études et d'augmenter la valeur des résultats publiés. Enfin, il apparaît indispensable, au-delà des données publiées, de disposer d'un archivage rigoureux

des données brutes des contenus stomacaux à la fois dans une base de données fonctionnelle hébergée à l'Université de La Rochelle mais aussi étendu à d'autres équipes à travers la publication d'une base de données communes permettant la réalisation de méta-analyses (Annexe 3).

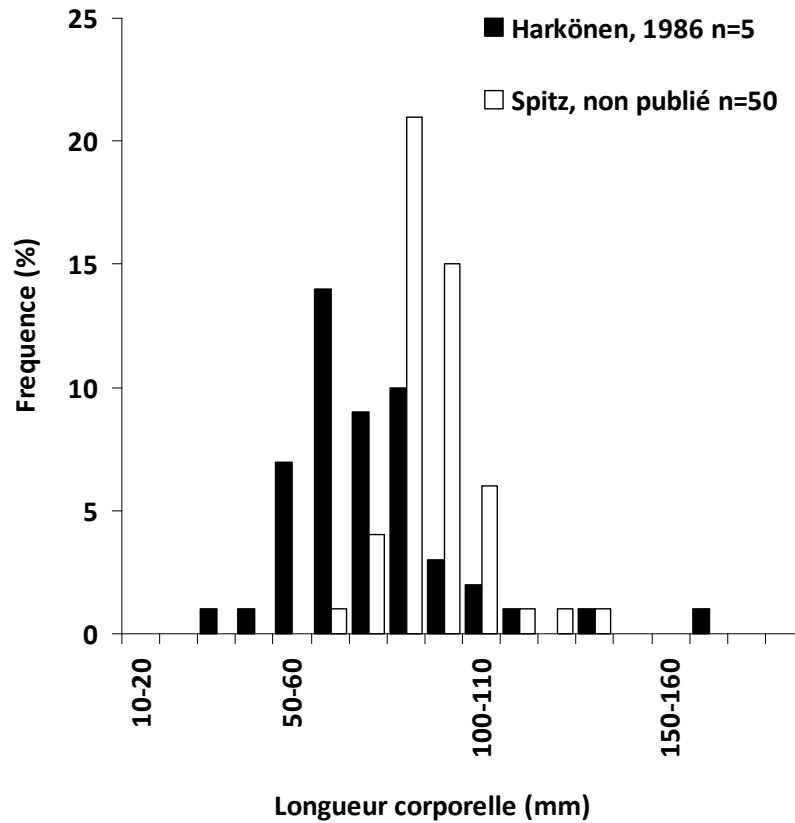


Figure II.9. Distributions en taille de *Callionymus lyra* pour un même lot d'otolithes mais pour deux relations allométriques différentes (Harkönen: $FL=47,63*OL-3,81$; Spitz: $FL=40,17*OL+32,76$).

CHAPITRE III. LA PROFITABILITE DES PROIES

III.1. La prise en compte de la qualité de l'alimentation : une nécessité au sein des écosystèmes marins

Les océans sont soumis à des pressions climatiques et des impacts anthropiques tels que le réchauffement global, l'acidification ou la surpêche. La distribution et l'abondance de certaines ressources marines ont été profondément modifiées durant les dernières décennies et de nombreux autres changements sont à prévoir dans l'avenir (Cheung *et al.*, 2009 ; Dulvy *et al.*, 2008 ; Goñi, 1998). Les changements de la disponibilité des proies peuvent affecter directement la dynamique de population des prédateurs marins et en conséquence leur abondance et leur distribution. Evidemment, la raréfaction d'une ressource est bien perçue comme une menace directe pour les prédateurs qui en dépendent. Cependant, même dans le cas où la biomasse globale et la diversité resteraient inchangées, la satisfaction des besoins énergétiques et nutritionnels des prédateurs peut être compromise par une diminution de la qualité générale des proies disponibles. L'effondrement de stocks de proies grasses et riches en énergie, couplé à une augmentation de la biomasse d'espèces de faible qualité nutritionnelle, a déjà affecté de nombreuses populations de prédateurs supérieurs marins à travers le monde (Figure III.1 ; Österblom *et al.*, 2008).

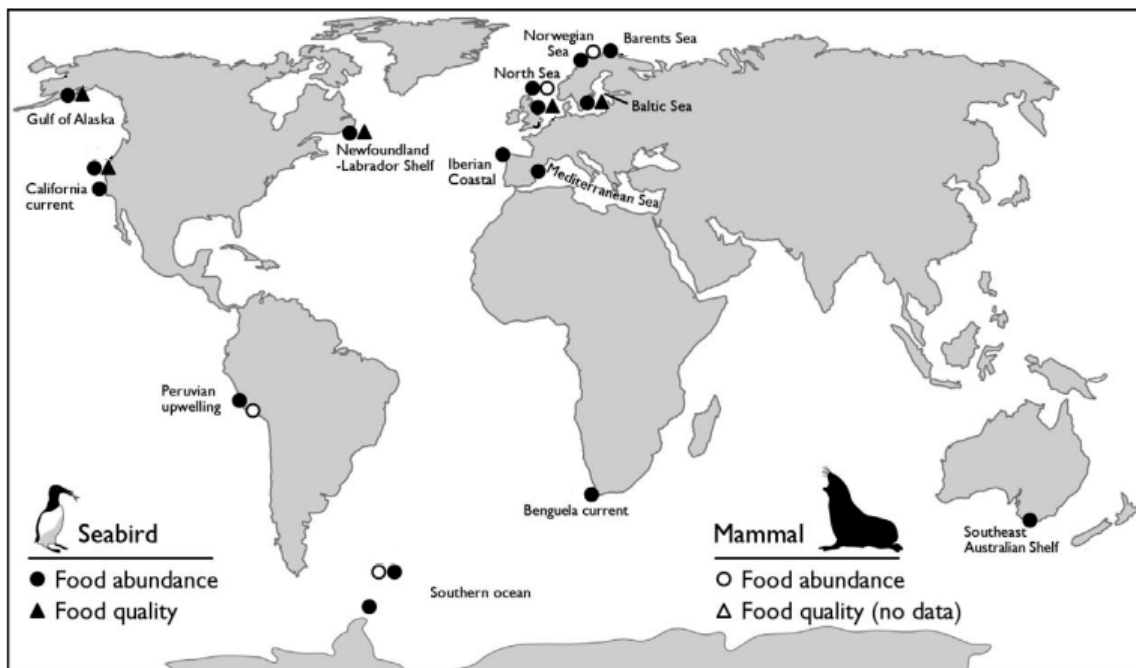


Figure III.1. Carte de localisations des études ayant révélé des changements dans des paramètres d'histoire de vie d'espèces d'oiseaux de mer (symboles pleins) ou de mammifères marins (symboles évidés) à la suite d'une diminution d'abondance des ressources (cercle) ou une diminution de la qualité des ressources (triangle) (Österblom et al., 2008).

Un des exemples majeurs est le déclin de la population d'otaries de Steller (*Eumetopias jubatus*) en Alaska. Ce déclin serait dû à un stress nutritionnel dont l'origine est la raréfaction des espèces de poissons gras au profit de proies maigres (Trites & Donnelly, 2003). D'autres espèces de prédateurs supérieurs marins semblent également touchées par cette altération de la qualité des proies disponibles. Le bon état nutritionnel des petits rorquals (*Balaenoptera acurostrata*) en mer de Barents apparaît directement lié à l'état du stock de hareng (*Clupea harengus*), une espèce de poisson gras (Haug et al., 2002). En mer du Nord, la chute du succès reproducteur des oiseaux de mer serait due aussi à la diminution des stocks de poissons riches en énergie (Wanless et al., 2005).

Dès lors, il apparaît que pour certaines espèces de prédateurs, la qualité des proies ingérées soit une caractéristique à part entière de leur alimentation (comme peut l'être, par exemple, la taille) et que si des changements de disponibilité d'espèces fourrages conduisent à une réduction de la qualité de la nourriture disponible (*i.e.* une réduction de la valeur énergétique par unité de biomasse des proies), les dynamiques de populations de ces prédateurs supérieurs pourraient être profondément affectées.

Ainsi, toutes les proies ne se valent pas nécessairement pour un prédateur donné. Les espèces proies ne seraient donc pas interchangeables dans la composition d'un régime alimentaire. Un prédateur, pour couvrir ses besoins, doit maximiser le rapport entre le contenu énergétique d'une proie et le coût investi pour sa capture et sa digestion. Ce rapport définit la notion de profitabilité d'une proie ; les proies les plus profitables étant celles qui maximisent ce rendement énergétique. La profitabilité des proies est donc un paramètre indispensable à évaluer pour la compréhension de l'écologie de prédateurs supérieurs tels que les mammifères marins, et peut s'avérer aussi un enjeu majeur en termes de conservation.

III.2. La qualité intrinsèque des espèces fourrages

La qualité intrinsèque des espèces proies pourrait se définir par la teneur de l'ensemble des constituants assimilables présents dans un organisme, tels que les acides gras, les éléments minéraux, les vitamines, etc. Sur cette base, la liste des caractéristiques permettant de décrire la qualité de l'alimentation pourrait être très longue et l'aliment parfait présentant tous les constituants assimilables à des teneurs idéales pour l'organisme prédateur n'existerait pas. Afin de prendre en compte un besoin général plutôt qu'un ensemble de besoins spécifiques (*i.e.* besoins en tels ou tels éléments essentiels), la détermination de la valeur énergétique qui est fonction de la composition corporelle (teneur en eau, en cendres, en protéines et en lipides) paraît être un bon indicateur global de la qualité des espèces proies. La valeur énergétique des proies est considérée ici comme l'élément central de leur qualité pour un prédateur ; ce choix dicté par l'orientation générale du présent travail n'ignore pas que d'autres caractéristiques nutritionnelles des proies puissent aussi jouer un rôle important dans la détermination de la qualité de l'alimentation.

Ainsi, la composition corporelle et la valeur énergétique ont été examinées pour 78 espèces fourrages de l'Atlantique nord-est incluant méduses, crustacés, céphalopodes, poissons cartilagineux et poissons osseux. Cette large gamme taxonomique couvre également de nombreux habitats : benthique, côtier, démersal, pélagique néritique et pélagique océanique. Une grande variabilité de la composition corporelle et de la valeur

énergétique est observée entre les espèces. L'eau est le composant principal et représente environ 75% de la masse d'un organisme, variant de 60 à 92% selon les espèces. Les cendres représentent entre 2 et 14% et restent dans des proportions relativement faibles (<5%) et constantes pour la plupart des espèces (Figure III.2d); les quelques fortes valeurs, supérieures à 5%, sont observées pour les crustacés, brachyours en particulier, les syngnathidés et les sépiidés. Les protéines sont le second plus important constituant corporel après l'eau. La plupart des espèces présentent des teneurs en protéines comprises entre 15 et 20% (Figure III.2b). Quelques rares espèces sont caractérisées par des teneurs élevées en protéines comme l'étrille (*Necora puber*), le balaou (*Scomberesox saurus*) ou le mullet porc (*Liza ramada*). A l'opposé, les plus faibles valeurs sont relevées pour la méduse (*Aurelia aurita*), des espèces de poissons mésopélagiques, *Xenodermichthys copei* et *Serrivomer beanii*, et la crevette blanche (*Palaemon longirostris*). Les lipides sont le constituant le plus variable avec une gamme de valeurs qui s'étend de presque 0 à plus de 12% (Figure III.2c). Seulement 15% des espèces fourrages présentent une teneur en lipides supérieure à 6%. Les espèces présentant les plus fortes valeurs sont le maquereau (*Scomber scombrus*), le hareng (*Clupea harengus*) et le sébaste-chèvre (*Helicolenus dactylopterus*).

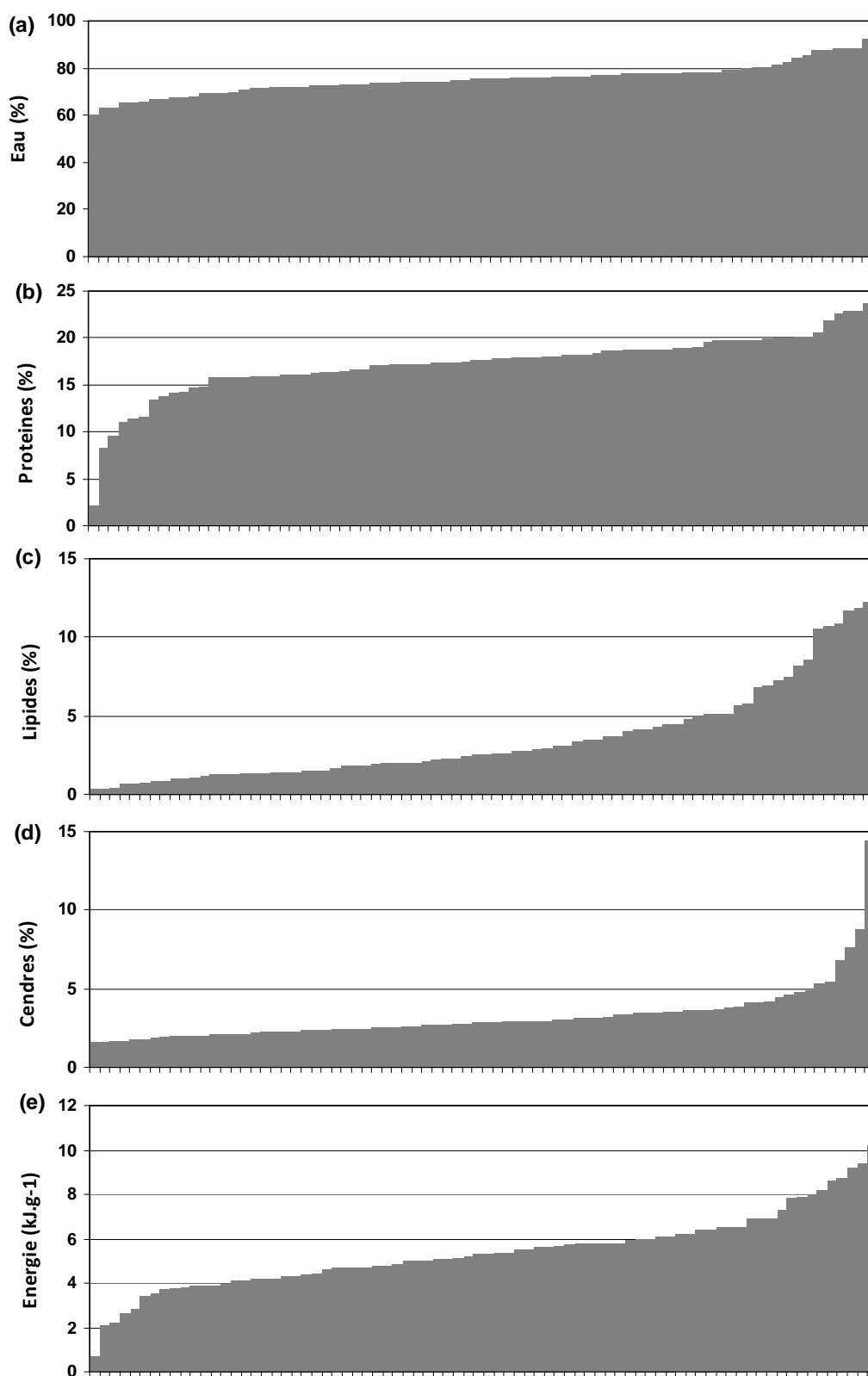


Figure III.2. Spectres de la variabilité interspécifique de chaque composant mesuré sur 78 espèces fourrages de l'Atlantique nord-est, exprimé en pourcentage du poids frais pour l'eau (a), les protéines (b), les lipides (c) et les cendres (d) et en kJ.g^{-1} pour l'énergie (e). Les espèces sont classées hiérarchiquement pour chaque spectre.

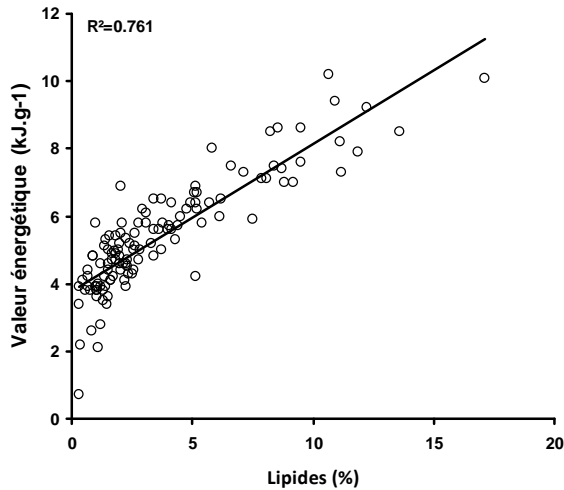


Figure III.3. Teneur en lipides des espèces fourragères en fonctions de leur valeur énergétique.

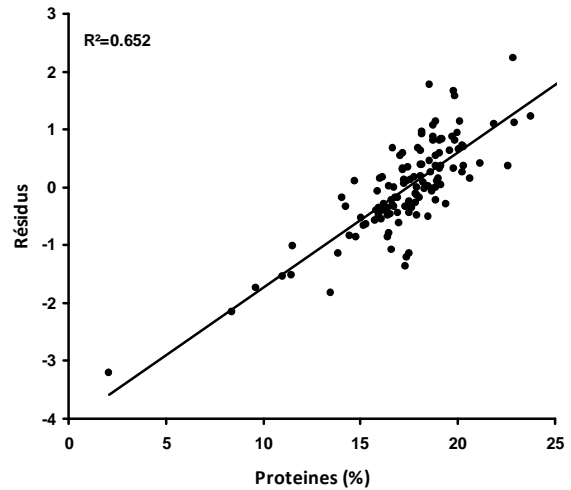


Figure III.4. Résidus de la relation entre teneur en lipides et valeur énergétique (Figure III.3) en fonction de la teneur en protéine.

La valeur énergétique (VE) des espèces fourragères varie de 1 à 10 kJ.g^{-1} (Figure III.2e). La variabilité de la teneur en lipides explique l'essentiel de la variabilité des valeurs énergétiques observées (Figure III.3), tandis que les résidus sont expliqués principalement par la teneur en protéines (Figure III.4).

La qualité apparaît ainsi très hétérogène au sein des espèces fourragères de l'Atlantique nord-est. Trois classes de qualité des proies sont proposées : qualité faible ($\text{VE} < 4 \text{ kJ.g}^{-1}$), qualité moyenne ($4 < \text{VE} < 6 \text{ kJ.g}^{-1}$), qualité élevée ($> 6 \text{ kJ.g}^{-1}$). A travers l'ensemble du champ de proies exploré, 20% des espèces sont classées comme des proies de qualité faible, 50% des espèces comme des proies de qualité moyenne et 30% des espèces comme des proies de qualité élevée (Tableau III.1). A l'extrême, seules quelques espèces présentent une valeur énergétique supérieure à 8 kJ.g^{-1} .

Tableau III.1. Classification des espèces fourrages en fonction de leur qualité énergétique : qualité faible ($VE < 4$ kJ.g⁻¹), qualité moyenne ($4 < VE < 6$ kJ.g⁻¹), qualité élevée (> 6 kJ.g⁻¹).

FAIBLE QUALITE	QUALITE MOYENNE	QUALITE ELEVEE
MEDUSE	CRUSTACES	CRUSTACES
CRUSTACES	Oplophoridae	some Portunidae
Euphausiidae	Pasiphaeidae	<i>Necora</i>
Palaemonidae	some Portunidae	POISSONS CARTILAGINEUX
CEPHALOPODES	<i>Polybius</i>	Scyliorhinidae
Sepiidae	Grapsidae	POISSONS OISSEUX
POISSONS CARTILAGINEUX	CEPHALOPODES	Argentinidae
Chimaeridae	Loliginidae	Atherinidae
POISSONS OISSEUX	Ommastrephidae	Belonidae
Alepocephalidae	Sepiolidae	Caproidae
Cepolidae	Octopodidae	Carangidae
Merlucciidae	POISSONS CARTILAGINEUX	Clupeidae
Platyroctidae	Rajidae	Engraulidae
Serrivomeridae	POISSONS OISSEUX	Moronidae
some Sternoptychidae	Ammodytidae	Mugilidae
<i>Argyropelecus</i>	Blenniidae	Mullidae
Stomiidae	Bothidae	some Myctophidae
	Callionymidae	<i>Notoscopelus</i>
	Gadidae	<i>Lobianchia</i>
	Labridae	Scombridae
	Macrouridae	Scophthalmidae
	some Myctophidae	Sebastinae
	<i>Lampanyctus</i>	some Soleidae
	<i>Benthoosema</i>	<i>Dicologlossa</i>
	Paralepididae	Sparidae
	Phycidae	Triglidae
	Pleuronectidae	
	Scomberesocidae	
	Scorpaenidae	
	some Soleidae	
	<i>Solea</i>	
	some Sternoptychidae	
	<i>Maurolicus</i>	
	Syngnathinae	
	Trachichthyidae	
	Trachinidae	

III.3. La recherche de la qualité est elle toujours rentable ?

La profitabilité d'une proie ne dépend pas uniquement de sa qualité intrinsèque mais également de ses caractéristiques écologiques et morphologiques, d'une part, et d'autre part, des coûts liés à sa capture et sa digestion. Ainsi, entre deux proies de valeurs énergétiques égales, la proie difficile à capturer ou à digérer sera moins profitable que l'autre. Cette modulation de la qualité intrinsèque des proies peut être aussi dépendante du prédateur considéré. En effet, certains coûts associés à la capture ou la digestion des proies peuvent varier en fonction des caractéristiques des prédateurs tels que leur vitesse de nage, leur capacité de plongée ou leur équipement enzymatique.

Les facteurs modulant la profitabilité intrinsèque des proies peuvent être classés en trois grandes catégories : les hétérogénéités influençant la probabilité de rencontre proie-prédateur, les caractéristiques définissant la capturabilité des proies, et enfin les contraintes digestives. La profitabilité globale d'une proie résultera donc de l'évaluation de l'impact de ces catégories sur la profitabilité intrinsèque d'une proie (Figure III.5).

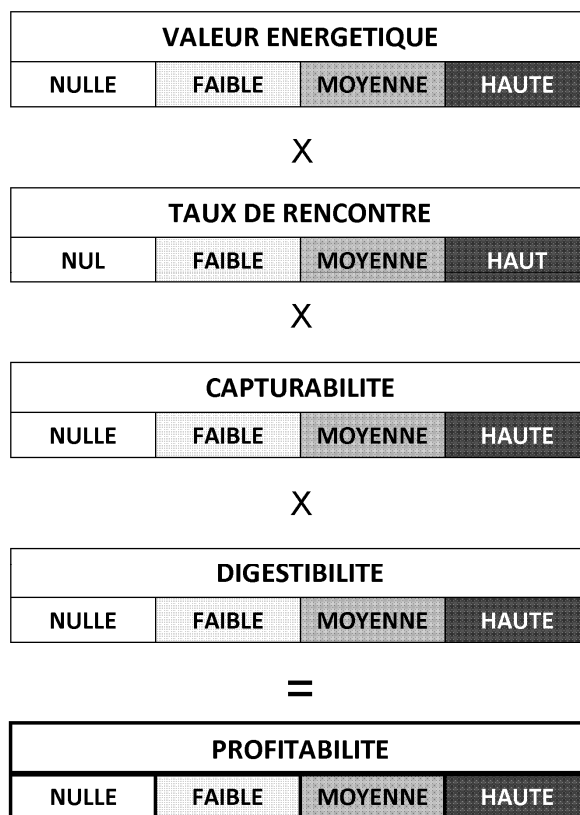


Figure III.5. Schéma conceptuel de l'évaluation de la profitabilité globale d'une proie.

L'hétérogénéité spatiale de la distribution des espèces va définir la prédictibilité de la ressource pour chaque prédateur. En effet, le coût de transport lié à la recherche de nourriture est probablement un des facteurs pouvant le plus influencer la profitabilité d'une proie. Les variables à considérer seront alors l'aire de distribution, l'habitat préférentiel, l'abondance et la distribution verticale. Ainsi, les espèces les plus profitables seront celles dont le taux de rencontre sera le plus élevé lors de la recherche de nourriture par un prédateur. Dès lors, certaines caractéristiques du prédateur pourront être limitantes, comme par exemple, les capacités de plongée et d'apnée qui peuvent ne pas rendre accessible certaines ressources, ou bien, la dépendance aux colonies pour les pinnipèdes qui peut augmenter le coût de transport entre les zones de repos et les zones d'alimentation. Ainsi, des modèles bioénergétiques développés chez les alcidés révèlent que pour ces oiseaux plongeurs la probabilité de capture et le gain net d'énergie pour une espèce proie donnée vont être sensiblement modifiés en fonction de paramètres comme les mouvements nyctéméraux et la densité des bancs de proies, la durée et la profondeur de plongée, ou encore l'intensité de la lumière et la température à la profondeur de plongée (Lovvorn, 2010).

La capturabilité des proies va dépendre d'une part de la technique de chasse du prédateur, et d'autre part des caractéristiques de la proie qui affectent la capacité de détection ou de préhension du prédateur. Ces caractéristiques sont morphologiques (forme du corps, taille, présence d'épines,...), physiologiques (vitesse de nage, sensibilité visuelle ou acoustique,...) et comportementales (structure des bancs, comportement de fuite, mode de vie cryptique,...). Là encore, certains prédateurs peuvent présenter des adaptations permettant de répondre au mieux aux contraintes imposées par les espèces proies (adaptation du système buccal, écholocation, chasse coopérative,...) ; malgré tout, certaines espèces pourront aussi être incapturables. Ainsi pour le phoque veau-marin, la plie qui a une profitabilité intrinsèque assez faible présenterait un succès de capture plus élevé que d'autre type de proies pourtant intrinsèquement plus profitables, comme le lançon qui présente des comportements cryptiques. Dans ce cas, le gain net d'énergie serait donc supérieur pour la proie dont la profitabilité intrinsèque est la plus faible (Bowen *et al.*, 2002).

Enfin, même après son ingestion, toute l'énergie contenue dans une proie n'est pas disponible. D'abord, tous les tissus n'ont pas la même digestibilité, la même vitesse de digestion et le même coût énergétique de digestion. Ensuite, toute la nourriture digérée

n'est pas métabolisable (Figure III.6). La teneur des tissus riches en fibres, en protéines ou en lipides (respectivement du moins digeste au plus digeste) fait fortement varier ces paramètres. Une fois encore les prédateurs ne sont pas forcément égaux face à ces limitations en fonction de leur équipement enzymatique. Par exemple, le système digestif de certaines baleines comme le petit rorqual serait plus riche en bactéries capables d'une activité chitinasiqce ce qui augmenterait chez ces espèces la digestibilité de l'exosquelette des crustacés, dont le krill (Martenssen *et al.*, 1994 ; Olsen *et al.*, 2000).

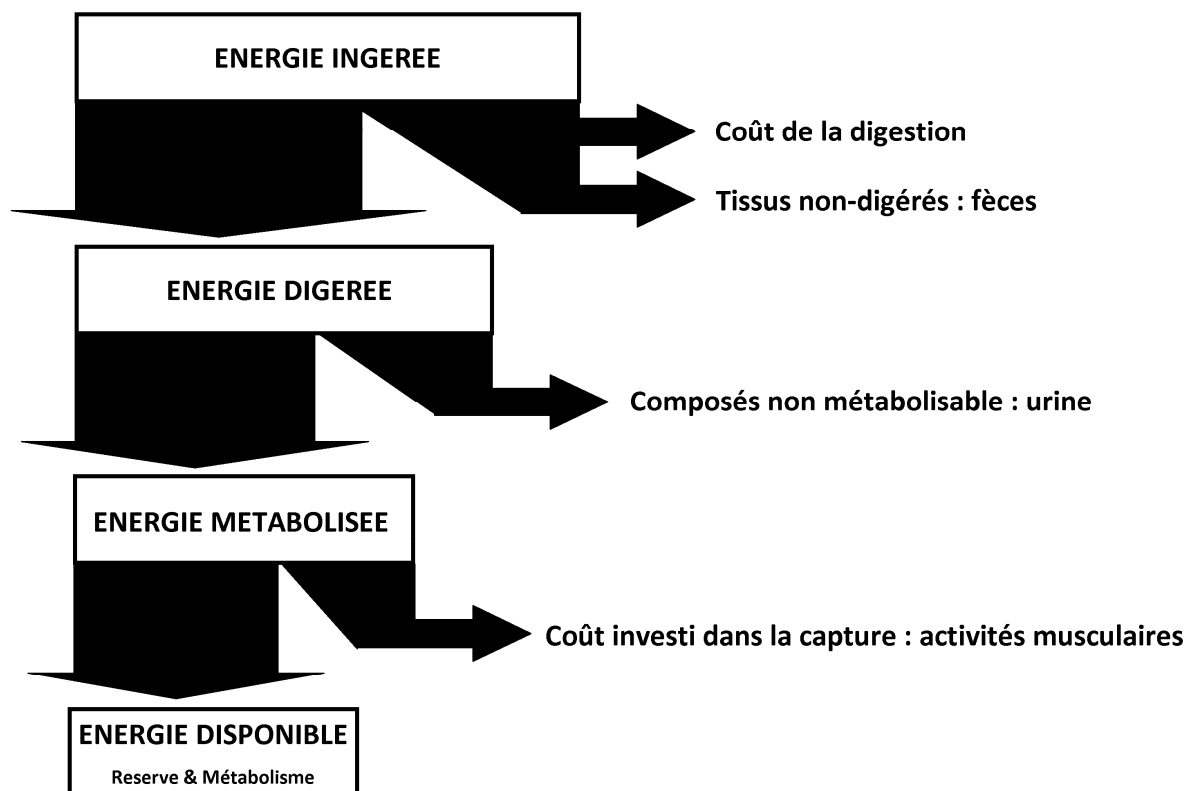


Figure III.6. Schéma conceptuel du gain net d'énergie pour une proie ingérée.

III.4. Vers des modèles fonctionnels de réseaux trophiques

Au regard de la variabilité de la valeur énergétique au sein des espèces fourrages et de l'ensemble des facteurs pouvant moduler la profitabilité d'une espèce, il semble maintenant évident que pour un prédateur, une unité de biomasse d'une proie donnée n'est pas nécessairement équivalente à une unité de biomasse d'une autre espèce partageant le même niveau trophique. La profitabilité des proies pour un prédateur peut donc largement varier en fonction des espèces. Toutes les espèces fourrages, même celles taxonomiquement ou morphologiquement proches, ne peuvent être considérées comme équivalentes et interchangeables pour couvrir les besoins énergétiques et nutritionnels d'un prédateur. Cette hétérogénéité doit être considérée lors des exercices de modélisation écosystémique. En effet, les niveaux trophiques inférieurs ou intermédiaires sont souvent représentés au sein des modèles de réseaux trophiques par des boîtes multi-spécifiques définies généralement par la taille ou l'habitat des espèces telles que "poissons mésopélagiques", "grandes espèces démersales" ou "petits céphalopodes océaniques" (Morissette *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2008). L'évaluation de la profitabilité, réalisée espèce par espèce, révèle parfois d'importantes variations au sein de tels regroupements. Ces boîtes sont donc souvent incohérentes en termes de fonctionnalité des espèces de niveau trophique inférieur pour des prédateurs. Par exemple, pour les poissons mésopélagiques, les myctophidés présentent des valeurs énergétiques jusqu'à 5 fois supérieures aux aléopocéphalidés. Sur le plateau du golfe de Gascogne, le sanglier (*Capros aper*) est classé dans les proies de haute qualité avec plus de 6 kJ.g^{-1} , pourtant avec sa peau épaisse et ses fortes épines, il ne pourrait remplacer d'autres espèces de valeur énergétique proche, comme l'anchois dans le régime alimentaire de prédateurs supérieurs marins. Afin de mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes marins et d'être capable d'évaluer l'impact pour les prédateurs supérieurs des changements de disponibilité des ressources, il apparaît nécessaire de réaliser des modèles de réseaux trophiques reposant sur des compartiments fonctionnels constitués de groupes relativement homogènes d'espèces en termes de composition corporelle, de valeur énergétique, et finalement de profitabilité pour les prédateurs supérieurs.

CHAPITRE IV. ETUDE DE CAS : LE DAUPHIN COMMUN, PREDATEUR SELECTIF AU MODE DE VIE COUTEUX

IV.1 Un mode de vie énergétiquement couteux nécessite-t-il une alimentation riche ?

De l'orque, chasseur de mammifères marins, au dugong herbivore, les mammifères marins présentent une large gamme de modèles biologiques ayant développé diverses techniques d'alimentation (Berta *et al.*, 2008 ; Figure IV.1). Cependant, certaines espèces, et particulièrement les petits cétacés, sont souvent décrites comme des prédateurs opportunistes qui consommeraient les espèces proies en proportion de leur abondance dans l'environnement (*e.g.* Bearzi *et al.*, 2009).

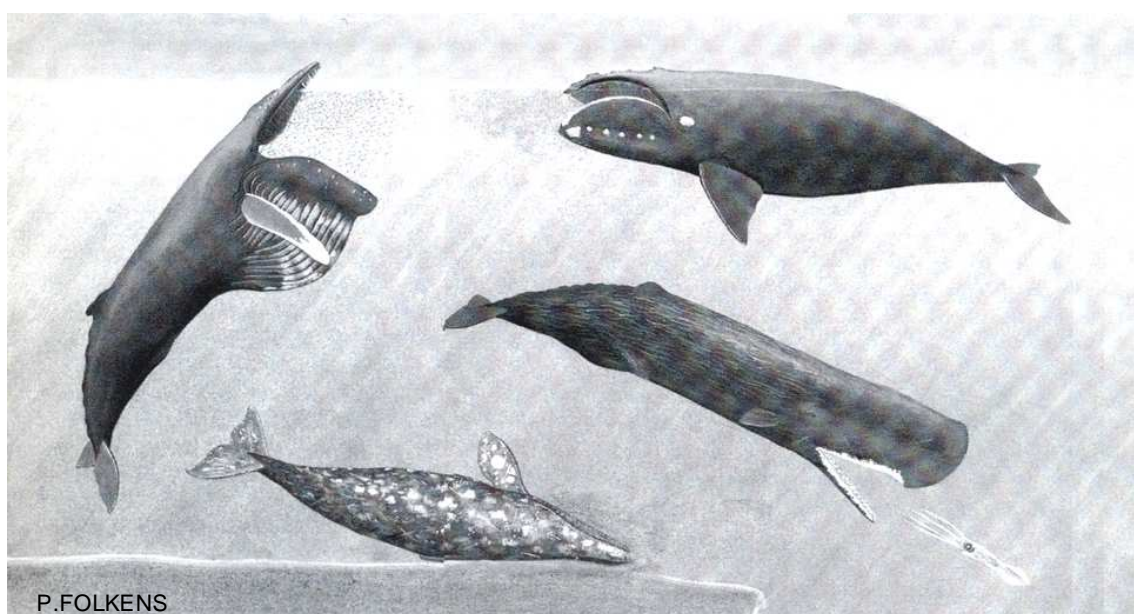


Figure IV.1. Différentes techniques de chasse illustrées pour les grands cétacés (dessin P. Folkens).

La sélection active de proies chez les mammifères marins a très rarement pu être testée, notamment parce que le champ de proies accessibles pour un prédateur (diversité spécifique et abondance des espèces fourrages, distributions, valeurs énergétiques,...) est bien souvent inconnu (*e.g.* Santos & Pierce, 2003).

Le dauphin commun est le delphinidé le plus abondant dans les eaux tempérées de l'Atlantique (Perrin, 2002) et en particulier dans les eaux européennes (Certain *et al.*, 2008 ; Hammond *et al.*, 2002 ; Kiszka *et al.*, 2007). Ce cétacé est sans doute un modèle biologique énergétiquement coûteux du fait de sa petite taille et de son activité élevée de nage. Ces deux caractéristiques sont associées à des coûts métaboliques importants (Berta *et al.*, 2008 ; Costa & Williams, 1999). Dans le golfe de Gascogne, les récentes descriptions de son alimentation, à la fois en zone océanique et néritique, suggèrent que ce prédateur se nourrit préférentiellement de petites espèces de poissons gras (Meynier *et al.*, 2008 ; Pusineri *et al.*, 2007). Ce constat alimente l'hypothèse que le dauphin commun doit sélectionner les ressources les plus profitables afin de couvrir des besoins énergétiques élevés.

IV.2. Une sélection indépendante de la taxonomie des proies

Sur le plateau continental du golfe de Gascogne, le régime alimentaire du dauphin commun a largement été étudié à travers l'analyse de contenus stomacaux d'animaux échoués ou capturés accidentellement. Ainsi plus de 220 estomacs couvrant différentes saisons, différentes années, différentes causes de mortalités et différentes sources d'échantillonnages ont été analysés (Meynier *et al.*, 2008 ; Annexe 5). Au regard de l'ensemble des résultats disponibles, les petites espèces de poissons pélagiques grégaires tels que le chinchard, le maquereau, la sardine ou l'anchois sont les proies privilégiées du dauphin commun. Cependant, si l'on compare entre eux des sous-échantillons illustrant différents contextes environnementaux (différentes saisons, années, causes de mortalité,...) une importante variabilité taxonomique de la composition de l'alimentation du dauphin commun est observée (Figure IV.2). D'un cas à l'autre, la même liste d'espèces est généralement retrouvée, dominée par les petits pélagiques et complétée par des gadidés et des céphalopodes. Cependant, la proportion de chaque espèce peut varier de manière importante, par exemple, la part occupée par la sardine varie de 3 à 65 % de la biomasse ingérée selon les circonstances.

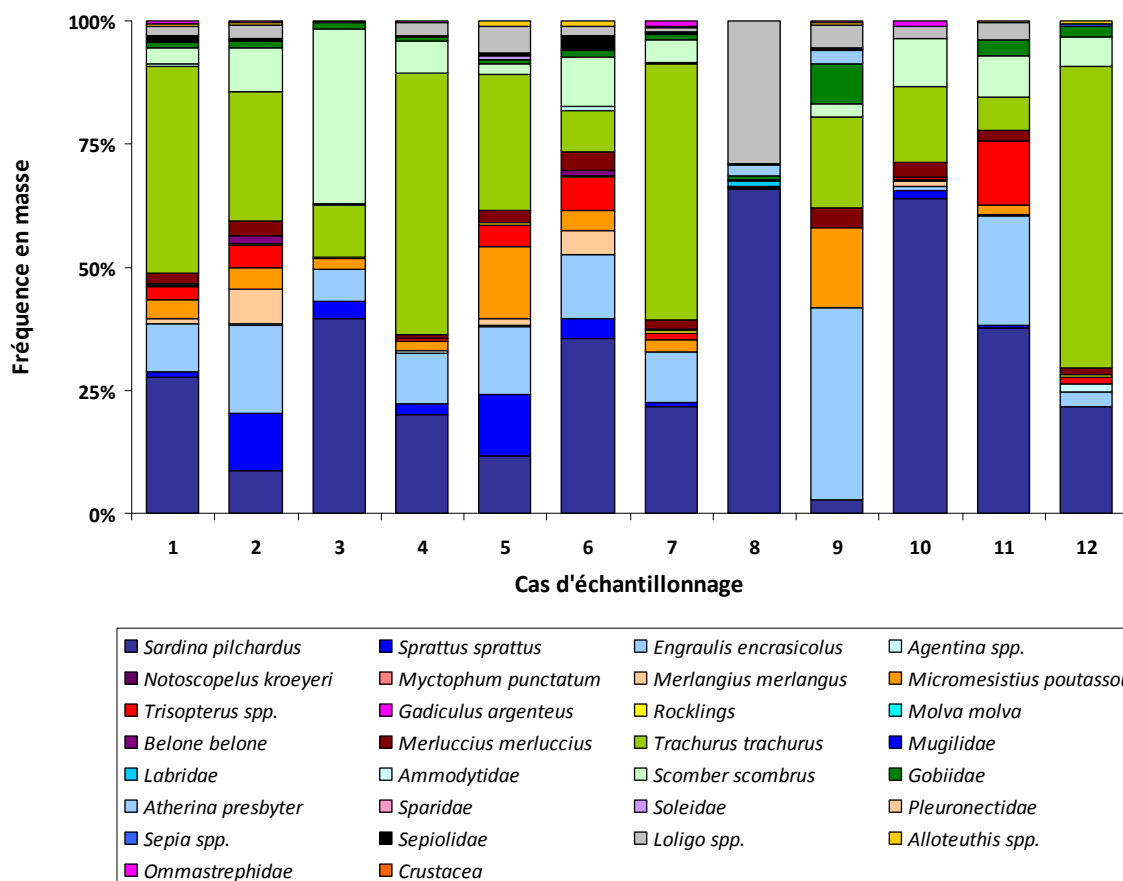


Figure IV.2. Variabilité taxonomique de l'alimentation du dauphin commun, chaque barre d'histogramme représente un cas d'échantillonnage. La figure se veut uniquement illustrative de la gamme de variation des fréquences en masse des proies au sein des lots de contenus stomacaux analysés, la liste des espèces est donnée à titre informatif (la succession des espèces dans les barres d'histogramme se lit dans la légende de droite à gauche). Les cas d'échantillonnage sont les estomacs analysés pour les échouages chroniques entre 1999 et 2002 en hiver (cas 1), au printemps (cas 2), en automne (cas 3) ; pour l'ensemble des échouages chroniques en 1999 (cas 4), en 2000 (cas 5), en 2001 (cas 6) et en 2002 (cas 7) ; pour un événement d'échouage en masse (cas 8) ; pour des événements d'échouages multiples durant les hivers 2003 (cas 9) et 2004 (cas 10) ; pour des captures accidentelles observées à bord de bateaux de pêche durant les hivers 2005 (cas 11) et 2006 (cas 12).

Afin de tester si ces variations sont le reflet de la disponibilité de proies ou une sélection orientée par leur potentiel énergétique, la part en biomasse de chacune des espèces peut être remplacée soit par sa classe de qualité énergétique (faible, moyenne, élevée, cf Chapitre III.2), soit par la valeur de son contenu énergétique (Annexe 3) et ce pour chacun des cas illustrés précédemment (Figure IV.2). Dès lors, la représentation de la composition du régime alimentaire du dauphin commun apparaît nettement plus homogène. La part des proies de qualité élevée ($>6 \text{ kJ.g}^{-1}$) est importante et relativement

constante (Figure IV.3). Elle atteint $81 \pm 11 \%$, alors que dans le golfe de Gascogne seulement 30% des espèces appartiennent à cette catégorie (cf Chapitre II.2). L'homogénéité de la valeur énergétique moyenne de l'alimentation du dauphin commun est encore plus frappante, elle atteint $6,7 \pm 0,6 \text{ kJ.g}^{-1}$. En zone océanique où la communauté de proies est totalement différente, la valeur moyenne de l'alimentation atteint $6,2 \text{ kJ.g}^{-1}$, soit une valeur très proche de celle observée en zone néritique.

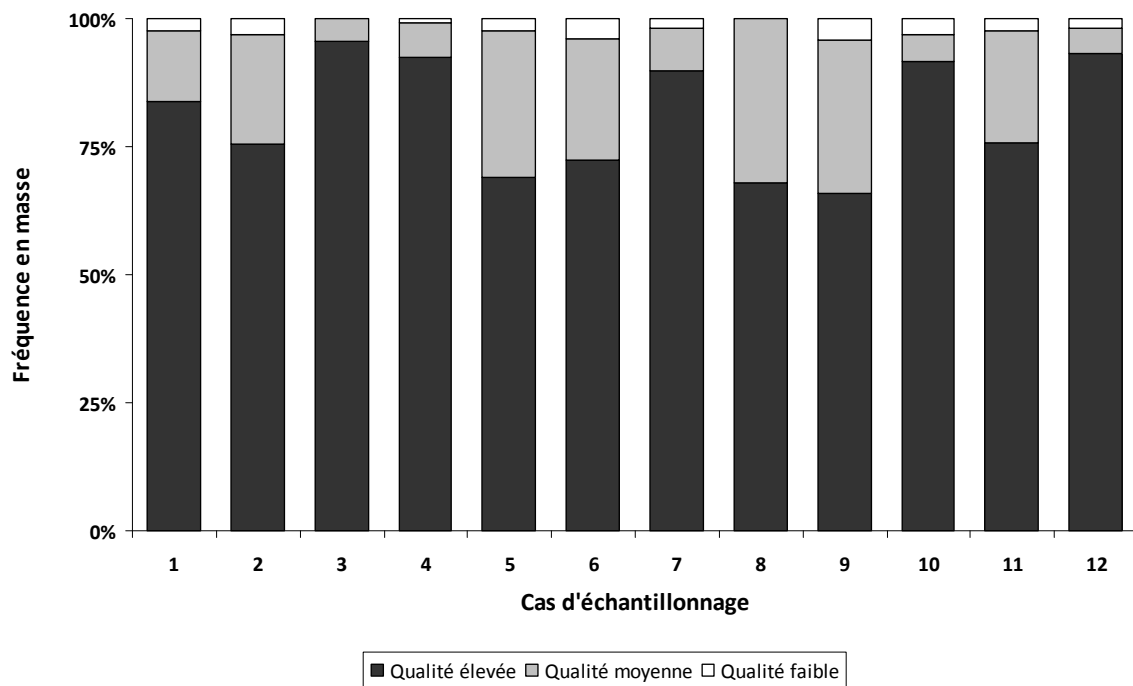


Figure IV.3. Composition de l'alimentation du dauphin commun selon les trois classes de qualité des proies : faible (blanc), moyenne (gris), élevée (noir). Chaque barre d'histogramme représente un cas d'échantillonnage (voir détails de cas dans la légende de la figure IV.2).

Ainsi, indépendamment des espèces en présence, le dauphin commun sélectionne des proies de qualité élevée, c'est-à-dire à fort contenu énergétique ($>6\text{kJ.g}^{-1}$).

IV.3. Une sélection indépendante de l'abondance des proies dans l'environnement

Dans la zone océanique du golfe de Gascogne, le régime alimentaire du dauphin commun a été récemment décrit à partir d'animaux capturés accidentellement dans la pêcherie au filet maillant dérivant. Les myctophidés dominent largement la composition de l'alimentation (Pusineri *et al.*, 2007). Par comparaison avec d'autres prédateurs étudiés dans le même secteur océanique et collectés dans les mêmes conditions, il apparaît que des prédateurs pélagiques de taille similaire, tels que le requin peau-bleue (*Prionace glauca*) ou l'espadon (*Xiphias gladius*), se nourrissent de proies plus grandes et probablement plus maigres que les myctophidés (Pusineri *et al.*, 2008). Afin de tester si ces différences traduisent une nécessité pour le dauphin commun de sélectionner les proies les plus profitables dans le but de couvrir ces importants besoins énergétiques, la composition de son alimentation peut être comparée à l'abondance relative des espèces fourrages disponibles au-delà du talus continental du golfe de Gascogne, entre la surface et 500 m (Annexe 4).

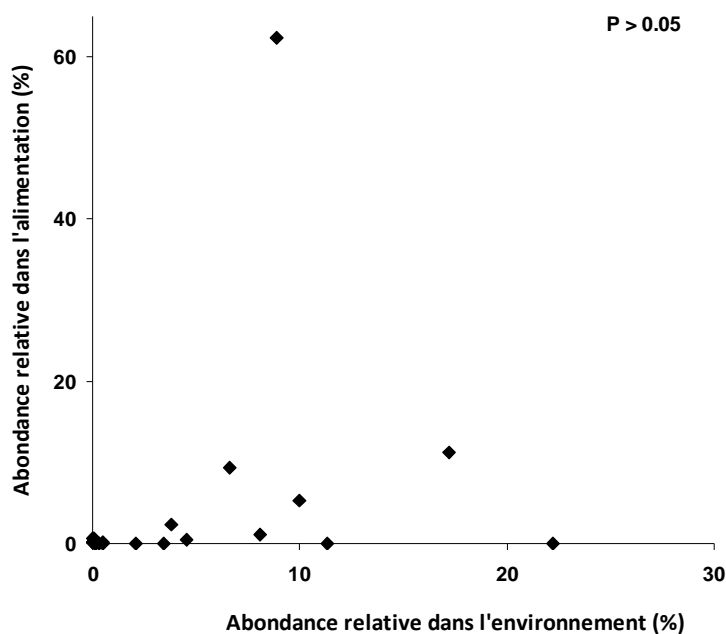


Figure IV.4. Abondance des poissons dans l'environnement et dans l'alimentation du dauphin commun.

L'utilisation d'un indice classique de chevauchement, l'indice de Pianka (Pianka, 1973), entre l'abondance des proies dans le régime alimentaire du dauphin commun et l'abondance

des espèces dans l'environnement, indique un faible chevauchement entre les deux jeux de données. De même, aucune corrélation n'est détectée entre ces deux séries d'abondances relatives (Figure IV.4). Par contre, un indice de sélectivité, l'indice de Chesson (Chesson, 1978), révèle une sélection positive suggérant que le dauphin commun cible spécifiquement quatre espèces dont trois espèces de myctophidés. Les autres espèces présentes dans l'environnement sont négligées, bien que parfois abondantes.

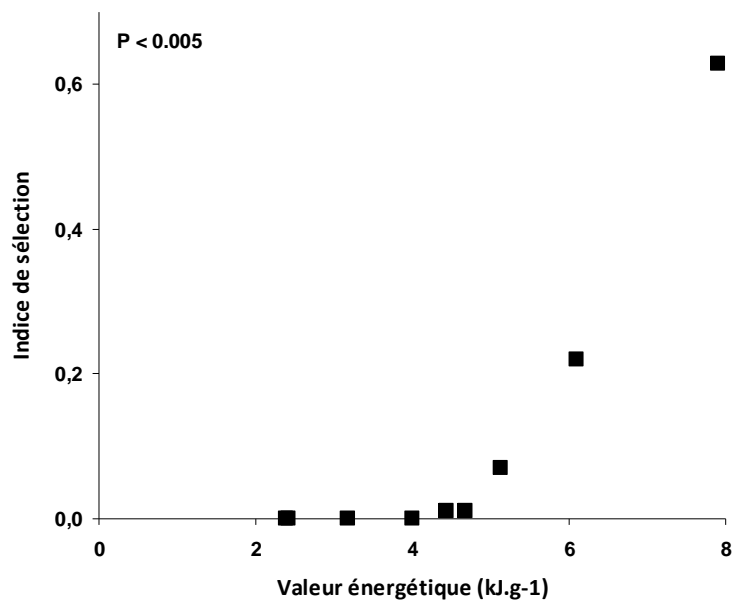


Figure IV.5. Indice de sélection des poissons par le dauphin commun en fonction de leur valeur énergétique.

De plus, une forte corrélation est trouvée entre les valeurs de l'indice de sélectivité et la valeur énergétique des espèces proies (Figure IV.5). En effet, toutes les espèces présentant une valeur énergétique inférieure à 5 kJ.g^{-1} semblent ignorées par le dauphin commun ; au-delà, les autres proies sont sélectionnées positivement et la sélection est d'autant plus marquée que la valeur énergétique de l'espèce est élevée. Ainsi, indépendamment de l'abondance des espèces, le dauphin commun sélectionne des proies en fonction de leur forte valeur énergétique et donc de leur qualité élevée.

IV.4. La notion de choix : un concept à mieux intégrer aux relations proie-prédateur

La sélection active de proies chez les mammifères marins est difficile à mettre en évidence. Le degré de sélectivité ou d'opportunisme de tels prédateurs est souvent déduit uniquement à partir de la composition de l'alimentation. Par exemple, les espèces montrant une importante diversité de proies ou se nourrissant sur des ressources connues pour être abondantes dans l'environnement sont le plus souvent qualifiées de prédateurs opportunistes (*e.g.* Bearzi *et al.*, 2009). Afin, de pouvoir réellement tester le degré de sélectivité de l'alimentation d'un prédateur, il faut nécessairement pouvoir renseigner au mieux le champ de proies auquel il a accès. Ainsi en combinant les résultats de contenus stomacaux, de qualité et d'abondance des espèces fourrages, le caractère sélectif de la prédation chez le dauphin commun a été mis en évidence dans le golfe de Gascogne. Ce prédateur sélectionne les proies de forte valeur énergétique pour faire face à un mode de vie coûteux. Cette sélection active de proies suggère que pour un champ de proies donné, illustré ici dans le golfe de Gascogne, des prédateurs sympatriques adapteraient la qualité de leur alimentation en fonction de leur besoin métabolique spécifique. En effet à niveau trophique comparable à la fois pour les proies et les prédateurs, les espèces dont les besoins sont élevés, comme les petits cétacés homéothermes, seraient contraintes de s'alimenter sur les ressources les plus profitables comme les petites espèces grégaires à densité énergétique élevée (*e.g.* Ringelstein *et al.*, 2006 ; Pusineri *et al.*, 2007), tandis que les prédateurs avec de faibles besoins métaboliques, comme les requins ou les grands poissons ectothermes, exploiteraient des ressources de qualité moindre, constituées de proies plus maigres et souvent plus grandes (Chancollon *et al.*, 2006 ; Pusineri *et al.*, 2008).

De tels exemples de sélection active de proies reposant sur la composition corporelle des organismes fourrages sont rares dans le milieu naturel et en particulier dans le domaine marin. Chez certaines araignées, le choix des proies lié à des caractéristiques nutritionnelles comme le contenu énergétique ou la composition en acides aminés, mais également l'aptitude à négliger les proies potentiellement toxiques ont été démontrés (Toft, 1999). Les otaries à fourrure de Kerguelen (*Arctocephalus gazella*) s'alimentent dans des zones éloignées des colonies mais caractérisées par la présence de proies de qualité élevée au lieu d'exploiter des zones proches des colonies caractérisées par des proies très disponibles mais

de faible contenu énergétique (Ichii *et al.*, 2007). Certains prédateurs semblent même capables de sélectionner leur proie en fonction de leur capacité digestive (*e.g.* digestibilité, assimilation). Ainsi, l'acoupa royal (*Cynoscion regalis*) un poisson prédateur de crustacés, exerce une prédation sélective sur les proies les plus digestes même lorsque l'abondance de ces proies est 20 fois inférieure à celles d'autres crustacés disponibles (Lankford & Target, 1997).

Un enjeu majeur de l'écologie alimentaire est aujourd'hui de mieux évaluer le degré de sélectivité des proies par les prédateurs et de comprendre les critères de sélection mis en jeu. En effet, la notion de choix des proies par un prédateur est sans doute parfois orientée par une vision anthropomorphique, notamment pour les vertébrés supérieurs. La difficulté réside donc dans l'appréhension du champ de proies à travers le regard ou selon les critères du prédateur, ce qui nécessite une solide connaissance des caractéristiques écologiques à la fois des prédateurs et des espèces de niveaux trophiques inférieurs. En effet, pour un prédateur, la sélection des proies est la conséquence de choix faits à l'échelle de processus évolutifs. Ainsi, pour l'acoupa royal, le choix de la proie la plus digeste ne traduit sûrement pas une décision instantanée basée sur une connaissance *a priori* de la digestibilité de ses proies, tout comme pour le dauphin commun qui n'est évidemment pas omniscient sur la qualité des proies disponibles. La description fonctionnelle des relations proie-prédateur devrait ainsi sensiblement modifier notre interprétation du fonctionnement des écosystèmes.

CHAPITRE V. REGIME ENERGETIQUE ET COUTS D'EXISTENCE CHEZ LES MAMMIFERES MARINS

V.1. Estimer les besoins et la consommation des mammifères marins.

Les cétacés et les pinnipèdes jouent un rôle important au sein des écosystèmes marins (Bowen, 1997). Ces prédateurs, au sommet des réseaux trophiques, sont des consommateurs majeurs de poissons, de céphalopodes et de crustacés dans tous les océans (*e.g.* Barlow *et al.*, 2008 ; Morissette *et al.*, 2006 ; Reilly *et al.*, 2004). Les biomasses totales consommées par les mammifères marins cristallisent la perception des relations compétitives possibles entre ces prédateurs et les pêcheries. En effet, ces biomasses sont souvent supérieures aux débarquements réalisés par les professionnels (*e.g.* Kennedy *et al.*, 1997 ; Trites *et al.*, 1997).

Pour estimer la consommation des mammifères marins, les modèles généralement utilisés dérivent de l'estimation du BMR par la relation de Kleiber à laquelle est appliquée un ou des facteurs rendant compte de coûts métaboliques associés au niveau d'activité, à l'assimilation ou à la croissance (*e.g.* Boyd, 2002 ; Reilly *et al.*, 2004 ; Trites *et al.*, 1997). Les besoins métaboliques journaliers moyens (ADMR) ou le calcul direct de la ration journalière moyenne (R) reposent ainsi sur des équations faisant intervenir la masse et un facteur multiplicatif qui intègre ces différents surcoûts proportionnellement aux besoins métaboliques de base. La paramétrisation de ces facteurs est souvent réalisée sur des bases empiriques et étendue à différentes espèces (Equations 2 et 3).

$$\text{Equation 2 : } \text{FMR} \approx \text{ADMR} = \beta * \text{BMR}$$

$$\text{Equation 3 : } \text{FMR} \approx \text{R} = \text{A} * \text{M}^{\text{B}}$$

où M est la masse individuelle, A et β des facteurs intégrant l'ensemble des coûts d'activités et B la valeur exponentielle, proche de la valeur définie par Kleiber (0,75) et ajustée en fonction des espèces ou groupes d'espèces considérés.

Cependant, la multiplication des mesures directes de BMR et de FMR réalisées chez les homéothermes suggère que même pour des espèces taxonomiquement proches et de masse équivalente, la masse ne suffit pas à prédire seule les taux métaboliques observés (Lovegrove, 2000 ; McNab, 1988 ; Nagy, 2005). Les habitudes alimentaires ont alors été proposées comme variable explicative des différences entre les BMR prédits et ceux mesurés chez différents organismes (McNab, 1986). Chez les chauves-souris, par exemple, le niveau métabolique est corrélé avec la composition du régime alimentaire (McNab, 1982). Des niveaux de métabolisme bas, inférieurs aux prédictions, sont retrouvés chez les espèces insectivores alors que les espèces carnivores présentent des taux métaboliques élevés, supérieurs aux prédictions. Pour expliquer ce lien entre les habitudes alimentaires et la variabilité du BMR par rapport aux prédictions basées sur la masse corporelle seulement, une des hypothèses avancées réside dans le niveau de performance musculaire entre les espèces (*muscle performance hypothesis* : Muñoz-Garcia & Williams, 2005). En effet, les prédateurs de proies mobiles ont des coûts énergétiques plus importants que des prédateurs de ressources fixées (*e.g.* plantes) en raison des coûts associés à la poursuite, à la capture et à la manipulation des proies. A une échelle évolutive, ces différences de stratégies alimentaires auraient conduit à l'augmentation concomitante des performances musculaires chez les prédateurs et de la qualité de leur alimentation. Les taux métaboliques, déterminés par la composition corporelle du prédateur, seraient ainsi également modulés en fonction des performances musculaires et donc des stratégies alimentaires à l'échelle de l'espèce.

Afin de mieux cerner les stratégies alimentaires des prédateurs homéothermes, et ainsi de mieux évaluer leurs besoins journaliers, l'hypothèse des performances musculaires permet d'envisager le corollaire suivant : la qualité de l'alimentation devrait être corrélée aux performances musculaires et ainsi permettre de prédire les coûts d'existence. Cette approche permettrait d'ouvrir une voie nouvelle dans l'exploration de l'écologie des mammifères marins, ou plus largement, pour les modèles pour lesquels l'expérimentation ne nous permet pas de mesurer directement le métabolisme (animaux trop petits ou trop grands pour être mis en expérience, non capturables, disparus,...).

V.2. A la recherche d'indicateurs de coût d'existence

Dans le cadre d'une approche interspécifique au sein des cétacés, l'expérimentation standard ne peut donc être utilisée pour évaluer les coûts d'existence à travers la mesure directe du FMR pour une large gamme d'espèces. L'évaluation des coûts d'existence doit alors être envisagée de manière indirecte. Ainsi, le coût des stratégies de chasse est directement lié à l'activité de locomotion (nage et plongée), et la locomotion représente alors le coût principal du budget énergétique journalier d'un mammifère marin, atteignant par exemple 80% chez le grand dauphin (Hansen & Defran, 1993). Le degré de performance musculaire apparaît donc bien comme un indicateur pertinent des niveaux d'activité et donc des coûts d'existence.

La mesure de la performance musculaire doit être recherchée à des échelles inférieures à l'organisme (organe, cellule, molécule). D'autre part, l'origine et la nature du matériel biologique disponible (prélèvements tissulaires sur des animaux échoués ou capturés accidentellement) exclut tout indicateur trop labile (glycogène, enzyme, ...) dont la mesure serait affectée par les conditions de la mort ou la durée entre la mort et la réalisation des prélèvements biologiques. Les indicateurs de performance musculaire doivent ainsi être structuraux et accessibles à partir de prélèvements collectés en routine sur les mammifères marins échoués ou capturés accidentellement afin d'utiliser les banques de tissus existantes pour s'assurer un échantillonnage aussi large que possible en termes d'espèces et de nombre d'individus.

Le tissu musculaire est constitué d'une variété de fibres présentant des capacités oxydatives différentes. Les fibres dites lentes ou de type I présentent une capacité oxydative élevée, des réserves importantes en lipides, un taux élevé de mitochondries et donc une consommation élevée en oxygène. Ces fibres sont associées à une endurance élevée et à un rendement important (Lieber, 2002). En permettant une activité tonique prolongée, une quantité relativement importante de ce type de fibres est alors associée à des capacités musculaires élevées et caractérise des modèles biologiques actifs (Lieber, 2002 ; Willmore *et al.*, 2008 ; Wisløff *et al.*, 2005). A l'opposé les fibres dites rapides ou de type II reposent sur une activité glycolytique en mode anaérobie ; elles présentent donc de faibles teneurs en lipides et concentrations de mitochondries ainsi qu'une faible consommation d'oxygène. Ces fibres sont alors associées aux activités phasiques car elles apparaissent rapidement

fatigables (Lieber, 2002 ; Willmore *et al.*, 2008). Ainsi le taux de mitochondries et la teneur en lipides apparaissent être des indicateurs pertinents des performances musculaires d'une espèce ou d'un individu. De plus, la consommation totale d'oxygène et donc le métabolisme de base (BMR) dépendent très significativement de la part relative du tissu musculaire au sein d'un organisme (Martin & Fuhrman, 1955). Ainsi, des variations interspécifiques du BMR par unité de masse devraient être attendues pour des espèces présentant des quantités variées de fibres de type II dans le muscle (Muñoz-Garcia & Williams, 2005). Les teneurs en mitochondries et en lipides dans le muscle, reflétant à la fois le métabolisme de base et le niveau d'activité, apparaissent ainsi des indicateurs pertinents pour des comparaisons interspécifiques du coût d'existence.

L'évaluation de la densité de mitochondries dans le muscle repose sur la mise au point d'un indice mitochondrial traduisant la quantité relative d'ADN mitochondrial par rapport à l'ADN nucléaire dans le tissu musculaire. La caractérisation des lipides musculaires repose sur la mesure de la teneur en lipides totaux dans le muscle et le calcul du rapport entre lipides de réserve (lipides de la classe des triglycérides) et lipides de structure (lipides de la classe des stérols). Ces indicateurs lipidiques ont précédemment été utilisés pour évaluer des états nutritionnels (Amara & Galois, 2004). Sous l'hypothèse des performances musculaires, il est attendu que la valeur de ces indicateurs augmente avec l'augmentation des coûts d'existence.

Cet indice mitochondrial et ces indices lipidiques appliqués aux cétacés de l'Atlantique du nord-est révèlent une variabilité interspécifique supérieure à la variabilité intraspécifique (Figure V.1 et V.2), ce qui traduit des différences structurelles chez les cétacés étudiés.

Pour l'indice mitochondrial, une différence d'environ 15% dans la quantité d'ADN mitochondrial sépare les deux espèces les plus extrêmes. Trois groupes significatifs (représentés a, b et c sur la Figure V.1) sont identifiés, le premier constitué par les espèces présentant de fortes concentrations en mitochondries (groupe a : marsouin, dauphin commun, petit rorqual), le second constitué par les espèces présentant des concentrations moyennes (groupe b : dauphin bleu et blanc, rorqual commun, grand dauphin) et enfin les espèces présentant des concentrations faibles (groupe c : globicéphale noir, cachalot pygmée, baleine à bec de Cuvier, mésoplodon de Blainville, mésoplodon de Sowerby, cachalot). Ce dernier groupe d'espèces n'est pas homogène et se caractérise aussi par un fort gradient interne.

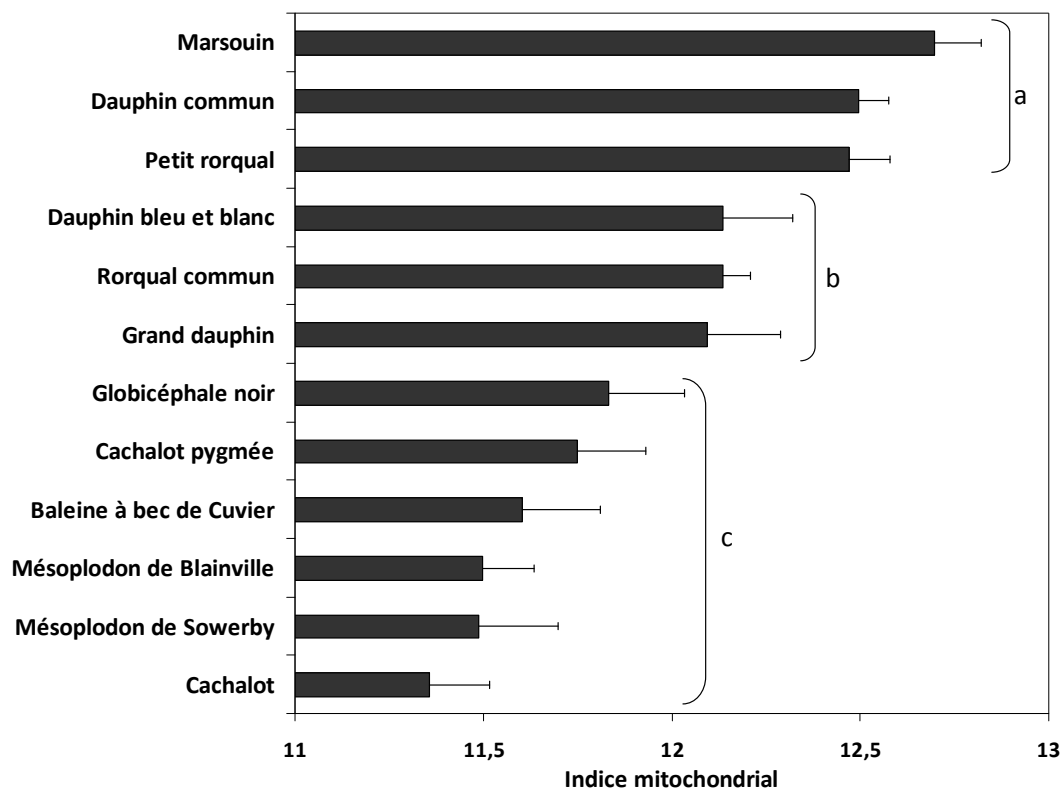


Figure V.1. Variations de l'indice mitochondrial chez les cétacés de l'Atlantique nord-est.

La teneur en lipides totaux dans le muscle des cétacés est comprise entre 1,4 et 3,7 % de la matière sèche totale, soit un facteur 2,6 entre les espèces extrêmes (Figure V.2). Le dauphin commun présente des valeurs nettement supérieures aux autres espèces. Le marsouin, le grand dauphin, le rorqual commun forment un groupe homogène avec une teneur relativement élevée, comprise entre 2 et 3 % (groupe b, Figure V.2). Les autres espèces présentent une teneur inférieure à 2 % (groupe c, Figure V.2). Le rapport entre lipides de réserves et lipides de structure (triglycérides / stérols) propose une image très semblable avec le dauphin commun qui présente une forte part en lipides de réserve au sein de ses lipides totaux (Figure V.3). A l'inverse, les baleines à bec présentent une part relative faible des lipides de réserves.

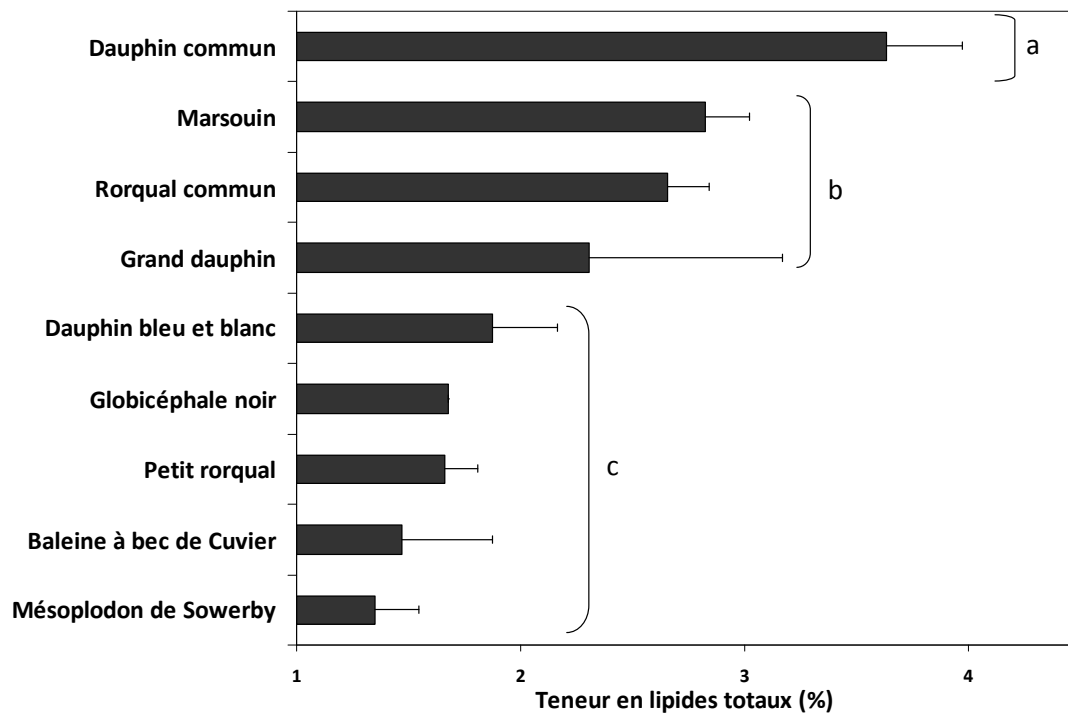


Figure V.2. Teneur en lipides totaux (% de matière sèche) chez les cétacés de l'Atlantique nord-est.

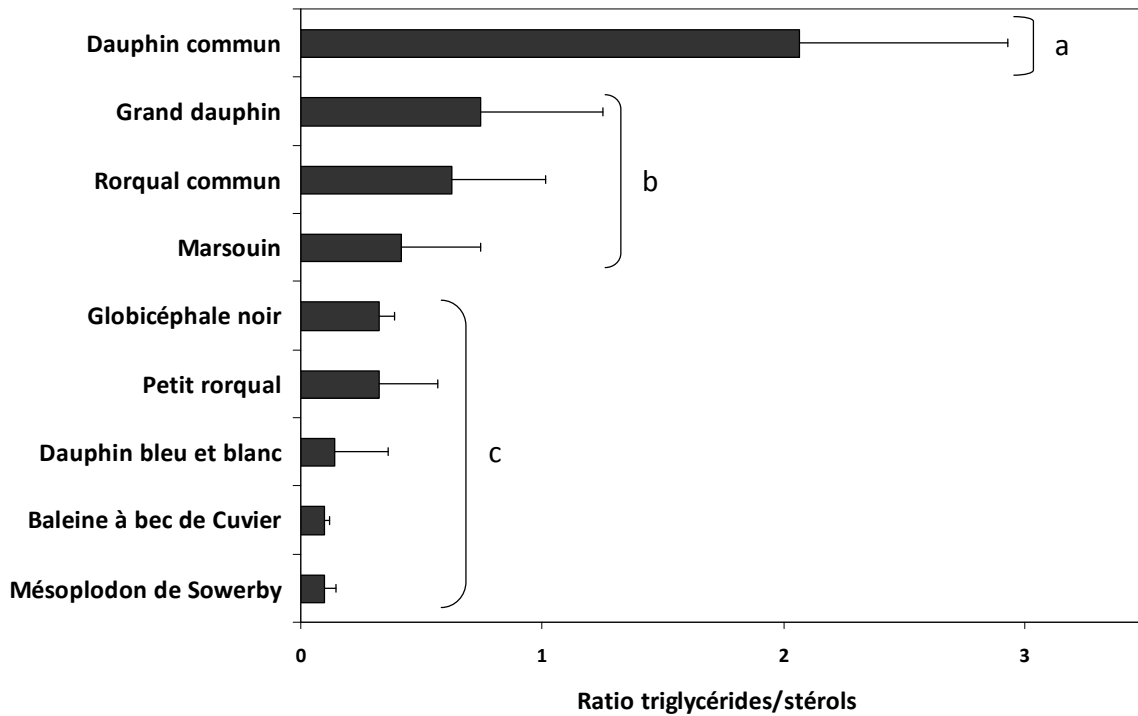


Figure V.3. Rapport entre la teneur en triglycérides (lipides de réserves) et en stérols (lipides de structures) chez les cétacés de l'Atlantique nord-est.

V.3. Le régime énergétique des cétacés dans l'Atlantique nord-est.

L'alimentation des prédateurs marins est généralement décrite par les parts respectives des différentes proies composant leur régime alimentaire, idéalement exprimées en fréquence en masse (*cf Chapitre 2*), mais malheureusement parfois uniquement exprimée par la fréquence en nombre, ou pire, la fréquence en occurrence seule. Les valeurs énergétiques des proies utilisées pour l'estimation des consommations des prédateurs sont souvent moyennées par grands groupes taxonomiques tels que poissons, céphalopodes et crustacés (*e.g. Barlow et al., 2008*), ce qui masque évidemment toute hétérogénéité des valeurs énergétiques au sein de chaque groupe de proies (*cf Chapitre 3*). Une autre vision descriptive des régimes alimentaires serait d'utiliser la valeur énergétique de chaque espèce proie pour quantifier finement la valeur énergétique moyenne de l'alimentation (VEM ; Equation 4) et la part relative des grandes classes de qualité de proies (CQ ; Equation 5).

Equation 4 :
$$VEM = \frac{\sum p_i ve_i}{100}$$

où p_i est la fréquence en masse de la proie i dans le régime alimentaire du prédateur considéré et ve est la valeur énergétique de la proie i .

Equation 5 :
$$CQ_{n(f,m,h)} = \sum p_{i \in n}$$

où n est la classe de qualité considérée (f : faible qualité ; m : qualité moyenne ; h : haute qualité), p_i est la fréquence en masse de la proie i ; CQ_n est alors la somme des fréquences en masse de toutes les proies appartenant à la classe de qualité n .

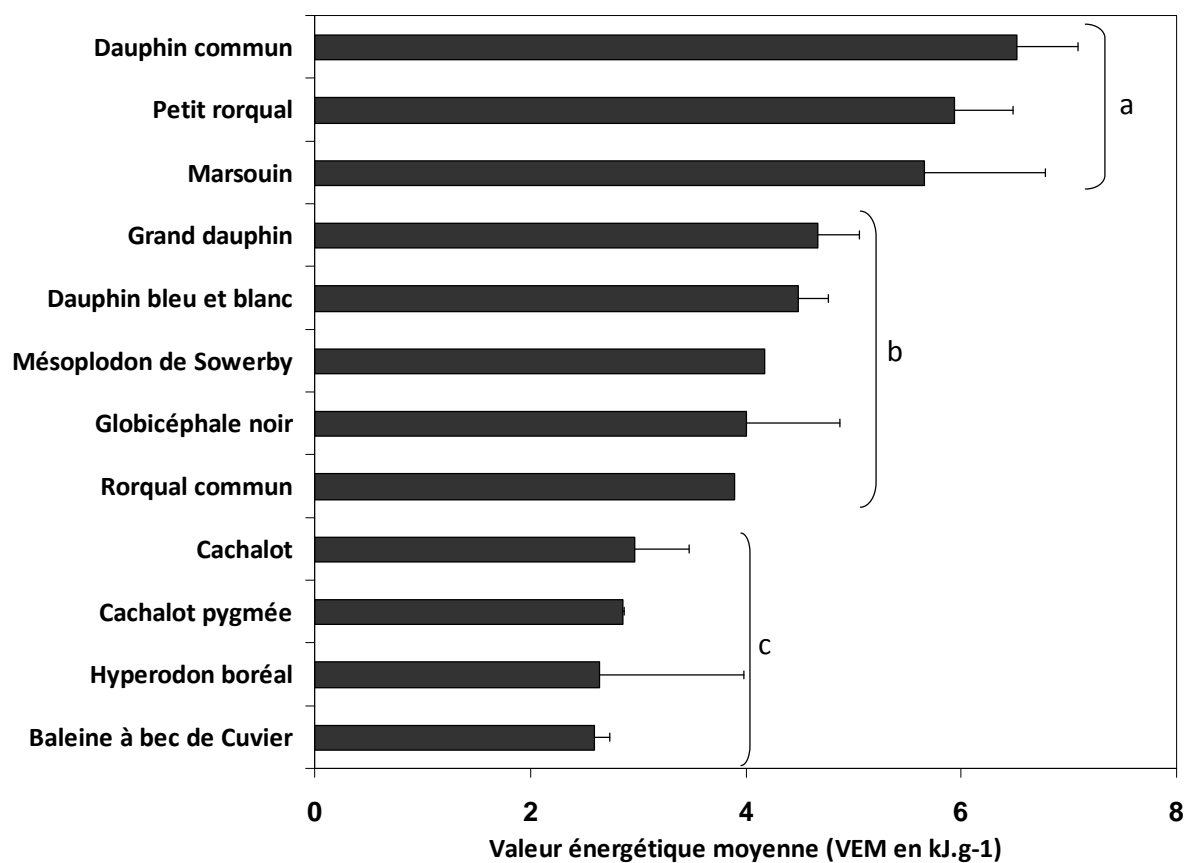


Figure V.4. Valeur énergétique moyenne de l'alimentation des cétacés de l'Atlantique nord-est (régimes alimentaires issus de Borjesson et al., 2003 ; Fernandez et al., 2009 ; Lopez et al., 2003 ; Meynier et al., 2008 ; Olsen & Holst, 2001 ; Pierce et al., 2004 ; Pusineri et al., 2007 ; Ringelstein et al., 2006 ; Santos et al., 1999, 2001a,b,c, 2002, 2004a,b, 2006, 2007, 2008 ; Spitz et al., 2006a,b, Annexe 2 ; valeurs énergétiques des organismes proies issues de l'Annexe 4 ; Clarke et al., 1985).

Les valeurs énergétiques moyennes de l'alimentation peuvent être calculées à partir de la littérature disponible décrivant d'une part les régimes alimentaires des cétacés de l'Atlantique nord-est, principalement issus des échouages et des captures accidentelles observés en Ecosse, en France et en Espagne, et d'autres part la valeur énergétique des proies (Figure V.4 ; références listées en légende). Dès lors deux constats apparaissent immédiatement. Premièrement, il existe une faible variabilité intraspécifique, ce qui est d'autant plus remarquable que pour plusieurs espèces comme le dauphin commun ou le dauphin bleu et blanc, certaines études présentent des cortèges de proies totalement distincts d'une région à l'autre (zone océanique vs zone néritique). Deuxièmement, il existe une importante variabilité interspécifique, les VEM observées s'étagent d'environ 2 à 7 kJ.g⁻¹. Trois groupes significativement différents (représentés a, b et c sur la Figure V.4) correspondant aux limites des classes de qualité des proies se dégagent. Le dauphin commun, le marsouin commun et le petit rorqual présentent une VEM supérieure ou égale à 6 kJ.g⁻¹ (groupe a) ; le grand dauphin, le dauphin bleu-et-blanc, le globicéphale noir et le mésoplodon de Sowerby ont une VEM moyenne comprise entre 4 et 6 kJ.g⁻¹ (groupe b) ; enfin une VEM faible, inférieure à 4 kJ.g⁻¹, caractérise le grand cachalot, le cachalot pygmée, l'hypérodon boréal et la baleine à bec de Cuvier (groupe c).

Au-delà de la valeur moyennée de la qualité de l'alimentation, la ventilation des espèces proies de chaque prédateur en fonction de leur classe de qualité (CQ) soutient l'existence d'une sélection alimentaire reposant sur la qualité des proies à travers l'ensemble des cétacés étudiés (Figure V.5). Les proies de haute qualité ne sont retrouvées que chez les prédateurs présentant les VEM les plus élevées. Chez ce type de prédateurs, les proies de faible qualité semblent négligées. Au contraire, chez les prédateurs ayant une VEM faible, les proies de haute qualité voire de qualité moyenne sont totalement absentes.

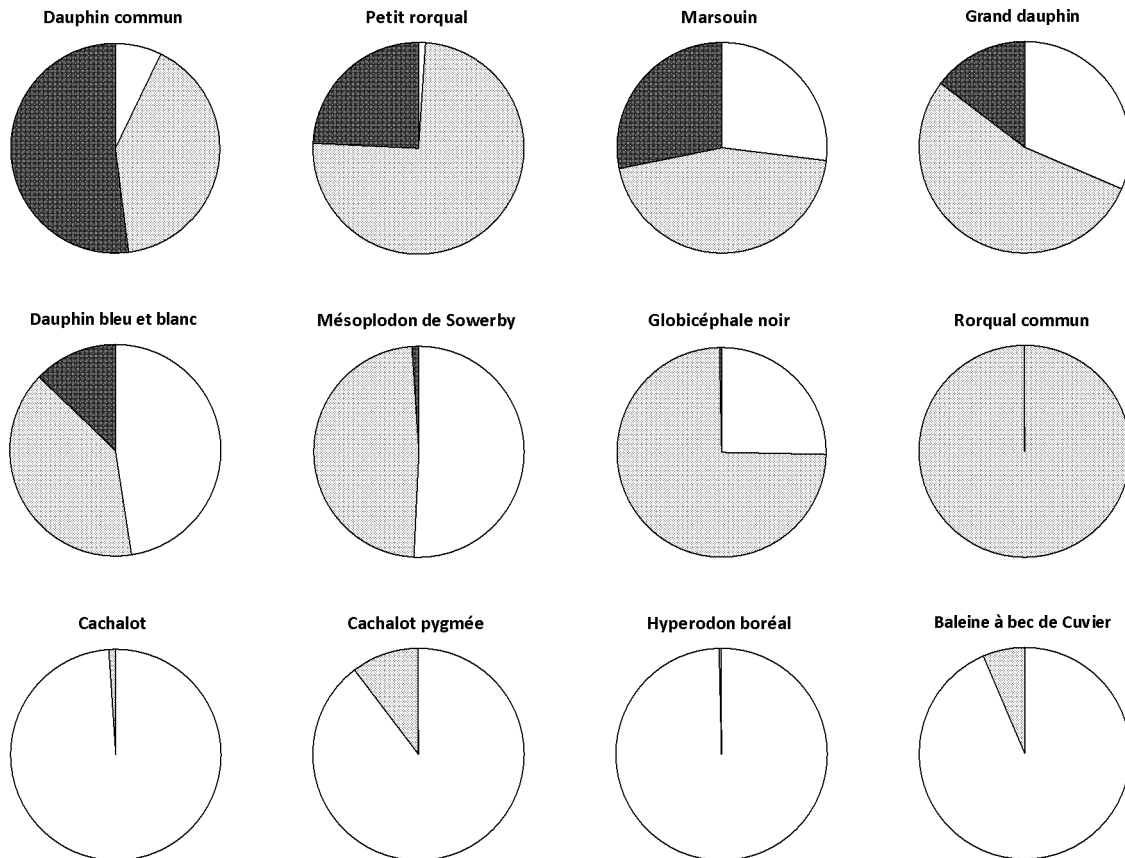


Figure V.5. Part relative des proies en fonction de leur classe de qualité (faible en blanc, moyenne en gris, haute en noir) dans l'alimentation des cétacés de l'Atlantique nord-est. Les espèces sont classées dans l'ordre de la figure V.4 (VEM décroissante ; références identiques à celles de la figure V.4).

La variabilité observée des VEM à travers toute la gamme des cétacés étudiés ne semble pas corrélée à la masse corporelle du prédateur (Figure V.6), au point que des espèces morphologiquement identiques comme le dauphin commun et le dauphin bleu et blanc peuvent présenter des VEM très différentes, respectivement $6,5 \pm 0,6 \text{ kJ.g}^{-1}$ et $4,5 \pm 0,3 \text{ kJ.g}^{-1}$. Ces résultats révèlent donc l'existence d'une alimentation de qualité différente au sein des cétacés, indépendamment de leur masse.

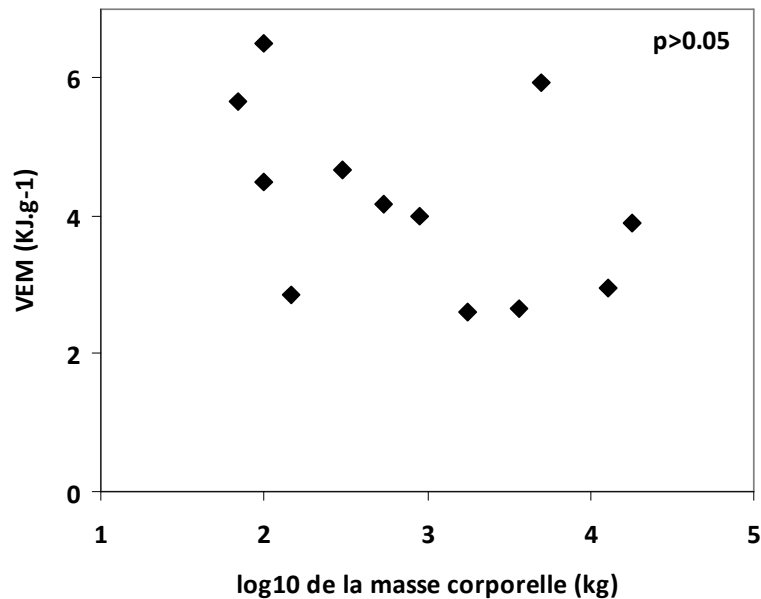


Figure V.6. Relation entre la masse corporelle du prédateur et la valeur énergétique moyenne de son alimentation.

V.4. Relation entre qualité de l'alimentation et coût d'existence

La qualité de l'alimentation et les indicateurs de coût d'existence présentent d'importantes variations interspécifiques. Malgré le fait que l'ordre des espèces étudiées n'est pas pleinement conservé le long des différents gradients mis en évidence pour chacun des indicateurs testés, la qualité de l'alimentation, décrite par les VEM, est significativement corrélée avec chacun des indicateurs (Figure V.7 et Figure V.8).

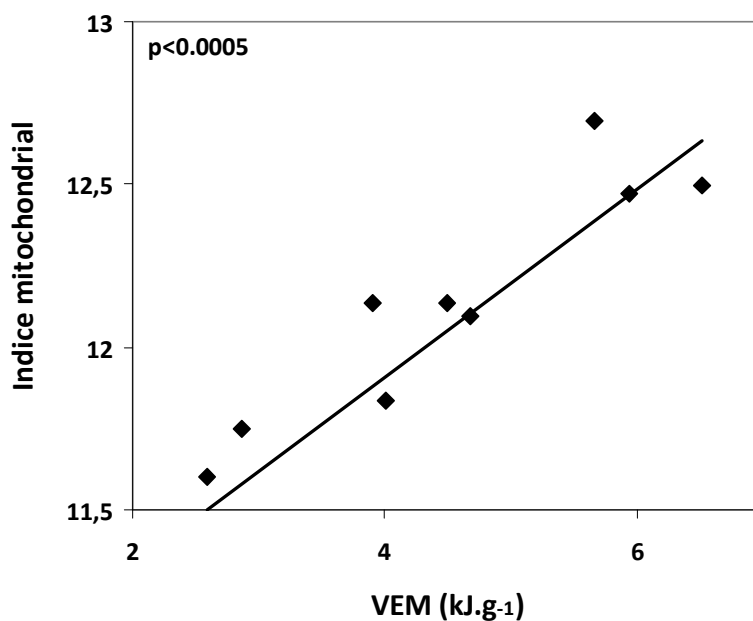


Figure V.7. Relation entre la valeur énergétique moyenne de l'alimentation et l'indice mitochondrial chez les cétacés de l'Atlantique nord-est.

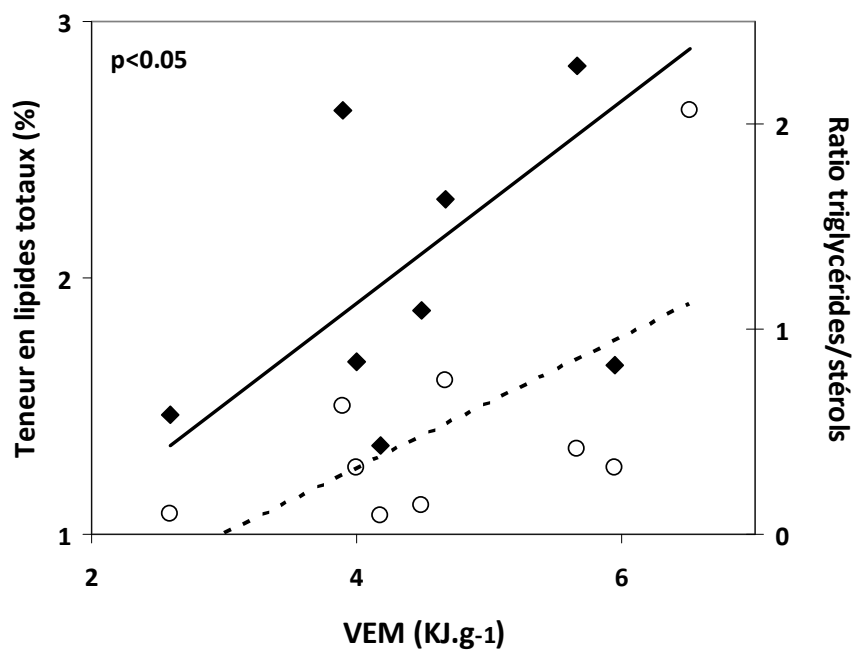


Figure V.8. Relations entre la valeur énergétique moyenne de l'alimentation et la teneur en lipides totaux (axe des ordonnées à gauche ; losanges noirs), et, entre VEM et le rapport triglycérides / stérols (axe des ordonnées à droite ; ronds blancs) chez les cétacés de l'Atlantique nord-est.

Des différences assez marquées apparaissent ainsi entre les espèces permettant de soutenir que, chez les cétacés de l'Atlantique nord-est, la qualité énergétique de l'alimentation est le reflet des coûts d'existence. Le cas le plus marquant est certainement la comparaison entre le dauphin commun et le dauphin bleu et blanc. Ces deux espèces sont anatomiquement identiques, semblent avoir le même comportement en mer et la même structure sociale (Ridgway & Harrison, 1994). Cependant ces deux dauphins montrent des valeurs très différentes à la fois de la qualité énergétique de leur alimentation et des indicateurs de coût d'existence. Etant de même masse corporelle, les besoins énergétiques de ces deux espèces devraient être égaux selon les équations dérivées de la relation de Kleiber. Or, les différences observées suggèrent des besoins plus élevés chez le dauphin commun dont l'origine est probablement le coût de ses stratégies de chasse. Cet exemple confirme l'hétérogénéité des besoins pour des cétacés taxonomiquement très proches et de masse identique.

La mise en évidence de coûts d'existence différents, non-corrélés à la masse, peut expliquer que les modèles utilisés jusqu'alors pour évaluer la consommation des mammifères marins présentent une certaine variabilité et ne s'adaptent pas à l'ensemble des mammifères marins (Figure V.9 : Barlow *et al.*, 2008). En effet, ces modèles sont souvent paramétrés pour une espèce puis étendus à une gamme plus large de masse corporelle ce qui les conduit à mésestimer la consommation alimentaire par certaines espèces.

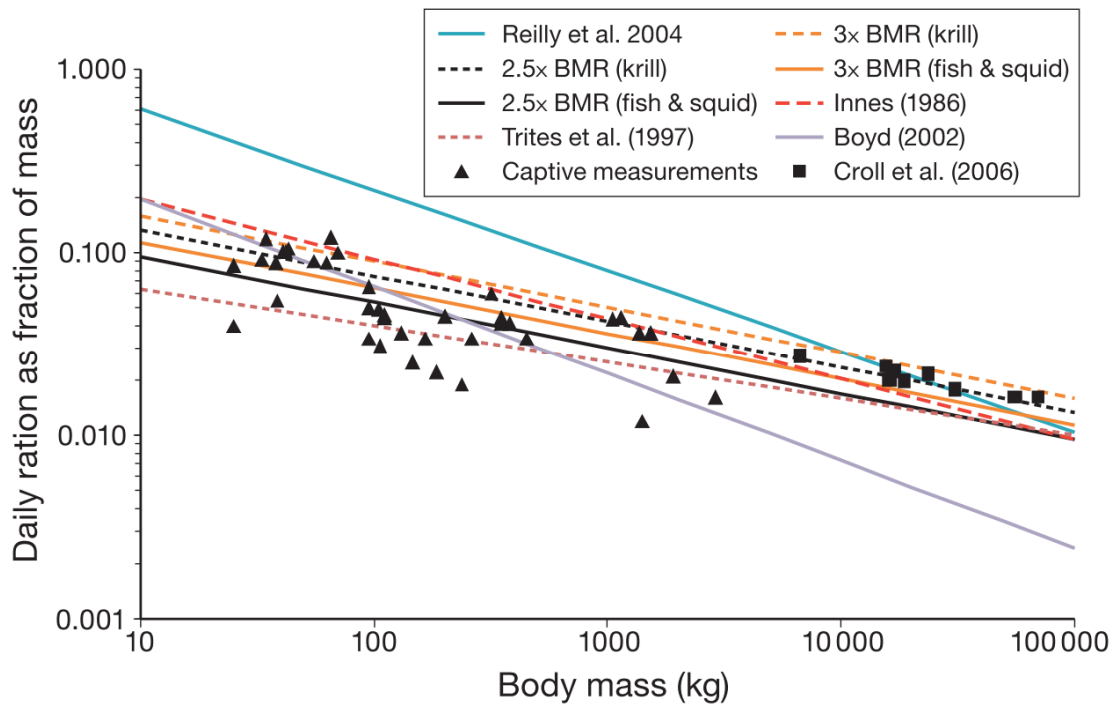


Figure V.9. Estimations de la ration journalière moyenne pour différents modèles de consommation (lignes) et rations moyennes mesurées sur des animaux captifs (triangles noirs) et estimées pour des cétacés de grandes tailles (carrés noirs) (Barlow et al., 2008).

Considérons donc que les coûts d'existence peuvent être prédits par la qualité de l'alimentation, alors les coûts d'existence des cétacés de l'Atlantique nord-est peuvent ainsi être catégorisés en fonction de la qualité de leur alimentation. Il est proposé que les cétacés présentant une qualité élevée de leur alimentation aient des coûts d'existence élevés, ceux présentant une qualité moyenne de leur alimentation aient des coûts modérés, et enfin, les cétacés présentant une faible qualité de leur alimentation aient des coûts d'existence faibles (Tableau V.1). Ce travail recommande donc qu'à l'avenir soit pris en compte de telles évaluations des coûts d'existence dans les calculs des besoins et des biomasses consommées afin de mieux intégrer la variabilité écologique présente au sein même des cétacés et plus largement des mammifères marins.

Tableau V.1. Classification des cétacés de l'Atlantique nord-est selon leurs coûts d'existence déduits de la qualité de leur alimentation.

COÛTS D'EXISTENCE		
ELEVES	MODERES	FAIBLES
BALAENOPTERIDAE Petit rorqual	DELPHINIDAE Grand dauphin	BALAENOPTERIDAE Rorqual commun
PHOCOENIDAE Marsouin commun	DELPHINIDAE Dauphin bleu et blanc	PHYSETERIDAE Cachalot
DELPHINIDAE Dauphin commun	ZIPHIIDAE Mésoplodon de Sowerby	KOGIIDAE Cachalot pygmée
		ZIPHIIDAE Baleine à bec de Cuvier Hyperodon boréal

CHAPITRE VI. RELIER LES CARACTERISTIQUES DE PREDATEURS ET LES CARACTERISTIQUES DE PROIES

VI.1. Oublions la taxonomie

Depuis quelques années, les traits biologiques caractérisant les espèces sont utilisés afin de développer une approche fonctionnelle des relations entre ces espèces et leur environnement (*e.g.* Barbaro & van Hadler, 2009 ; Cleary *et al.*, 2009). Cette approche fonctionnelle a permis de révéler des liens entre l'adaptation des espèces et des contraintes environnementales (Brind'Amour *et al.*, sous presse ; Bonada *et al.*, 2006 ; Statzner *et al.*, 2001). Par exemple, l'étude des traits biologiques des espèces de papillons vivant dans les forêts humides a mis en évidence que la structure des communautés de papillons était sous la dépendance du type d'alimentation larvaire observé pour chaque espèce (bois, lianes, herbes,...) et des caractéristiques environnementales de chacune des forêts étudiées (taux de couverture de la canopée, densité en arbres, part relative de différents types d'arbres) (Gallardo *et al.*, 2009).

Par contre dans le cadre des relations proies-prédateurs, l'approche courante est d'évaluer les liens espèces-espèces. Les questionnements envisagés peuvent le plus souvent être résumés par : "qui mange qui ?" (*cf* Chapitre 2). Les seules approches fonctionnelles développées jusqu'alors explorent principalement les relations de tailles entre proies et prédateurs (*e.g.* Barnes *et al.*, 2008 ; MacLeod *et al.* 2006). Récemment, la mise en évidence que des changements taxonomiques dans l'assemblage des espèces disponibles pour un prédateur pouvaient avoir des conséquences sur sa survie (Österblom *et al.*, 2008) a souligné que toutes les espèces de niveau trophique inférieur n'avait pas la même fonctionnalité pour un prédateur.

Ainsi, l'approche uniquement taxonomique des relations proies-prédateurs ne permet pas d'appréhender pleinement le fonctionnement des écosystèmes. Un challenge de l'écologie moderne apparaît donc de mieux définir les traits fonctionnels qui lient entre eux des proies et des prédateurs. Par conséquent, une fois défini "qui mange qui ?", il nous faut maintenant comprendre "pourquoi une proie est une proie ?", c'est-à-dire définir quels sont

les traits fonctionnels clé d'une proie pour son prédateur, mais également, quels sont les caractéristiques des prédateurs qui sont associés à la sélection de ces traits fonctionnels des proies. Deux principales voies pourraient être explorées, d'abord identifier les relations entre les traits morphologiques des prédateurs et des proies, puis les relations mettant en jeu les coûts de la prédation et la profitabilité des proies.

VI.2. Tester les relations entre les traits des proies et des prédateurs : une approche en trois matrices

Afin de tester la significativité des relations entre les traits d'espèces et des caractéristiques environnementales, l'analyse du quatrième coin est une méthode statistique reposant sur la constitution de trois matrices (Legendre *et al.*, 1997). Récemment révisée (Dray & Legendre, 2008), cette méthode permet aujourd'hui d'utiliser des données d'abondance au lieu d'uniquement des données de présence / absence. Cette méthode a permis de faire émerger des relations fonctionnelles entre des espèces et leur environnement (*e.g.* Brind'amour *et al.*, sous presse ; Gallardo *et al.*, 2009 ; Tall *et al.*, 2006). Pour la première fois, la méthode du quatrième coin est appliquée à des relations proies-prédateurs. L'analyse permet de tester ici les liens entre traits de prédateurs et traits de proies sur la base de l'abondance des proies dans les régimes alimentaires des prédateurs (Figure VI.1).

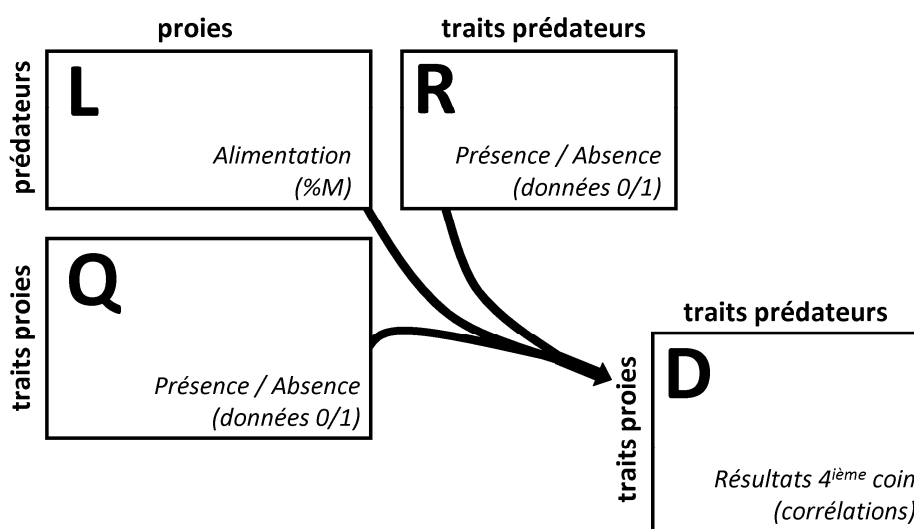


Figure VI.1. Représentation schématique de l'analyse du quatrième coin avec trois matrices de données (matrices R, L et Q) produisant une matrice de corrélations (matrice D).

Matrice L : Régimes alimentaires

La première matrice ($L : m \times p$) est constituée par la part en biomasse de chaque proie p dans l'alimentation des m mammifères marins dont le régime alimentaire est disponible à travers l'analyse des contenus stomacaux (Borjesson *et al.*, 2003 ; Fernandez *et al.*, 2009 ; Hammond *et al.*, 1994a,b ; Lopez *et al.*, 2003 ; Meynier *et al.*, 2008 ; Olsen & Holst, 2001 ; Pierce *et al.*, 2004 ; Pierce & Santos, 2003 ; Pusineri *et al.*, 2007 ; Ridoux *et al.*, 2007 ; Ringelstein *et al.*, 2006 ; Santos *et al.*, 1999, 2001a,b,c, 2002, 2004a,b, 2006, 2007, 2008 ; Spitz *et al.*, 2006a,b, *Annexe 1*, *Annexe 2* ; Wilson *et al.*, 2002).

Matrice Q : Traits des proies

La seconde matrice ($Q : p \times n$) décrit les mêmes p proies caractérisées par n traits morphologiques, écologiques ou physiologiques (Tableau VI.1). Les données sont de type présence / absence (1 / 0) et sont issues de la littérature (Guerra, 1992 ; Quéro *et al.*, 2003 ; Quéro & Vayne, 1997 ; Whitehead *et al.*, 1986 ; *Annexe 4*).

Matrice R : Traits des prédateurs

La troisième matrice ($R : m \times k$) décrit les mêmes m prédateurs caractérisés par k traits morphologiques, écologiques ou physiologiques (Tableau VI.2). Les données sont de type présence / absence (1 / 0) et sont issues de la littérature (Best, 2007 ; Berta *et al.*, 2008 ; Perrin *et al.*, 2002 ; Reynolds & Rommel, 1999).

Matrice D : Corrélations

La quatrième matrice ($D : n \times k$) contient la valeur de la corrélation calculée par l'analyse du quatrième coin pour chaque n traits de proies croisés avec chaque k traits de prédateurs. Seules les corrélations significatives seront par la suite utilisées pour des interprétations écologiques.

Tableau VI.1. Traits morphologiques et écologiques des proies.

TRAITS DES PROIES	CATEGORIES
1. Longueur corporelle	1-10 cm 10-30 cm 30-100 cm
2. Masse corporelle	1-10 g 10-100 g 100-500 g 500-1000 g >1000 g
3. Forme du corps	Fusifforme Compressé Plat cylindrique
4. Epines	Absence Quelques Nombreuse
5. Photophores	Absence Presence
6. Couleur	Cryptique Vive
7. Squelette	Absence Exosquelette Interne
8. Mobilité	Immuable Faible capacité de fuite Nageur
9. Teneur corporelle en eau	faible moyenne élevée
10. Teneur corporelle en protéines	faible moyenne élevée
11. Teneur corporelle en lipides	faible moyenne élevée
12. Teneur corporelle en cendres	faible moyenne élevée
13. Valeur énergétique	faible moyenne élevée
14. Taille des bancs	Individu isolé Petit Large
15. Habitat horizontal	Côte Plateau Talus Zone océanique
16. Habitat vertical	Surface Pelagique Demersal Benthique
17. Migration verticale	Absence Presence
18. Migration saisonnière	Absence Presence
19. Profondeur	0-30 m 30-200 m 200-500 m 500-1000 m 1000-3000 m

Tableau VI.2. Traits morphologiques et écologiques des prédateurs.

TRAITS DES PREDATEURS	CATEGORIES
1. Longueur corporelle	1-2 m 2-5 m 5-10 m 10-15 m 15-30 m
2. Masse corporelle	10-100 kg 100-500 kg 500-1000 kg 1000-10000 kg 10000-50000 kg
3. Face frontale	400-1000 cm ² 1000-3000 cm ² 3000-5000 cm ² 5000-10000 cm ² 10000-30000 cm ²
4. Finesse	<5 >5
5. Rostre	Presence Absence
6. Dents par 1/2 mâchoire inférieure	0 1-2 10-20 20-50 >50
7. Dents différenciés	Presence Absence
8. Fanons	Presence Absence
9. Echolocation	Presence Absence
10. Vibrisses	Presence Absence
11. Taille des bancs	Individu isolé Petit Large
12. Vitesse de nage soutenable	<2 km.h-1 2-3 km.h-1 >3 km.h-1
13. Vitesse de nage maximale	<6 km.h-1 6-10 km.h-1 >10 km.h-1
14. Capacité de plongée	0-200 m 200-500 m 500-1000 m 1000-3000 m
15. Indice mitochondrial	faible moyen élevé
16. Taux en lipides totaux musculaires	faible moyen élevé

VI.3 Quelles relations fonctionnelles entre les traits des mammifères marins et les traits de leurs proies ?

Traits fonctionnels impliqués dans les relations proies-prédateurs

L'analyse du quatrième coin révèle un nombre élevé de corrélations significatives entre des traits de proies et des traits de prédateurs. Les traits de proies influençant le plus les relations proies-prédateurs (*i.e.* les traits de proies totalisant le plus grand nombre de corrélations significatives avec les traits de prédateurs) sont la valeur énergétique et plus largement la composition corporelle des proies (teneur en lipides, en protéines et en eau) ainsi que la structure squelettique, puis l'habitat (horizontal et vertical) et la taille des bancs. Certains traits de proies semblent peu ou ne pas intervenir dans la sélection des proies par les prédateurs comme la présence de photophores, d'épines ou de couleurs vives (Figure VI.1).

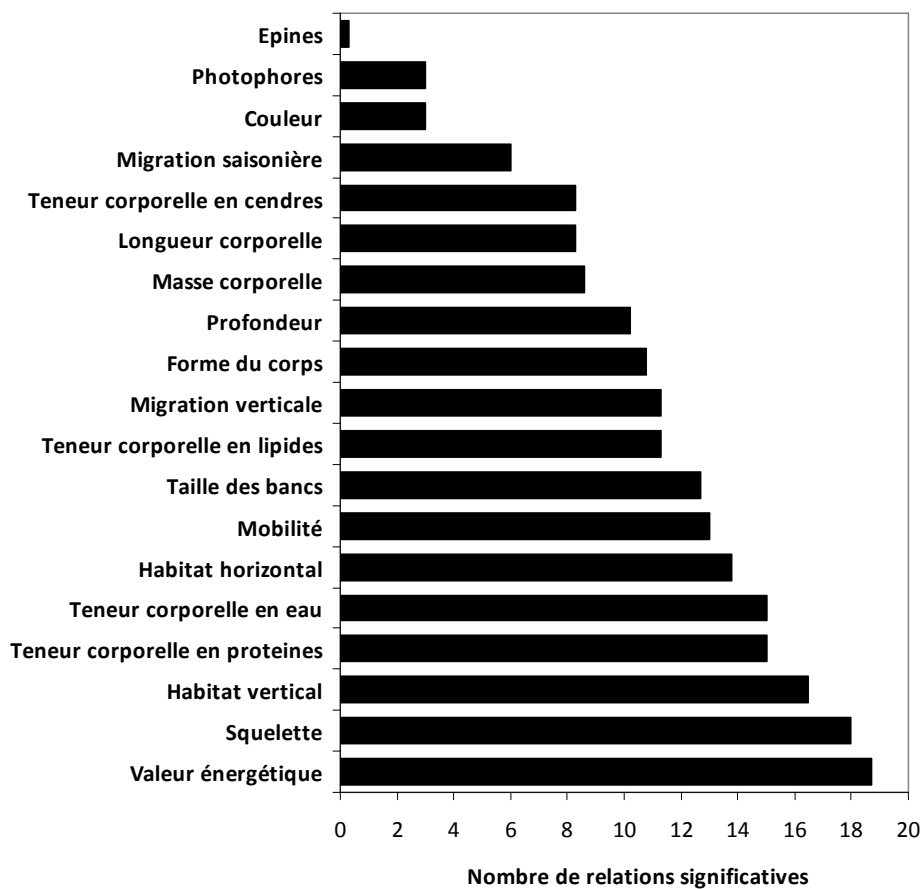


Figure VI.2. Nombre de corrélations significatives entre chaque trait de proies (corrigé par le nombre de catégories) et l'ensemble des traits de prédateurs.

Les traits de prédateurs les plus associés à des traits fonctionnels de proies sont le couple vibrisses et dents différenciées, puis les performances musculaires (indice mitochondrial et taux de lipides dans le muscle), les capacités de plongée et le nombre de dents (Figure VI.3). La biométrie des prédateurs apparaît plus faiblement corrélée aux traits fonctionnels de proies. Enfin, certaines adaptations comme les fanons ne présentent qu'un nombre très restreint de corrélations.

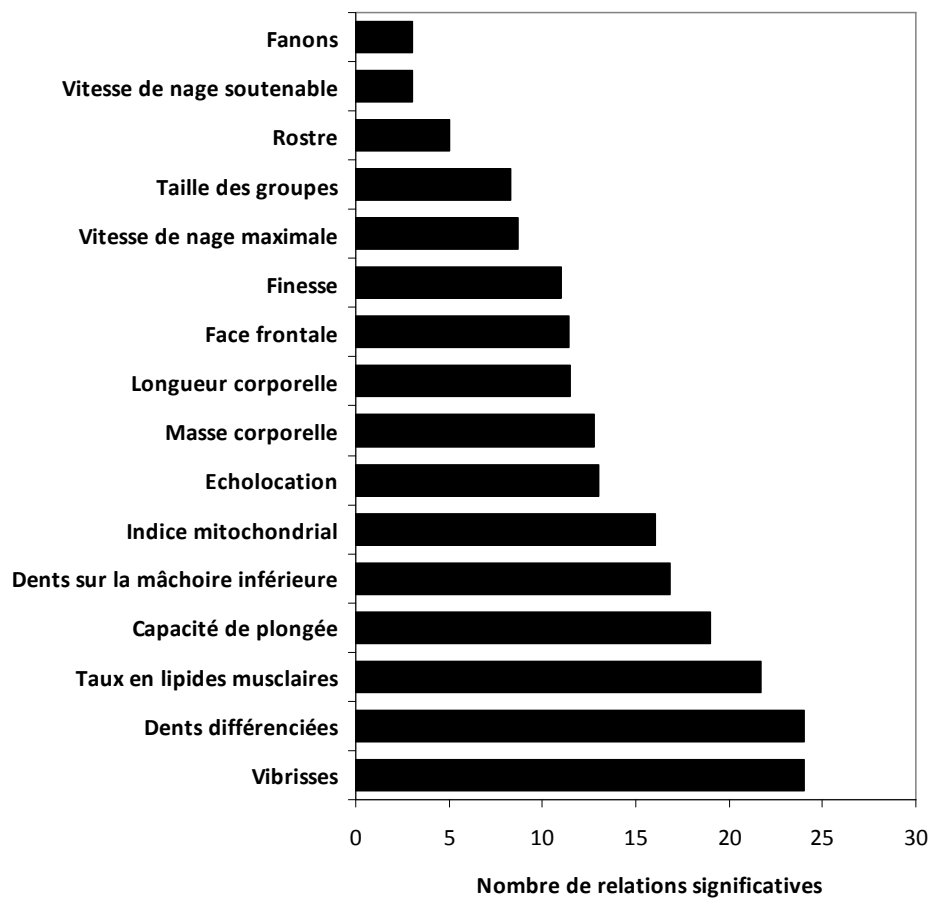


Figure VI.3. Nombre de corrélations significatives entre chaque trait de prédateurs (corrige par le nombre de catégories) et l'ensemble des traits de proies.

Les traits morphologiques des prédateurs façonnant la sélection des proies

Les corrélations significatives entre les traits morphologiques de prédateurs et ceux de proies permettent d'explorer l'importance des caractéristiques morphologiques dans la sélection des proies par les mammifères marins. D'un point de vue général, il n'y pas de relation proportionnelle entre la taille des prédateurs (e.g. longueur, masse, surface

frontale) et la taille de leur proie (longueur et masse) suggérant que la taille des proies d'un prédateur ne peut pas être prédite par sa propre taille. Ensuite, les relations mettant en jeu les caractéristiques du complexe buccal des mammifères marins peuvent renseigner sur le caractère sélectif de ces adaptations aux caractéristiques des proies. Ainsi, les traits de prédateurs présentant un nombre important de corrélations significatives comme les dents différenciées et les vibrisses, peuvent être associés à une prédation généraliste. Au contraire, les traits de prédateurs présentant un faible nombre de corrélations significatives comme les fanons peuvent être associés à une prédation spécialiste (Figure VI.4).

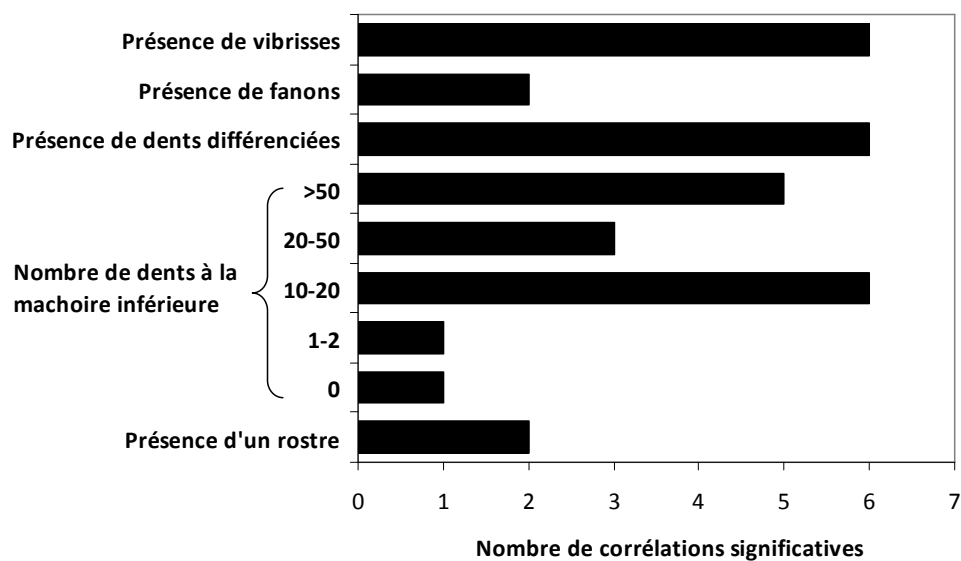


Figure VI.4. Nombre de corrélations significatives entre les traits morphologiques des prédateurs et les traits morphologiques des proies.

Les traits énergétiques des prédateurs façonnant la sélection des proies

Certains aspects des stratégies énergétiques de la prédation peuvent être également explorés en focalisant sur les traits liés aux coûts de la prédation des mammifères marins (e.g. indices de performance musculaires ou capacité de nage) et à la profitabilité des proies (composition corporelle).

L'analyse du quatrième coin révèle que les traits de prédateurs associés à des coûts importants de la prédation sont liés aux traits de proies associés à une profitabilité élevée. Ainsi, une vitesse élevée de nage et des performances musculaires élevées (indice mitochondrial et taux en lipides élevés) chez les prédateurs présentent des corrélations

significatives avec des valeurs élevées du contenu énergétique et de la teneur en lipides chez les proies (Tableau VI.3). A l'opposé, des vitesses faibles de nage, des profondeurs de plongée importantes et de faibles performances musculaires chez les prédateurs (*i.e.* des traits associés à une stratégie de prédation économe) présentent des corrélations significatives avec des valeurs faibles du contenu énergétique et de la teneur en lipides chez les proies.

Tableau VI.3. Extrait de la matrice D présentant les corrélations significatives (+) issus de l'analyse du quatrième coin pour les traits de proies et de prédateurs relevant des stratégies énergétiques de la prédation.

		TRAITS DE PROIES						
		Teneur corporelle en lipides			Valeur énergétique			
		faible	moyenne	élevée	faible	moyenne	élevée	
TRAITS DE PREDATEURS	Vitesse de nage maximale	<6 km.h-1	+					
		6-10 km.h-1						
		>10 km.h-1						+
	Capacité de plongée	0-200 m				+		
		200-500 m						
		500-1000 m						
		1000-3000 m	+	+		+		
	Indice mitochondrial	faible	+			+		
		moyen						
		élevé						
Taux en lipides totaux musculaires	faible	+			+			
	moyen							
	elevé							

VI.4. De la compréhension des relations proies-prédateurs à la prédiction des régimes alimentaires

La méthode du quatrième coin appliquée à des relations proies-prédateurs apparaît riche de potentialités et de perspectives. Les premiers résultats chez les mammifères marins révèlent certaines évidences comme les fortes corrélations entre, par exemple, présence de fanons et proies présentant un exosquelette, ou bien encore, entre proies vivant profondément et les capacités de plongée des prédateurs. Ces évidences, mise à part le fait qu'elles sont pour la première fois démontrées statistiquement, permettent de conforter l'approche utilisée et de donner du crédit à l'ensemble des corrélations significatives trouvées. L'exploration transversale des traits morphologiques ou écologiques des espèces a ainsi souligné l'importance de traits particuliers impliqués dans la sélection exercée par les prédateurs, et notamment la profitabilité des proies.

L'analyse du quatrième coin doit maintenant être complétée par une analyse statistique permettant de grouper les traits fonctionnels (Brind'Amour *et al.*, sous presse ; Dodélec *et al.*, 1996). Ainsi, des ensembles cohérents de traits fonctionnels devraient être dégagés de manière concomitante pour les prédateurs et pour les proies. Ces ensembles de traits permettront de décrire des grands types à la fois de prédateurs et de proies. L'alimentation de chaque type de prédateur devrait alors être composée par un type de proie. Par exemple, il peut être attendu que les prédateurs caractérisés par une petite taille, une nage rapide, de faible capacité de plongée, de hautes performances musculaires, et vivant en grand groupe doivent se nourrir sur des proies grégaires, pélagiques et présentant une profitabilité élevée.

Cette nouvelle définition des "besoins" en proies pour un prédateur devrait permettre, d'une part, de mieux anticiper les conséquences d'effets *bottom-up*, dus à des changements de la disponibilité des maillons trophiques inférieurs, sur les prédateurs supérieurs (Ainley & Siniff, 2009 ; Ford *et al.*, 2010 ; Österblom *et al.*, 2008). D'autre part, en écologie spatiale, les caractéristiques environnementales associées aux observations de cétacés sont souvent utilisées pour émettre des cartes prédictives des habitats préférentiels de ces cétacés dans les zones n'ayant pu être couvertes par des campagnes d'observations (*e.g.* Panigada *et al.*, 2008 ; Praca *et al.*, 2009). L'utilisation d'une démarche analogue en écologie alimentaire peut être envisagée. Les traits préférentiels des proies retrouvées dans l'alimentation d'un prédateur pourraient alors être utilisés pour développer une approche prédictive de son régime alimentaire dans des zones où la description conventionnelle de l'alimentation ne peut être réalisée.

Enfin, à une échelle évolutive, les prédateurs vont voir se spécialiser certaines de leurs caractéristiques morphologiques ou écologiques afin de rendre optimale leur prédation sur certaines ressources (*e.g.* Price, 1987). D'autre part, la prédation est une pression sélective majeure pour les organismes de niveau trophique intermédiaire. Ces organismes peuvent développer de nombreuses adaptations pour réduire le risque de prédation comme la toxicité, le camouflage ou des comportements particuliers (Caro, 2005). Ainsi, l'analyse des relations entre les traits fonctionnels des prédateurs et de leurs proies peut également être envisagée dans le cadre de la coévolution des prédateurs et des proies (Abrams, 2000a,b).

CHAPITRE VII. DISCUSSION GENERALE

VII.1. Bilan général : de la description naturaliste à l'écologie évolutive

En écologie, connaître l'alimentation des prédateurs et comprendre leurs stratégies de prédation sont d'un intérêt pratique et théorique majeur. Le rapprochement entre l'apport énergétique de l'alimentation et les stratégies de prédation n'a été que trop rarement exploré. Ce travail, en se plaçant délibérément dans un cadre interspécifique étendu, propose une réflexion d'ensemble sur la compréhension de la composition de l'alimentation des mammifères marins (*i.e.* pourquoi une proie est présente dans l'alimentation d'une espèce de mammifère marin plutôt qu'une autre également disponible dans le milieu ?). La valeur énergétique des proies apparaît comme un moteur de la mise en place des stratégies de prédation chez les mammifères marins. Enfin, ce travail souligne que pour comprendre l'écologie alimentaire d'un prédateur, il faut surtout bien connaître les caractéristiques de ses proies.

En réponse aux objectifs spécifiques annoncés pour permettre l'étude des stratégies alimentaires et énergétiques de la prédation chez les mammifères marins, ce travail apporte différents résultats originaux détaillés ci-après. Ces résultats ont permis de progresser de la description des régimes alimentaires vers la compréhension de certaines relations fonctionnelles entre proies et prédateurs dont principalement la mise en évidence que des coûts d'existence importants doivent être soutenus par une alimentation de qualité élevée et ne peuvent pas être satisfaits simplement par une plus grande quantité de proies de qualité moyenne ou faible (Österblom *et al.*, 2008).

- Les cétacés et les pinnipèdes du golfe de Gascogne et des eaux adjacentes deviennent l'une des communautés de prédateurs supérieurs marins dont l'alimentation est la plus documentée au monde en termes de variétés des prédateurs étudiés. Ainsi, le régime alimentaire d'une quinzaine d'espèces est maintenant disponible et exprimé en fréquences d'occurrence, d'abondance

relative et de biomasse ingérée. La distribution en taille de chaque espèce proie est également documentée.

- La qualité des espèces fourrages du golfe de Gascogne a été mesurée à large échelle taxonomique avec 78 espèces analysées incluant méduses, crustacés, céphalopodes, poissons cartilagineux et osseux pour lesquelles sont disponibles les teneurs en eau, en cendres, en lipides et en protéines ainsi que les valeurs énergétiques.
- Pour la première fois chez un cétacé, le dauphin commun, il a été mis en évidence une sélection active des proies basée sur la valeur énergétique de celles-ci. Ainsi ce petit delphinidé au mode de vie couteux sélectionne des proies présentant une valeur énergétique supérieure à 5 kJ.g^{-1} , et maintient constante la valeur énergétique moyenne de son alimentation quel que soit l'assemblage des proies disponibles.
- Des indices nouveaux ont été développés pour décrire d'une part la qualité de l'alimentation (VEM et CQ) des prédateurs, et d'autre part, les coûts d'existence des prédateurs (indice mitochondrial et caractérisation des lipides musculaires). Une relation a été établie entre ces indicateurs et la qualité de l'alimentation, mettant en évidence l'existence de stratégies énergétiques différentes en fonction des mammifères marins, et néanmoins, indépendantes de la masse des prédateurs.
- Les relations proies-prédateurs ont été envisagées comme des relations fonctionnelles, et non des relations taxonomiques. L'utilisation, pour la première fois dans un contexte proie-prédateur, de méthodes statistiques développées initialement pour l'analyse des relations espèces-environnement, devrait à terme permettre de définir les traits fonctionnels caractérisant les proies d'un prédateur en fonction des caractéristiques de ce dernier.

VII.2. Les limites de l'approche

Au-delà des incertitudes analytiques propres à chaque type de mesure, l'approche développée dans ce projet présente deux principales limites dues aux contraintes de collecte des données à la fois sur les mammifères marins et sur le champ de proies.

Un modèle biologique contraignant

Les mammifères marins sont des espèces protégées de grande taille, longévives, très mobiles, occupant de vastes territoires, difficilement observables en milieu naturel, quasiment impossibles à expérimenter en milieu contrôlé et pour lesquelles l'obtention de prélèvements biologiques ne peut pas suivre un échantillonnage totalement maîtrisé (*e.g.* Davis *et al.*, 1999 ; Williams *et al.*, 2004). Ces restrictions vont contraindre fortement les possibilités d'expérimentation sur ces espèces et également limiter la collecte des échantillons biologiques. Dans le cas présent, la représentativité des descriptions de régimes alimentaires et la qualité des échantillons de muscle furent conditionnées, d'une part, par la fréquence des échouages, et d'autre part, par l'état de fraîcheur des cadavres échantillonnés. Toutefois, la couverture spatiale du Réseau National d'Echouages et l'abondante diversité de mammifères marins dans le golfe de Gascogne ont permis la mise en place d'une importante banque de prélèvements au sein de laquelle un échantillonnage maîtrisé a pu être réalisé (animaux matures, retrouvés frais, en bon état nutritionnel, collectés dans les années récentes). Il demeure pourtant certaines disparités de qualité des prélèvements entre les espèces étudiées, ainsi par exemple, certaines n'ont pas pu faire l'objet du dosage des lipides. Malgré cela, l'approche développée ici présente l'avantage d'être non-létale, non-invasive et même sans dérangement pour les populations vivantes. Cette approche est de plus transférable à la fois dans d'autres régions du monde et sur d'autres modèles biologiques. Enfin, ces restrictions inhérentes aux mammifères marins pourraient détourner de l'étude de ces modèles biologiques, mais, leur rôle majeur au sommet des écosystèmes marins (Bowen, 1997) et les forts enjeux de conservation pesant sur ces espèces (Reynolds *et al.*, 2005) incitent à développer des approches pertinentes pour augmenter nos connaissances sur leur biologie. C'est pourquoi de nombreux organismes internationaux tels que la Commission Baleinière Internationale (*e.g.* réunion annuelle du Comité Scientifique de la CBI, Agadir, juin 2010), ou les accords régionaux concernant les

cétacés de la Convention sur la protection des Espèces Migratrices encouragent au renforcement de l'exploitation scientifique des échouages et des captures accidentelles de mammifères marins.

Des champs de proies difficiles à caractériser

La seconde limite majeure de l'approche développée dans cette thèse réside dans la difficulté de caractériser le champ de proies (diversité, abondance, caractéristiques des espèces,...). La connaissance des ressources marines est principalement tributaire des efforts de la recherche halieutique sur les espèces commerciales. Il en résulte premièrement que les techniques employées possèdent leurs propres limitations. Ainsi l'image des communautés d'espèces disponibles pour l'alimentation des prédateurs supérieurs va dépendre des stratégies d'échantillonnage mises en place pour les campagnes halieutiques telles que les caractéristiques des engins de pêche, le nombre de traits de chaluts, l'immersion des engins, les stratifications bathymétriques, sédimentaires ou journalières, la couverture spatio-temporelle,... Les différentes capacités d'évitement des espèces ciblées pour un type d'engin de pêche peuvent également modifier la représentativité des communautés d'espèces décrites par la recherche halieutique (Wardle, 1993). D'autre part, les campagnes actuelles ne permettent pas une évaluation de toute la colonne d'eau de la surface au fond. Les données disponibles sont souvent issues soit de chalutages de fond, soit de chalutages pélagiques associés à de la détection acoustique comme c'est le cas en France avec les campagnes de l'Ifremer (Institut français pour la recherche et l'exploitation de la mer) EVHOE et PELGAS. Le couplage, par exemple, de données d'abondance et de diversité fournies par ces deux campagnes n'est pas aisé. Enfin, les zones de faible intérêt pour l'exploitation commerciale de ressources marines, comme le talus ou la zone océanique, présentent de réels déficits en connaissances (Spitz & Quéro, 2008). Cependant, les eaux de l'Atlantique nord-est et en particulier le plateau du golfe de Gascogne sont historiquement d'un enjeu économique majeur (e.g. Floc'h *et al.*, 2008 ; Steinmetz *et al.*, 2008). Un effort considérable de recherche halieutique (e.g. Quéro *et al.*, 1997 ; Trenkel *et al.*, 2009) complété par les résultats obtenus dans ce travail sur la qualité des espèces fourrages permet donc de se forger une image des plus détaillées des champs de proies que rencontrent les prédateurs supérieurs.

Couplage des données biologiques sur les mammifères marins et de la connaissance du champ de proies

Enfin, la collecte des données biologiques sur les mammifères marins ainsi que la connaissance des champs de proies nécessitent souvent un effort de suivi à long terme et l'engagement de moyens importants. En conséquence, le chevauchement spatio-temporel des jeux de données concernant les prédateurs et de ceux concernant les proies peut être limité. Ainsi, bien que l'effort de collecte des données d'échouages de mammifères marins soit permanent, l'essentiel des prélèvements correspond aux mois de décembre à avril en Atlantique, tandis que pour la même zone le champ de proies est documenté à partir des campagnes PELGAS en mai, pour les poissons pélagiques, et EVHOE en novembre, pour les proies démersales. D'autre part, le nombre d'estomacs nécessaires à la description de l'alimentation des mammifères marins conduit le plus souvent à regrouper plusieurs années d'échantillonnage.

Malgré l'incertitude associée aux résultats de ce travail, la significativité élevée des tests réalisés permet néanmoins de soutenir le schéma général proposé concernant le rôle de la qualité de proies sur la sélection alimentaire chez les mammifères marins.

VII.3. Vers une hypothèse complémentaire de la théorie de l'approvisionnement optimal

Les faits apportés par cette étude

Les résultats les plus remarquables de ce travail sont la mise en évidence des différences de valeur énergétique moyenne de l'alimentation chez les cétacés de l'Atlantique nord-est et le classement des coûts d'existence des cétacés par l'intermédiaire des caractéristiques mitochondriale et lipidique de leurs muscles. Ainsi, la relation obtenue entre ces deux paramètres propose que la qualité de l'alimentation d'un prédateur permette de prédire le niveau de ses coûts d'existence. Une qualité élevée de l'alimentation apparaît nécessaire pour couvrir les besoins d'un prédateur ayant développé une stratégie de prédation coûteuse. A l'inverse, un faible investissement énergétique dans les stratégies de prédation permet à un prédateur d'avoir une alimentation de qualité modérée à faible.

L'apport des études antérieures

A notre connaissance aucune approche interspécifique des stratégies alimentaires n'a été conduite à cette échelle pour évaluer la relation entre le contenu énergétique de l'ensemble des proies composant l'alimentation de prédateurs et le coût d'existence de ces prédateurs. Les travaux antérieurs considérant spécifiquement la valeur énergétique des proies ne traitaient quasiment exclusivement que d'un seul prédateur à la fois et abordaient peu le lien avec les coûts d'existence du prédateur étudié. Par exemple, plusieurs études avaient précédemment mis en évidence la sélection de proies de haute qualité chez certaines espèces de mammifères marins. La loutre de mer (*Enhydra lutris*) sélectionne ainsi la proie la plus profitable, c'est-à-dire l'espèce la plus disponible avec le contenu énergétique le plus élevé (Ostefeld, 1982). Lorsque cette proie vient à disparaître, la loutre de mer la substitue par la proie la plus profitable parmi les proies restant disponibles. L'ours polaire (*Ursus maritimus*) est un autre exemple connu de prédateur sélectionnant les ressources les plus profitables en termes d'apport énergétique (Stirling & McEwan, 1975). Ainsi lors de la capture des phoques, le lard est préférentiellement mangé. L'ours polaire néglige le reste de la carcasse, dont le muscle qui est 10 fois moins riche en énergie que le lard.

Toutefois, le lien entre la qualité de l'alimentation et les besoins métaboliques a été précédemment établi chez les pinnipèdes et les siréniens. Par exemple, chez le phoque gris, la femelle présente saisonnièrement une alimentation plus riche en proies hautement énergétiques afin de couvrir l'augmentation de ses besoins en liaison avec la reproduction (Beck *et al.*, 2007). Mais le modèle le plus finement étudié est sans nul doute le lion de mer de Steller (*Eumetopias jubatus*). Son déclin récent a été associé à la diminution des stocks de poissons riches en énergie au profit d'espèces plus maigres (Trites & Donnelly, 2003). Dès lors, les effets d'une alimentation de faible qualité ont été amplement explorés chez ce pinnipède. Il a ainsi été démontré, qu'au moins à certaines saisons, la physiologie et le métabolisme du lion de mer de Steller ne peuvent compenser une alimentation de faible qualité par une prise alimentaire accrue (Du Dot *et al.*, 2009 ; Rosen & Trites, 1999, 2004). L'ensemble des travaux réalisés sur le lion de mer de Steller suggère ainsi que les coûts d'existence de cette espèce ne peuvent être soutenus que par une alimentation de qualité élevée. Au contraire, les dugongs et les lamantins présenteraient de faibles besoins métaboliques (Gallivan & Best, 1980 ; Irvine, 1983 ; Marsh *et al.*, 1978). Ces faibles besoins

seraient à l'image d'un mode de vie économe reposant sur le broutage de plantes aquatiques, des ressources de faible qualité énergétique (Berta *et al.*, 2008).

A une échelle interspécifique, la physiologie évolutive présente une foisonnante activité de recherche s'attachant à examiner le lien entre les taux métaboliques de base (BMR) et des caractéristiques de l'alimentation chez les homéothermes. Dans ce cadre, une des théories les plus débattues est celle des "habitudes alimentaires" (*food habit hypothesis*) qui prédit que le BMR est associé à la qualité de l'alimentation (McNab, 1986). Cette théorie controversée a été largement explorée et testée chez les oiseaux et chez les mammifères terrestres (*e.g.* Cruz-Neto & Bozinovic, 2004 ; Elgar & Harvey, 1987 ; McNab, 2002). Cependant, ces travaux en se focalisant sur les besoins au repos n'intègrent pas les coûts associés à la recherche et à la capture de l'alimentation. La qualité de l'alimentation est considérée alors comme une caractéristique des espèces plutôt qu'une réponse aux coûts d'existence.

Vers un modèle conceptuel

Ainsi, la comparaison interspécifique des stratégies adoptées pour couvrir les besoins des prédateurs a été peu explorée, et en particulier, le rôle de la valeur énergétique des proies dans l'alimentation. Toutefois, les études antérieures constituent un faisceau d'éléments qui soutient l'existence d'un lien entre la qualité de l'alimentation et les coûts d'existence. Ce lien permet de formuler l'hypothèse que les coûts d'existence seraient sous la contrainte de la qualité de l'alimentation. Cette nouvelle hypothèse s'inscrit pleinement dans le cadre théorique de l'OFT et peut être appelée "hypothèse alimentaire de la qualité-dépendance".

Un modèle conceptuel peut être décliné de cette hypothèse afin d'émettre des prédictions qui pourraient être testées lors d'études futures (Figure VII.1). Ce modèle se propose de lier à la mesure de la qualité de l'alimentation (axe des abscisses) d'une part la *fitness*, considérée ici comme étant le bénéfice *in fine* de l'alimentation (axe supérieur des ordonnées), et d'autre part, les coûts énergétiques par unité de masse corporelle (axe inférieur des ordonnées). Ainsi, la survie d'un individu ou d'une espèce devrait être compromise par une alimentation de trop faible qualité et serait optimale à partir d'un certain seuil de qualité de l'alimentation. Les besoins énergétiques par unité de masse corporelle sont eux définis par le coût des stratégies écologiques. La qualité énergétique de

l'alimentation devrait être une des réponses apportées pour couvrir les besoins d'un individu ou d'une espèce.

Alors, "l'hypothèse alimentaire de la qualité-dépendance" prédit à travers ce modèle que le taux métabolique de base (BMR) augmente avec la qualité de l'alimentation (prédiction 1 d'après McNab, 1986 : "*food-habit hypothesis*"), parce que les masses musculaires et leurs caractéristiques structurelles permettant un niveau d'activité élevée entraînent des coûts métaboliques de base plus élevés.

Les coûts d'existence (FMR) sont dépendants des stratégies écologiques mises en place par les espèces. Leur augmentation doit être soutenue par une augmentation de la qualité de l'alimentation (prédiction 2). Le rapport entre FMR et BMR devrait être faible pour les stratégies économes car les besoins journaliers étant faibles ou modérés, l'aspect qualitatif de l'alimentation ne serait pas un enjeu majeur. Par contre, plus les coûts seraient élevés, plus la dépendance à une alimentation de qualité serait forte (relation non-linéaire entre le FMR et la qualité de l'alimentation).

Enfin, la survie d'un individu ou d'une espèce dépend de son état de santé qui conditionne sa maintenance et son succès reproductif (*fitness*). Les modèles biologiques dont les stratégies coûteuses en énergie nécessitent une alimentation de qualité devraient présenter une sensibilité plus élevée à une diminution de la qualité de leur alimentation. Les modèles biologiques économes devraient présenter une plasticité plus importante de la qualité de leur alimentation (prédiction 3).

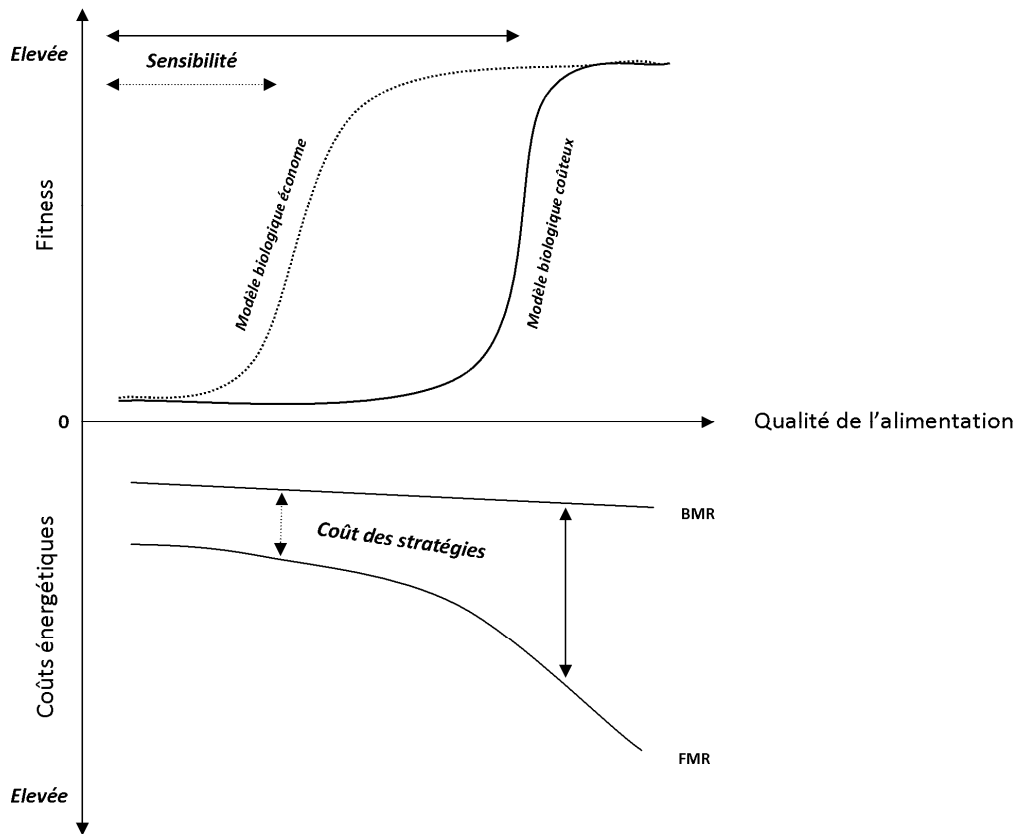


Figure VII.1. Modèle conceptuel des relations entre la qualité de l'alimentation et les besoins énergétiques et de l'effet de la qualité de l'alimentation sur la fitness de modèles biologiques standardisés par la masse corporelle. BMR : besoins métaboliques de base ; FMR : besoins métaboliques courants ; ligne pointillée : modèle biologique ayant de faibles coûts d'existence et donc une faible sensibilité aux variations de qualité de son alimentation ; ligne continue : modèle biologique ayant d'importants coûts d'existence et donc une sensibilité élevée aux variations de qualité de son alimentation.

Cette dernière prédiction a des conséquences importantes en termes de conservation des espèces. En effet, l'une des finalités majeures de la compréhension de l'écologie des prédateurs supérieurs est d'obtenir les bases scientifiques adéquates à l'élaboration des bonnes mesures de gestion et de conservation. La mesure de la sensibilité des prédateurs à la qualité de leur alimentation apparaît être, dans ce cadre, un apport significatif dans l'évaluation des écosystèmes dont ils dépendent. Les prédateurs les plus sensibles à des changements affectant leur champ de proies devraient aussi pouvoir être mieux identifiés.

VII.4. Perspectives

Conforter l'hypothèse alimentaire de la qualité-dépendance chez les mammifères marins

Les résultats concernant les indicateurs de coût d'existence ont été obtenus en fin de thèse. Ils ont permis l'ébauche d'un modèle conceptuel des relations liant la qualité de l'alimentation, les stratégies écologiques et la *fitness*. La portée potentielle de ce modèle justifie certainement que les hypothèses formulées dans cette thèse murissent encore un peu avant de proposer ces résultats à l'ensemble de la communauté scientifique. Certaines analyses complémentaires pourraient être menées afin de conforter les présents résultats, comme par exemple, la mesure de la composition du muscle en chacune des types de fibres musculaires. Cette approche reposant sur des techniques d'immuno-histochimie a été entamée durant la thèse mais n'a pas encore abouti.

Etendre l'approche à d'autres groupes d'espèces

La démarche adoptée dans cette thèse pourrait être testée chez d'autres guildes d'espèces. Dans une poursuite de l'étude de l'écologie des prédateurs supérieurs marins, les oiseaux de mer et les grands poissons pélagiques apparaissent être des modèles biologiques prometteurs. En effet, suite aux résultats obtenus sur les mammifères marins, il peut être attendu que la qualité de l'alimentation varie en fonction des aptitudes de vol ou de plongée développées chez les oiseaux de mer, deux modes de locomotion associés à des coûts de transport évidemment très différents. Chez les grands poissons pélagiques, la qualité de l'alimentation pourrait aussi varier en fonction des capacités pour chaque espèce à réguler sa température corporelle.

Affiner la comparaison dauphin commun – dauphin bleu et blanc dans le golfe de Gascogne

L'un des résultats fondateurs de ce travail fut la comparaison entre le dauphin commun et le dauphin bleu et blanc. Ces deux modèles discernables uniquement par leur coloration présentent de nettes différences de qualité de leur alimentation et des indicateurs de coût d'existence. L'abondance de ces deux espèces dans le golfe de Gascogne permettrait de compléter la comparaison de leurs stratégies alimentaires par des approches

complémentaires à ce travail telles qu'une analyse plus fine des classes de lipides et des acides gras dans le muscle et plus largement à travers la recherche d'autres indicateurs du métabolisme ainsi qu'une approche par télémétrie individuelle.

Développer des approches intraspécifiques

Certaines espèces de mammifères marins présentent des écotypes dont plusieurs aspects de l'écologie diffèrent. Il apparaît donc pertinent de tester les hypothèses issues de cette thèse à une échelle intraspécifique. Deux espèces de cétacés seraient de bons candidats pour une telle étude : le grand dauphin qui possède un écotype "côtier" et un écotype "du large" et l'orque qui présente un écotype "résident" et un écotype "*transiant*" dans le pacifique nord-ouest. Les modèles "large" ou "*transiant*" devraient présenter une qualité d'alimentation plus élevée et des coûts d'existence supérieurs.

Enfin, il est important de souligner que ces perspectives ne peuvent être envisagées sans le support d'observatoires dont dépend l'acquisition de la majorité des données, tout comme l'a été ce travail de thèse. Ce point met en exergue la nécessité d'avoir des dispositifs de long terme pour l'observation ou la collecte de données et de prélèvements. Ainsi pour ces espèces patrimoniales, la compréhension de la biologie des organismes, des populations, et même, du fonctionnement des écosystèmes apparaissent être aussi sous la dépendance de l'existence d'observatoires.

REFERENCES

- Abrams P.A., 2000. Character shifts of prey species that share predators. *Am. Nat.* 156: S45-S61.
- Abrams P.A., 2000. The evolution of predator-prey interactions: Theory and evidence. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 31: 79-105.
- Ainley D.G. & Siniff D.B., 2009. The importance of antarctic toothfish as prey of Weddell seals in the ross sea. *Antarctic Sci.* 21: 317-327.
- Amara R. & Galois R., 2004. Nutritional condition of metamorphosing sole: Spatial and temporal analyses. *J. Fish Biol.* 64: 72-88.
- Anderson P.K., 1998. Shark Bay dugongs (*Dugong dugon*) in summer. II: Foragers in a Halodule-dominated community. *Mammalia* 62: 409-425.
- Barbaro L. & Van Halder I., 2009. Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography* 32: 321-333.
- Barbraud R., 1993. *Ecologie générale, structure et fonctionnement de la biosphère*. Paris, Masson.
- Barlow J., Kahru M. & Mitchell B.G., 2008. Cetacean biomass, prey consumption, and primary production requirements in the California Current ecosystem. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 371: 285-295.
- Barnes C., Bethea D.M., Brodeur R.D., Spitz J., Ridoux V., Pusineri C., Chase B.C., Hunsicker M.E., Juanes F., Conover D.O., Kellermann A., Lancaster J., Ménard F., Bard F.-X., Munk P., Pinnegar J.K., Scharf F.S., Rountree R.A., Stergiou K.I., Sassa C., Sabates A. & Jennings S., 2008. Predator and prey body sizes in marine food webs. *Ecology* 89: 881.
- Barthélemy-Saint Hilaire J., 1883. *Histoire des animaux d'Aristote*. Paris, Hachette.
- Bearzi G., Fortuna C.M. & Reeves R.R., 2009. Ecology and conservation of common bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in the Mediterranean Sea. *Mammal Rev.* 39: 92-123.
- Beck C.A., Iverson S.J., Bowen W.D. & Blanchard W., 2007. Sex differences in grey seal diet reflect seasonal variation in foraging behaviour and reproductive expenditure: Evidence from quantitative fatty acid signature analysis. *J. Anim. Ecol.* 76: 490-502.
- Begon M., Townsend C.R. & Harper J.L., 2005. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*, 4th ed. Oxford, Blackwell Science.
- Benoit-Bird K.J., 2004. Prey caloric value and predator energy needs: Foraging predictions for wild spinner dolphins. *Mar. Biol.* 145: 435-444.
- Berta A., Sumich J.L. & Kovak K., 2008. *Marine Mammals: Evolutionary Biology*, 2nd edition. San Diego, Academic Press.
- Best P.B., 2007. *Whales and dolphins of the Southern African Subregion*. Cambridge University Press, Cape Town, 338p.
- Bonada N., Prat N., Resh V.H. & Statzner B., 2006. Developments in aquatic insect biomonitoring: A comparative analysis of recent approaches. *Ann. Rev. Entomol.* 51: 495-523.

- Börjesson P., Berggren P. & Ganning B., 2003. Diet of harbour porpoises in the Kattegat and Skagerrak seas: Accounting for individual variation and sample size. *Mar. Mammal Sci.* 19: 38-58.
- Bowen W.D., 1997. Role of marine mammals in aquatic ecosystems. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 158: 267-274.
- Bowen W.D., Tully D., Boness D.J., Bulheier B.M. & Marshall G.J., 2002. Prey-dependent foraging tactics and prey profitability in a marine mammal. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 244: 235-245.
- Boyd I.L., 2002. Energetics: consequences for fitness. In: Marine mammal biology: an evolutionary approach (Hoelzel A.R. ed). Oxford, Blackwell Science, pp. 247-277.
- Brind'Amour A., Boisclair D., Dray S. & Legendre P., sous presse. Assessment of the relationships between species traits and environmental conditions for littoral fish communities. *Ecol. Appl.*
- Brown J.H. & West G.B., 2000. *Scaling in Biology*. New York, Oxford University Press.
- Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M. & West G.B., 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-1789.
- Caro T., 2005. *Antipredator Defenses in Birds and Mammals*, Chicago: University of Chicago Press.
- Caurant F., Chouvelon T., Lahaye V., Mendez-Fernandez P., Rogan E., Spitz J. & Ridoux V., 2009. The use of ecological tracers for discriminating populations: the case of the short-beaked common dolphin *Delphinus delphis* in the European Atlantic waters. International Whaling Commission, SC61/SM/34.
- Certain G., Ridoux V., Van Canneyt O., Bretagnolle V., 2008. Delphinid spatial distribution and abundance estimates over the shelf of the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.* 65: 656-666.
- Chancollon O., Pusineri C. & Ridoux V., 2006. Food and feeding ecology of the North Atlantic swordfish, *Xiphias gladius*, off the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.* 63: 1075-1085.
- Chapmann J.L. & Reiss M.J., 1999. *Ecology: Principles and Applications*, 2nd edition. Cambridge, Cambridge University Press.
- Charnov E.L., 1976. Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *Am. Nat.* 110: 141-151.
- Chen Z., Qiu Y., Jia X. & Xu S., 2008. Using an ecosystem modeling approach to explore possible ecosystem impacts of fishing in the Beibu Gulf, northern South China Sea. *Ecosystems* 11: 1318-1334.
- Cheung W.W.L., Lam V.W.Y., Sarmiento J.L., Kearney K., Watson R. & Pauly D., 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish Fish.* 10: 235-251.
- Clarke A., Clarke M.R., Holmes L.J. & Waters T.D., 1985. Calorific values and elemental analysis of eleven species of oceanic squids (Molluscs: Cephalopoda). *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 65, 983-986.
- Clarke M.R., 1956. A giant squid swallowed by a sperm whale. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 126: 645.
- Clarke M.R., 1962. The identification of cephalopod "beaks" and the relationship between beak size and total body weight. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool.* 8: 422-480.
- Cleary D.F.R., Genner M.J., Koh L.P., Boyle T.J.B., Setyawati T., de Jong R. & Menken S.B.J., 2009. Butterfly species and traits associated with selectively logged forest in Borneo. *Basic Appl. Ecol.* 10: 237-245.
- Cody M.L., 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174-178.
- Costa D.P. & Williams T.M., 1999. Marine mammals energetics. In: Biology of marine mammals (Reynolds J.E. III, Rommel S.A. eds). Sodon/Washington, Smithsonian Institution Press, pp. 1-14.

- Crawford M.A., 1968. Comparative nutrition of wild animals. Symposium, Zoological Society of London, n°21, London: Academic Press.
- Croll D.A., Kudela R. & Tershy B.R., 2007. Ecosystem impacts of the decline of large whales in the North Pacific. *In: Whales, whaling and ocean ecosystems* (Estes J.A., DeMaster D.P., Doak D.F., Williams T.M., Brownell R.L. Jr. eds). Berkeley, University of California Press, pp. 202–214.
- Cruz-Neto A.P. & Bozinovic F., 2004. The relationships between diet quality and basal metabolic rate in endotherms: insights from intraspecific analysis. *Physiol. Biochem. Zool.* 77: 877-889.
- Cumberland R.E., Dempsey J.A. & Forbes G.J., 2001. Should diet be based on biomass? Importance of larger prey to the American marten. *Wildlife Soc. Bul.* 29: 1125-1130.
- Davis R.W. & Weihs D., 2007. Locomotion in diving elephant seals: Physical and physiological constraints. *Philos. T. R. Soc. B* 362: 2141-2150.
- Davis R.W., Fuiman L.A., Williams T.M., Collier S.O., Hagey W.P., Kanatous S.B., Kohin S. & Horning M., 1999. Hunting behavior of a marine mammal beneath the antarctic fast ice. *Science* 283 : 993-996.
- Dolédec S., Chessel D., ter Braak C. J. F. & Champely S., 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environ. Ecol. Stat.* 3: 143-166.
- Dray S. & Legendre P., 2008. Testing the link between species traits and environmental characteristics: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89: 3400-3412.
- Dryden G.M.L., 2008. Animal Nutrition Science. Cambridge, CABI.
- Du Dot T.J., Rosen D.A.S. & Trites A.W., 2009. Energy reallocation during and after periods of nutritional stress in steller sea lions: Low-quality diet reduces capacity for physiological adjustments. *Physiol. Biochem. Zool.* 82: 516-530.
- Dulvy N.K., Rogers S.I., Jennings S., Stelzenmüller V., Dye S.R. & Skjoldal H.R., 2008. Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. *J. Appl. Ecol.* 45: 1029-1039.
- Elgar M.A. & Harvey P.H., 1987. Basal metabolic rates in mammals: allometry, phylogeny and ecology. *Funct. Ecol.* 1: 25-36.
- Emlen J.M., 1966. The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.* 100: 611-617.
- Feldhamer G.A., Drickamer L.C., Vessey S.H. & Krajewski C., 2007. Mammalogy: adaptation, diversity, ecology, 3rd edition. Baltimore, John Hopkins University Press.
- Fernández R., Santos M.B., Carrillo M., Tejedor M. & Pierce G.J., 2009. Stomach contents of cetaceans stranded in the Canary Islands. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 89, 873-883.
- Fiedler P.C., Reilly S.B., Hewitt R.P., Demer D., Philbrick V.A., Smith S., Armstrong W., Croll D.A., Tershy B.R. & Mate B.R., 1998. Blue whale habitat and prey in the California Channel Islands. *Deep Sea Res. Part II* 45: 1781-1801.
- Floc'h P.L., Poulard J.-C., Thébaud O., Blanchard F., Bihel J. & Steinmetz F., 2008. Analyzing the market position of fish species subject to the impact of long-term changes: A case study of French fisheries in the Bay of Biscay. *Aquat. Liv. Res.* 21: 307-316.

- Ford J.K.B., Ellis G.M., Olesiuk P.F. & Balcomb K.C., 2010. Linking killer whale survival and prey abundance: Food limitation in the oceans' apex predator? *Biol. Lett.* 6: 139-142.
- Friedlaender A.S., Lawson G.L. & Halpin P.N., 2009. Evidence of resource partitioning between humpback and minke whales around the western Antarctic Peninsula. *Mar. Mammal Sci.* 25: 402-415.
- Gallardo B., Gascón S., García M. & Comín F.A., 2009. Testing the response of macroinvertebrate functional structure and biodiversity to flooding and confinement. *J. Limnol.* 68: 315-326.
- Gallivan G.J. & Best R.C., 1980. Metabolism and Respiration of the Amazonian Manatee (*Trichechus inunguis*). *Physiol. Zool.* 59: 552-557.
- Gallivan G.J., 1992. What are the metabolic rates of cetaceans? *Physiol. Zool.* 65: 1285-1287.
- Garrow J.S., James W.P.T. & Ralph A., 2000. Human Nutrition and Dietetics, 10th edition. Edimburgh, Elsevier.
- Goñi R., 1998. Ecosystem effects of marine fisheries: an overview. *Ocean Coast. Manag.* 40: 37-64.
- Guerra A., 1992. Mollusca - Cephalopoda. In: Fauna Iberica Vol.1 (Ramos, M.A. *et al.* ed), Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, , 327p.
- Hammond P.S., Berggren P., Benke H., Borchers D.L., Collet A., Heide-Jørgensen M.P., Heimlich S., Hiby A.R., Leopold M.F. & Øien, N., 2002. Abundance of harbour porpoise and other cetaceans in the North Sea and adjacent waters. *J. Appl. Ecol.* 39: 361-376.
- Hammond P.S., Hall A.J. & Prime J.H., 1994a. The diet of grey seals in the Inner and Outer Hebrides. *J. Appl. Ecol.* 31: 737-746.
- Hammond P.S., Hall A.J. & Prime J.H., 1994b. The diet of grey seals around Orkney and other island and mainland sites in north-eastern Scotland. *J. Appl. Ecol.* 31: 340-350.
- Hanson M.T. & Defran R.H., 1993. The behaviour and feeding ecology of the Pacific coast bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *Aquat. Mamm.* 19: 127-142.
- Harcourt R.G., Bradshaw C.J.A., Dickson K. & Davis L.S., 2002. Foraging ecology of a generalist predator, the female New Zealand fur seal. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 227: 11-24.
- Haug T., Lindstrøm U. & Nilssen K.T., 2002. Variations in minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*) diet and body condition in response to ecosystem changes in the Barents Sea. *Sarsia*, 87: 409-422.
- Hutchinson G.E., 1957. A treatise on Limnology, Vol. 1: Geography, Physics, Chemistry. New York, Wiley.
- Ichii T., Bengtson J.L., Boveng P.L., Takao Y., Jansen J.K., Hiruki-Raring L.M., Cameron M.F., Okamura H., Hayashi T. & Naganobu M., 2007. Provisioning strategies of Antarctic fur seals and chinstrap penguins produce different responses to distribution of common prey and habitat. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 344: 277-297.
- Innes S., Lavigne D.M., Earle W.M., Kovacs K.M., 1986. Estimating feeding rates of marine mammals from heart mass to body mass ratios. *Mar. Mammal Sci.* 2: 227-229.
- Irvine A.B., 1983. Manatee metabolism and its influence on distribution in Florida. *Biol. Conservation* 25: 315-334.
- Kenney R.D., Scott G.P., Thompson T.J., Winn H.E., 1997. Estimates of prey consumption and trophic impacts of cetaceans in the USA Northeast Continental Shelf Ecosystem. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 22: 155-171.

- Kiszka J., Van Canneyt O., Macleod K. Walker D. & Ridoux V., 2007. Distribution, encounter rates and habitat characteristics of toothed cetaceans in the Bay of Biscay and adjacent waters from platform of opportunity data. *ICES J. Mar. Sci.* 64: 1033-1043.
- Kleiber M., 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia* 6: 315-353.
- Kleiber M., 1975. *The Fire of Life: An Introduction to Animal Energetics*. Revised Edition. Huntington, Krieger.
- Kooijman S.A.L.M., 2010. *Dynamic Energy Budget theory for metabolic organisation*, 3rd edition. Cambridge, University Press.
- Kvist A. & Lindstrom A., 2001. Basal metabolic rate in migratory waders: intra-individual, intraspecific, interspecific and seasonal variation. *Funct. Ecol.* 15: 465-473.
- Lahaye V., Bustamante P., Spitz J., Das K., Meynier L., Magnin V., Dabin W. & Caurant F., 2005. Long-term preferences of common dolphins (*Delphinus delphis*) in the Bay of Biscay using cadmium (Cd) as a metallic tracer. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 305: 275-285.
- Lankford T.E. Jr. & Targett T.E., 1997. Selective predation by juvenile weakfish: post-consumptive constraints on energy maximization and growth. *Ecology* 78: 1049-1061.
- Lavigne D.M., 1996. Ecological interactions between marine mammals, commercial fisheries, and their prey: unravelling the tangled web. *In: Highlatitude seabirds 4. Trophic relationships and energetics of endotherms in cold ocean systems* (Montevecchi W.A. ed). *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 91: 59-71.
- Lavigne D.M., Innes S., Worthy G.A.J., Kovacs K.M., Schmitz O.J., Hickie J.P., 1986. Metabolic rates of seals and whales. *Can. J. Zool.* 64: 279-284.
- Lavoisier A. M. & Laplace P.S., 1783. Mémoire sur la Chaleur, de l'Académie Royale des Sciences, Paris, Article lu le 28 juin 1783.
- Legendre P., Galzin R. & Harmelin-Vivien M.L., 1997. Relating behaviour to habitat: Solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*, 78: 547-562.
- Leguerrier D., Niquil N., Boileau N., Rzeznik J., Sauriau P.-G., Le Moine O. & Bacher C., 2003. Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 246: 17-37.
- Lieber R.L., 2002. *Skeletal muscle structure, function, and plasticity*. Lippincott Williams & Wilkins, Baltimore.
- Lindstrom U., Haug T. & Rottingen I., 2002. Predation on herring, *Clupea harengus*, by minke whales, *Balaenoptera acutorostrata*, in the Barents Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 59: 58-70.
- Liwanag H.E.M., Williams T.M., Costa D.P., Kanatous S.B., Davis R.W. & Boyd I.L., 2009. The effects of water temperature on the energetic costs of juvenile and adult California sea lions (*Zalophus californianus*): The importance of skeletal muscle thermogenesis for thermal balance. *J. Exp. Biol.* 212: 3977-3984.
- Lopez A., 2003. *Estatus dos pequenos cetaceos da plataforma de galicia*. PhD thesis, Univeristy of Santiago, Spain.
- Lovegrove B.G., 2000. The zoogeography of mammalian basal metabolic rate. *Am. Nat.* 156: 201-219.
- Lowvorn J.R., 2010. Modeling profitability for the smallest marine endotherms: Auklets foraging within pelagic prey patches. *Aquat. Biol.* 8: 203-219.
- MacArthur R.H. & Pianka E.R., 1966. On the optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100: 603-609.

- MacArthur R.H., 1962. Some generalized theorems of natural selection. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 48: 1893-1897.
- MacLeod C.D., Santos M.B., López A. & Pierce G.J., 2006. Relative prey size consumption in toothed whales: Implications for prey selection and level of specialisation. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 326: 295-307.
- Marsh H., Spain A.V. & Heinsohn G.E., 1978. Physiology of the dugong. *Comp. Bioch. Physiol. A* 61: 159-168.
- Martensson P.-E., Nordoy E.S. & Blix A.S., 1994. Digestibility of krill (*Euphausia superba* and *Thysanoessa* sp.) in minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) and crabeater seals (*Lobodon carcinophagus*). *British J. Nutri.* 72: 713-716.
- Martin A.W. & Fuhrman F.A., 1955. The relationship between summated tissue respiration and metabolic rate in the mouse and dog. *Physiol. Zool.* 28: 18-34.
- McNab B.K., 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. In: Ecology of Bats (Kunz T.H. ed). New York, Plenum, pp. 151-200.
- McNab B.K., 1986. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecol. Monogr.* 56: 1-19.
- McNab B.K., 1988. Complication inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *Q. Rev. Biol.* 63: 25-54.
- McNab B.K., 2002. The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics. Ithaca, Cornell University Press.
- Meynier L., Pusineri C., Spitz J., Santos M.B., Pierce G.J. & Ridoux V., 2008. Diet and feeding ecology of the common dolphin, *Delphinus delphis*, in the Bay of Biscay and its intraspecific variations. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 354: 277-287.
- Morissette L., Hammill M.O. & Savenkoff C., 2006. The trophic role of marine mammals in the northern Gulf of St Lawrence. *Mar. Mammal Sci.* 22: 74-103.
- Muñoz-García A. & Williams J.B., 2005. Basal metabolic rate in carnivores is associated with diet after controlling for phylogeny. *Physiol. Bioch. Zool.* 78: 1039-1056.
- Murie D.J., 1987. Experimental approaches to stomach content analyses of piscivorous marine mammals. In: Approaches to Marine Mammal Energetics, Special Publication n°1 (Huntley, A.C., Costa, D.P., Worthy, G.A.J., Castellini, M.A. eds). The Society for Marine Mammalogy, Lawrence, pp. 147-163.
- Nagy K.A., 1983. The doubly labeled water (HHO) method: A guide to its use. UCLA Publication No. 12: 1-45.
- Nagy K.A., 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecol. Monogr.* 57: 111-128.
- Nagy K.A., 1994. Field bioenergetics of mammals: What determines field metabolic rates? *Aust. J. Zool.* 42: 43-53.
- Nagy K.A., 2005. Field metabolic rate and body size. *J. Exp. Biol.* 208: 1621-1625.
- Notarbartolo-di-Sciara G., Zanardelli M., Jahoda M., Panigada S. & Airoidi S., 2003. The fin whale *Balaenoptera physalus* (L. 1758) in the Mediterranean Sea. *Mammal Rev.* 33: 105-150.
- Olsen E. & Holst J.C., 2001. A note on common minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*) diets in the Norwegian Sea and the North Sea. *J. Cet. Res. Manag.* 3: 179-183.

- Olsen M.A., Blix A.S., Utsi T.H.A., Sørmo W. & Mathiesen S.D., 2000. Chitinolytic bacteria in the minke whale forestomach. *Can. J. Microbiol.* 46: 85-94.
- Österblom H., Olsson O., Blenckner T. & Furness R.W., 2008. Junk-food in marine ecosystems. *Oikos* 117: 967-977.
- Ostfeld R.S., 1982. Foraging strategies and prey switching in the California sea otter. *Oecologia* 53: 170-178.
- Pakhomov E.A., Perissinotto R. & McQuaid C.D., 1996. Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 134: 1-14.
- Panigada S., Zanardelli M., MacKenzie M., Donovan C., Mélin F. & Hammond P.S., 2008. Modelling habitat preferences for fin whales and striped dolphins in the Pelagos Sanctuary (Western Mediterranean Sea) with physiographic and remote sensing variables. *Remote Sens. Environ.* 112: 3400-3412.
- Peltier, H., Huon, M., Daniel, P., Van Canneyt, O., Ridoux, V. 2010. From the coast line to the sea surface: spatializing stranding data. *24th conference of the European Cetacean Society, 22-24 march 2010, Stralsund, Allemagne.*
- Perrin W.F., 2002. Common dolphin. In: Encyclopedia of Marine Mammals (Perrin, W.F., Würsig, B., Thewissen, J.G.M. eds). London, Academic Press, pp 245-248.
- Perrin W.F., Würsig B. & Thewissen J.G.M., 2002. Encyclopedia of marine mammals. San Diego, Academic Press.
- Peterson C.C., Nagy K.A. & Diamond J., 1990. Sustained metabolic scope. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 87: 2324-2328.
- Pianka E.R., 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74.
- Pierce G.J. & Boyle P.R., 1991. A review of methods for diet analysis in piscivorous marine mammals. *Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev.* 29, 409-486.
- Pierce G.J. & Ollason J.G., 1987. Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos* 49: 111-118.
- Pierce G.J. & Santos M.B., 2003. Diet of harbour seals (*Phoca vitulina*) in Mull and Skye (Inner Hebrides, western Scotland). *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 83: 647-650.
- Pierce G.J., Santos M.B., Reid R.J., Patterson I.A.P. & Ross H.M., 2004. Diet of minke whales *Balaenoptera acutorostrata* in Scottish (UK) waters with notes on strandings of this species in Scotland 1992-2002. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 84: 1241-1244.
- Potier M., Marsac F., Cherel Y., Lucas V., Sabatié R., Maury O. & Ménard F., 2007. Forage fauna in the diet of three large pelagic fishes (lancetfish, swordfish and yellowfin tuna) in the western equatorial Indian Ocean. *Fish. Res.* 83: 60-72.
- Praca E., Gannier A., Das K. & Laran S., 2009. Modelling the habitat suitability of cetaceans: Example of the sperm whale in the northwestern Mediterranean Sea. *Deep Sea Res. Part I* 56: 648-657.
- Price T., 1987. Diet variation in a population of Darwin's finches. *Ecology* 68: 1015-1028.
- Pusineri C., Chancollon O., Ringelstein J. & Ridoux V., 2008. Feeding niche segregation among the Northeast Atlantic community of oceanic top predators. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 361: 21-34.

- Pusineri C., Magnin V., Meynier L., Spitz J., Hassani S. & Ridoux V., 2007. Food and feeding ecology of the common dolphin (*Delphinus delphis*) in the oceanic northeast Atlantic and comparison with its diet in neritic areas. *Mar. Mammal Sci.* 23: 30-47.
- Quéro J.C. & Vayne J.J., 1997. Les poissons de mer des pêches françaises, Delachaux et Niestlé, Les Encyclopédies du naturaliste, Lausanne / Paris, 304p.
- Quéro J.-C., Porché P., Vayne J.-J., 2003. Guide des poissons de l'Atlantique européen, Delachaux et Niestlé, Les Guides du Naturaliste, Lonay / Paris, 465p.
- Rae B.B., 1963. The food of grey seals. Nature Conservancy. Grey seals and fisheries, Rep. Consult. Comm. On., sect. 4: 28-33.
- Rae B.B., 1965. The food of the Common porpoise (*Phocaena phocaena*). *J. Zool.* 146: 114-122.
- Reilly S.B., Hedley S., Borberg J., Hewitt R., Thiele D., Watkins J. & Naganobu M., 2004. Biomass and energy transfer to baleen whales in the South Atlantic sector of the Southern Ocean. *Deep Sea Res. Part II* 51: 1397-1409.
- Reynolds J.E. III & Rommel S.A., 1999. Biology of marine mammals. Sodon/Washington, Smithsonian Institution Press.
- Reynolds J.E. III, Odell D.K. & Rommel S.A., 1999. Marine mammals of the world. *In*: Biology of marine mammals (Reynolds J.E. III, Rommel S.A. eds), Sodon/Washington, Smithsonian Institution Press, pp.1-14.
- Reynolds J.E. III, Perrin W.F., Reeves R.R., Montgomery S. & Ragen T.J., 2005. Marine mammal research: conservation beyond crisis. Baltimore, The Johns Hopkins University Press.
- Ridgway S.H. & Harrison R., 1994. Handbook of Marine Mammals, Volume 5: The First Book of Dolphins. London, Academic Press.
- Ridoux V., 1994. The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. *Mar. Ornithol.* 22: 1-192.
- Ridoux V., Spitz J., Vincent C. & Walton M.J., 2007. Grey seal diet at the southern limit of its European distribution: combining dietary analyses and fatty acid profiles. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 87: 255-264.
- Ringelstein J., Pusineri C., Hassani S., Meynier L., Nicolas R. & Ridoux V., 2006. Food and feeding ecology of the striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the oceanic waters of the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 86: 909-918.
- Rosen D.A.S. & Trites A.W., 1999. Metabolic effects of low-energy diet on Steller sea lions, *Eumetopias jubatus*. *Physiol. Bioch. Zool.* 72: 723-731.
- Rosen D.A.S. & Trites A.W., 2003. No evidence for bioenergetic interaction between digestion and thermoregulation in Steller sea lions *Eumetopias jubatus*. *Physiol. Bioch. Zool.* 76: 899-906.
- Rosen D.A.S. & Trites A.W., 2004. Satiation and compensation for short-term changes in food quality and availability in young Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *Can. J. Zool.* 82: 1061-1069.
- Santos M.B. & Pierce G.J., 2003. The diet of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in the northeast Atlantic. *Oceanogr. Mar. Biol.* 41: 355-390.
- Santos M.B., Clarke M.R. & Pierce G.J., 2001a. Assessing the importance of cephalopods in the diets of marine mammals and other top predators: Problems and solutions. *Fish. Res.* 52: 121-139.

- Santos M.B., Fernández R., López A., Martínez J.A. & Pierce G.J., 2007a. Variability in the diet of bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, in Galician waters, north-western Spain, 1990-2005. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 87: 231-241.
- Santos M.B., Martin V., Arbelo M., Fernández A. & Pierce G.J., 2007b. Insights into the diet of beaked whales from the atypical mass stranding in the Canary Islands in September 2002. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 87: 243-251.
- Santos M.B., Pierce G.J., Boyle P.R., Reid R.J., Ross H.M., Patterson I.A.P., Kinze C.C., Tougaard S., Lick R., Piatkowski U. & Hernández-García V., 1999. Stomach contents of sperm whales *Physeter macrocephalus* stranded in the North Sea 1990-1996. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 183, 281-294.
- Santos M.B., Pierce G.J., Herman J., López A., Guerra A., Mente E. & Clarke M.R., 2001b. Feeding ecology of Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*): A review with new information on the diet of this species. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 81: 687-694.
- Santos M.B., Pierce G.J., Learmonth J.A., Reid R.J., Ross H.M., Patterson I.A.P., Reid D.G. & Beare D., 2004a. Variability in the diet of harbor porpoises (*Phocoena phocoena*) in Scottish waters 1992-2003. *Mar. Mammal Sci.* 20: 1-27.
- Santos M.B., Pierce G.J., Learmonth J.A., Reid R.J., Sacau M., Patterson I.A.P. & Ross H.M., 2008. Strandings of striped dolphin *Stenella coeruleoalba* in Scottish waters (1992-2003) with notes on the diet of this species. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 88: 1175-1183.
- Santos M.B., Pierce G.J., López A., Martínez J.A., Fernández M.T., Ieno E., Mente E., Porteiro P., Carrera P. & Meixide M., 2004b. Variability in the diet of common dolphins (*Delphinus delphis*) in Galician waters 1991-2003 and relationships with prey abundance. *International Council for the Exploration of the Sea CM* 2004/Q:09.
- Santos M.B., Pierce G.J., Lopez A., Reid R.J., Ridoux V. & Mente E., 2006. Pygmy sperm whales *Kogia breviceps* in the Northeast Atlantic: New information on stomach contents and strandings. *Mar. Mammal Sci.* 22, 600-616.
- Santos M.B., Pierce G.J., Reid R.J., Patterson I.A.P., Ross H.M. & Mente E., 2001c. Stomach contents of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Scottish waters. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 81: 873-878.
- Santos M.B., Pierce G.J., Smeenk C., Addink M.J., Kinze C.C. Tougaard S. & Herman J., 2001d. Stomach contents of northern bottlenose beaked whales *Hyperoodon ampullatus* stranded in the North Sea. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 81, 143-150.
- Santos M.B., Pierce G.J., Garcia-Hartmann M., Smeenk C., Addink M.J., Kuiken T., Reid R.J., Patterson I.A.P., Lordan C., Rogan E. & Mente E., 2002. Additional notes on stomach contents of sperm whales *Physeter macrocephalus* stranded in the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 82: 501-507.
- Schmidt-Nielsen K., 1997. Animal physiology: adaptation and environment, 5th edition. Cambridge, University Press.
- Sih A. & Christensen B., 2001. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Anim. Behav.* 61: 379-390.

- Skaug H.J., Gjørseter H., Haug T., Nilssen K.T. & Lindstrøm U., 1997. Do minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) exhibit particular prey preferences? *J. Northw. Atlant. Fish. Sci.* 22: 91-104.
- Sparling C.E. & Fedak M.A., 2004. Metabolic rates of captive grey seals during voluntary diving. *J. Exp. Biol.* 207: 1615-1624.
- Sparling C.E., Thompson D., Fedak M.A., Gallon S.L. & Speakman J.R., 2008. Estimating field metabolic rates of pinnipeds: Doubly labelled water gets the seal of approval. *Funct. Ecol.* 22: 245-254.
- Speakman J.R., 2000. The cost of living: field metabolic rates of small mammals. *Adv. Ecol. Res.* 30: 178-297.
- Speakman J.R., McDevitt R.M. & Cole K., 1993. Measurement of basal metabolic rate: don't lose sight of reality in the quest for comparability. *Physiol. Zool.* 66: 1045-1049.
- Spitz J. & Quérou J.C., 2008. Observations ichtyologiques de la faune bathypélagique du canyon du Cap Ferret. *Ann. Soc. Sci. nat. Charente-Marit.*, 9(8): 811-814.
- Spitz J., Mariotti L., Caillot E., Ridoux V. & Elder J.F., sous presse. The diet of the harbour seal at the southern limit of its European range. *NAMMCO Sci. Publ.* 8.
- Spitz J., Richard E., Meynier L., Pusineri C. & Ridoux V., 2006a. Dietary plasticity of the oceanic striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the neritic Bay of Biscay. *J. Sea Res.* 55, 309-320.
- Spitz J., Rousseau Y. & Ridoux V., 2006b. Diet overlap between harbour porpoise and bottlenose dolphin: an argument in favour of interference competition for food? *Estuar. Coast. Shelf. S.* 70: 259-270.
- Statzner B., Hildrew A.G. & Resh V.H., 2001. Species traits and environmental constraints: Entomological research and the history of ecological theory. *Ann. Rev. Entomol.* 46: 291-316.
- Stearns S.C., 1980. A new view of life-history evolution. *Oikos* 35: 266-281.
- Stearns S.C., 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford, Oxford University Press.
- Steinmetz F., Thébaud O., Blanchard F., Floc'h P.L. & Bihel J., 2008. A bio-economic analysis of long term changes in the production of French fishing fleets operating in the Bay of Biscay. *Aquat. Liv. Res.* 21: 317-327.
- Stephens D.W. & Krebs J.R., 1986. *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Stirling I. & McEwan E.H., 1975. The caloric value of whole ringed seals (*Phoca hispida*) in relation to polar bear (*Ursus maritimus*) ecology and hunting behavior. *Can. J. Zool.* 53: 1021-1027.
- Tall L., Cattaneo A., Cloutier L., Dray S. & Legendre P., 2006. Resource partitioning in a grazer guild feeding on a multilayer diatom mat. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 25: 800-810.
- Toft S., 1999. Prey choice and spider fitness. *J. Arachnol.* 27: 301-307.
- Tollit D.J., Greenstreet S.P.R. & Thompson P.M., 1997. Prey selection by harbour seals, *Phoca vitulina*, in relation to variations in prey abundance. *Can. J. Zool.* 75: 1508-1518.
- Tollit D.J., Wong M., Winship A.J., Rosen D.A.S. & Trites A.W., 2003. Quantifying errors associated with using prey skeletal structures from fecal samples to determine the diet of Steller's sea lion (*Eumetopias jubatus*). *Mar. Mammal Sci.* 19: 724-744.
- Trenkel V.M., Berthélé O., Lorance P., Bertrand J., Brind'Amour A., Cochard M.-L., Coppin F., Leauté J.-P., Mahé J.-C., Morin J., Rochet M.-J., Salaun M., Souplet A. & Vérin Y., 2009. Atlas des grands invertébrés et poissons observés par les campagnes scientifiques. Bilan 2008. Ifremer, Nantes, EMH: 09-003.

- Trites A.W. & Donnelly C.P., 2003. The decline of Steller sea lions *Eumetopias jubatus* in Alaska: a review of the nutritional stress hypothesis. *Mammal Rev.* 33: 3-28.
- Trites A.W., Christensen V. & Pauly D., 1997. Competition between fisheries and marine mammals for prey and primary production in the Pacific Ocean. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 22: 173-187.
- Víkingssson G.A., 1997. Feeding of fin whales (*Balaenoptera physalus*) off Iceland - diurnal and seasonal variation and possible rates. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 22: 77-89.
- Wanless S., Harris M.P., Redman P. & Speakman J.R., 2005. Low energy values of fish as a probable cause of a major seabird breeding failure in the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 294: 1-8.
- White C.R. & Seymour R.S., 2003. Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass^{2/3}. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 100: 4046-4049.
- Whitehead P.J.P., Bauchot M.L., Hureau J.C., Nielsen J. & Tortonese E., 1986. Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean / Poissons de l'Atlantique du Nord-est et de la Méditerranée, Unesco, Paris.
- Williams J.B., 1987. Field metabolism and food consumption of savannah sparrows during the breeding season. *Auk* 104: 277-289.
- Williams T.M., Estes J.A., Doak D.F. & Springer A.M., 2004. Killer appetites: Assessing the role of predators in ecological communities. *Ecology* 85: 3373-3384.
- Wilmore J.H., Costill D.L. & Kenney W.L., 2008. Physiology of Sport and Exercise, 4th edition. Champaign, IL Human Kinetics.
- Wilson S.C., Pierce G.J., Higgins C.M. & Armstrong M.J., 2002. Diet of the harbour seals *Phoca vitulina* of Dundrum Bay, north-east Ireland. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 82: 1009-1018.
- Wisløff U., Najjar S.M., Ellingsen O., Haram P.M., Swoap S., Al-Share Q., Fernstrom M., Rezaei K., Lee S.J., Koch L.G. & Britton S.L., 2005. Cardiovascular risk factors emerge after artificial selection for low aerobic capacity. *Science* 307: 418-420.
- Zach R. & Smith J.M.N., 1981. Optimal foraging in wild birds? In: Foraging Behavior: Ecological, Ethological and Psychological (Kamil, A.C., Sargent, T.D. eds), New York, Garland STPM Press, pp 95–107.

ANNEXE 1

THE DIET OF THE HARBOUR SEAL AT THE SOUTHERN LIMIT OF ITS EUROPEAN RANGE

Spitz J., Mariotti L., Caillot E., Ridoux V. & Elder J.F.

NAMMCO Scientific Publication, Volume 8.

Sous presse



G. Dorémus

ANNEXE 1. THE DIET OF HARBOUR SEAL *PHOCA VITULINA* AT THE SOUTHERN LIMIT OF ITS EUROPEAN DISTRIBUTION (NORMANDY, FRANCE)

Abstract

Changes in habitat availability or resources are likely to have the biggest impact on survival, or abundance, of individuals that found at the extremity of the population's range. In the case of such marginal populations, the first step designing appropriate conservation plans is the identification of potential risks to the viability of the population, or sub-population. For example, the interaction between coastal seals and fisheries is often considered as a major conservation issue, due to the potential co-exploitation of the same resources by both fishermen and seals. The diet of harbour seals was investigated by scat analysis at the southern extremity of their European range, in Baie des Veys (Normandy, France). A total of 121 scats, analysed following standard methodologies, revealed a diet largely comprising mullets, Mugilidae (49% by Mass), plaice, *Pleuronectes platessa* (29%M) and garfish, *Belone belone* (19%M). The diet of harbour seals at the edge of their European distribution differs from all previous studies, conducted elsewhere, in terms of species composition but shows a similar balance between fat and lean fish. Overall diet composition suggests low potential for interaction with fisheries as commercial fishery target species are almost absent.

A1.1 Introduction

In the marine environment, resource heterogeneity can affect all trophic levels from plankton to top predators (Croxall 1992). The distribution of predators and their foraging strategies may be shaped by the spatial and temporal availability of their prey (Cuthill and Houston 1997). In the case of central place foragers, such as pinnipeds or sea birds, which exploit marine resources for food and use terrestrial sites to rest, breed or moult, prey availability around the colonies or resting sites has a direct impact on foraging strategy and success, and consequently on the survival and abundance of the population (*e.g.* Lunn *et al.* 1993, Beauplet *et al.* 2004, Womble and Sigler 2006). If the observed distribution of a species would reflect the spatial range over which the parameters defining its niche are favourable to its growth, then core areas of the distribution should correspond to optimal areas for feeding and breeding, whereas at the margins of the species range the environmental conditions may be less favourable. Hence, the survival of small colonies, found at the edge of the species distribution, should be more sensitive to any changes in resource or habitat availability. On the other hand, animals which exploit these suboptimal areas express a higher ecological plasticity compared to those living in the core of their range (Komers 1997).

Two sympatric seal species are abundant in European temperate waters: the grey, *Halichoerus grypus*, and the harbour, *Phoca vitulina*, seals. The former has been shown to travel extensively during its yearly cycle between locations separated by up to hundreds of kilometres (Hammond *et al.* 1993, Vincent *et al.* 2005) whereas the latter generally forages year-round in limited areas close to its haul-out sites (Tollit *et al.* 1998, Vincent *et al.*, this volume). By using restricted foraging areas, the diet of harbour seals is likely to be subject to local prey availability. Consequently harbour seals may be more sensitive to changes in prey availability around haul-out sites than the larger grey seal. This issue could be critical in the case of marginal populations, which are thought to live in sub-optimal conditions.

Identifying potential risks is the first step for designing an adequate conservation plan. In seals, interactions with fisheries, either operational (interaction with fishing gears: by-catch, depredation) or biological (food web interactions, including but not only competition), have long been considered as a major conservation issue (Harwood and Croxall 1988, Ridoux *et al.* 2007). In the case of biological interactions, commercial or

recreational fisheries may be important sources of changes in local prey availability (Heini and Godø, 2002). Harbour seal diet, foraging behaviour and potential interactions with fisheries have been largely investigated in the core of its European distribution located around the North Sea and the British Isles (appendix 1 and references therein, appendix 2). The present study describes prey preferences of harbour seals at the edge of its range in order to compare its feeding ecology with other studies carried out in the core European distribution and to assess the potential for biological interactions with local fisheries.

A1.2 Materials and methods

Baie des Veys is located in Normandy, on the East coast of the Cotentin peninsula in France (Figure A1.1). This site has been used by an increasing number of harbour seals: maximum seal counts from less than 10 animals in the early 1990s to 52 in 2005 (Elder 2006). A recent aerial survey carried out in the summer 2006 estimated a maximum of 62 seals including 11 pups (Gautier and Elder, unpublished data, pers. comm.).

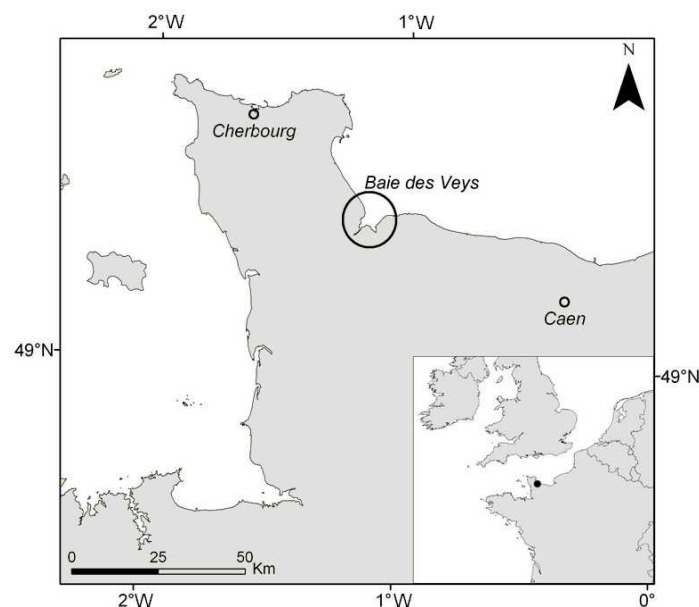


Figure A1.1. Study area: location of Baie des Veys on the French Channel coast.

One hundred and twenty one scats were sampled at haul-out sites, between June and September from 2000 to 2004, and stored frozen at -20°C . Scat analysis followed procedures generally used for pinnipeds (*e.g.* Pierce and Boyle 1991, Croxall 1993, Ridoux *et*

al. 2007). Scat samples were washed on a 0.2 mm mesh size sieve. Fish items were identified to species level from the examination of diagnostic hard remains (otoliths and bones) using available keys and guides (Härkönen 1986) as well as our reference material (*Centre de Recherche sur les Mammifères Marins / Université de La Rochelle, CRMM/ULR*). Diet composition was quantified by occurrence (number or proportion of scats containing a given prey taxon), relative abundance (number or proportion by number of individuals belonging to a given prey taxon over all samples) and reconstituted body mass (mass or proportion by mass of a given prey taxon over all samples). A prey was considered present in a sample when at least one diagnostic part was found. Only otoliths were measured following standards, namely otolith length (OL) and otolith width (OW). These measurements were then converted to total body length and individual body mass by using available allometric relationships (Härkönen 1986, CRMM unpublished relationships). The reconstituted mass of a given prey taxon in a given sample was obtained by averaging individual body masses in that sample and multiplying this figure by the number of individuals of the same taxon in the same sample. Some remains of crustaceans, such as Porcellanidae, Paguridae or Galatheidae, corresponded to prey items of less than 10 mm long and were considered to be fish prey secondarily ingested by the seals; they were therefore discarded from the analyses.

Ninety-five per cent confidence intervals (95% CI) around the percentages by number and mass were generated for each prey species by bootstrap simulations of sampling errors (Reynolds and Aebischer 1991). The bootstrapping routine was written by using the *R* software (Ihaka and Gentleman 1996). Random samples were drawn with replacement and the procedure was repeated 1000 times. The lower and upper bounds of the 95%CI were the 25th and 975th values previously ranked in increasing order. Possible biases related to applying regression and to the digestive erosion of otoliths – influencing the reconstituted body length and mass of fish prey - were not estimated.

Geographical diet variability at the European scale was examined by performing Correspondence Analyses (CAs) on published data. CA routines were performed by using the software XLSTAT© v5.1 (Addinsoft). CAs allowed the homogeneity of the studies and the existence of subgroups to be highlighted. The matrix was populated by most published data on the diet preferences of harbour seal described by scat analysis in European waters (appendix 1 and reference therein). We used all peer-reviewed studies from European study sites which applied a similar methodology to ours and provided diet preferences by mass,

and thus assumed to offer comparable data. The data used were the proportion by mass of every prey family. For all of these studies when it was feasible, data were splitted by season or by year and/or by sites in order to express the maximum of variability.

Table A1.1. Harbour seal diet in Baie des Veys from scat content analysis for the period 2000 to 2004 (N=121).

	Occurrence		Number		Body length (mm)		Body mass (g)		Biomass
	%O	N	%N (95% IC)	X ± σ	Min-Max	X ± σ	Min-Max	%M (95%IC)	
Gadidae									
<i>Trisopterus</i> spp	10.3	19	4 (1.1-7.6)	144 ± 41	79-210	42 ± 31	8 - 105	1.2 (0.3-2.3)	
<i>Merlangius merlangus</i>	1.3	1	0.2 (0-0.7)	75	75	2	2	0 (0-0.01)	
<i>Pollachius</i> spp	1.3	1	0.2 (0-0.7)	264	264	156	156	0.2 (0-0.8)	
Belonidae									
<i>Belone belone</i>	15.4	67	14.2 (6-24)	543 ± 76	394-742	196 ± 92	63 - 507	19.2 (7.8-32.5)	
Serranidae									
<i>Dicentrachus labrax</i>	1.3	1	0.2 (0-0.7)	363	363	268	268	0.4 (0-1.3)	
Carangidae									
<i>Trachurus trachurus</i>	1.3	1	0.2 (0-0.7)	254	254	150	150	0.2 (0-0.8)	
Mugilidae									
Undetermined mullets	25.6	47	10 (4.8-16.8)	423 ± 59	305-555	704 ± 283	255 - 1489	48.6 (31.8-65.2)	
Trachinidae									
<i>Trachinus draco</i>	2.6	5	1.1(0-2.9)	172 ± 11	162-185	64 ± 13	53 - 80	0.5 (0-0.5)	
Ammodytidae									
Undetermined sandeels	7.7	37	7.9 (0.7-20)	188 ± 29	99-243	17 ± 7	3 - 33	0.9 (0-2.8)	
Callionymidae									
Undetermined dragonets	10.3	69	14.7 (5.2-27)	169 ± 34	104-260	38 ± 26	7 - 129	3.8 (1.1-8.2)	
Gobiidae									
Undetermined gobies	1.3	1	0.2 (0-0.7)	50	50	1	1	0 (0-0)	
Pleuronectidae									
Undetermined pleuronectids	48.7	195	41.5 (28-55)	195 ± 50	74-348	83 ± 74	3 - 452	23.7 (14.2-34.1)	
Soleidae									
Undetermined soleids	9	13	2.8 (0.7-5)	189 ± 36	109-234	66 ± 33	11 - 118	1.3 (0.2-2.7)	
Species A	1.3	3	0.6 (0-2)	-	-	-	-	-	
Undetermined fish	9	10	2.1 (0.7-4)	-	-	-	-	-	

A1.3 Results

The diet of harbour seals in northern France was composed solely of fish; no cephalopod or large crustaceans were found. Four hundred and fifty otoliths were recovered from at least 14 different fish species. These accounted for a total reconstructed biomass of about 68 kg. However, only a few species constituted a significant proportion of the harbour seal diet (Table A1.1). The diet by mass was dominated by mullets, with 49%M (95% CI: 32–65), representing 26% of the frequency of occurrence and 10% by number (95% CI: 5–17). Plaice (presumably *Pleuronectes platessa* but confusions with very similar otoliths of *Platichthys flesus* or with others pleuronectids cannot be excluded), although the most commonly occurring species (49%) and the most numerous prey (42%N; 95%CI: 28–55), was second by mass with a total contribution of 24%M (95%CI: 14–34) due to its shorter body

size (Figure A1.2). Garfish (*Belone belone*) were the third most important prey, with 19%M (95%CI: 8–33) and 14.2%N (95%CI: 6–24). Finally, dragonets *Callionymus* spp. were the fourth most important prey, reaching 15%N (95%CI: 5–27) but only 4%M (95%CI: 1–8) because of its small individual body mass (less than 38 g on average).

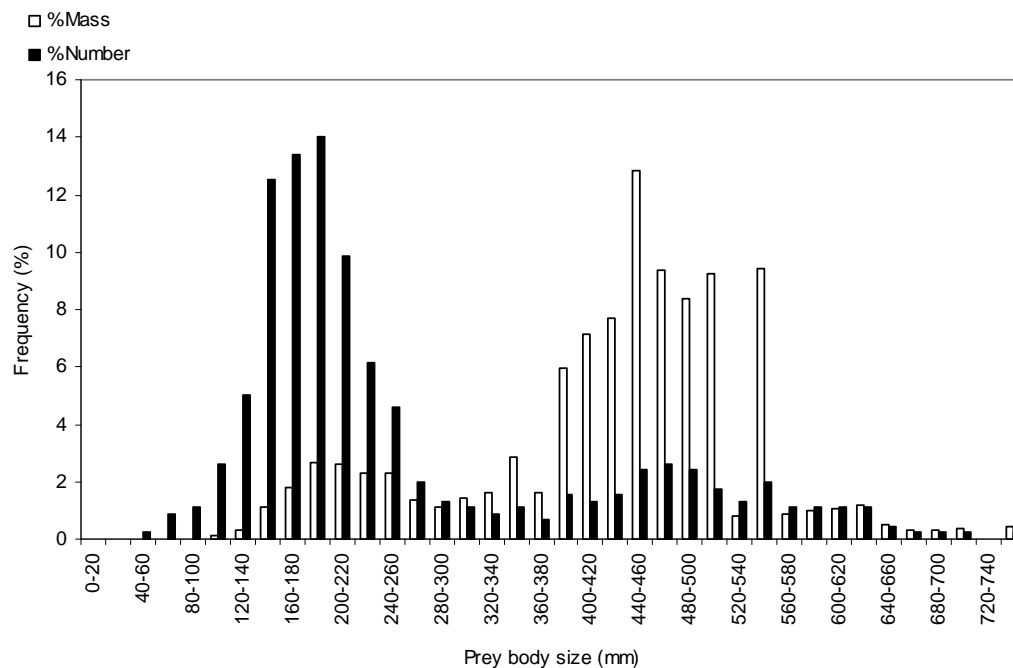


Figure A1.2. Overall prey-size distributions from harbour seal scats expressed as percent number (%N, black bars) and percent mass (%M, white bars). Most prey individuals are under 300 mm long, but the bulk of ingested biomass comes from prey individuals over 300 mm.

The average prey individual body size was 262 mm in length and 273 g in mass. The overall prey size distribution included from a 50 mm long and 1 g body mass goby to a garfish of 742 mm or a mullet of 1.5 kg. Prey items from 50 to 300 mm long accounted for 74% by number of the diet but larger prey, from 300 to 600 mm long accounted for 81% by mass of the diet (Figure A1.3).

Year-to-year variations in diet composition appeared to be fairly limited (Figure A1.4). 2000, 2001 and 2003 were very similar excepted for the part of Callionymidae which was more important in 2003. Only year 2004 departed from the general composition with a higher proportion of garfish (40%M), a lower contribution of mullets (less than 15%M) and the presence of sand-eels in measurable amounts (5%M).

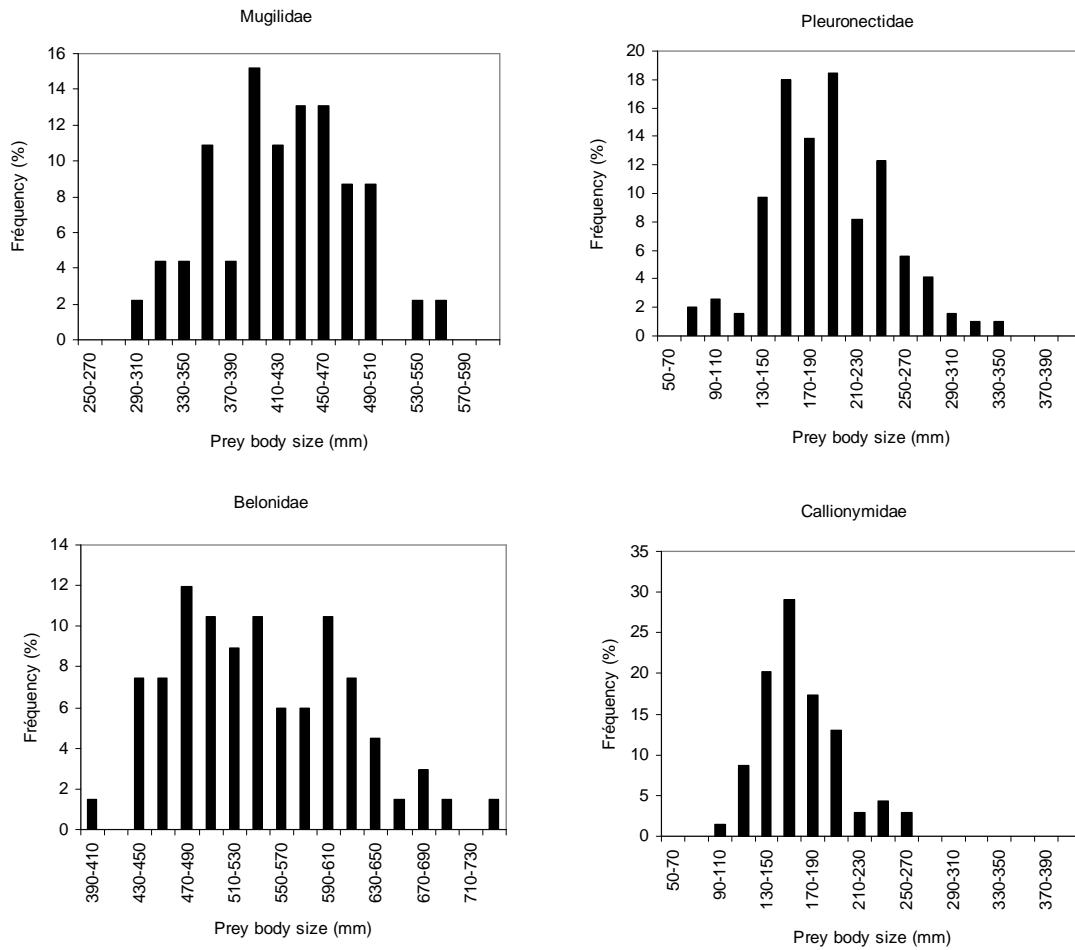


Figure A1.3. Body size distributions expressed as percent number for the main prey species identified from harbour seal scats.

The geographical variability of the diet assessed by a CAs of the present data incorporated in a selection of the main previous studies available revealed a good homogeneity within each main areas and a low overlap between these areas (Figure A1.5). Sandeels mostly prevail in the diet of the harbour seal in eastern Scotland, including part of the Shetland islands, whereas gadids are predominant elsewhere with important secondary prey taxa such as flatfish in Ireland, flatfish and clupeids in Denmark and flatfish and small benthic species in England. The harbour seal diet in France as described here was shown to be at the margin of all previously described diet compositions, as a result of the unprecedented importance of the mullet to its diet.

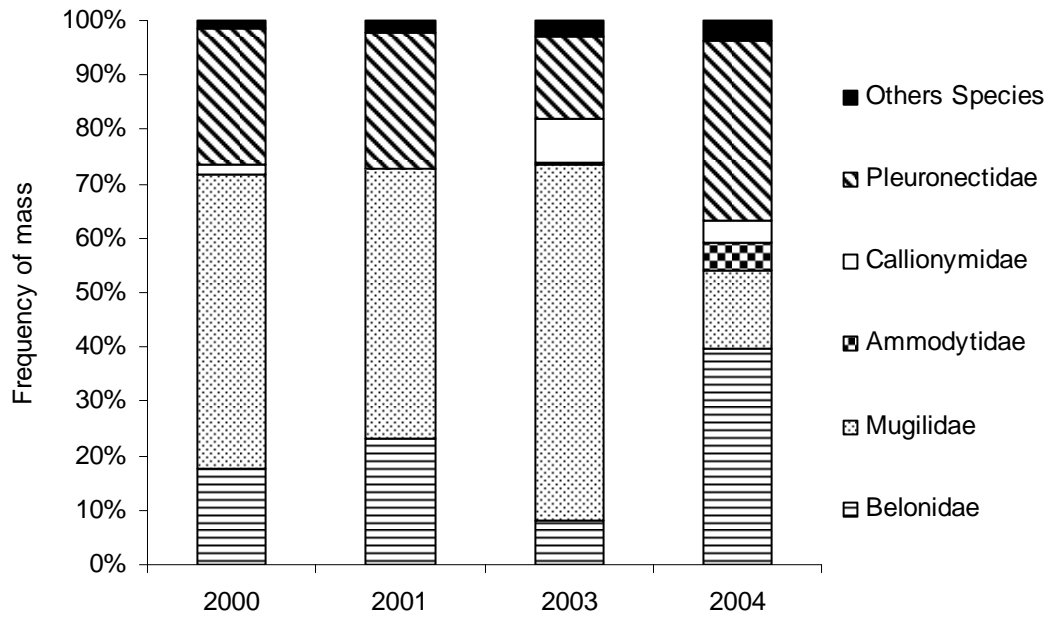


Figure A1.4. Annual dietary preferences of harbour seals in Baie des Veys in the summers 2000 (N=30), 2001 (N=27), 2003 (N=35) and 2004 (N=22).

A1.4 Discussion

General

The diet of harbour seals in *Baie des Veys* was based on a narrow range of fish species. Two demersal species, mullets and plaice, and one pelagic species, the garfish, represented together more than 90% of the consumed biomass. No cephalopod or crustaceans were present in the diet. However, there are several biases inherent to scat analysis (Pierce and Boyle, 1991) and the results of this study have to be seen in the light of the following limitations. *Baie des Veys* is home to only a limited number of individuals, which constitutes one of the southernmost permanent harbour seal colonies in the north-east Atlantic, and therefore gathering very large collections of samples is not possible over a realistic period of time. Scat analyses reflect the food composition during the day prior to sampling, indicates prey size ranges, and quantifies species dietary composition. Extensive literature has reported on biases associated to prey-specific differential transit times in the digestive tract and differential erosion patterns of diagnostic parts (*e.g.* Bigg and Fawcett 1985, Grellier and Hammond 2005, Yonezaki *et al.* 2003). These biases, which affect the

probability that a prey eaten be recovered and the ability to back-calculate original prey body mass, are fully acknowledged here. In spite of these limitations, the present study provides original quantitative data from a previously undocumented area, located at the southern limit of the European distribution of harbour seals. These results contribute to baseline data for the assessment of the role of the species in local ecosystems and the potential for interactions with fisheries and they allow comparisons with other sites within the north-east Atlantic range of the species.

Potential for interactions with local fisheries

Baie des Veys is subject to local fishery activities with about 20 to 40 small fishing boats using nets, longlines and pots; a few larger trawlers occasionally exploit the external part of the bay. In the summer, recreational fishing is also important. The diet of harbour seals in *Baie des Veys* is generally composed by species of no, or low, commercial value. Only plaice is limited by a quota but no fishery targets this species in this part of the Channel. Also, 90% by number of the plaice eaten by seals had estimated length lower than 27 cm, the commercial length for this species (Figure A1.3). Highly valued species targeted by professional and/or recreational fisheries such as the sea-bass, *Dicentrarchus labrax*, are absent. Hence at present, the potential for competition with local fisheries seems very limited. However, more information (*e.g.* fish abundance, patterns of fish migration, trophic links between fish species) is needed to quantify the indirect impact of both consumers (seals and fisheries) on the resources of *Baie des Veys* and the effect on the species exploited by the other, for example the co-exploitation of same preys by seals and by high commercial value species. A further step should assess spatial overlap with local fisheries by the use of telemetry data to map harbour seal foraging areas.

Geographical variations of the diet

The diet of harbour seals at *Baie des Veys* appears to differ from the diets described around the British Isles and other core areas of the North-east Atlantic. Among the three main prey species found in Normandy, only plaice has been commonly found in the species diet elsewhere. Despite their broad distribution in European coastal waters, mullets have never been reported to be of any importance in the food of the harbour seals. Garfish, a large epipelagic species, had only been found as an occasional prey in the Shetland islands

(Brown *et al.* 2001). Little is known about the biology and abundance of this latter species, but it is suggested that it would follow the migratory patterns of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* (Muus and Nielsen 1999). Thus, garfish could be locally abundant in the summer and constitute a profitable prey for seals at this season.

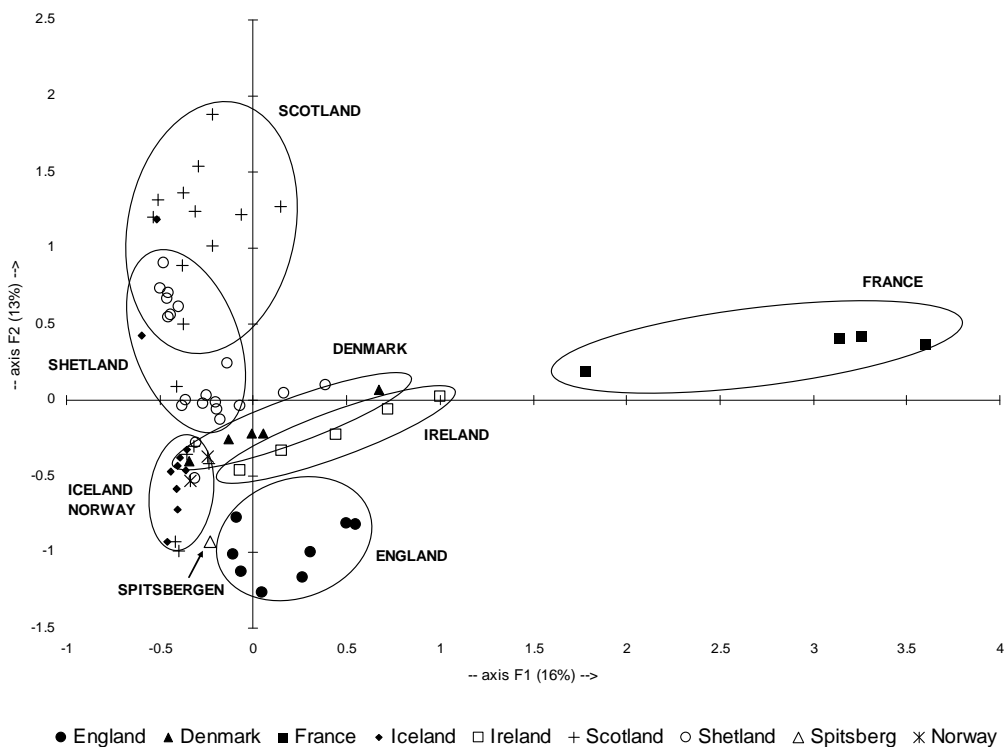


Figure A1.5. Plots of correspondence analysis from the diet composition in mass of harbour seal across its European distribution.

Ecological implications

These dietary differences could express a higher ecological plasticity in marginal populations. However, geographical and temporal variations in the diet could also imply that harbour seals are opportunistic feeders, whose diet would merely reflect prey availability around haul sites. Instead, it could be suggested that this predator could maximise its energy gain by selecting prey types. It has already been suggested some degree of prey selection in the harbour seal as some prey were shown to be overrepresented in the diet compared to their availability in the environment or, in contrary, abundant species to be absent or

underrepresented (Olsen and Bjørge 1995, Thompson *et al.* 1996). Along the same lines, fish preferences were tested with dead fish offered to seals in floating cages; seals showed preference for certain species and rejected others (Lunneryd 2001). Finally, the proximate fish composition could shape harbour seal dietary preference. Trumble and Castellini (2005) suggested that a mixed diet composed of prey with contrasted lipid and protein contents increased digestible energy intake. These results on captive seals helped interpret dietary results obtained in the wild, which generally show a mixture of fat and lean fish such as clupeids and gadids (*e.g.* Härkönen and Heide-Jorgensen 1991, Brown and Pierce 1998, Berg *et al.* 2002) or sandeels and flatfish (*e.g.* Thompson *et al.* 1996, Haukson and Bogasson 1997, Brown and Pierce 1998) or in the present study, mullet, garfish and flatfish. Hence among the fish community living around its haul-out sites, the harbour seal would appear to be opportunistic in terms of prey species taxonomic composition but fairly specialized in terms of prey species quality.

A1.5 Conclusion

The study provides the first quantitative analysis of the harbour seal diet along the French Channel coast. The results differ from all published studies from locations in the core of the species European distribution, with mullets accounting for about half of ingested prey biomass. Overall diet composition suggests low potential for interaction with fisheries. A further step for conservation purpose should be the use of telemetry data to map harbour seal foraging areas and associated predation pressure in order to assess spatial overlap with local fisheries. In terms of foraging ecology, comparing habitat and resource use by harbour seals with fish species spatial availability may help understanding possible prey selection processes.

Acknowledgments

This work was part of a larger research on the role and the conservation of the harbour seal in *Baie des Veys* and along the French Channel coast. The CRMM, *Centre de Recherche sur les Mammifères Marins*, is funded by *Ministère de l'Environnement, de l'Ecologie, du Développement Durable et de l'Aménagement du Territoire* and by *Communauté d'Agglomération de la Ville de La Rochelle*. The PhD thesis of J. Spitz is supported by the *Agence Nationale de la Recherche Technique* with a CIFRE grant. We are grateful to two anonymous referees and to Genevieve Desportes for their helpful comments which improved the manuscript.

References

- Andersen S.M., Lydersen C., Grahl-Nielsen O. & Kovacs K.M., 2004. Autumn diet of harbour seals (*Phoca vitulina*) at Prins Karls Forland, Svalbard, assessed via scat and fatty-acid analyses. *Can. J. Zool.* 82: 1230-1245.
- Beauplet G., Dubroca L., Guinet C., Cherel Y., Dabin W., Gagne C. & Hindell M., 2004. Foraging ecology of subantarctic fur seals *Arctocephalus tropicalis* breeding on Amsterdam Island: seasonal changes in relation to maternal characteristics and pup growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 273: 211-255.
- Berg I., Haug T. & Nilssen K.T., 2002. Harbour seal (*Phoca vitulina*) diet in Versterålen, north Norway. *Sarsia* 87: 451-461.
- Bigg M.A. & Fawcett I., 1985. Two biases in diet determination of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*). In: Beddington, J.R., Beverton R.J., and Lavigne, D.M. (eds.); *Marine mammals and fisheries*. Boston, USA: George Allen & Unwin, 284-291.
- Bjorge A., Bekkby T. Bakkestuen V. & Framstad E., 2002. Interactions between harbour seals, *Phoca vitulina*, and fisheries in complex coastal waters explored by combined Geographic Information System (GIS) and energetics modelling. *ICES J. Mar. Sci.* 59: 29-42.
- Brown E.G. & Pierce G.J., 1997. Diet of common seals at Mousa, Shetland, during the third quarter of 1994. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 77: 539-555.
- Brown E.G. & Pierce G.J., 1998. Monthly variation in the diet of harbour seals in inshore waters along the Southeast Shetland (UK) coastline. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 197: 275-289.
- Brown E.G., Pierce G.J., Hislop J.R.G. & Santos M.B., 2001. Interannual variation in the summer diets of Harbour seals (*Phoca vitulina*) at Mousa, Shetland (UK). *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 81: 325-337.
- Croxall J.P., 1992. Southern Ocean environmental changes: effects on seabird, seal, and whale populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 338: 319-328.
- Croxall J.P., 1993. Diet. In: Laws, R.M. (ed.); *Antartic seals : research methods and techniques*. Cambridge University Press, Cambridge, 268-290.
- Cuthill I.C. & Houston A.I., 1997. Managing time and energy. In: Krebs, J.R., and Davies, N.B. (eds.); *Behavioural ecology – An evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford, UK, 97-120.
- Elder J.F., 2006. Le phoque veau-marin (*Phoca vitulina*, Linné, 1758) en baie des Veys (Manche, France). *Bull. Soc. Linn. Nor.* 119: 113-120.
- Grellier K. & Hammond P.S., 2005. Feeding method affects otolith digestion in captive gray seals: Implications for diet composition estimation. *Mar. Mam. Sci.* 21: 296-306.
- Hall A.J., Watkins J. & Hammond P.S., 1998. Seasonal variation in the diet of harbour seals in the south-western North Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 170: 269-281.
- Hammond P.S., McConnell B.J. & Fedak M.A., 1993. Grey seals off the east coast of Britain: distribution and movements at sea. *Symp. Zool. Soc. London* 66: 211-224.
- Härkönen T., 1986. *Guide to the otoliths of the bony fishes of the northeast Atlantic*. Danbiu ApS., Hellerup.
- Härkönen T., 1987. Seasonal and regional variations in the feeding habits of the harbour seal, *Phoca vitulina*, in the Skagerrak and the Kattegat. *J. Zool.* 213: 535-543.

- Härkönen T.J. & Heide-Jorgensen M.P., 1991. The harbour seal *Phoca vitulina* as a predator in the Skagerrak. *Ophelia* 34: 191-207.
- Harwood J. & Croxall J.P., 1998. The assessment of competition between seals and commercial fisheries in the North Sea and the Antarctic. *Mar. Mam. Sci.* 4: 13-33.
- Hauksson E. & Bogason V., 1997. Comparative feeding of grey (*Halichoerus grypus*) and common seals (*Phoca vitulina*) in coastal waters of Iceland, with a note on the diet of hooded (*Cystophora cristata*) and harp seals (*Phoca groenlandica*). *J. North. Atl. Fish. Sci.* 22: 125–135.
- Heino M. & Godø O.R., 2002. Fisheries-induced selection pressures in the context of sustainable fisheries. *Bull. Mar. Sci.* 70: 639-656.
- Ihaka R. & Gentleman R., 1996. R: a language for data analysis and graphics. *J. Comp. Graph. Stat.* 5: 299-314.
- Komers P.E., 1997. Behavioural plasticity in variable environments. *Can. J. Zool.* 75: 161-169.
- Lunn N.J., Boyd I.L. & Croxall J.P., 1993. Factors affecting the growth rate and mass at weaning of Antarctic fur seals at Bird Island, South Georgia. *J. Mammal.* 74: 908–919.
- Lunneryd S.G., 2001. Fish preference by the harbour seal (*Phoca vitulina*), with implications for the control of damage to fishing gear. *ICES J. Mar. Sci.* 58: 824-829.
- Muus B.J. & Nielsen J.G., 1999. *Sea fish*. Scandinavian Fishing Year Book, Hedehusene.
- Olsen M. & Bjerrre A., 1995. Seasonal and regional variations in the diet of harbour seals in Norwegian waters. In: Blix AS, Wallee L, Ultang Ø (eds.); *Whales, seals, fish and man*. Elsevier Science B.V., Amsterdam, 271-285.
- Pierce G.J. & Boyle P.R., 1991. A review of methods for diet analysis in piscivorous marine mammals. *Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev.* 29: 409–486.
- Pierce G.J. & Santos M.B., 2003. Diet of harbour seals (*Phoca vitulina*) in Mull and Skye (Inner Hebrides, western Scotland). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 83: 647-650.
- Pierce G.J., Thompson P.M., Miller A., Diack J.S.W., Miller D. & Boyle P.R., 1991. Seasonal variation in the diet of common seals (*Phoca vitulina*) in the Moray Firth area of Scotland. *J. Zool.* 223: 641-652.
- Reynolds J.C. & Aebischer N.J., 1991. Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critique, with recommendations, based on a study of the Fox *Vulpes vulpes*. *Mammal Rev.* 21: 97-122.
- Ridoux V., Spitz J., Vincent C. & Walton M.J., 2007. Grey seal diet at the southern limit of its European distribution: combining dietary analyses and fatty acid profiles. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 87: 255-264.
- Thompson P.M., Pierce G.J., Hislop J.R.G., Miller D. & Diack J.S.W., 1991. Winter foraging by harbour seals (*Phoca vitulina*) in relation to food availability in the inner Moray Firths, N.E. Scotland. *J. Anim. Ecol.* 60: 283-294.
- Thompson P.M., Tollit D.J., Greenstreet S.P.R., Mackay A. & Corpe H.M., 1996. Between-year variations in diet and behaviour of harbour seals, *Phoca vitulina*, in the Moray Firth: causes and consequences. In: Greenstreet, S.P.R., and Tasker, M.L. (eds.); *Aquatic predators and their prey*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 44-52.
- Tollit D.J. & Thompson P.M., 1996. Seasonal and between year variations in the diet of harbour seals in the Moray Firth, Scotland. *Can. J. Zool.* 74: 1110-1121.

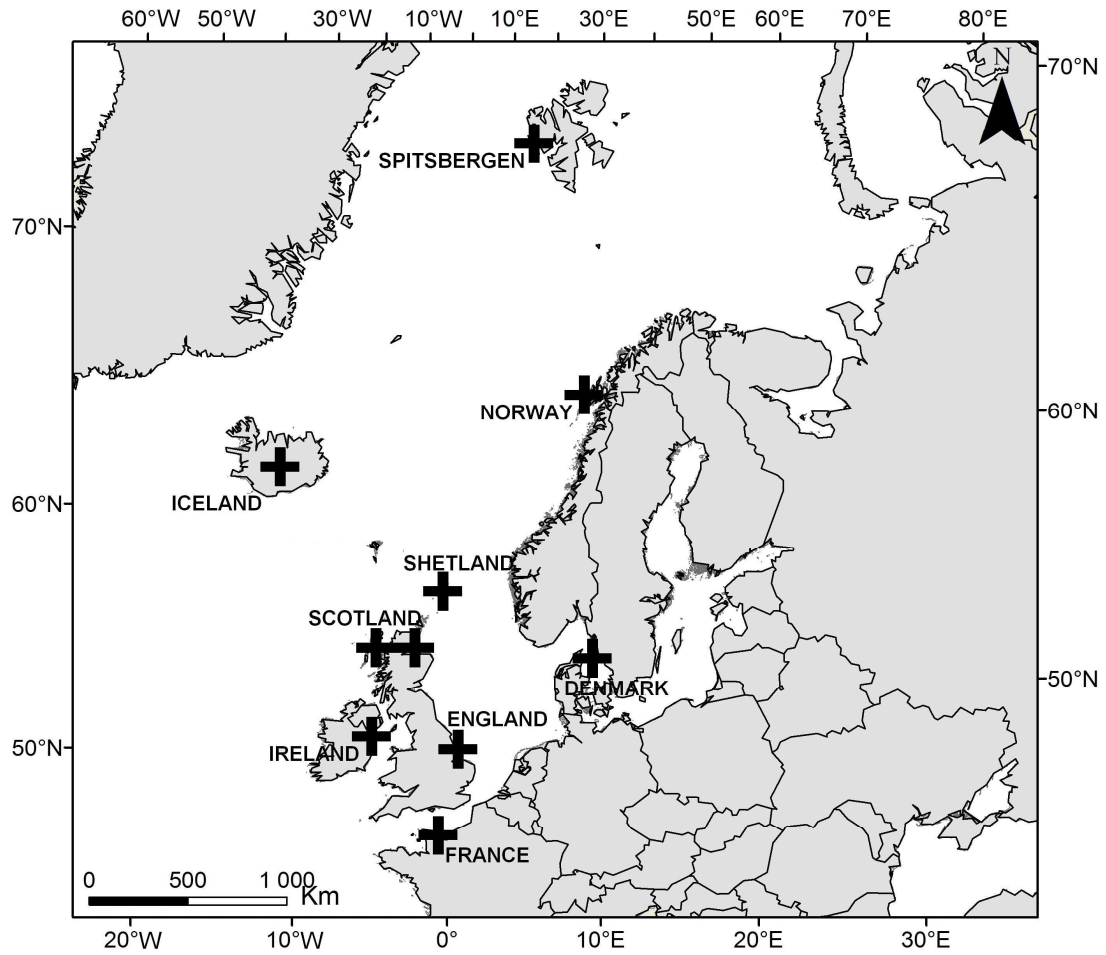
- Tollit D.J., Black A.D., Thompson P.M., Mackay A., Corpe H.M., Wilson B., van Parijs S.M., Grellier K. & Parlane S., 1998. Variations in harbour seal *Phoca vitulina* diet and dive depths in relation to foraging habitat. *J. Zool.* 244: 209–222.
- Trumble S.J. & Castellini M.A., 2005. Diet mixing in an aquatic carnivore, the harbour seal. *Can. J. Zool.* 83: 851-859.
- Vincent C., Fedak M.A., McConnell B.J., Meynier L., Saint-Jean C. & Ridoux V., 2005. Status and conservation of grey seal, *Halichoerus grypus*, in France. *Biol. Cons.* 126: 62–73.
- Wilson S.C., Pierce G.J., Higgins C.M. & Armstrong M.J., 2002. Diet of the harbour seals *Phoca vitulina* of Dundrum Bay, north-east Ireland. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 82: 1009-1018.
- Womble J.N. & Sigler, M.F., 2006. Seasonal availability of abundant, energy-rich prey influences the abundance and diet of a marine predator, the Steller sea lion *Eumetopias jubatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 325: 281-293.
- Yonezaki S., Kiyota M., Baba N., Koidi T. & Takemura A., 2003. Size distribution of the hard remains of prey in the digestive track of northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) and related biases in diet estimation by scat analysis. *Mammal Study* 28: 97–102.

Appendix A1.1. continued

Reference	Country	Locality	Year	Period	Ref.	Diet composition																					
						Gadidae	Osmeridae	Clupeidae	Scombridae	Belontiidae	Carangidae	Mugilidae	Anarhichidae	Ammodytidae	Cottidae	Callionymidae	Gobiidae	Zoarcidae	Scorpaenidae	Pleuronectidae	Scophthalmidae	Soleidae	Others	Species	Cephalopdos		
Wilson et al., 2002	Ireland	Dundrum Bay	1995	All	p	15	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	76	0	0	3	0
Wilson et al., 2002	Ireland	Dundrum Bay	1996	All	p	52	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	34	0	0	9	0
Wilson et al., 2002	Ireland	Dundrum Bay	2000	All	p	77	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0	6	0
Wilson et al., 2002	Ireland	Dundrum Bay	1995	All	p	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	96	0	0	1	0
Wilson et al., 2002	Ireland	Dundrum Bay	2000	All	p	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	55	0	0	5	0
Hall et al., 1998	Britain	The Wash	1990	Aut	q	61	0	1	0	0	0	0	0	0	3	9	3	6	0	0	0	8	0	6	4	0	
Hall et al., 1998	Britain	The Wash	1991	Win	q	48	0	3	0	0	0	0	0	0	1	4	0	37	0	0	0	4	0	2	2	0	
Hall et al., 1998	Britain	The Wash	1991	Spr	q	17	0	0	0	0	0	0	0	4	2	23	9	0	0	0	11	0	14	22	0		
Hall et al., 1998	Britain	The Wash	1991	Sum	q	29	0	0	0	0	0	0	0	4	1	38	2	0	0	0	20	0	3	3	0		
Hall et al., 1998	Britain	The Wash	1991	Aut	q	57	0	1	0	0	0	0	0	1	24	2	6	0	0	0	4	0	5	1	0		
Hall et al., 1998	Britain	The Wash	1992	Win	q	41	0	1	0	0	0	0	0	1	5	4	28	0	0	0	3	0	16	2	0		
Hall et al., 1998	Britain	The Wash	1992	Spr	q	29	0	0	0	0	0	0	0	3	6	17	9	0	0	0	8	0	24	5	0		
Hall et al., 1998	Britain	The Wash	1992	Sum	q	18	0	0	0	0	0	0	0	3	3	26	11	0	0	0	32	0	4	4	0		
This study	France	Baie des Veys	2000	Sum	r	1	0	0	0	18	0	54	0	0	0	2	0	0	0	0	25	0	0	0	0		
This study	France	Baie des Veys	2001	Sum	r	0	0	0	0	23	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	2	0	0		
This study	France	Baie des Veys	2003	Sum	r	2	0	0	0	8	0	65	0	0	0	8	0	0	0	15	0	0	1	0			
This study	France	Baie des Veys	2004	Sum	r	1	0	0	0	40	1	14	0	5	0	4	0	0	0	33	0	1	0	0			

Period – All: all the year; Sum: summer; Aut: autumn; Win: winter; Spr: spring; Jan to Dec: January to December / **Réf.** – a: Anderson et al 2004; b: Haukson and Bogasson 1997; c: Berg et al. 2002; d: Bjorge et al. 2002; e: Härkönen and Heide-Jorgensen 1991; f: Härkönen 1987; g: Brown and Pierce 1997; h: Brown and Pierce 1998; i: Brown et al. 2001; j: Pierce and Santos 2003; k: Thompson et al. 1991; l: Thompson et al. 1996; m: Tollit and Thompson 1996; n: Tollit et al. 1998; o: Pierce et al. 1991; p: Wilson et al. 2002; q: Hall et al. 1998; r: Spitz et al. 2009 (this study).

Appendix A1.2. Map of the localisation of the used studies to provide the CAs.



SCOTLAND gathers Scotland main land and Hebrides islands, Shetland islands at more northern latitude were isolated

ANNEXE 2

PREY PREFERENCES AND FORAGING NICHE SEGREGATION AMONG THE COMMUNITY OF DEEP- DIVING ODONTOCETES FROM THE BAY OF BISCAY, NORTHEAST ATLANTIC

Spitz J., Chérel Y., Bertin S., Kiszka J., Dewez A. & Ridoux V.

Deep Sea Research Part I

Soumis



ANNEXE 2. PREY PREFERENCES AND FORAGING NICHE SEGREGATION AMONG THE COMMUNITY OF DEEP-DIVING ODONTOCETES FROM THE BAY OF BISCAY, NORTHEAST ATLANTIC.

Abstract

Long-finned pilot whales (*Globicephala melas*), Risso's dolphins (*Grampus griseus*), melon-headed whales (*Peponocephala electra*), Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*), Sowerby's beaked whales (*Mesoplodon bidens*), northern bottlenose whale (*Hyperoodon ampullatus*), sperm whales (*Physeter macrocephalus*), dwarf sperm whales (*Kogia sima*) and pygmy sperm whales (*Kogia breviceps*) make up the impressive community of deep-diving odontocetes occurring off the Bay of Biscay in the northeast Atlantic. The ecology of these toothed cetaceans is worldwide poorly documented. The present study aimed to describe their prey preferences from stomach content analysis and to evaluate resource partitioning within the assemblage. The foraging strategies, inferred from prey characteristics, were discussed at both the trophic and spatial dimensions. The majority of the studied species appeared to be mostly teutophageous. Fish was an important food source for the Sowerby's beaked whale and, to a lesser extent, for the melon-headed whale. Both prey and foraging habitats appeared to be the main segregated mechanisms within the community. At the spatial scale, either pelagic oceanic or demersal neritic habitats were exploited by toothed whales in the Bay of Biscay, with only the long-finned pilot whale foraging in the two habitats. Whales segregated also by both their prey type and prey size. Substantial dietary overlaps occurred only with cetacean species that are at the limit of their geographic distribution. Finally, with more than 14,000 identified cephalopods from 39 species, the present study highlights also the poorly known cephalopod community off the Bay of Biscay using top predators as biological samplers.

Keywords: marine top predators; toothed whales; cephalopods; diet; community

A2.1 Introduction

The observed diet for a given predator is a combination of resource availability and foraging strategies. Foraging strategies are constrained by energy requirements and are associated to foraging costs and benefits. The success of foraging strategies for a predator is linked to limitation in the predator's physiological, morphological or social functioning. Hence, prey composition in the diet of a given predator results from different evolutive processes, which shaped predator's characteristics. Since resource partitioning allows coexistence of predators, inter-specific competition for food is probably a major process in the establishment of different foraging strategies among predators (Roughgarden, 1976).

Description of the different dimensions of the ecological niche allows estimating the degree of overlap *versus* segregation between species (Pianka, 1974). The foraging niche, which can help assessing resource partitioning among different predators, has three major dimensions: the trophic (prey characteristics), spatial (both on horizontal and vertical scales) and temporal dimensions (from diel activity patterns to yearly migratory cycles). In marine top predator ecology, the study of these dimensions would provide important advances in the understanding of ecosystem functioning. For example, in the southwest Indian Ocean, the oceanic island Mayotte is characterized by a high odontocete diversity (Kiszka *et al.*, 2007a). The existence of resource partitioning among co-occurring tropical dolphins around this island was revealed by analyzing ecological tracers (carbon and nitrogen stable isotopes) from skin and blubber biopsies. Results suggest some fine-scale mechanisms of segregation in the species foraging habitats and trophic levels (Gross *et al.*, 2009). In the northeast Atlantic, a broad community of large fish and delphinids exploit oceanic pelagic ecosystems. Dietary investigations highlighted segregating mechanisms along several dimensions of the foraging niche: prey composition, prey size and diurnal activity, thus suggesting that energy requirements would shape predator foraging strategies (Pusineri *et al.*, 2008).

The Bay of Biscay in the eastern North Atlantic is a contrasted marine area with an oceanic domain, a continental slope indented by numerous canyons and a continental shelf, which extends more than 200 km offshore in the north of the Bay and only 10 km in the south. The Bay supports a rich cetacean fauna and the slope seems to be an important foraging area for many species, especially medium to large odontocetes such as sperm whales (*Physeter macrocephalus*), long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) and a

variety of beaked whales (Kiszka *et al.*, 2007b). These toothed whales are often referred to as squid-eating deep-divers but, in general, their ecology is poorly documented around the world. All these species co-occur in the Bay of Biscay, suggesting some fine-scale segregation processes within the community. We hypothesized that each species occupies its own foraging niche and that overlap is limited. Therefore, the aims of this work are first the description of prey compositions of 9 species of medium to large odontocetes from stomach content analysis and second, the estimation of dietary segregation among this community of deep-diving odontocetes. Finally, by using prey characteristics rather than prey taxonomy as descriptors, the foraging strategies of each predator will be discussed along both the spatial (horizontal and vertical foraging habitat) and trophic dimensions (prey type, prey quality and prey size).

A2.2 Materials and methods

Sampling

Strandings were examined by members of the French Stranding Scheme established nationally since 1972; this monitoring effort depends substantially on volunteer involvement. Stranded animals were measured, sexed, and, after necropsy, stomach contents were stored deep-frozen (-20°C) in polythene bags until further analyses.

A total of 41 stomach contents of adult deep diving odontocetes were collected between 1993 and 2009 (Table A2.1), including 9 species from 4 families (Delphinidae, Ziphiidae, Physeteridae and Kogiidae): 11 long-finned pilot whales (*Globicephala melas*), 2 Risso's dolphins (*Grampus griseus*), 2 melon-headed whales (*Peponocephala electra*), 10 Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*), 3 Sowerby's beaked whales (*Mesoplodon bidens*), 1 northern bottlenose whale (*Hyperoodon ampullatus*), 3 sperm whales (*Physeter macrocephalus*), 1 dwarf sperm whale (*Kogia sima*) and 8 pygmy sperm whales (*Kogia breviceps*). Melon-headed whales and dwarf sperm whale were vagrants from tropical waters, and the northern bottlenose whale a vagrant from sub-polar regions as suggested by long-term stranding monitoring on the French coast which recorded less than 10 stranding events for these species since 1970 (*Centre de Recherche sur les Mammifères Marins*,

unpublished data). All the other 7 species, frequently observed by the French Stranding Scheme, are considered as regular members of the deep-diving odontocete assemblage from the Bay of Biscay. For the pygmy sperm-whale, the present work compiles at species-level dietary analyses from 7 specimens that were individually published in a review paper (Santos *et al.* 2006), plus data from one recently stranded individual.

Sample analysis

Sample analysis followed a general procedure that is now standard for marine top predators (*e.g.* Cherel *et al.*, 2000; Ridoux, 1994; Spitz *et al.*, 2006). Food remains found in stomachs of stranded odontocetes were constituted mainly of accumulated undigested materials. Diagnostic hard parts – fish otoliths and cephalopod beaks – were sorted from the samples and stored dry (fish bones and otoliths) or in 70% ethanol (cephalopod beaks). Food items were identified to the lowest taxonomic level by using published guides (Clarke, 1986; Härkönen, 1986; Xavier and Cherel, 2009) and our reference collection. The number of individuals for each species was estimated from the maximum number of lower or upper beaks identified for each cephalopod species, and from half the number of otoliths for each fish species. Standard measurements of lower beaks and otoliths were taken using a digital vernier calliper (± 0.02 mm). A random sub-sample of up to 200 diagnostic hard parts per prey species per stomach sample was measured. Cephalopod dorsal mantle length (DML), fish standard length (SL) and prey body mass were back-calculated by using allometric equations (Clarke, 1986; Lu and Ickeringill, 2002; Santos *et al.*, 2002; authors' unpublished data). The dietary importance of each prey taxon was described by its percentages by number (%N) and by reconstructed biomass (%M). Percentage by number was calculated as the relative number of individuals of a given taxon found in all the samples. Percentage by biomass was calculated as the average estimated body mass multiplied by the number of individuals of a given taxon in each sample; values from all the samples were then summed and the percentage was calculated relative to the whole biomass of all prey found in all the samples.

Table A2.1. Summary of deep-diving odontocetes stranding data in the Bay of Biscay available for dietary analysis.

Species	Sexe	Length (cm)	Date	Observers
Long-finned pilot whales	male	258	28 December 1994	CRMM
	male	490	18 April 1998	CRMM
	male	578	18 April 1999	CRMM
	female	295	17 December 1999	CRMM
	female	469	13 April 2001	CRMM / J. Vimpere / O. Dian
	male	200	4 March 2003	GEFMA
	male	371	1 May 2005	CRMM / J. Vimpere
	male	540	27 June 2007	CRMM / J. Cloutour
	male	596	11 February 2009	ONCFS
	male	376	11 March 2009	CRMM
	male	211	3 July 1993	GERDAU
Risso's dolphins	female	170	17 June 1993	GERDAU
	female	320	6 May 2009	AL LARK
Melon headed whales	male	243	29 August 2003	CRMM / G. Anselme / J.R. Meslin
	male	244	15 October 2008	CRMM / LPO
Cuvier's beaked whales	male	333	30 November 1998	GEFMA
	male	465	30 January 1999	CRMM
	female	590	26 November 2002	CRMM / J. Pourreau
	male	460	10 January 2007	CRMM / J.J. Boubert / R. Mirtain
	male	600	1 March 2007	CRMM / J.R. Meslin / G. Zieback
	male	590	31 March 2007	CRMM / GEFMA / G. Gautier
	female	545	24 December 2007	CRMM / MR Dian / J. Vimpere / P. Lamy
	male	540	18 January 2008	CRMM / C. Anselme
	female	420	21 January 2008	CRMM / C. Anselme
	male	554	7 March 2008	CRMM / ONCFS / J.J. Boubert
female	600	20 April 2008	CRMM / C. Anselme	
Sowerby's beaked whales	male	316	29 May 2007	GEFMA / CRMM
	male	370	19 September 2008	CRMM / J.R. Meslin
	male	395	20 September 2008	CRMM / O. Dian / J. Cloutour
Northern bottlenose beaked whales	female	610	2 August 2009	G. Gautier / G. Cabassut
Sperm whales	male	1095	23 December 2001	CRMM / GEFMA / MARIN
	male	1045	23 December 2001	CRMM / GEFMA / MARIN
	male	1050	23 December 2001	CRMM / GEFMA / MARIN
Pygmy sperm whales	female	185	3 February 1984	CRMM
	male	225	29 August 1986	CRMM
	female	213	30 December 1989	CRMM
	male	160	11 December 1990	CRMM
	male	275	8 March 1993	CRMM
	male	200	7 December 1999	CRMM / J.J. Boubert
	male	211	28 December 2001	CRMM
	male	167	17 January 2008	CRMM / ONF / ONCFS
Dwarf sperm whales	female	175	15 November 1999	CRMM

Niche segregation

The dietary overlap by number or by mass (O_n and O_m , respectively) within the odontocete assemblage was calculated using the Pianka index, which varies from 0 (no overlap) to 1 (complete overlap):

$$O = \frac{\sum p_{iA} p_{iB}}{\sqrt{\sum p_{iA}^2 \sum p_{iB}^2}}$$

where p_{iA} is the percentage by number or by mass of the prey i found in the diet of predator A and p_{iB} is the percentage by number or by mass of the prey i found in the diet of predator B. The segregation was considered substantial when overlap values were < 0.4 (Ross, 1986).

The non-parametric Mann-Whitney test was used to compare prey size distributions (significance level of $p=0.05$). Calculations were computed by using the R software (Ihaka and Gentleman, 1996). Prey characteristics, such as habitat or quality, which were used to describe the species foraging strategies were derived from the literature (e.g. Guerra, 1992; Quéro *et al.*, 2003; Spitz *et al.*, 2010b).

A2.3 Results

Long-finned pilot whale

The diet was mostly composed of small cephalopods (Table A2.2). A total of 2986 individual prey were found, which accounted for a total reconstructed biomass of about 33 kg. The diet was dominated by benthic octopods (% reconstructed biomass 31.9%M, estimated mean mantle length 114 ± 16 mm), and the oceanic squids *Galiteuthis armata* (27.3%M; 111 ± 25 mm) and *Todarodes sagittatus* (12.4%M; 255 ± 78 mm). Two other squids account for a significant part of the diet in terms of ingested biomass: *Gonatus steenstrupi* (6.5%M; 113 ± 26 mm) and *Histioteuthis bonnellii bonnellii* (5.8%M; 203 ± 29 mm). Finally, salps were occasionally fed in large quantities (6.1%M), as limited amounts of various fish species (mainly small pelagic fish).

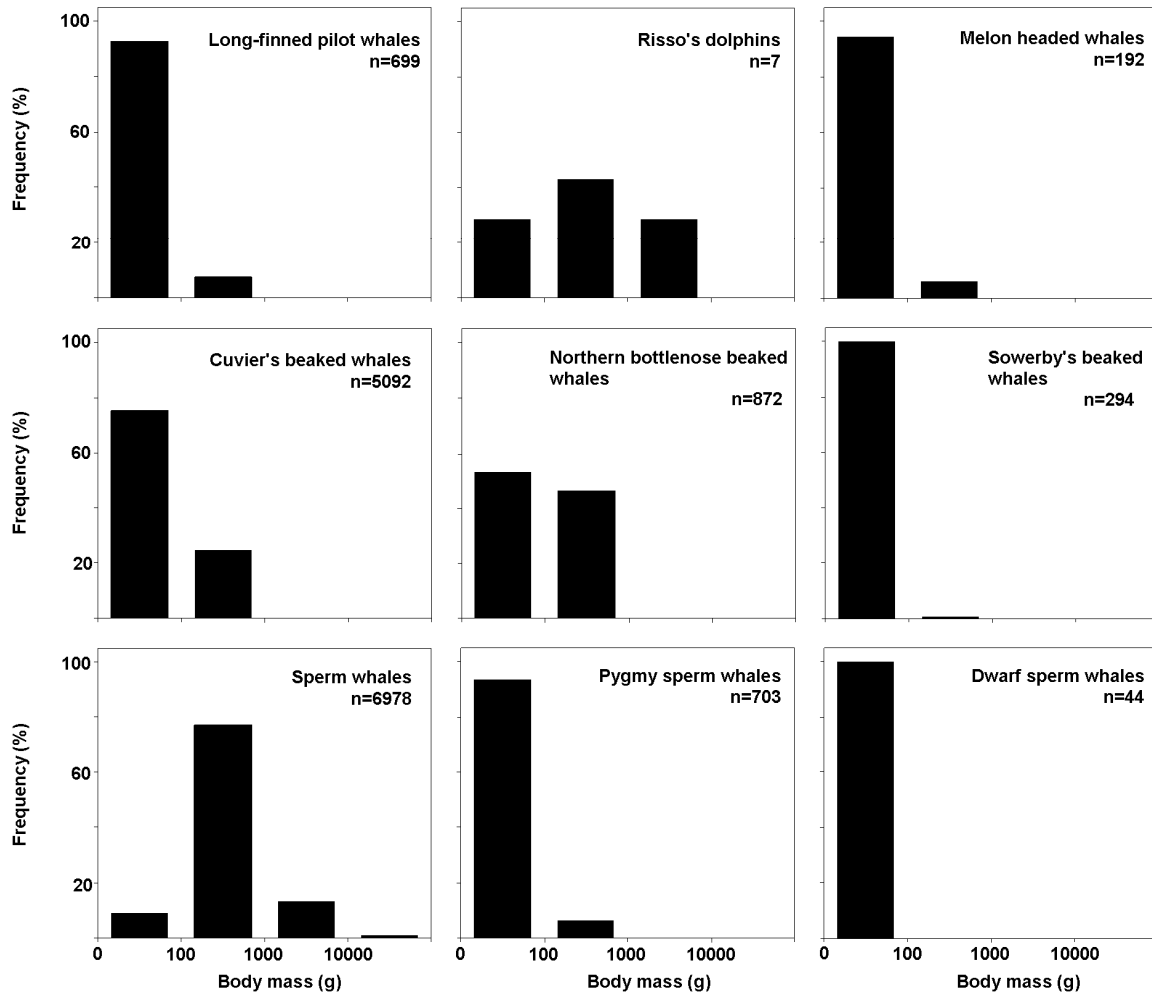


Figure A2.1. Frequency distribution of body mass (g) of prey eaten by deep-diving odontocetes in the Bay of Biscay.

Risso's dolphin

A small quantity of salps together with remains from seven cephalopods was recovered from the 2 stomach contents. *Sepia* spp. (mainly *S. officinalis*, 93.9%M; 157±72 mm) and benthic octopods (5.3%M; 108 mm) were identified for a total reconstructed biomass of 5 kg. The size distribution showed a large range of cephalopod sizes (Figure A2.1).

Melon-headed whale

One hundred and ninety two prey items were identified, thus representing 4 kg of reconstructed biomass. They were mainly composed of small cephalopods, with significant amounts of fish as well. *Sepia* spp. (mainly *S. officinalis*) was the dominant prey species and

reached 43.6%M (125±31 mm). Ommastrephid squids (*Illex coindetii* and/or *Todaropsis eblanae*) ranked second (26.4%M; 100±14 mm). Another squid, *Loligo vulgaris / forbesi* represented a significant part of the diet (9.9%M, 133±45 mm). Finally, gadiform fish, mainly *Trisopterus luscus / minutus* (11.3%M; 72±27 mm) and *Merluccius merluccius* (5.0%M; 107±51 mm) were identified as important prey for the melon-headed whales.

Cuvier's beaked whale

The diet of the Cuvier's beaked whales was composed of small to medium cephalopods, but a few fish and salp remains were also found. A total of 5092 individual prey were recovered, which accounted for a total reconstructed biomass of about 408 kg. Cranchiid squids accounted for half of the reconstructed biomass, with mainly *Teuthowenia megalops* (32.3%M; 212±33 mm), *Galiteuthis armata* (14.4%M; 242±24 mm) and *Megalocranchia* sp. (3.5%M; 275±65 mm). Histioteuthid squids ranked second, with *Histioteuthis reversa* (25.1%M; 44±4 mm) and *H. bonnellii bonnellii* (10.7%M; 88±44 mm). Finally, the gonatid *Gonatus steenstrupi* also reached a significant part of the diet (11.4%M; 225±29 mm).

Sowerby's beaked whale

Small fish dominated the 294 prey found in the stomach contents of Sowerby's beaked whales. Four species of gadids were identified, with *Trisopterus luscus / minutus* (31.0%M; 71±14 mm) and *Micromesistius poutassou* (16.7%M; 155±60 mm) being the most important species. The hake *Merluccius merluccius* was another major fish prey (27.1%M; 111±57 mm). Finally cuttlefish species, *Sepia* spp. (18.5%M; 57±23 mm), held a significant part of the diet. The total reconstructed biomass was estimated at about 1.6 kg.

Table A2.2. Diet composition in frequency by number (%N) and reconstructed biomass (%M) of deep-diving odontocetes in the Bay of Biscay.

	Long-finned pilot whales		Risso's dolphins		Melon headed whales		Cuvier's beaked whales		Sowerby's beaked whales		Northern bottlenose beaked whale		Sperm whales		Pygmy sperm whales		Dwarf sperm whales	
	%N	%M	%N	%M	%N	%M	%N	%M	%N	%M	%N	%M	%N	%M	%N	%M	%N	%M
CEPHALOPODS																		
<i>Sepia</i> spp.	0.6	0.1	85.7	93.9	4.7	43.6			7.8	18.5								
Und. Sepiolidae					18.2	0.0												
<i>Alloteuthis</i> spp.					1.0	0.0												
<i>Loligo</i> spp.	0.4	3.0			2.6	9.9									0.3	0.7		
<i>Chtenopteryx sicula</i>															0.1	0.1		
<i>Ancistroleirus lesueurii</i>	0.1	1.5											0.9	0.5				
<i>Octopoteuthis</i> sp.													1.5	0.7				
"Giant" <i>Octopoteuthis</i>													0.1	0.2				
<i>Taningia danae</i>													0.3	5.4				
<i>Ancistroleuthis lichtensteini</i>							0.1	0.3					0.3	0.2				
<i>Moroteuthis / Onykia</i>																		
<i>Cycloteuthis akimushkini</i>													0.1	0.2				
<i>Gonatus steenstrupi</i>	7.2	6.5					4.7	14.4					14.5	2.9	0.3	1.0		
<i>Lepidoteuthis grimaldii</i>													0.6	6.2				
<i>Pholidoteuthis bochmai</i>													0.1	0.2				
<i>Architeuthis dux</i>													0.3	5.7				
<i>Histioteuthis bonnellii</i>	0.3	5.8					4.0	10.7					49.5	49.3				
<i>Histioteuthis arcturii</i>													16.3	8.8				
<i>Histioteuthis corona</i>															1.8	4.5		
<i>Histioteuthis meleagroteuthis</i>													0.1	0.0	0.7	0.7		
<i>Histioteuthis reversa</i>	6.6	2.3					44.7	25.1					4.6	0.4	79.2	73.0	100	100
<i>Brachioleuthis rissei</i>	0.7	0.0					1.1	0.1							0.3	0.1		
<i>Todarodes sagittatus</i>	5.3	12.4					0.2	0.7					0.6	0.4	2.3	8.6		
Und. Ommastrephidae					7.8	26.4									0.7	0.9		
<i>Chiroteuthis veranyi</i>							0.1	0.0					0.1	0.0	0.6	0.3		
<i>Chiroteuthis</i> sp.1													0.3	0.0	1.0	2.3		
<i>Chiroteuthis</i> sp.2															0.1	0.4		
<i>Mastigoteuthis</i> A (Imbert)	0.1	0.3					0.1	0.1					0.2	0.0				
<i>Mastigoteuthis schmidtii</i>															1.0	1.0		
<i>Teutowenia megalops</i>	0.4	0.0					29.1	32.2				98.7	93.6	3.2	0.4	0.6	0.8	
<i>Galliteuthis armata</i>	71.7	27.3					7.7	11.4						3.6	0.8	0.3	1.3	
<i>Taonius pavo</i>							1.0	1.1						0.4	0.0	1.3	1.1	
<i>Megalocranchia</i> sp. 1							3.4	3.5						0.6	0.2			
<i>Megalocranchia</i> sp. 2														0.1	0.0			
<i>Vampyroteuthis infernalis</i>							0.1	0.0						0.2	0.2			
<i>Stauroteuthis syrtensis</i>												1.3	6.4					
Und. Octopodidae	4.6	31.9	14.3	5.3														
<i>Haliphron atlanticus</i>							0.1	0.1						1.5	17.2			
FISH																		
<i>Chauliodus sloani</i>							0.4	0.2										
<i>Notoscopelus kroeyeri</i>									0.3	1.0					0.1	0.1		
<i>Conger conger</i>	0.1	0.2																
<i>Sardina pilchardus</i>	0.1	0.3																
<i>Scomber scombrus</i>	0.1	0.2																
<i>Micromesistius poutassou</i>	0.1	0.2			2.6	2.4	0.3	0.1	3.7	16.7					2.1	1.0		
<i>Merlangius merlangus</i>									0.7	4.9					0.6	0.4		
<i>Trisopterus spp</i>	0.1	0.0			54.2	11.3			76.5	31.0								
<i>Gadiculus argenteus</i>									0.3	0.2								
<i>Trachurus trachurus</i>	1.1	1.6																
<i>Merluccius merluccius</i>	0.1	0.1			6.8	5.0			7.8	27.1					0.3	0.1		
Und. Pleuronectidae					2.1	1.4												
Fish I							0.1	0.0										
Und. fish									2.0	0.0					0.3	0.0		
OTHERS INVERTEBRATES																		
Und. shrimp															0.4	0.1		
<i>Polybius</i> spp.									0.7	0.0					5.1	0.7		
<i>Salps</i>		6.1		0.8				0.1										

Northern bottlenose whale

The single stomach of northern bottlenose whale contained 872 cephalopods from two different species that represented 86 kg of ingested biomass. The most abundant species was by far the cranchiid *Teuthowenia megalops*, which accounted for 93.6%M of the diet. The other species was the oceanic octopod *Stauroteuthis syrtensis*. Prey size distribution was a balanced mixture of small- and medium-sized cephalopods (Figure A2.1).

Sperm whale

Only cephalopod remains were recovered from the stomachs of sperm whales. A total of 6978 individuals were found. They accounted for a total reconstructed biomass of more than 5 tons. With 26 different cephalopod species, the diet of sperm whales was highly diversified. However, one species, *Histioteuthis bonnellii bonnellii*, dominated the diet, with about 50% of the total reconstructed biomass (178±37 mm). Another histoteuthid squid, *H. arcturii* was also a significant prey (8.8%M; 136±18 mm). The giant octopod *Haliphron atlanticus* ranked second (17.2%M). Finally, large and giant squids represented a significant part of the diet of the sperm whales, with three important species: *Lepidoteuthis grimaldii* (6.2%M), *Taningia danae* (5.4%M) and *Architeuthis dux* (5.7%M). The largest prey belonged to the latter species, with an estimated dorsal mantle length of 1.5 m for a 46 kg body mass. All other cephalopod species accounted for a much lower fraction of the diet by mass.

Pygmy sperm whale

The diet was mostly composed of small cephalopods, with limited amounts of fish and crustaceans as well. A total of 698 individual prey were found, which accounted for a total reconstructed biomass of about 26 kg. Despite a large prey diversity (18 cephalopods species, 4 fish and 2 crustaceans), one species, *Histioteuthis reversa*, accounted for 73.3%M (36±10 mm) of the diet. Another histoteuthid squid, *H. corona*, made up a significant proportion of the diet (4.5%M; 62±14 mm). Finally, the ommastrephid squid *Todarodes sagittatus* was also a significant item (8.6%M; 85±15 mm).

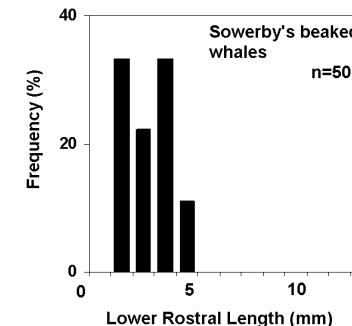
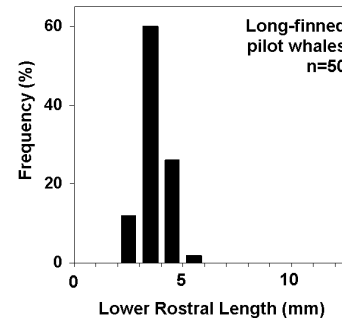
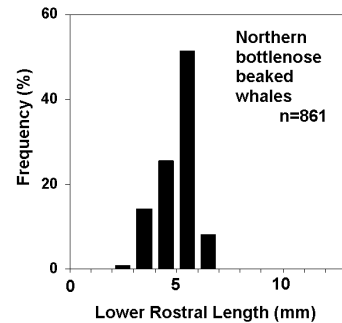
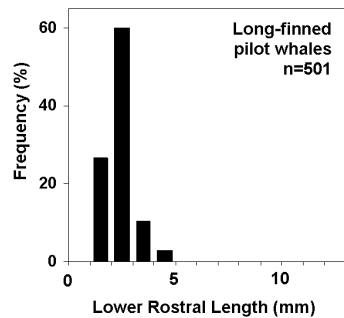
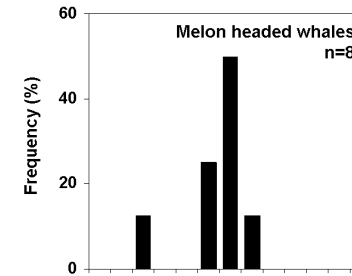
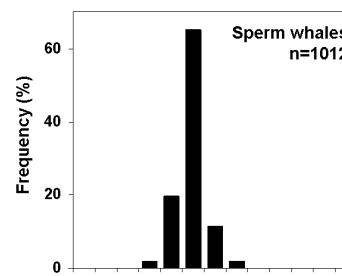
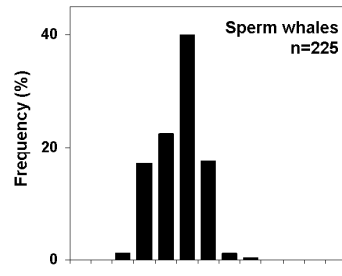
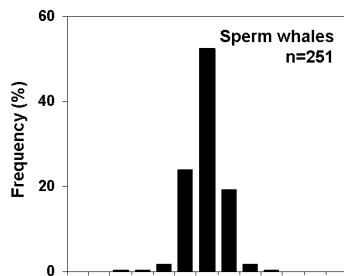
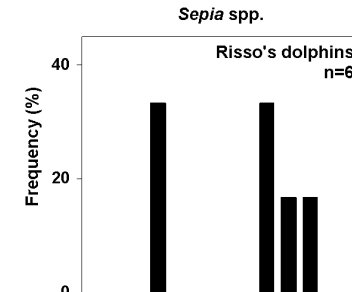
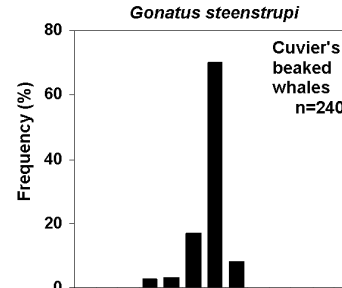
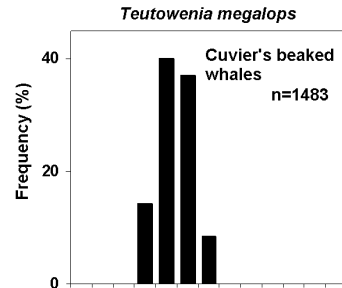
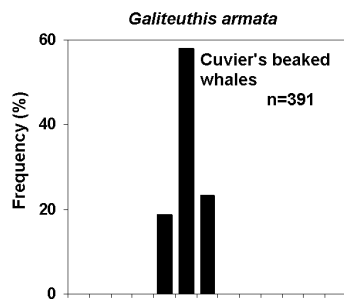


Figure A2.2. Frequency distributions of LRL (mm) of *Galiteuthis armata* eaten by deep-diving odontocetes in the Bay of Biscay.

Figure A2.3. Frequency distributions of LRL (mm) of *Teutowenia megalops* eaten by deep-diving odontocetes in the Bay of Biscay.

Figure A2.4. Frequency distributions of LRL (mm) of *Gonatus steenstrupi* eaten by deep-diving odontocetes in the Bay of Biscay.

Figure A2.8. Frequency distributions of LRL (mm) of *Sepia* spp. eaten by deep-diving odontocetes in the Bay of Biscay.

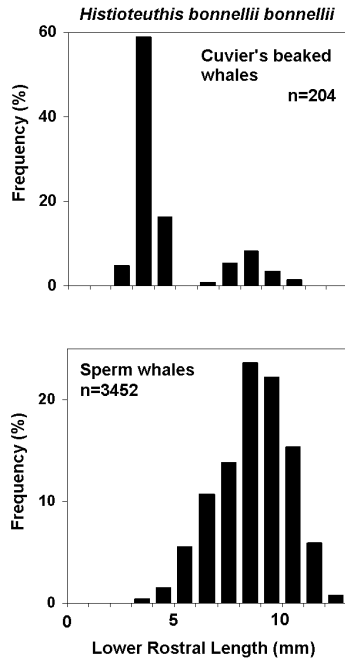


Figure A2.5. Frequency distributions of LRL (mm) of *Histioteuthis bonnellii bonnellii* eaten by deep-diving odontocetes in the Bay of Biscay.

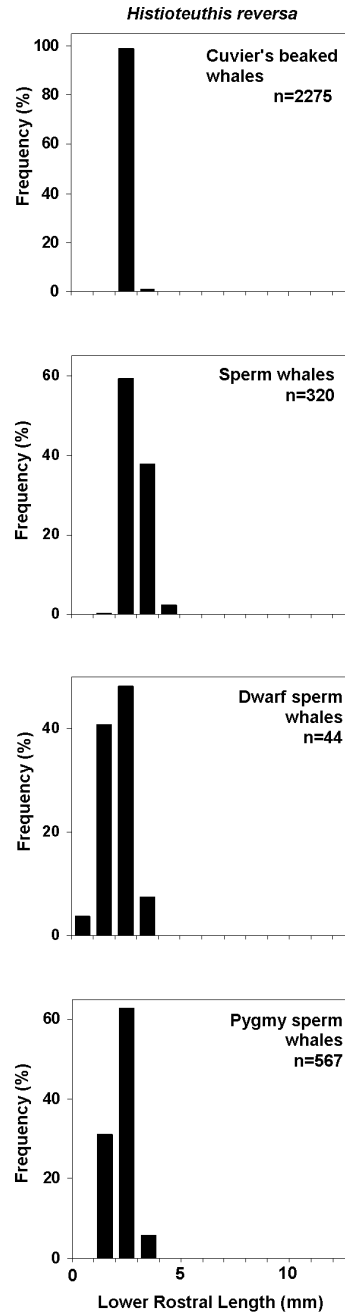


Figure A2.6. Frequency distributions of LRL (mm) of *Histioteuthis reversa* eaten by deep-diving odontocetes in the Bay of Biscay.

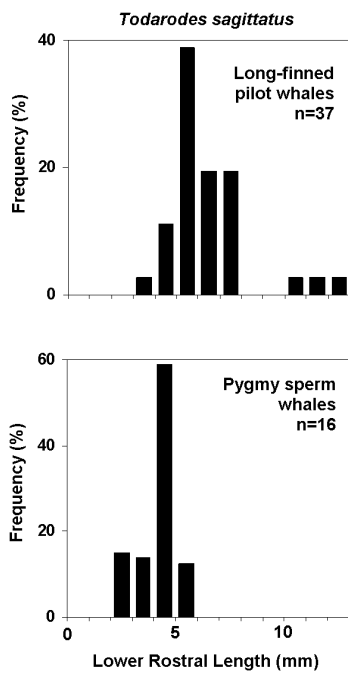


Figure A2.7. Frequency distributions of LRL (mm) of *Todarodes sagittatus* eaten by deep-diving odontocetes in the Bay of Biscay.

Dwarf sperm whale

The single stomach of dwarf sperm whale contained 44 individuals of *Histioteuthis reversa* (31±12 mm), and remains of one specimen of unidentified crab. They accounted for a total reconstructed biomass of 1.3 kg.

Niche segregation

In general, dietary niches were segregated, showing low values of Pianka's index in most cases both by number and by mass (Table A2.3). However, several cases of substantial overlaps were identified. The pygmy and dwarf sperm whales showed a very similar diet composition ($O_n=1.00$; $O_m=0.99$). The Cuvier's beaked whale overlapped with the northern bottlenose whale ($O_n=0.54$; $O_m=0.71$) and both the pygmy and dwarf sperm whales species ($O_n=0.82$; $O_m=0.55$). Finally, Risso's dolphins and melon-headed whales substantially overlapped in terms of ingested biomass composition ($O_m=0.81$).

In term of general prey size selection (Figure A2.1), four groups were significantly identified (Mann-Whitney test, $p > 0.05$ for each pair-species inside a group and $p < 0.05$ for each species of a group compared to species of others groups). Firstly, cetaceans feeding on small prey items (<100 g body mass) included the pygmy and dwarf sperm whales species, the Sowerby's beaked-whale and all delphinids, except the Risso's dolphin. Secondly, cetaceans feeding on large prey were the Risso's dolphin and sperm whale. Finally, two species, the Cuvier's and northern bottlenose beaked whales, were characterised by a unique prey size distribution. Both species showed a mixed diet composed of small and medium prey sizes, with the proportion of small prey being higher in the Cuvier's beaked whale.

When looking at the main prey targeted by odontocets, their length distributions varied significantly according to the predator species (Mann-Whitney test, $p < 0.05$); they included *Galiteuthis armata* (Figure A2.2), *Gonatus steenstrupi* (Figure A2.4), *Histioteuthis bonnelli bonnelli* (Figure A2.5), *Todarodes sagittatus* (Figure A2.7) and *Sepia* spp. (Figure A2.8). Nevertheless, the size distribution of *Teuthowenia megalops* was identical for all the predators (Figure A2.3), and the distributions of *Histioteuthis reversa* preyed upon by the pygmy and dwarf sperm whales were similar (Figure A2.6). No significant relationship was found between prey and predator sizes (data not shown).

Table A2.3. Niche overlaps (Pianka's index) in the trophic dimension by number (above diagonal) and by mass (below diagonal). Values in bold denoted substantial overlap (<0.4).

	Long-finned pilot whales	Risso's dolphins	Melon headed whales	Cuvier's beaked whales	Sowerby's beaked whales	Northern bottlenose beaked whales	Sperm whales	Pygmy sperm whales	Dwarf sperm whales
Long-finned pilot whales		0.01	0.00	0.23	0.00	0.01	0.10	0.10	0.09
Risso's dolphins	0.00		0.08	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00
Melon headed whales	0.01	0.81		0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
Cuvier's beaked whales	0.25	0.00	0.00		0.00	0.54	0.20	0.82	0.82
Sowerby's beaked whales	0.00	0.38	0.31	0.00		0.00	0.00	0.00	0.00
Northern bottlenose beaked whales	0.00	0.00	0.00	0.71	0.00		0.06	0.01	0.00
Sperm whales	0.14	0.00	0.00	0.17	0.00	0.01		0.09	0.08
Pygmy sperm whales	0.10	0.00	0.01	0.56	0.00	0.01	0.01		1.00
Dwarf sperm whales	0.05	0.00	0.00	0.55	0.00	0.00	0.01	0.99	

A2.4 Discussion

Prey preferences

Although dietary habits of some deep-diving odontocetes have already been studied from different European locations (Fernandez et al., 2008; Gonzalez et al., 1994; Santos et al. 1999, 2001b,c, 2002, 2006), the present work is the first quantitative study of prey preferences for a large deep-diving assemblage of odontocetes (*i.e.* 9 species from 4 families) collected in the same geographical zone. The key role of cephalopods, mainly oceanic species, was confirmed in the ecology of these deep-diving top predators. Indeed, the majority of the studied species appeared to be mostly teutophageous. However, fish seemed to be an important resource for some cetacean species. It was clearly the case for the Sowerby's beaked whale, with fish amounting to 80% of the ingested mass, and to a

lesser extent for the melon-headed whale as well. Finally, the large range of fish species found in the stomach contents of long-finned pilot whales suggested that fish could occasionally complement its diet.

Several limitations are inherent to small sets of stomach contents obtained from stranding schemes. Indeed, prey remains were often highly digested and eroded. This was likely a source of biases in quantifying the importance by number and by mass of the different prey species. Thus, species with large diagnostic parts were likely overestimated in the diet compared to species having small or no hard parts, because retention time in the stomach would not be the same for all types and sizes of diagnostic parts (*e.g.* Murie, 1987; Pierce and Boyle, 1991; Santos *et al.*, 2001a). Moreover, the number of identified prey species is linked to the number of analyzed stomachs (Spitz *et al.*, 2006). Hence, the diversity of prey species is likely underestimated for odontocete species for which only a few food samples were analyzed. Given these limitations, the present study nevertheless provide a representative quantitative estimate of the diet of most deep-diving odontocetes reported in the northeast Atlantic (with more than 15,000 identified prey items).

Published data on dietary preferences of deep-diving cetaceans are scarce and they rely on limited sample sets (see for example, the world review on the diet of all beaked whales by MacLeod *et al.*, 2003). Nevertheless, our results are consistent with previous studies and they strengthen the already available data on their feeding habits (*e.g.* Beaston and O'shea, 2009; Best, 2007; Blanco *et al.*, 2006; Fernandez *et al.*, 2008; Gannon *et al.*, 1997; Gonzalez *et al.*, 1994; Jefferson and Barros, 1997; MacLeod *et al.*, 2003; Santos *et al.* 1999, 2001b,c, 2002, 2006; see also references therein). The present study highlights some key features, however.

Firstly, the main characteristic of the diet of the long-finned pilot whale was the combination of mesopelagic prey living in oceanic waters and of prey living at or close to the bottom in the neritic area. This combination showed some degree of dietary plasticity allowing long-finned pilot whales to exploit successively both the oceanic and neritic habitats, as previously shown in the Bay of Biscay for the striped dolphin only (*Stenella coeruleoalba*; Spitz *et al.*, 2006). Secondly, the diet of sperm whales in the northeast Atlantic was dominated either by *Gonatus* species or by *Histioteuthis bonnellii bonnellii*, and the prevalence of one of the two prey species was generally discussed according to migration patterns (Santos *et al.*, 2002). *Gonatus*, a cold-temperate species, is associated to

northern localities such as the North Sea (*e.g.* Santos *et al.* 1999, 2002; Simon *et al.*, 2003), whereas *H. bonnellii bonnellii* was described from southern localities such as the Canary Islands (Fernandez *et al.*, 2009) or the Madeira Archipelago (Clarke, 1962). Hence, the vast numbers of *H. bonnellii bonnellii* and the small amount of gonatid squids found in the present work suggest either that sperm whales were resident in the Bay of Biscay or that they were travelling northwards. In the same way, gonatid squids were reported as the key prey in the diet of northern bottlenose whales across north Atlantic waters (Hooker *et al.*, 2001; Santos *et al.*, 2001b). We reported here for the first time the predominance of another squid species, *Histioteuthis reversa* in the diet of northern bottlenose whale at its southern limit of geographical distribution.

Finally, remains of fishing gears, like hooks were recovered from two stomach contents of long-finned pilot whales and two of Sowerby's beaked whales, suggesting that these two species may be involved in depredation in the Bay of Biscay.

Foraging strategies and niche segregation

To our knowledge, this work is the first investigating resource partitioning within a community of deep-diving odontocetes. In the Bay of Biscay, odontocetes were segregated by both their prey and foraging habitats. Differences were observed along the spatial and trophic dimensions of the foraging niche. Indeed, beyond the taxonomic composition of the diet, the biological characteristics of the prey document indirectly several dimensions of the foraging niche, and so, allow a better understanding of the segregating mechanisms (Figure A2.9).

On the horizontal axis of foraging habitats, diets revealed the presence of both neritic and oceanic prey assemblages. The continental shelf of the Bay of Biscay was exclusively exploited by Risso's dolphins, melon-headed whales and Sowerby's beaked whales, while the more offshore oceanic area was exploited by all the other species, except the long-finned pilot whale that is able to forage in both habitats. On the vertical dimension of foraging habitats, resources living close to the bottom were exploited in the shelf habitat only, suggesting a demersal foraging behaviour in Risso's dolphins, melon-headed whales and Sowerby's beaked whales. In contrast, all oceanic preys were mesopelagic species living mainly in the water column. Therefore, toothed whales seemed to be either demersal or pelagic foragers, thus inducing different foraging strategies because benthic and pelagic

dives have different characteristics (Tremblay and Cherel, 2000). Moreover, the different diving performances of odontocetes recorded during telemetry studies (e.g. Hooker and Baird, 1999; Soto *et al.*, 2008; Tyack *et al.*, 2006; Watwood *et al.*, 2006) shown the existence of different vertical foraging strategies within the pelagic oceanic habitat. Differences in daily activity patterns could also allow segregation on the vertical dimension. Many mesopelagic organisms undertake daily vertical migrations, living upper in the water column during the night than during the day (see for example Roe *et al.*, 1984). Therefore, a given prey species could be exploited by a deep diving predator during the day and by a comparatively shallow diver nocturnally (see for example the myctophid fish *Electrona risso* with shallow-diving fur seals - Bailleul *et al.*, 2005 - and deep-diving king penguins - Bost *et al.*, 1997).

On the trophic dimension of the foraging niche, prey quality could be used to evaluate the level of energy requirements, as recently suggested for smaller top marine predators. For example, it was shown that common dolphins (*Delphinus delphis*) preferentially select high quality prey, as a response to their expensive life style (Spitz *et al.*, 2010a). At the community level, it also appeared that prey composition might be an important factor of trophic segregation among top predators with contrasted energy requirement (Pusineri *et al.*, 2008; Spitz *et al.*, 2010a). In the present work, almost all prey species had low energy contents ($\leq 4 \text{ kJ g}^{-1}$; Clarke *et al.*, 1985; Spitz *et al.* 2010b). Hence, predator specific energy requirements per unit body mass are interpreted as broadly equivalent across all studied species. One possible exception could be the long-finned pilot whales whose diet includes several high energy content fish species such as sardine (*Sardina pilchardus*), mackerel (*Scomber scombrus*) and scad (*Trachurus trachurus*) that were found in limited amounts (about 3%M) likely to be underestimated as their otoliths are less resistant to digestion than cephalopod beaks. This dietary characteristic of pilot whale would be consistent with recent telemetry observations on its diving behaviour. Pilot whales undertake deep foraging sprints, and this costly foraging strategy would be sustainable only if the target species had a high energy density (Soto *et al.*, 2008).

Prey type constituted the second component of the trophic dimension of the foraging niche. Two main prey types, cephalopods and fish, were recovered in the present work. Sowerby's beaked whale was the only species primarily targeting fish. Different prey types often suggested different prey behaviour and therefore different predator foraging strategies. For instance, seabirds were shown to exhibit different dive behaviours according

to whether the prey was a fish, a squid or a crustacean (Elliott *et al.*, 2008). Finally, prey size was explored as a possible third way of segregation within the trophic dimension. Three distinct patterns were found in teutophageous predators, i.e. those feeding on small, large or a mixture of small and large prey. The difference of prey size in toothed whales might reflect two alternative techniques of prey ingestion. The large prey should be capture using pincer-like movement of jaws, whereas small prey should be ingested by suction-feeding (MacLeod *et al.*, 2006).

Consequently, most toothed whales from the Bay of Biscay were segregated by different dimensions of their trophic niche (Figure A2.9). These observed differences in foraging niche among these top marine predators supported the existence of distinct foraging strategies. Nonetheless, three pairs of predators ended up to have fully overlapping foraging niches. It was particularly remarkable that in each case, one of the involved species could be considered as a vagrant species in the Bay of Biscay, the dwarf sperm whale, the melon-headed whale and the northern bottlenose whale. The three species are not permanent members of the community and one reason is maybe that these visitors have not been able to shape their foraging strategies in response to resident assemblage of top predators.

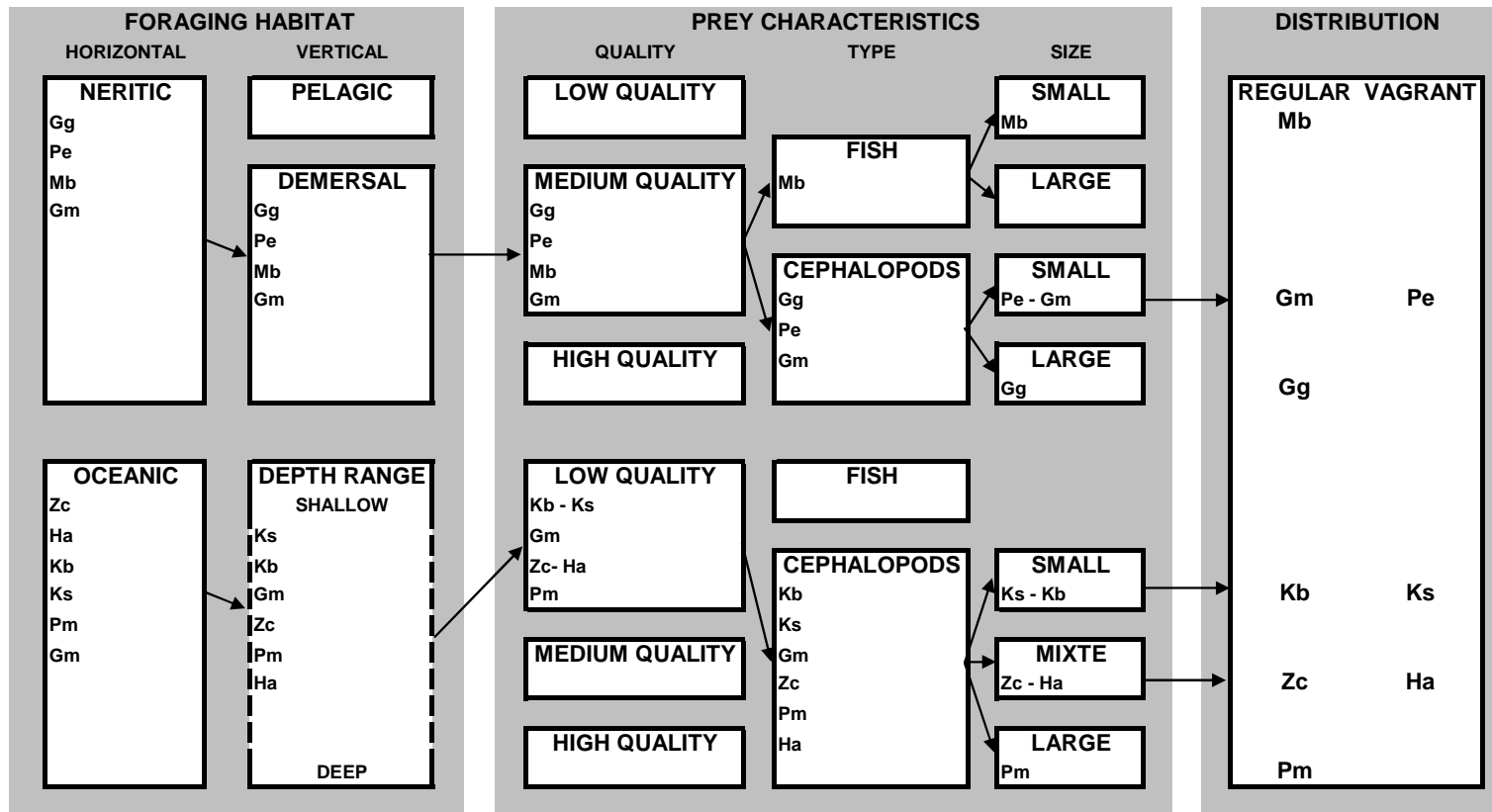


Figure A2.9. Conceptual scheme of foraging niche segregations shown in the community of deep-diving odontocetes, in the Bay of Biscay. Species are identified by their scientific name initials : Gm, long-finned pilot whales; Gg, Risso's dolphins; Pe, melon headed whales; Zc, Cuvier's beaked whales; Ha, northern bottlenose beaked whales; Mb, Sowerby's beaked whales; Pm, sperm whales; Kb, pygmy sperm whales; Ks, dwarf sperm whales. Empty boxes may be occupied by shallow diving cetacean predators, such as the smaller delphinids of the genus *Stenella*, *Delphinus* and *Tursiops*, or other large size predators including large teleosts (fish) and elasmobranchs (sharks and rays) that were not considered in this analysis.

Considerations on the cephalopod community

Because of their low value for commercial fisheries and the difficulties to catch them, deep-sea cephalopods are often poorly known around the world. Thus, research cruises specifically targeting cephalopods are seldom conducted and no adapted fishing gears exist allowing adequate sampling. Nonetheless, cephalopods play an important role in marine food webs, most particularly in deep-sea ecosystems (Rodhouse and Nigmatullin, 1996). In oceanic waters of the northeastern Atlantic, cephalopods constitute a major resource for top predators (*e.g.* Pusineri *et al.*, 2008; this study). However, the composition of the cephalopod fauna was almost unknown in this area and especially in the oceanic part of the Bay of Biscay. The most detailed, and geographically closest study, described recently the cephalopod fauna along the northern mid-Atlantic ridge from 1295 specimens sampled by trawls (Vecchione *et al.*, 2010).

For a better knowledge of cephalopod communities, an alternative to traditional fishing techniques is the use of top predators as biological samplers (Cherel *et al.*, 2004). Indeed, the diet of top predators can be a good indicator of prey availability and it sometimes brings more data than experimental catches with fishing gears (*e.g.* Quéro *et al.*, 2006). In the present study, more than 14,000 individual cephalopods were identified from cetacean stomachs, (mainly sperm whales and Cuvier's beaked whales) and they shed new insights on the oceanic cephalopod community off the Bay of Biscay. Overall, the cephalopod diversity is fairly high with a least 39 species from 22 families and the presence of charismatic species such as the giant and large squids *Architeuthis dux*, *Taningia danae*, *Lepidoteuthis grimaldi* and the "giant" *Octopoteuthis*, and the oceanic octopods *Vampiroteuthis infernalis* and *Haliphron atlanticus*. Then, the community appears to be dominated by two families, the histioteuthids with the large *Histioteuthis bonnellii bonnellii* and the smaller *H. reversa*, and the cranchiids with mainly *Teuthowenia megalops* and *Galiteuthis armata*. Thus, the oceanic cephalopods community of the Bay of Biscay appears to be different from northern adjacent areas where *Gonatus* species dominated the cephalopod assemblages (Kristensen, 1984; Vecchione *et al.*, 2010).

This study is the first description of the oceanic cephalopod community of the Bay of Biscay. The knowledge of cephalopod biogeography worldwide is decades behind that of other marine taxa (Roeleveld, 1998), Hence, this work brought a valuable new insight on the

relative abundance and diversity of oceanic cephalopods living in the northern Atlantic and especially for large species that are almost always absent from trawling surveys.

Acknowledgments

The authors are particularly grateful to members of the French Stranding Scheme and the whole staff of CRMM for providing the samples, and also, to M. Berdoulay for her help on Cuvier's beaked whale samples. CRMM is funded by *Ministère de l'Écologie et du Développement Durable* and by *Communauté d'Agglomération de la Ville de La Rochelle*. The PhD thesis of J. Spitz is supported by the *Agence Nationale de la Recherche Technique* with a CIFRE grant.

References

- Bailleul F., Luque S., Dubroca L., Arnould J.P.Y. & Guinet C., 2005. Differences in foraging strategy and maternal behaviour between two sympatric fur seal species at the Crozet Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 293, 273-282.
- Beatson E.L. & O'shea S., 2009. Stomach contents of long-finned pilot whales, *Globicephala melas*, mass-stranded on Farewell Spit, Golden Bay in 2005 and 2008. *NZ J. Zool.* 36, 47-58.
- Best P.B., 2007. Whales and dolphins of the Southern African Subregion. Cambridge University Press, Cape Town, 338p.
- Blanco C., Raduán M.Á. & Raga J.A., 2006. Diet of Risso's dolphin (*Grampus griseus*) in the western Mediterranean Sea. *Sci. Mar.* 70, 407-411.
- Bost C.A., Georges J.Y., Guinet C., Cherel Y., Pütz K., Charrassin J.B., Handrich Y., Zorn T., Lage J. & LeMaho Y., 1997. Foraging habitat and food intake of satellitetracked king penguins during the austral summer at Crozet Archipelago. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 150, 21-33.
- Cherel Y., Duhamel G. & Gasco N., 2004. Cephalopod fauna of subantarctic islands: new information from predators. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 266, 143-156.
- Cherel Y., Weimerskirch H. & Trouvé C., 2000. Food and feeding ecology of the neritic-slope forager black-browed albatross and its relationships with commercial fisheries in Kerguelen waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 207, 183-199.
- Clarke A., Clarke M.R., Holmes L.J. & Waters T.D., 1985. Calorific values and elemental analysis of eleven species of oceanic squids (Molluscs: Cephalopoda). *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 65, 983-986
- Clarke M.R., 1962. Stomach contents of a sperm whale caught off Madeira in 1959. *Norsk Hvalfangstidende* 51, 173-191.
- Clarke M.R., 1986. A handbook for the identification of cephalopod beaks. Clarendon Press, Oxford, 274p.
- Elliott K.H., Woo K., Gaston A.J., Benvenuti S. Dall'Antonia L. & Davoren G.K., 2008. Seabird foraging behaviour indicates prey type. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 354, 289-303.
- Fernández R., Santos M.B., Carrillo M., Tejedor M. & Pierce G.J., 2009. Stomach contents of cetaceans stranded in the Canary Islands. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 89, 873-883.

- Gannon D.P., Read A.J., Craddock J.E. & Mead J.G., 1997. Stomach contents of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) stranded on the U.S. mid-Atlantic coast. *Mar. Mammal Sci.* 13, 405-418.
- Gonzalez A.F., Lopez A., Guerra A. & Barreiro A., 1994. Diets of marine mammals stranded on the northwestern Spanish Atlantic coast with special reference to Cephalopoda. *Fish. Res.* 21, 179-191.
- Gross A., Kiszka J., Van Canneyt O., Richard P. & Ridoux V., 2009. A preliminary study of habitat and resource partitioning among co-occurring tropical dolphins around Mayotte, southwest Indian Ocean. *Estuar. Coast. Shelf S.* 84, 367-374.
- Guerra A., 1992. Mollusca - Cephalopoda. In: Ramos, M.A. et al. (Ed.) Fauna Iberica Vol.1, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 327p.
- Härkönen T.J., 1986. Guide to the otoliths of the bony fishes of the northeast Atlantic. Danbiu ApS, Hellerup, 256p.
- Hooker S.K. & Baird R.W., 1999. Deep-diving behaviour of the northern bottlenose whale, *Hyperoodon ampullatus* (Cetacea: Ziphiidae). *P. Roy. Soc. B: Biol. Sci.* 266, 671-676.
- Hooker S.K., Iverson S.J., Ostrom P. & Smith S.C., 2001. Diet of northern bottlenose whales inferred from fatty-acid and stable-isotope analyses of biopsy samples. *Can. J. Zool.* 79, 1442-1454.
- Ihaka, R. & Gentleman, R., 1996. R: a language for data analysis and graphics. *J. Comp. Graph. Stat.* 5, 299-314.
- Jefferson T.A. & Barros N.B., 1997. *Peponocephala electra*. *Mammalian Species* 553, 1-6.
- Kiszka J., Ersts P.J. & Ridoux V. 2007a. Cetacean diversity around the Mozambique Channel island of Mayotte (Comoros archipelago). *J. Cet. Res. Manag.* 9, 105-109.
- Kiszka J., Van Canneyt O., Macleod K. Walker D. & Ridoux V., 2007b. Distribution, encounter rates and habitat characteristics of toothed cetaceans in the Bay of Biscay and adjacent waters from platform of opportunity data. *ICES J. Mar. Sci.* 64, 1033-1043.
- Kristensen T.K., 1984. Biology of the squid *Gonatus fabricii* (Lichtenstein, 1818) from West Greenland waters. *Meddeleser om Gronland. Bioscience* 13, 3-20.
- Lu C.C. & Ickeringill R., 2002. Cephalopod beak identification and biomass estimation techniques: tools for dietary studies of southern Australian finfishes. Museum Victoria Science Reports, Museum Victoria, Melbourne, 65p.
- Macleod C.D., Santos M.B. & Pierce G.J., 2003. Review of data on diets of beaked whales: evidence of niche separation and geographic segregation. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 83, 651-665.
- Macleod C.D., Santos M.B., López A. & Pierce G.J., 2006. Relative prey size consumption in toothed whales: Implications for prey selection and level of specialisation. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 326, 295-307.
- Murie D.J., 1987. Experimental approaches to stomach content analyses of piscivorous marine mammals. In: Huntley, A.C., Costa, D.P., Worthy, G.A.J., Castellini, M.A. (Eds.), Approaches to Marine Mammal Energetics, Special Publication n°1. The Society for Marine Mammalogy, Lawrence, pp. 147-163.
- Pianka E.R., 1974. Niche overlap and diffuse competition. *PNAS* 71, 2141-2145.
- Pierce G.J. & Boyle P.R., 1991. A review of methods for diet analysis in piscivorous marine mammals. *Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev.* 29, 409-486.

- Pusineri C., Chancollon O., Ringelstein J. & Ridoux V., 2008. Feeding niche segregation among the Northeast Atlantic community of oceanic top predators. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 361, 21-34.
- Quéro J.-C., Porché P., Vayne J.-J., 2003. Guide des poissons de l'Atlantique européen, Delachaux et Niestlé, Les Guides du Naturaliste, Lonay / Paris, 465p.
- Quéro J.C., Spitz J., Vayne J.J., 2006. Observations ichtyologiques effectuées en 2005. *Ann. Soc. Sci. nat. Charente-Mar.* 9, 613-620.
- Ridoux V., 1994. The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. *Mar. Ornithol.* 22, 1-192.
- Rodhouse P.G. & Nigmatullin C.M., 1996. Role as consumers. *Philos. Trans. Roy. Soc. B* 351, 1003–1022.
- Roe H.S.J., Angel M.V., Badcock P., Domanski P.T., Pugh P.R. & Thurston M.H., 1984. The diel migration and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. *Prog. Oceanogr.* 13, 245-511.
- Roeleveld M.A.C., 1998. The status and importance of cephalopod systematics in southern Africa. *SA J. Mar. Sci.* 20, 1-16.
- Ross S.T., 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia* 2, 352-388.
- Roughgarden J., 1976. Resource partitioning among competing species: a co-evolutionary approach. *Theor. Popul. Biol.* 9, 388-424.
- Santos M.B, Clarke M.R & Pierce G.J, 2001a. Assessing the importance of cephalopods in the diets of marine mammals and other top predators: Problems and solutions. *Fish. Res.* 52, 121-139.
- Santos, M.B., Pierce ,G.J., Garcia-Hartmann, M., Smeenk C., Addink, M.J., Kuiken T., Reid, R.J., Patterson, I.A.P., Lordan, C., Rogan E., Mente, E., 2002. Additional notes on stomach contents of sperm whales *Physeter macrocephalus* stranded in the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 82, 501–507.
- Santos M.B., Pierce G.J., Smeenk C., Addink M.J., Kinze C.C. Tougaard S. & Herman J., 2001b. Stomach contents of northern bottlenose beaked whales *Hyperoodon ampullatus* stranded in the North Sea. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 81, 143–150.
- Santos M.B., Pierce G.J., Boyle P.R., Reid R.J., Ross H.M., Patterson I.A.P., Kinze C.C., Tougaard S., Lick R., Piatkowski U. & Hernández-García V., 1999. Stomach contents of sperm whales *Physeter macrocephalus* stranded in the North Sea 1990-1996. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 183, 281-294.
- Santos M.B., Pierce G.J., Herman J., López A., Guerra A., Mente E. & Clarke M.R., 2001c. Feeding ecology of Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*): A review with new information on the diet of this species. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 81, 687-694.
- Santos M.B., Pierce G.J., Lopez A., Reid R.J., Ridoux V. & Mente E., 2006. Pygmy sperm whales *Kogia breviceps* in the Northeast Atlantic: New information on stomach contents and strandings. *Mar. Mammal Sci.* 22, 600-616.
- Simon M.J., Kristensen T.K., Tendal O.S., Kinze C.C. & Tougaard S., 2003. *Gonatus fabricii* (Mollusca, Theuthida) as an important food source for sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in the Northeast Atlantic. *Sarsia* 88, 244-246.

- Soto N.A., Johnson M.P., Madsen P.T., Díaz F., Domínguez I., Brito A. & Tyack P., 2008. Cheetahs of the deep sea: deep foraging sprints in short-finned pilot whales off Tenerife (Canary Islands). *J. Anim. Ecol.* 77, 936-947.
- Spitz J., Mourocq E., Leauté J.P., Quérou J.C. & Ridoux V., 2010a. Prey selection by the common dolphin: fulfilling high energy requirements with high quality food. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*
- Spitz J., Mourocq E., Shoen V. & Ridoux V., 2010b. Proximate composition and energy content of forage species from the Bay of Biscay: high or low quality food? *ICES J. Mar. Sci.* 67, 909-915.
- Spitz J., Richard E., Meynier L., Pusineri C. & Ridoux V., 2006. Dietary plasticity of the oceanic striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the neritic Bay of Biscay. *J. Sea Res.* 55, 309-320.
- Tremblay, Y., Cherel, Y., 2000. Benthic and pelagic dives: A new foraging behaviour in rockhopper penguins. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 204, 257-267.
- Tyack P.L., Johnson M., Soto N.A., Sturlese A., Madsen & P.T., 2006. Extreme diving of beaked whales. *J. Exp. Biol.* 209, 4238-4253.
- Vecchione M., Young R.E. & Piatkowski U., 2010. Cephalopods of the northern Mid-Atlantic Ridge. *Mar. Biol. Res.* 6, 25-52.
- Watwood S.L., Miller P.J.O., Johnson M., Madsen P.T. & Tyack P.L., 2006. Deep-diving foraging behaviour of sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *J. Anim. Ecol.* 75, 814-825.
- Xavier J.C. & Cherel Y., 2009. Cephalopod beak guide for the Southern Ocean. British Antarctic Survey, Cambridge UK, 129p.

ANNEXE 3

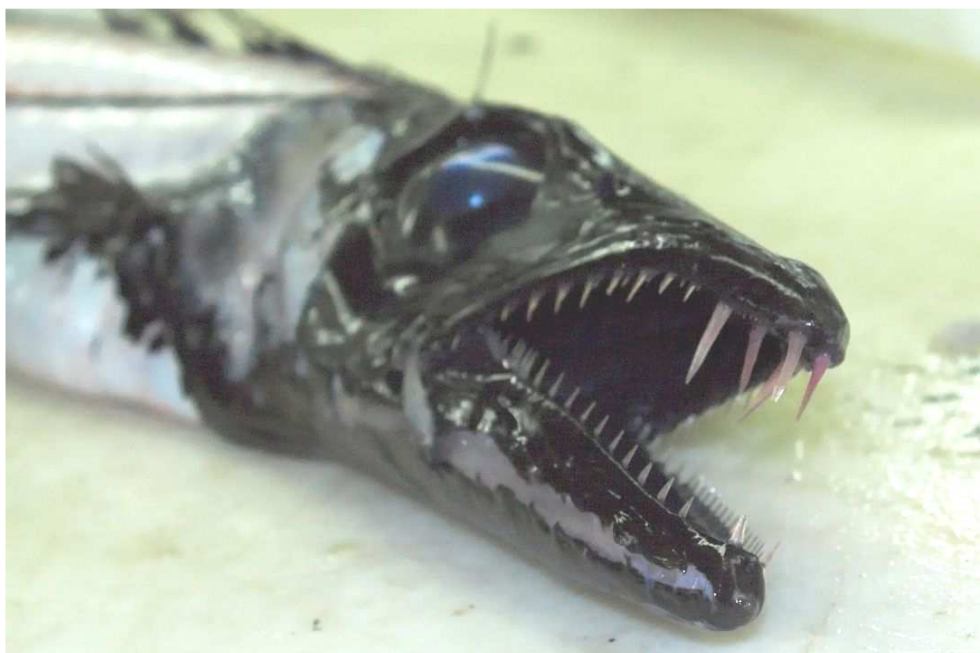
PREDATOR AND PREY BODY SIZES IN MARINE FOOD WEBS.

Barnes C., Bethea D.M., Brodeur R.D., **Spitz J.**, Ridoux V., Pusineri C., Chase B.C., Hunsicker M.E., Juanes F., Conover D.O., Kellermann A., Lancaster J., Ménard F., Bard F.-X., Munk P., Pinnegar J.K., Scharf F.S., Rountree R.A., Stergiou K.I., Sassa C., Sabates A. & Jennings S.

Ecology

2008, 89(3): 881 [data paper]

DOI: 10.1890/07-1551.1



ANNEXE 3. PREDATOR AND PREY BODY SIZES IN MARINE FOOD WEBS

Abstract

Knowledge of relationships between predator and prey size are needed to describe interactions of species and size classes in food webs. Most estimates of predator and prey sizes have been based on dietary studies and apply to small numbers of species in a relatively narrow size range. These estimates may or may not be representative of values for other groups of species and body sizes or for other locations. Marine predator and prey size data associated with published literature were identified and collated to produce a single dataset. The dataset consists of 34,931 records from 27 locations covering a wide range of environmental conditions from the tropics to the poles and for 93 types of predator with sizes ranging from 0.1 mg to over 400 kg and 174 prey types with sizes from 37 pg to 4.5 kg. If predator and/or prey length or mass were not measured in the original study, the length or mass was calculated using length-mass relationships. The scope of the dataset, with predator and prey size expressed as mass, is shown in Figure A3.1.

*The complete data sets corresponding to abstracts published in the Data Papers section of the journal are published electronically in Ecological Archives at <http://esapubs.org/archive>. The accession number is **Ecological Archives E089-051**.*

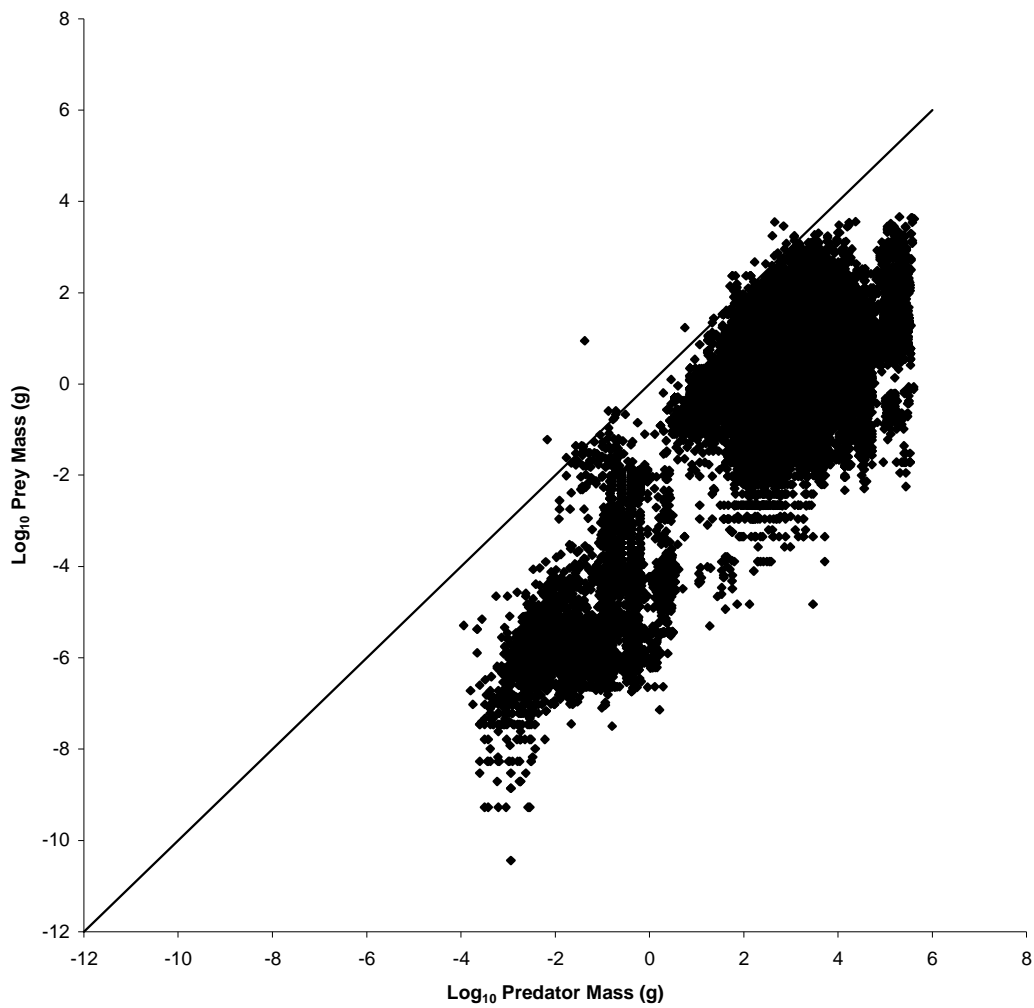


Figure A3.1. Relationship between the body mass of predators and their prey.

Reference

- Bainbridge V. & McKay B.J., 1968. The feeding of cod and redfish larvae. The International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries: Special Publication No.7: 187-217.
- Barracough W.E., 1967. Data Record: Number, size and food of larval and juvenile fish caught with a two boat surface trawl in the Strait of Georgia April 25-29, 1966. Fisheries Research Board of Canada, Manuscript Report Series. 922: 1-54. This series includes unpublished preliminary reports and data records not intended for general distribution.
- Betha D.M., Buckel J.A. & Carlson J.K., 2004. Foraging ecology of the early life stages of four sympatric shark species. *Marine Ecology Progress Series* 268: 245-264.

- Bethea D.M., Carlson J.K., Buckel J.A. & Satterwhite M. 2006. Ontogenetic and site-related trends in the diet of the Atlantic sharpnose shark *Rhizoprionodon terraenovae* from the northeast Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science* 78: 287-307.
- Brodeur R.D., 1998. Prey selection by age-0 walleye pollock, *Theraga chalcogramma*, in nearshore waters of the Gulf of Alaska. *Environmental Biology of Fishes* 51: 175-186.
- Chancollon O., Pusineri C. & Ridoux V. 2006. Food and feeding ecology of Northeast Atlantic swordfish (*Xiphias gladius*) off the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science* 63: 1075-1085.
- Chase B.C., 2002. Differences in diet of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) at five seasonal feeding grounds on the New England continental shelf. *Fishery Bulletin US* 100: 168-180.
- Hunsicker M.E. & Essington T.E., 2006. Size-structured patterns of piscivory of the longfin inshore squid (*Loligo pealeii*) in the mid-Atlantic continental shelf ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 63: 754-765.
- Juanes F. & Conover D.O., 1995. Size-structured piscivory: advection and the linkage between predator and prey recruitment in young-of-the-year bluefish. *Marine Ecology Progress Series* 128: 287-304.
- Kellermann A., 1987. Food and feeding ecology of postlarval and juvenile *Pleuragramma antarcticum* (Pisces: Notothenioidei) in the seasonal pack ice zone off the Antarctic Peninsula. *Polar Biology* 7: 307-315.
- Kellermann A., 1989. Food and feeding of early stage *Chionodraco rastrospinosus* DeWitt & Hureau 1979 (Pisces; Notothenioidei) off the Antarctic Peninsula. *Pesq. antart. bras.* 1: 25-30.
- Kellermann A., 1990. Food and feeding dynamics of the larval Antarctic fish *Nototheniops larseni*. *Marine Biology* 106: 159-167.
- Lancaster J., 1991. The feeding ecology of juvenile bass *Dicentrarchus labrax* (L.). Marine, Environmental and Evolutionary Research Group. PhD thesis. University College of Swansea: 281pp.
- Longhurst A., Sathyendranath S., Platt T. & Caverhill C., 1995. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research* 17: 1245-1271.
- Mélin F., 2003. Potential of remote sensing for the analysis of the optical properties of the ocean-atmosphere system and application to estimates of phytoplankton photosynthesis. PhD Thesis. Université Paul Sabatier, Toulouse, France: pp 514.
- Menard F., Labrune C., Shin Y.-J., Asine A.-S. & Bard F.-X. 2006. Opportunistic predation in tuna: a size-based approach. *Marine Ecology Progress Series* 323: 223-231.
- Munk P., 1992. Foraging behaviour and prey size spectra of larval herring *Clupea harengus*. *Marine Ecology Progress Series* 80: 149-158.
- Munk P., 1997. Prey size spectra and prey availability of larval and small juvenile cod. *Journal of Fish Biology* 51: 340-351.
- Ostergaard P., Munk P. & Janekarn V., 2005. Contrasting feeding patterns among species of fish larvae from the tropical Andaman sea. *Marine Biology* 146: 595-606.
- Pinnegar J.K., Trenkel V.M., Tidd A.N., Dawson W.A. & Du Buit M.H., 2003. Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability? *Journal of Fish Biology* 63: 197-212.

- Pusineri C., Vasseur Y., Hassani S., Magnin V., Meynier L., Spitz J. & Ridoux V., 2005. Food and feeding ecology of juvenile albacore, *Thunnus alalunga*, off the Bay of Biscay: a case study. *ICES Journal of Marine Science* 62: 116-122.
- Quero J. C., Bellail R., Spitz J., Tardy J. & Vayne J.J., 2004. Observations ichthyologiques effectuées en 2003. *Ann. Soc. Sci. nat. Charente-Marit.* 9: 367-370.
- Sabates A. & Saiz E., 2000. Intra- and interspecific variability in prey size and niche breadth of myctophiform fish larvae. *Marine Ecology Progress Series* 201: 261-271.
- Sassa C. & Kawaguchi K., 2004. Larval feeding habits of *Diaphus garmani* and *Myctophum asperum* (Pisces: Myctophidae) in the transition region of the western North Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 278: 279-290.
- Scharf F. S., Juanes F. & Rountree R.A., 2000. Predator size - prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series* 208: 229-248.
- Stergiou K.I. & Fourtouni H., 1991. Food habits, ontogenetic diet shift and selectivity in *Zeus faber* Linnaeus, 1758. *Journal of Fish Biology* 39: 589-603.

ANNEXE 4

PROXIMATE COMPOSITION AND ENERGY CONTENT OF FORAGE SPECIES FROM THE BAY OF BISCAY: HIGH OR LOW QUALITY FOOD?

Spitz J., Mourocq E., Shoen V. & Ridoux V.

ICES Journal of Marine Science.

2010, vol. 67: 909-915

DOI: 10.1093/icesjms/fsq008



ANNEXE 4. PROXIMATE COMPOSITION AND ENERGY CONTENT OF FORAGE SPECIES FROM THE BAY OF BISCAY: HIGH OR LOW QUALITY FOOD?

Abstract

Collapses of high-energy dense concentrations of prey species induce negative effects on populations of top predators. Knowledge of prey quality appears to be crucial in ecosystem modelling and management. The aim here was to provide baseline data of forage species quality in the Bay of Biscay. Proximate composition (water, ash, protein, and lipid) and energy content have been determined in order to assess the quality of 78 species including jellyfish, crustaceans, cephalopods, cartilaginous fish, and bony fish. Results show broad variations between species with energy densities ranging from 2 to 10 kJ g⁻¹. Lipids are the most structuring component and largely determined prey quality, and prey species are not necessarily interchangeable for the fulfilment of a predator's energy and food requirements. In ecosystem models, therefore, multispecies compartments of forage organisms would ideally be constituted using prey species of equivalent quality and hence of equivalent benefit to top predators.

Keywords: ecosystem model; energy content; NE Atlantic; prey quality; proximate composition

A4.1 Introduction

In oceans subjected to climatic pressures and human impacts such as global warming or overfishing, the distribution and abundance of some marine resources have been and will be increasingly modified (Dulvy *et al.*, 2008; Cheung *et al.*, 2009). Subsequent shifts in prey availability could affect the fitness of predator species. Indeed, even if the overall biomass and biodiversity remain unchanged, predator fulfilments of nutritional and energy requirements could be jeopardized by a decrease in prey quality. Collapses of fat and high-energy dense concentrations of prey species coupled with an increase in lower quality prey availability induce negative effects on top predator populations around the world (Österblom *et al.*, 2008). For example, the decline of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska was tentatively linked to a shift from high energy density prey to low-fat fish such as walleye pollock (*Theragra chalcogramma*; Trites and Donnelly, 2003). Therefore, in addition to prey abundance, the knowledge of prey quality appears to be crucial in ecosystem modelling and management.

Ecosystems in the Bay of Biscay and adjacent northeast Atlantic Ocean are exploited by numerous fisheries and support a large diversity of top predators. The importance of fat fish for some cetaceans in this area was recently suggested by the description of their diet (Spitz *et al.*, 2006; Pusineri *et al.*, 2007). The most striking case was that of the common dolphin (*Delphinus delphis*), which maintains a high proportion of fat fish in its diet despite extensive variations of the main prey species across seasons (Meynier *et al.*, 2008). Some of these prey species, such as anchovy or herring, are commercially important and show very low levels of spawning-stock biomass (ICES, 2009a, 2009b). At the same time, an increase of potentially low quality prey such as snake pipefish (*Entelurus aequoeris*) was observed (Harris *et al.*, 2007). If these changes in the availability of forage species induce a reduction of food quality, i.e. a reduction in the number of calories per unit of prey biomass, the population dynamics of top predators could be affected dramatically.

Quality of food should therefore be considered in ecosystem modelling, rather than biomass alone. Indeed, considering variability in prey quality, one unit biomass of a given species is not necessarily equivalent to one unit biomass of another species sharing a similar trophic level but with a distinct body composition. As the output of such modelling strongly depends on the accuracy of foodweb structure taken into account by the model (Christensen

and Walters, 2004), variation in prey quality should be examined within each box of the ecosystem.

The aim of the present study was to provide, at a large taxonomic scale, baseline data of lipid, protein, water, ash, and energy contents of forage species in the Bay of Biscay and adjacent northeast Atlantic Ocean in order to suggest functional groups based on prey quality for further use in ecosystem modelling.

A4.2 Materials and methods

Almost all forage species were collected from 2002 to 2008 in the Bay of Biscay during EVHOE (*EValuation des ressources Halieutiques de l'Ouest Européen*) research cruises carried out from Ifremer's RV "Thalassa" in autumn each year. Some additional materials, especially for coastal or rocky species, were specifically sampled during the same period. Species were identified following published guides (e.g. Whitehead *et al.*, 1986; Quéro *et al.*, 2003). Totals of 5472 specimens from 78 different species (1 jellyfish, 7 crustaceans, 8 cephalopods, 3 cartilaginous fish, 59 bony fish) were sampled. As far as possible, the size range was selected to match published prey sizes for top predators in the Bay of Biscay (Spitz *et al.*, 2006; Pusineri *et al.*, 2007; Meynier *et al.*, 2008). All material was stored frozen at –20°C until further analysis.

Proximate composition (water, ash, protein, lipid) and calorific content were determined to evaluate the quality of forage species. In order to reduce inter-individual variability, multiple individual samples were pooled for each species. Pools of whole specimens were freeze-dried and reduced to powder.

Following the Association of Official Analytical Chemists (AOAC, 1990), total water content was determined by weighing the samples on an electronic balance before and after freeze-drying and again after final drying in an oven at 105°C. Ash was determined by heating the sample in a furnace for about 12 h at 550°C (AOAC, 1990). Total protein was determined by the measurement of total nitrogen concentrations following the Kjeldahl method (AOAC, 1990). To convert total nitrogen to total protein, a conversion factor of 6.25 was applied for all forage species (Chen *et al.*, 1988). Total lipid content was determined using Soxhlet equipment with an ether-ethyl solvent (Radin, 1981). Carbohydrate content was not measured, because that component is generally low in marine forage species and its

contribution to total energy content is close to zero (Anthony *et al.*, 2000; Eder and Lewis, 2005). Energy contents were estimated using adiabatic bomb-calorimetry in which gross energy was determined by measuring heat of combustion.

Ash, lipid, protein, and energy contents were originally measured on dry samples. They were converted to wet mass by taking water content into account. Therefore, lipid and protein contents are expressed in percentage wet total body mass and energy content in kJ.g^{-1} wet total body mass. All values provided are means of duplicate determination (deviation between two assays was <2%). Several species were analysed in different years ($n > 1$ in Table A4.1).

A4.3 Results

The proximate composition of the 78 forage species analysed varied largely between species (Table A4.1). As expected, water represented the main component, with about 75% of body mass ($75.1 \pm 6.2\%$; range 60.1–92.1%). Ash represented 1.6–14.4%, and was low and relatively constant across most species (Figure A4.1b), highest values (>5%) being observed in brachyuran crustaceans (7.7–14.4%), snake pipefish (6.8%), and cuttlefish (*Sepia officinalis*; 5.5%). Protein represented the second most important component after water ($17.3 \pm 3.3\%$; range 2.1–23.7%). Most values ranged from 15 to 20% (Figure A4.1c). A few species yielded a relatively high protein content, e.g. the swimming crab (*Necora puber*; 22.8%), the teleosts *Scorpaenopsis saurus* (22.9%) and *Liza ramada* (23.7%). In contrast, values of protein were lowest in jellyfish (*Aurelia aurita*; 2.1%), the mesopelagic teleosts *Serrivomer beani* (8.4%) and *Xenodermichthys copei* (9.6%), and the shrimp *Palaemon longirostris* (11.5%). Lipids were highly variable, ranging from 0.3 to 12.2% (Figure A4.1d). Only 15% of forage species had lipid contents >6% of wet body mass, and the species with greatest lipid content were the pelagic teleosts *Scorpaenopsis scorpaenoides* (10.5%) and *Sardina pilchardus* (11.7%), and the epibenthic scorpaenid *Helicolenus dactylopterus* (12.2%).

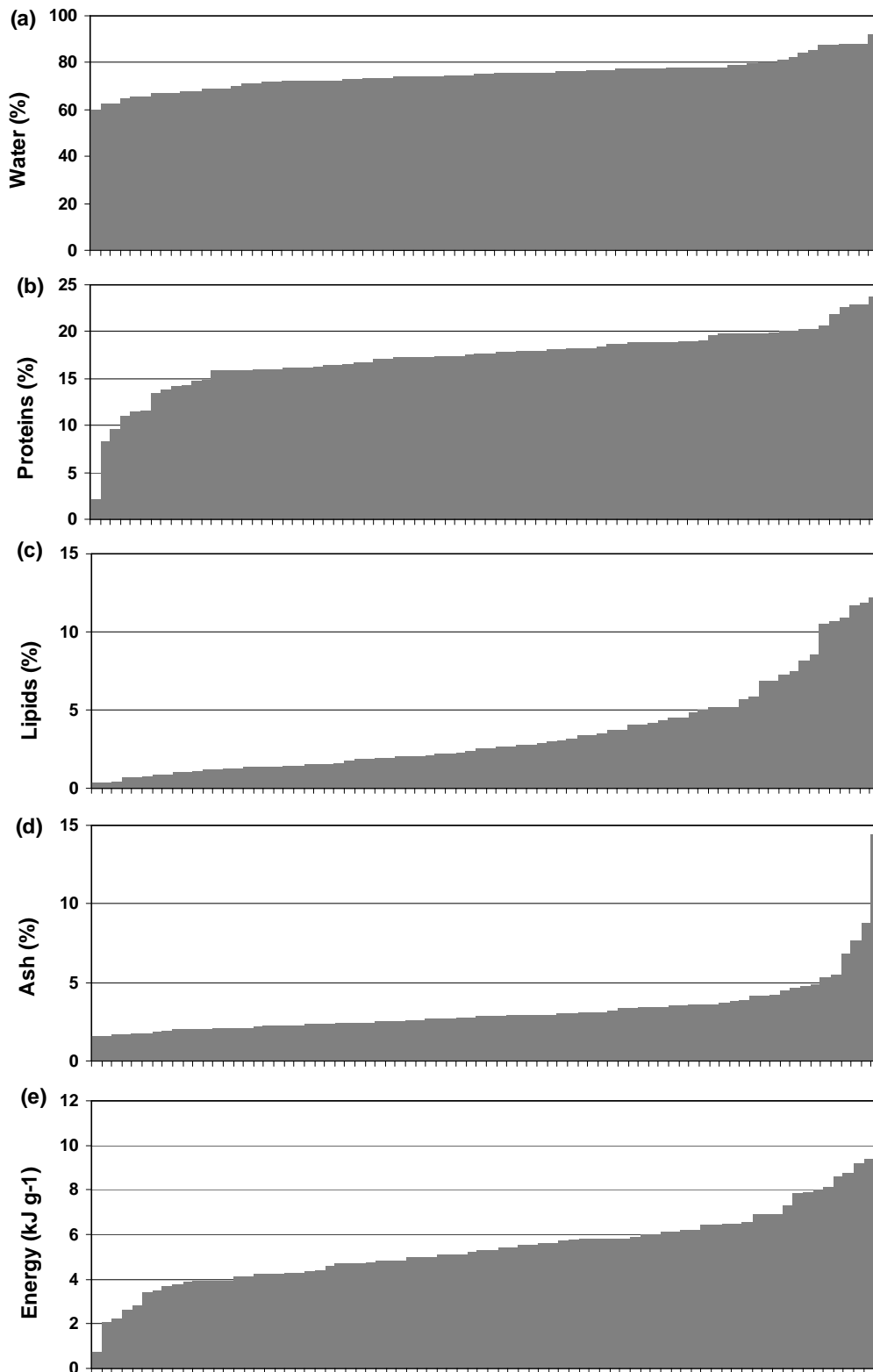


Figure A4.1. Component variability spectra for 78 forage species taken from the NE Atlantic, expressed as a percentage of wet total body weight: (a) water, (b) protein, (c) lipid, (d) ash, (e) energy. For each component, species were classified hierarchically.

Energy density of forage species ranged from 0.7 to 10.2 kJ.g^{-1} (Figure A4.1e). Lipid contents explained most of the variation in energy content ($r^2 = 0.761$; Figure A4.2), residuals being explained mainly by protein variability ($r^2 = 0.652$; Figure 3). Three classes of prey quality can be designated, therefore, according to values of energy density (Table A4.2): low quality species ($<4 \text{ kJ.g}^{-1}$), including *S. beanii* (2.1 kJ.g^{-1}), *X. copei* (2.2 kJ.g^{-1}), and *P. longirostris* (3.4 kJ.g^{-1}), moderate quality species ($4 < \text{ED} < 6 \text{ kJ.g}^{-1}$), encompassing the majority of the species considered here, and high quality species ($>6 \text{ kJ.g}^{-1}$), including species such as *Notoscopelus kroeyeri* (7.9 kJ.g^{-1}), *S. pilchardus* (8.7 kJ.g^{-1}), and *Pagellus acarne* (9.4 kJ.g^{-1}).

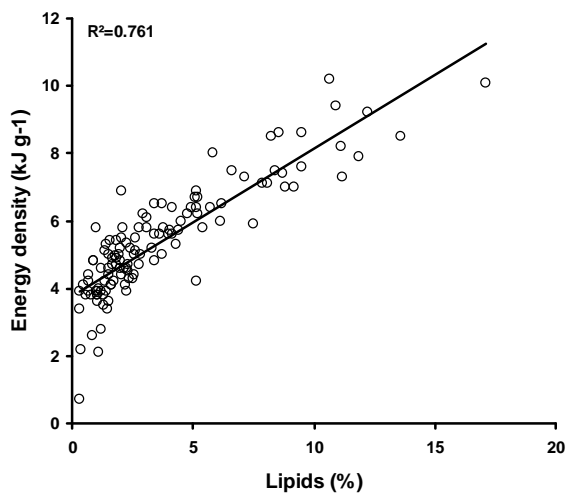


Figure A4.2. Fish energy content of 78 forage species from the NE Atlantic as a function of fish lipid content.

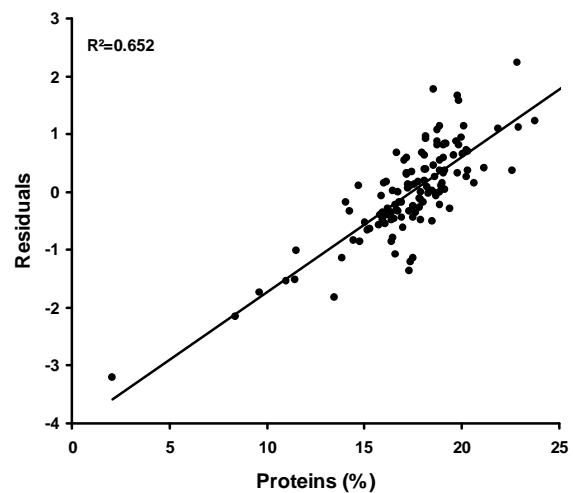


Figure A4.3. Residuals of the relationship between energy and lipid contents (Figure 2) of 78 forage species from the NE Atlantic as a function of fish protein content.

A4.4 Discussion

With 78 species analysed, the present study is the first to examine proximate composition and quality of forage species in the NE Atlantic across such a broad variety of taxa, including jellyfish, crustaceans, cephalopods, and cartilaginous and bony fish. Among fish species, all habitats were covered; benthic, demersal, neritic pelagic, and oceanic pelagic. The results showed broad variations in proximate composition and quality between species.

Table A4.1. Average proximate composition (water, protein, lipid, ash as % of wet total body mass), length (cm), and energy content ($\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}$) of 78 forage species taken from the NE Atlantic. N, number of individuals; n, number of analysed pool. Square brackets indicate the ranges of values. When several species are documented for a Family, an Order, or a Group, mean and [range] of energy content are provided.

GROUP	ORDER	FAMILY	SPECIES	N	n	LENGTH	WATER	PROTEINS	LIPIDS	ASH	ENERGY
JELLYFISH	Semaeostomeae	Ulmaridae	<i>Aurelia aurita</i>	30	1	[8-12]	92.1	2.1	0.3	4.2	0.7
CRUSTACEANS	Eucaria	Euphausiidae	<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	704	1	[2-3]	77.8	15.8	1.2	3.8	3.9
4.8 [3.4-6.9] *	Decapoda	Oplophoridae	<i>Acantheephyra purpurea</i>	480	1	[3-6]	88.4	16	4.3	4.5	5.3
	(macrurans)	Palaemonidae	<i>Palaemon longirostris</i>	612	1	[1-2]	82.4	11.5	1.5	2.9	3.4
	4.3 [3.4-5.3]	Pasiphaeidae	<i>Pasiphaea sivado</i>	342	1	[4-9]	78.1	17.6	0.5	3.4	4.1
	Decapoda	Grapsidae	<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	25	1	[23-40]	60.1	19.9	1	14.4	5.8
	(brachyurans)	Portunidae	<i>Polybius henslowii</i>	37	1	[4-5]	72.4	14.1	1.4	8.8	4.2
	5.6 [4.2-6.9]	5.5 [4.2-6.9]	<i>Necora puber</i>	8	1	[4-7]	62.8	22.8	2	7.7	6.9
CEPHALOPODS	Teuthoidea	Loliginidae	<i>Allotheutis</i> spp.	221	4	[3-8]	78.9 [78.1-80.8]	16.4 [14.5-16.7]	1.3 [0.8-1.8]	1.7 [1.6-2.0]	3.9 [3.6-4.2]
4.4 [3.9-4.8]	4.4 [3.9-4.8]		<i>Loligo forbesi</i>	4	1	[10-21]	76.5	17.9	2.2	2	4.6
			<i>Loligo vulgaris</i>	15	5	[12-25]	76.2 [75.4-77.0]	18.9 [18.1-19.6]	1.5 [0.7-2.2]	1.7 [1.6-1.9]	4.8 [4.4-5.3]
		Ommastrephidae	<i>Illex coindetii</i>	9	3	[14-17]	77.8 [77.0-79.2]	17.3 [15.2-18.7]	1.9 [1.5-2.2]	1.6 [1.5-1.8]	4.3 [4.1-4.4]
		4.4 [4.3-4.4]	<i>Todaropsis eblanae</i>	9	3	[12-15]	77.8 [77.7-78.0]	18 [16.0-19.4]	2.4 [2.3-2.6]	1.8 [1.7-1.9]	4.4 [4.3-4.5]
	Sepiolida	Sepiolidae	<i>Sepiola</i> spp.	77	1	[1-2]	77.4	16	2	2.6	4.8
	Sepioidea	Sepiidae	<i>Sepia officinalis</i>	10	2	[6-10]	75.8 [75.7-75.9]	15.8 [15.3-16.4]	1.2 [1.0-1.4]	5.5 [5.2-5.8]	3.8 [3.6-3.9]
	Octopoda	Octopodidae	<i>Eledone cirrhosa</i>	3	1	[10-11]	76	16.2	2.8	2.2	4.7
CARTILAGINOUS FISH	Carcharhiniformes	Scyliorhinidae	<i>Scyliorhinus canicula</i>	3	1	[48-51]	72.1	22.6	5.1	2.3	6.4
5.3 [3.9-6.4]	Rajiformes	Rajidae	<i>Leucoraja naevus</i>	3	1	[40-51]	75.5	20.7	4.1	1.6	5.7
	Chimaeriformes	Chimaeridae	<i>Chimaera monstrosa</i>	6	1	[9-10]	81.3	16.4	2.2	2	3.9
BONY FISH	Anguilliformes	Congridae	<i>Conger conger</i>	3	1	[53-60]	72.8	18.8	5.2	1.7	6.9
5.7 [2.1-10.2]	4.5 [2.1-6.9]	Serrivomeridae	<i>Serrivomer beanii</i>	26	1	[21-65]	78.1	8.4	1.1	2.3	2.1
	Clupeiformes	Clupeidae	<i>Sprattus sprattus</i>	246	4	[7-13]	70.9 [69.1-75.4]	17.2 [16.4-18.2]	8.2 [3.4-11.2]	2.5 [2.3-2.7]	6.5 [4.8-7.3]
	7.8 [5.8-10.1]	8.5 [6.5-10.1]	<i>Sardina pilchardus</i>	15	3	[14-22]	65.3 [63.2-67.4]	17.8 [16.7-19.1]	11.7 [8.4-17.1]	2.4 [1.8-3.3]	8.7 [7.5-10.1]
			<i>Clupea harengus</i>	3	1	[20-20]	62.8	18.6	10.7	3.6	10.2
		Engraulidae	<i>Engraulis encrasicolus</i>	208	4	[9-13]	72.0 [69.0-76.0]	19.6 [18.2-20.3]	3.4 [1.7-5.2]	2.8 [1.9-3.2]	5.8 [4.9-6.7]
	Osmeriformes	Alepocephalidae	<i>Xenodermichthys copei</i>	173	1	[4-12]	87.5	9.6	0.4	2.4	2.2
	3.6 [2.6-6.1]	Argentiniidae	<i>Argentina sphyraena</i>	22	2	[11-16]	72.2 [71.5-72.2]	17.8 [16.5-19.0]	5.7 [5.2-6.1]	2.5 [2.5-2.5]	6.1 [6.0-6.2]
		Platyroctidae	<i>Normichthys operosa</i>	53	1	[7-16]	77.2	11	0.8	2.5	2.6
	Stomiiformes	Sternoptychidae	<i>Argyropelecus olfersii</i>	138	1	[1-10]	69.2	14.8	1.3	5.3	3.5
	3.5 [2.8-4.2]	3.9 [3.5-4.2]	<i>Maurollicus muelleri</i>	201	1	[3-5]	76.3	13.5	5.2	3.7	4.2
		Stomiidae	<i>Stomias boa ferox</i>	28	1	[8-31]	88.4	11.5	1.2	3.1	2.8
	Aulopiformes	Paralepididae	<i>Arctozenus risso</i>	124	1	[9-20]	88.4	15.8	2.5	3.4	4.3
	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Lampanyctus crocodilus</i>	63	1	[7-15]	74.7	16.1	1.6	2.9	4.1
	6.6 [4.1-8.6]	6.6 [4.1-8.6]	<i>Benthosema glaciale</i>	697	1	[2-6]	85.5	13.9	7.5	3.4	5.9
			<i>Notoscopelus kroyeri</i>	60	1	[3-13]	87.5	16.6	11.9	2.3	7.9
			<i>Lobianchia gemellari</i>	30	1	[7-9]	67.1	18.8	8.6	2.1	8.6

Table A4.1. continued

Gadiformes 4.7 [3.7-5.5]	Macrouridae	<i>Caelorinchus caelorinchus</i>	5	1	[8-10]	77.6	16.2	2.6	3	5.1	
	Gadidae 4.5 [3.9-5.5]	<i>Merlangius merlangus</i>	24	4	[17-22]	79.5 [79.3-79.7]	16.7 [16.6-16.9]	0.7 [0.3-1.0]	2.9 [2.3-3.5]	3.9 [3.8-3.9]	
		<i>Pollachius pollachius</i>	2	1	[29-30]	79	17.2	0.7	2.8	4.2	
			<i>Micromesistius poutassou</i>	40	4	[14-20]	77.9 [77.0-78.3]	17.4 [16.1-18.1]	1.5 [1.1-1.7]	3.1 [2.2-4.0]	4.4 [4.0-4.7]
			<i>Trisopterus luscus</i>	9	3	[22-26]	77.3 [76.9-78.2]	17.7 [16.8-19.2]	1.8 [1.2-2.3]	2.9 [1.7-4.2]	4.7 [4.6-5.0]
			<i>Gadiculus argenteus</i>	23	1	[8-11]	75.5	16.2	3.7	3.4	5
			<i>Trisopterus minutus</i>	21	3	[14-18]	73.8 [71.5-75.3]	18.8 [17.9-20.3]	2.8 [2.4-3.3]	3.5 [2.3-4.7]	5.1 [5.0-5.2]
			<i>Gaidropsarus</i> spp.	5	1	[14-23]	76.8	17.2	2.6	1.9	5.5
		Phycidae	<i>Phycis blennoides</i>	3	1	[26-28]	77.5	17.4	2.5	2.7	5
		Merlucciidae	<i>Merluccius merluccius</i>	9	3	[22-29]	80.4 [79.5-81.2]	16 [15.1-16.9]	0.7 [0.3-1.1]	2.7 [2.2-3.2]	3.7 [3.4-3.9]
Atheriniformes	Atherinidae	<i>Atherina presbyter</i>	129	3	[5-12]	67.8 [65.9-68.8]	19.8 [18.9-21.2]	7.3 [6.6-8.1]	3 [2.1-3.7]	7.3 [7.1-7.5]	
Beloniformes 6.0 [5.8-6.2]	Belonidae	<i>Belone belone</i>	3	1	[55-59]	74	20.1	2.9	2.7	6.2	
	Scomberesocidae	<i>Scomberesox saurus</i>	5	1	[25-30]	71.6	22.9	2.1	2.4	5.8	
Beryciformes	Trachichthyidae	<i>Hoplostethus mediterraneus</i>	17	1	[4-7]	75.9	15.9	2.3	4.9	4.7	
Zeiformes	Caproidae	<i>Capros aper</i>	36	1	[6-7]	71.3	17.2	4.8	4.6	6.2	
Syngnathiformes	Syngnathinae	<i>Entelurus aequoeris</i>	128	1	[25-34]	73.5	14.7	1.9	6.8	4.7	
Scorpaeniformes 7.5 [5.1-9.2]	Sebastinae	<i>Helicolenus dactylopterus</i>	3	1	[15-17]	65.7	18.2	12.2	2.6	9.2	
	Scorpaenidae	<i>Scorpaena loppei</i>	3	1	[91-98]	73.2	20.2	1.4	4.1	5.1	
	Triglidae	<i>Chelidonichthys cuculus</i>	7	2	[17-20]	69.0 [66.9-71.1]	19.8 [18.9-20.6]	6.9 [5.5-8.2]	2.9 [2.3-3.5]	8.2 [7.8-8.5]	
Perciformes 6.2 [4.8-9.4]	Moronidae	<i>Dicentrarchus labrax</i>	3	1	[44-48]	84.1	20.2	4.5	2	6	
	Carangidae	<i>Trachurus trachurus</i>	30	5	[14-30]	72.4 [71.1-74.0]	18.2 [17.3-19.0]	5 [3.6-6.2]	3.1 [2.4-4.5]	6 [5.6-6.5]	
		<i>Spondyliosoma cantharus</i>	6	2	[17-23]	69.9 [68.5-71.3]	18.3 [18.0-18.6]	6.8 [5.0-8.7]	2.5 [2.2-2.8]	6.9 [6.4-7.4]	
	Sparidae 8.1 [6.9-9.4]	<i>Boops boops</i>	9	1	[14-25]	67	19.8	5.8	2.3	8	
		<i>Pagellus acarne</i>	4	1	[15-17]	65.1	19.7	10.9	2.4	9.4	
	Mullidae	<i>Mullus surmuletus</i>	15	2	[11-14]	71.7 [71.4-71.9]	18.7 [18.2-19.1]	4.5 [4.1-4.9]	2.7 [2.5-2.9]	6.4 [6.3-6.4]	
	Cepolidae	<i>Cepola macrophthalma</i>	6	1	[38-53]	80.2	14.2	1.1	4.1	3.9	
	Mugilidae	<i>Liza ramada</i>	3	1	[33-42]	67.6	23.7	3.4	3.6	6.5	
	Labridae	<i>Labrus bergylta</i>	2	1	[28-32]	75.8	20	1.6	1.9	5.4	
	Ammodytidae 5.3 [4.8-5.8]	<i>Hyperoplus lanceolatus</i>	6	1	[30-37]	75.1	18.1	0.9	3.2	4.8	
		<i>Ammodytes tobianus</i>	9	2	[27-31]	73.5 [73.5-73.6]	18.9 [18.9-18.9]	4.1 [3.8-4.4]	2 [1.9-2.1]	5.8 [5.7-5.8]	
	Trachinidae	<i>Trachinus draco</i>	5	1	[18-23]	74.6	18.2	1.4	3.9	5.3	
	Blenniidae	<i>Paralipophrys trigloides</i>	16	1	[7-12]	73.1	19.1	2	3.5	5.5	
	Callionymidae	<i>Callionymus lyra</i>	5	1	[15-19]	75.4	17.1	2	3.6	5.2	
	Gobiidae	<i>Lesueurigobius friesii</i>	143	1	[4-6]	72.4	16.5	4.1	4.8	5.6	
	Scombroidae	<i>Scomber scombrus</i>	12	4	[25-29]	67.3 [66.4-69.9]	17.5 [17.3-17.8]	10.5 [7.9-13.6]	2.1 [1.8-2.4]	7.9 [7.1-8.5]	
Pleuronectiformes 5.7 [5.0-6.5]	Scophthalmidae	<i>Lepidorhombus whiffiagonis</i>	3	1	[21-26]	73.9	18.1	3.1	2.3	6.1	
	Bothidae	<i>Arnoglossus imperialis</i>	19	1	[8-14]	74	18.8	1.8	3.6	5.4	
		<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>	2	1	[29-34]	76.6	17.4	3.4	2.1	5.6	
	Pleuronectidae 5.7 [5.6-5.8]	<i>Microstomus kitt</i>	2	1	[28-29]	73.9	19.8	2.8	2.2	5.8	
		<i>Pleuronectes platessa</i>	2	1	[27-34]	74.3	17.9	3.1	3	5.8	
	Soleidae	<i>Solea solea</i>	3	1	[28-31]	77.0	18.9	1.5	2.1	5	
		<i>Dicologlossa cuneata</i>	7	1	[12-20]	69.2	21.9	3.7	3	6.5	

Lipids were the most structuring component, and were determined largely by prey quality. Therefore, with energy densities ranging from 2 to 10 kJ.g^{-1} , the quality of forage species was heterogeneous, and we propose three classes of quality of species; low ($<4 \text{ kJ.g}^{-1}$), moderate ($4 < \text{ED} < 6 \text{ kJ.g}^{-1}$), and high quality ($>6 \text{ kJ.g}^{-1}$). Across the taxa studied, some 20% were classified as low quality species, 50% as species of moderate quality, and 30% as species of high quality. Only a few species had an energy value $>8 \text{ kJ.g}^{-1}$.

Within-species variations in proximate composition and energy content could not be investigated in full. Parameters such as year, season, maturity, and age could influence energy values (Anthony *et al.*, 2000; Van de Putte *et al.*, 2006). In this study, up to several hundred specimens per species were pooled (Table A4.1) in order to smooth intraspecific variability, and almost all specimens were sampled in the same season. Therefore, the hierarchy proposed was consistent with previous results worldwide, with some fat and high-energy density families such as clupeids or myctophids opposite to lean and low-to-moderate energy density families, such as gadids or squids (Anthony *et al.*, 2000; Eder and Lewis, 2005). However, more samples are needed to document intraspecific variations in proximate composition and energy content, especially for fat species which could have notable seasonal variations (see Dubreuil and Petitgas, 2009). Moreover, it must be acknowledged that forage species body composition and energy content are not the only variables required to describe prey profitability intrinsically. For example, prey swimming speed, dispersion, encounter rate, and non-energy-related nutritional aspects of the diet need to be taken into account for a full evaluation of the profitability of a given prey to a given predator.

Despite these reservations, it is clear that in the NE Atlantic, prey profitability for a predator assessed from energy densities can differ largely between species. All forage species, even when morphologically or taxonomically similar, cannot be considered as equivalent and interchangeable for the fulfilments of predator energy and food requirements. In the context of low-quality prey expansion in marine ecosystems (Österblom *et al.*, 2008), this study provides baseline data for evaluating any possible effects of regime shifts associated with changes in forage species availability.

Table A4.2. Classification of 78 forage species from the NE Atlantic based on quality: low ($<4 \text{ kJ.g}^{-1}$), moderate ($4 < ED < 6 \text{ kJ.g}^{-1}$), and high ($>6 \text{ kJ.g}^{-1}$).

LOW QUALITY SPECIES	MODERATE QUALITY SPECIES	HIGH QUALITY SPECIES
JELLIFISH	CRUSTACEANS	CRUSTACEANS
CRUSTACEANS	Oplophoridae	some Portunidae
Euphausiidae	Pasiphaeidae	<i>Necora</i>
Palaemonidae	some Portunidae	CARTILAGINOUS FISH
CEPHALOPODS	<i>Polybius</i>	Scylliorhinidae
Sepiidae	Grapsidae	BONY FISH
CARTILAGINOUS FISH	CEPHALOPODS	Argentinidae
Chimaeridae	Loliginidae	Atherinidae
BONY FISH	Ommastrephidae	Belonidae
Alepocephalidae	Sepiolidae	Caproidae
Cepolidae	Octopodidae	Carangidae
Merlucciidae	CARTILAGINOUS FISH	Clupeidae
Platyroctidae	Rajidae	Engraulidae
Serrivomeridae	BONY FISH	Moronidae
some Sternoptychidae	Ammodytidae	Mugilidae
<i>Argyropelecus</i>	Blenniidae	Mullidae
Stomiidae	Bothidae	some Myctophidae
	Callionymidae	<i>Notoscopelus</i>
	Gadidae	<i>Lobianchia</i>
	Labridae	Scombridae
	Macrouridae	Scophthalmidae
	some Myctophidae	Sebastinae
	<i>Lampanyctus</i>	some Soleidae
	<i>Benthoema</i>	<i>Dicologlossa</i>
	Paralepididae	Sparidae
	Phycidae	Triglidae
	Pleuronectidae	
	Scomberesocidae	
	Scorpaenidae	
	some Soleidae	
	<i>Solea</i>	
	some Sternoptychidae	
	<i>Maurolicus</i>	
	Syngnathinae	
	Trachichthyidae	
	Trachinidae	

Finally, the heterogeneity of forage-species quality needs to be considered in ecosystem modelling. Intermediate and lower trophic levels are often represented by multispecies boxes within models defined merely by size and general ecological profile, e.g. mesopelagic fish, small demersal fish, or large oceanic squid (Morissette *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2008). The results here highlight the fact that some combining of species within the same box in a model can be inconsistent when defined solely on habitat and size similarity. For instance, mesopelagic fish including myctophids and alepocephalids, or demersal fish including triglids and phycids are heterogeneous groupings in terms of body composition and energy content. Such species types are not equally valuable to, or even looked for by, top predators. It is therefore proposed that in models of pelagic ecosystems, multispecific compartments of forage organisms be defined with the aim of maximizing within-compartment homogeneity in body composition, energy content, and ultimately profitability to top predators.

Acknowledgments

The work was part of a larger research programme on the role and the dietary preferences of top predators in the Bay of Biscay and adjacent Atlantic areas. We are particularly grateful to J-C. Mahé, R. Bellail, J-C. Poulard, and J-P. Leaute (Ifremer), and the crew of the RV "Thalassa" for their support during EVHOE cruises, and also to additional samplers S. Dixneuf, J. Moderan, and G. Radenac. The proximate composition and prey densities evaluations were carried out by E. Bodin and M. Castin (LASAT), whose time and competence are gratefully acknowledged. The *Centre de Recherche sur les Mammifères Marins* was funded by the *Ministère de l'Écologie et du Développement Durable* and the *Communauté d'Agglomération de la Ville de La Rochelle*. Part of the work was supported by EU Project FACTS (FPVII: Contract 244966). The PhD thesis of JS is supported by the *Agence Nationale de la Recherche Technique* with a CIFRE grant. Finally, we thank editor Bill Turrell for his comments that allowed us to improve the quality of the manuscript.

References

- Anthony J.A., Roby D.D. & Turco K.R., 2000. Lipid content and energy density of forage fishes from the northern Gulf of Alaska. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 248: 53–78.
- AOAC. 1990. Official Methods of Analyses of Association of Analytical Chemist, 15th edn. AOAC, Washington DC.
- Chen Y.S., Brayton S.V. & Hach C.C., 1988. Accuracy in Kjeldahl protein analysis. *American Laboratory*, 1988: 62–67.

- Chen Z., Qiu Y., Jia X. & Xu S., 2008. Using an ecosystem modeling approach to explore possible ecosystem impacts of fishing in the Beibu Gulf, northern South China Sea. *Ecosystems* 11: 1318–1334.
- Cheung W.W.L., Lam V.W.Y., Sarmiento J.L., Kearney K., Watson R. & Pauly D., 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish Fish.* 10: 235–251.
- Christensen V. & Walters C.J., 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol. Model.* 172: 109–139.
- Dubreuil J. & Petitgas P., 2009. Energy density of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Bay of Biscay. *J. Fish Biol.* 74: 521–534.
- Dulvy N.K., Rogers S.I., Jennings S., Stelzenmüller V., Dye S.R. & Skjoldal H.R., 2008. Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. *J. Appl. Ecol.* 45: 1029–1039.
- Eder E.B. & Lewis M.N., 2005. Proximate composition and energetic value of demersal and pelagic prey species from the South-West Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 291: 43–52.
- Harris M.P. Beare D., Toresen R., Nøttestad L., Kloppmann M., Dörner H., Peach K., Rushton D.R.A., Foster-Smith J. & Wanless S., 2007. A major increase in snake pipefish (*Entelurus aequoreus*) in northern European seas since 2003: potential implications for seabird breeding success. *Mar. Biol.* 151: 973–983.
- ICES. 2009a. Report of the Herring Assessment Working Group for the Area South of 62°N, 17–25 March 2009, ICES Headquarters, Copenhagen. ICES Document CM 2009/ACOM:03. 648 pp.
- ICES. 2009b. Report of the Working Group on Anchovy and Sardine, 15–20 June 2009, ICES Headquarters, Copenhagen. ICES Document CM 2009/ACOM:13..Diane Lindemann. 354 pp.
- Meynier L., Pusineri C., Spitz J., Santos M.B., Pierce G.J. & Ridoux V., 2008. Intraspecific dietary variation in the short-beaked common dolphin *Delphinus delphis* in the Bay of Biscay: importance of fat fish. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 354: 277–287.
- Morissette L., Hammill M.O. & Savenkoff C., 2006. The trophic role of marine mammals in the northern Gulf of St Lawrence. *Mar. Mammal Sci.* 22: 74–103.
- Österblom H., Olsson O., Blenckner T. & Furness R.W., 2008. Junk-food in marine ecosystems. *Oikos* 117: 967–977.
- Pusineri C., Magnin V., Meynier L., Spitz J., Hassani S. & Ridoux V., 2007. Food and feeding ecology of the common dolphin (*Delphinus delphis*) in the oceanic northeast Atlantic and comparison with its diet in neritic areas. *Mar. Mammal Sci.* 23: 30–47.
- Quéro J.C., Porché P. & Vayne J.J., 2003. Guide des Poissons de l'Atlantique européen. Delachaux et Niestlé, Les Guides du Naturaliste, Lonay / Paris. 465 pp.
- Radin N.S., 1981. Extraction of tissue lipids with a solvent of low toxicity. *Method. Enzymol.* 72: 5–7.
- Spitz J., Rousseau Y. & Ridoux V., 2006. Diet overlap between harbour porpoise and bottlenose dolphin: an argument in favour of interference competition for food? *Estuar. Coast. Shelf S.* 70: 259–270.
- Trites A.W. & Donnelly C.P., 2003. The decline of Steller sea lions *Eumetopias jubatus* in Alaska: a review of the nutritional stress hypothesis. *Mammal Rev.* 33: 3–28.

- Van de Putte A., Flores H., Volckaert F. & Van Franeker A.J., 2006. Energy content of Antarctic mesopelagic fishes: implications for the marine food web. *Polar Biol.* 29: 1045–1051.
- Whitehead P.J.P., Bauchot M-L., Hureau J-C., Nielsen J. & Tortonese E., 1986. Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. Unesco, Paris. 3 volumes.

ANNEXE 5

PREY SELECTION BY THE COMMON DOLPHIN: FULFILLING HIGH ENERGY REQUIREMENTS WITH HIGH QUALITY FOOD

Spitz J., Mourocq E., Leauté J.-P., Quéro J.-C. & Ridoux V.

Journal of Experimental Marine Biology and Ecology

Sous presse

DOI: 10.1016/j.jembe.2010.05.010



ANNEXE 5. PREY SELECTION BY THE COMMON DOLPHIN: FULFILLING HIGH ENERGY REQUIREMENTS WITH HIGH QUALITY FOOD

Abstract

Which characteristics define the prey species constituting the diet of a given predator? Answering this question would help predict a predator's diet and improve our understanding of how an ecosystem functions. The aim of this study was to test if the diet of common dolphins, *Delphinus delphis*, in the oceanic Bay of Biscay reflected prey availability or a selection shaped by prey energy densities (ED). To do this, the community of potential prey species, described both in terms of relative abundance and energy densities, was compared to the common dolphin diet in this area. This analysis of a predator's diet and its prey field revealed that the common dolphin selected its diet on the basis of prey energy densities (significant values of Chesson's index for $ED > 5 \text{ kJ.g}^{-1}$). High-energy prey were positively selected in the diet [e.g. *Notoscopelus kroeyeri*, $ED = 7.9 \text{ kJ.g}^{-1}$, 9% of relative abundance in the environment (%Ne); 62% of relative abundance in the diet (%Nd)] and low-energy prey disregarded (*Xenodermichthys copei*, $ED = 2.1 \text{ kJ.g}^{-1}$, 20%Ne, 0%Nd). These results supported the hypothesis that common dolphins selected high energy density prey species to meet their energetically expensive life style and disregard prey organisms of poor energy content even when abundant in the environment.

Keywords: field of prey; energy density; active prey selection; trophic *cul-de-sac*

A5.1 Introduction

Beyond the simple description of the diet, a major ecological issue is also to understand its ecological significance: why does the observed array of prey species compose the diet of a given predator? What are the prey key traits for this predator? Answering this would help predict a predator's diet and its variations according to the availability of prey functional traits, improve our understanding of ecosystem functioning and anticipate the consequences of possible changes.

The optimal foraging theory (OFT) is a classical paradigm used to explain or even predict the diet of a forager (Emlen, 1966; MacArthur and Pianka, 1966; Charnov, 1976). In initial studies placed in the OFT framework, some predictions depended on unrealistic assumptions and OFT was a much debated theory (Zach and Smith, 1981; Stephens and Krebs, 1986; Pierce and Ollason, 1987). However, numerous studies provided results which matched quantitatively or qualitatively OFT predictions (Sih and Christensen, 2001). Today, three major robust and fundamental predictions are commonly assumed (Stephens and Krebs, 1986; Sih and Christensen, 2001): (1) predators should prefer prey that yield more energy compared to foraging costs, (2) as abundance of higher profitable prey species increases in the environment, lower profitable prey should be dropped out from the diet and predators should become more specialised, and (3) foragers should obey a quantitative threshold rule for when specific prey types should be included or excluded from an optimal diet. Thus, predators have to develop an adapted foraging strategy related with their specific energy requirements.

From killer whales eating marine mammals to herbivorous dugong, marine mammals exhibit a broad range of biological models and have developed diverse feeding strategies (Berta and Sumich, 1999). But, some species, particularly small cetaceans and pinnipeds, are often described as opportunistic feeders: predators which consume their prey without selection, i.e. proportionately to their availability in the environment. Contrastingly, active prey choice by marine mammals has rarely been actually tested. The difficulty to describe the prey field exposed to a predator species (species diversity and abundance, distributions, energy contents...) is an important limitation in such investigations (*e.g.* Santos and Pierce, 2003).

The common dolphin *Delphinus delphis* is the most abundant delphinid in offshore warm-temperate waters in the Atlantic (Perrin, 2002). This small delphinid is likely an energetically expensive biological model because it is fairly small among cetaceans and a very active swimmer, both of these characteristics being associated with high metabolic costs per unit body mass (Berta and Sumich, 1999; Costa and Williams, 1999). In the Bay of Biscay, common dolphin feed preferentially on small schooling pelagic fish: scads *Trachurus* spp., pilchard *Sardina pilchardus*, anchovy *Engraulis encrasicolus* and mackerels *Scomber scombrus*. Between seasons or years, the specific composition of its diets can change significantly (Meynier *et al.*, 2008), but, if the proximate composition of forage species was considered (Spitz *et al.*, 2010), dolphins seemed always to switch from a fat and high-quality prey species to another high-quality prey species. Low-quality prey would be neglected; indeed several of them, such as gadids, are very abundant in the area (Poulard and Blanchard, 2005), but never constitute a measurable share of the common dolphin diet (Meynier *et al.*, 2008). Hence, prey selection by common dolphins based on prey energy densities was suggested to occur in this neritic habitat. Recently and for the first time in a fully oceanic area, the diet of common dolphins off the Bay of Biscay was shown to be largely constituted of myctophids (Pusineri *et al.*, 2007). By comparison with other predators studied in the same area and collected in the same condition, i.e. living in the same prey field, it appeared that similarly-sized pelagic predators such as blue shark, *Prionace glauca*, or swordfish, *Xiphias gladius*, ate larger and probably leaner prey types (Pusineri *et al.*, 2008).

The present study aimed at testing if, within the fish prey field available to top predators, common dolphins would select the most profitable food sources, i.e. high energy density prey, to fulfil their high energy requirements. To investigate this issue, we compared the composition of the community of potential dolphin prey species off the Bay of Biscay, both in terms of relative abundance and energy density with the diet of common dolphins in order to test if the diet reflected prey availability or a selection shaped by prey energy densities.

A5.2 Materials and methods

Composition of the epi- and mesopelagic fish community

The epi- to mesopelagic oceanic fish community off the Bay of Biscay was investigated during EVHOE (EVALUATION des ressources Halieutiques de l'Ouest Européen) research cruises onboard the R/V Thalassa in October 2002, 2003 and 2008. Fourteen hauls were performed with a 25 m vertical opening pelagic trawl. The mesh size decreases gradually from 76 mm to 44 mm in the bag. The trawl-haul duration was one hour at 4 kn. The hauls were carried out during the night at various depths supposedly accessible to dolphins from sub-surface to 500 m deep off the continental slope from 43.91–46.60°N and 2.40–5.11°W (Table A5.1). Fish were counted and identified following published guides (*e.g.* Quéro *et al.*, 2003).

Table A5.1. Trawling station data for the R/V Thalassa.

Date	Bottom depth (m)	Catch depth (m)	Start of the haul	Latitude N	Longitude W
15/10/2002	1500	500	20:13	44.34	2.46
16/10/2002	1500	200	19:04	44.58	2.40
19/10/2002	2000	20	19:56	44.90	2.57
20/10/2003	700	200	20:13	45.78	3.76
22/10/2003	600	500	19:40	46.60	4.95
24/10/2003	3700	500	20:10	45.30	3.69
25/10/2003	1500	200	20:36	43.92	2.81
26/10/2003	1500	500	19:51	43.91	2.80
02/11/2003	3700	200	20:07	46.27	5.11
22/10/2008	1200	500	19:47	44.33	2.29
23/10/2008	800	200	20:02	43.75	2.24
25/10/2008	3300	20	21:06	44.79	2.74
26/10/2008	1500	500	20:05	44.99	2.67
28/10/2008	700	500	19:35	45.28	3.33

The occurrence of a given species was the number of haul in which this species was observed. The relative abundance was given by the number of individuals of the same species found throughout the complete haul series. These two indices can be expressed by their percentage frequency as percentage of occurrence (%O) and percentage by number (%N), respectively.

$$\%O_i = n_i / N * 100$$

where n_i is the number of hauls where species i was found and N the total number of hauls;

$$\%N_i = x_i / X * 100$$

where x_i is the number of individuals belonging to species i and X the total number of fish caught.

Confidence intervals around relative abundance were generated by bootstrap simulations. The bootstrapping routine was written by using the R software (Ihaka and Gentleman, 1996). Random samples were drawn with replacement and the procedure was repeated 1000 times.

Diet of common dolphin and energy content of prey species: origin of data

The dietary composition of common dolphin used in the present work comes from a previous analysis of stomach contents carried out from dolphins incidentally caught in tuna driftnet fisheries during the summers 1992-1993 off the Bay of Biscay (Pusineri *et al.* 2007; summary in Table A5.2). Briefly described, stomach contents from 63 common dolphins were analyzed by prey occurrence, number and mass, following standard methods (*e.g.* Ridoux, 1994, Spitz *et al.*, 2006). The diet was dominated by myctophid fish, mostly *Notoscopelus kroeyeri*.

Quality of forage species from the Bay of Biscay was recently explored by analysis of proximate composition and energy content for a wide range of species including mesopelagic fish (Spitz *et al.*, 2010; Table A5.3).

Table A5.2. Composition of the diet of common dolphin off the Bay of Biscay in percentage by number (Pusineri et al., 2007).

Family	Species	%N
Sternoptichidae		
	<i>Maurolicus muelleri</i>	9.4
Platyroctidae		
	Platyroctidae unidentified	0.1
Stomiidae		
	<i>Stomias boa ferox</i>	0.1
Chauliodontidae		
	<i>Chauliodus sloani</i>	0.1
Chiasmodontidae		
	Chiasmodontidae unidentified	0.1
Bathylagidae		
	All Bathylagidae species	0.2
Paralepididae		
	<i>Arctozenus risso</i>	1.1
	<i>Paralepis coregonoides</i>	0.7
	<i>Macroparalepis affinis</i>	0.1
Myctophidae		
	<i>Notoscopelus kroeyeri</i>	62.4
	<i>Myctophum punctatum</i>	5.3
	<i>Benthosema glaciale</i>	11.3
	<i>Symbolophorus veranyi</i>	0.7
	<i>Lampanyctus</i> spp.	2.3
	<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	0.4
	<i>Lobianchia gemellarii</i>	0.3
	<i>Electrona risso</i>	0.1
	Myctophidae unidentified	0.5
Nomeidae		
	<i>Cubiceps gracilis</i>	0.2
Others fish species		0.6
Cephalopod species		4.0

Table A5.3. Energy content of main mesopelagic fish species off the Bay of Biscay (Spitz et al., 2010).

Family	Species	Gross energy (kJ/g)
Serrivomeridae	<i>Serrivomer beanii</i>	2.1
Alepocephalidae	<i>Xenodermichtys copei</i>	2.2
Platytroctidae	<i>Normichthys operosa</i>	2.6
Sternoptychidae	<i>Argyropelecus olfersii</i>	3.5
	<i>Maurolicus muelleri</i>	4.2
Stomiidae	<i>Stomias boa ferox</i>	2.8
Paralepididae	<i>Arctozenus risso</i>	4.3
Myctophidae	<i>Lampanyctus crocodilus</i>	4.1
	<i>Notoscopelus kroeyeri</i>	7.9
	<i>Benthoosema glaciale</i>	5.9

Comparison between diet and prey availability

The overlap between hauls and stomach contents was assessed by calculating the Pianka index of overlap on relative abundance data of fish species in the water versus in the diet (Pianka, 1973):

$$O = \frac{\sum p_{iA} p_{iB}}{\sqrt{\sum p_{iA}^2 \sum p_{iB}^2}}$$

where p_{iA} is the percentage by number of species i in hauls and p_{iB} is the percentage by number of the species i in the diet of the common dolphin. This index varies from 0 (no overlap) to 1 (complete overlap).

Prey selectivity was tested by using the Chesson's index (Chesson, 1978):

$$\alpha_{i(1 \rightarrow m)} = \frac{p_i r_i}{\sum p_i r_i}$$

where α_i is the selectivity for prey type i ; r_i is the percentage by number of species i in the diet of the common dolphin; p_i percentage by number of species i in hauls and m is the total number of species found in hauls and in stomach contents. Values of α_i close to $1/m$ represent feeding at random whereas values greater (versus smaller) than $1/m$ correspond to positive (versus negative) selection of prey i .

Pearson's correlation tests between species abundance in the hauls versus in the diet was performed to examine if the diet reflected prey availability (percentage by number >1% either in diet or in hauls). Similar tests were carried out between Chesson's index of selectivity and energetic density to investigate if prey choice was associated to prey quality. All correlations were computed by using the R software (Ihaka and Gentleman, 1996).

A5.3 Results

Composition of the epi- and mesopelagic fish community

From the fourteen epi- to mesopelagic trawl hauls, 3258 fish were captured. The pelagic fish community was composed of 26 species from 12 families. Three families accounted for up to 88% of total number of fish caught (Table 4). The alepocephalid *Xenodermichtys copei* was the most abundant species with a total contribution of 22.2%N, 95% non-parametric confidence interval being [12.9–32]. Myctophid fish were represented by at least eight species and amounted to 44.5%N; among them *Benthoosema glaciale* (17.2%N [2.2–40]) and *Notoscopelus kroeyeri* (8.9%N [5.1–13.8]) were the most prevalent. The sternoptychids were the third dominant family with three species identified: *Argyropelecus olfersii* (11.3%N [4.6–21.8]), *A. hemigygnus* (3.4%N [0.6–8.2]) and *Maurolicus muelleri* (6.6%N [0.1–18.1]). Lastly, the paralepid *Arctozenus risso* accounted for 8.1%N [3.7–14.2]. Abundances of all other species were negligible.

Table A5.4. Composition of fish community in the 500 meters depth surface layer off the Bay of Biscay.

Family	Species	%O	N	%N	95% IC
Serrivomeridae	<i>Serrivomer beanii</i>	21.4	11	0.3	[0-1.1]
Bathylagidae	<i>Dolicholagus longirostris</i>	7.1	1	0.0	[0-0.1]
Alepocephalidae	<i>Xenodermichtys copei</i>	85.7	724	22.2	[12.9-32]
Platyroctidae	<i>Holthyrnia macrops</i>	7.1	1	0.0	[0-0.1]
Sternoptychidae	<i>Argyrolepecus hemigymnus</i>	57.1	110	3.4	[0.6-8.2]
	<i>Argyrolepecus olfersii</i>	78.6	369	11.3	[4.6-21.8]
	<i>Maurolicus muelleri</i>	28.6	214	6.6	[0.1-18.1]
Stomiidae	<i>Melanostomias bartonbeani</i>	7.1	1	0.0	[0-0.1]
	<i>Rhadinesthes decimus</i>	7.1	1	0.0	[0-0.1]
	<i>Stomias boa ferox</i>	71.4	69	2.1	[0.9-3.8]
Gonostomatidae	<i>Cyclothone microdon</i>	14.3	15	0.5	[0-1.4]
Chiasmodontidae	<i>Pseudoscopelus pierbartus</i>	7.1	1	0.0	[0-0.1]
Paralepididae	<i>Arctozenus risso</i>	71.4	264	8.1	[3.7-14.2]
	<i>Lestidiops affinis</i>	7.1	3	0.1	[0-0.3]
	<i>Macroparalepis affinis</i>	57.1	16	0.5	[0.2-0.8]
	<i>Paralepis coregonoides</i>	7.1	1	0.0	[0-0.1]
Myctophidae	<i>Benthoosema glaciale</i>	85.7	561	17.2	[2.2-40]
	<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	78.6	146	4.5	[1.9-7.5]
	<i>Electrona risso</i>	7.1	2	0.1	[0-0.2]
	<i>Lobianchia gemellarii</i>	7.1	1	0.0	[0-0.1]
	<i>Myctophum punctatum</i>	78.6	327	10.0	[2.4-25.5]
	<i>Notoscopelus kroeyeri</i>	85.7	290	8.9	[5.1-13.8]
	<i>Lampanyctus</i> spp.	57.1	124	3.8	[0.2-10.4]
	<i>Diaphus mollis</i>	7.1	1	0.0	[0-0.1]
Merlucciidae	<i>Cynogadus brachycolus</i>	7.1	1	0.0	[0-0.1]
Syngnathidae	<i>Entelurus aequoerus</i>	14.3	4	0.1	[0-0.4]

%O: percentage of occurrence; N: number of fish; %N: percentage by number; CI95%: Confidence intervals at 95%

Comparison between diet and prey availability

A first approach to the comparison between common dolphin diet and prey availability was by using the Pianka index of overlap which revealed a fairly low degree of overlap (<0.4) between the two datasets. Similarly, no correlation (Pearson test, $P>0.05$) existed between relative abundances of each prey species observed in hauls versus in stomach contents (Figure A5.1). Actually, the Chesson's index of selectivity suggested a positive selection by which common dolphin would specifically target *M. punctatum*, *M. muelleri* and even more strongly *B. glaciale* and *N. kroeyeri* (Table 5). All other species appeared to be negatively selected by the predator. Finally, a significant correlation (Pearson test, $P<0.005$) was found between the values of Chesson's index of selectivity and fish energy content (Figure A5.2), with all species poorer than 5 kJ.g⁻¹ being negatively selected and the other being increasingly selected as their energy content increased.

Table A5.5. Values of Chesson's index (α_i).

Species	α	Selection
<i>Serrivomer beanii</i>	0.000	Negative
<i>Xenodermichtys copei</i>	0.000	Negative
<i>Argyropelecus hemigymnus</i>	0.000	Negative
<i>Argyropelecus olfersii</i>	0.000	Negative
<i>Maurolicus muelleri</i>	0.070	Positive
<i>Stomias boa ferox</i>	0.000	Negative
<i>Cyclothone microdon</i>	0.000	Negative
<i>Chauliodus sloani</i>	0.000	Negative
<i>Arctozenus risso</i>	0.010	Negative
<i>Macroparalepis affinis</i>	0.000	Negative
<i>Paralepis coregonoides</i>	0.000	Negative
<i>Benthoosema glaciale</i>	0.220	Positive
<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	0.002	Negative
<i>Lampanyctus</i> spp.	0.000	Negative
<i>Lobianchia gemellarii</i>	0.000	Negative
<i>Myctophum punctatum</i>	0.060	Positive
<i>Notoscopelus kroeyeri</i>	0.628	Positive
<i>Electrona risso</i>	0.000	Negative
<i>Symbolophorus veranyi</i>	0.000	Negative
<i>Cubiceps gracilis</i>	0.000	Negative
<i>Scomberesox saurus</i>	0.000	Negative
Bathylagidae	0.000	Negative
Chiasmodontidae	0.000	Negative
Platyroctidae	0.000	Negative
Others Stomidae	0.000	Negative
Syngnathidae	0.000	Negative

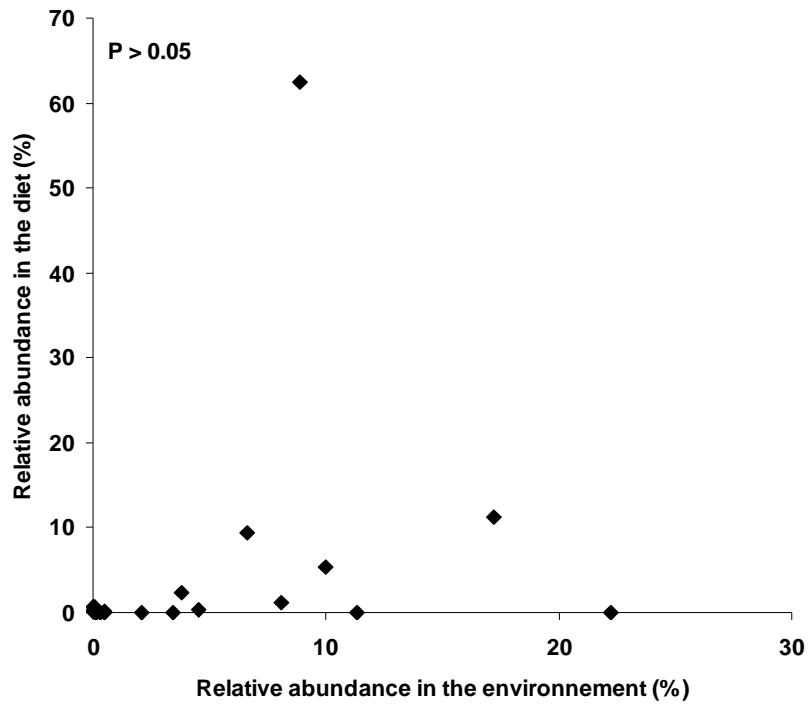


Figure A5.1. Correlation between relative abundance in the environment for major fish species and their relative abundance in the diet of common dolphin.

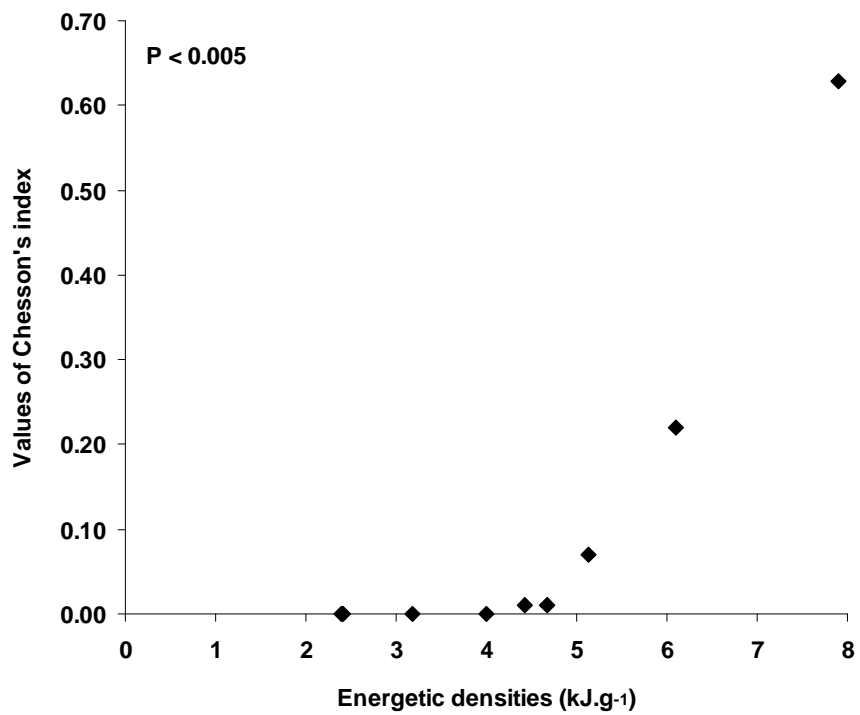


Figure A5.2. Correlation between energetic value for major fish species and their value of Chesson's index.

A5.4 Discussion

General comments

Prey choice or selection by marine predators is difficult to measure, especially in fully oceanic area. The degree of selectivity or opportunism of such predators was often inferred from dietary analyses only. For instance, predators showing a broad diversity in their diet or feeding upon reportedly abundant prey species were classified as opportunistic feeders (*e.g.* Bearzi *et al.*, 2009). In combining results of stomach content analysis and description of prey field, the present study revealed a strongly significant relationship between prey selection indices and prey energy densities. Thus, common dolphins selected high energy density prey species to face their energetically expensive life style and disregarded prey organisms poorer than 5 kJ.g⁻¹ even when abundant in the environment.

Both stomach content analysis and trawling are subject to their own selectivity and biases which could affect our perception of dolphin diets and fish abundance. The representativeness of diet described by stomach content analysis was often subject to the difficulty of controlling the sampling design and to the differential digestion of ingested prey (*e.g.* Tollit *et al.*, 1997; Pierce *et al.*, 2007). Especially for protected species such as marine mammals, the dietary results were often limited by the size, the spatio-temporal coverage, or for instance, the age/sex/reproductive status composition of the individuals providing the stomach content sample set. In spite of these limitations, however, stomach content analysis is still the best and most widely used approach to investigate marine top predator diets and provide the most detailed information on prey composition. On the other hand, the representativeness of a fish community described from trawling survey is equally affected by sampling design (*i.e.* number of trawls, spatio-temporal coverage, immersion/depth/daytime stratification,...) and the differential escape capabilities of target species for a given trawl (Wardle, 1993). In the present work, the low number of hauls increased these limitations. However, oceanic fish communities are often poorly described around the world, in particular because the cost of fish survey is generally higher in oceanic habitats than in coastal ones. The present study provides original data on the eastern North Atlantic mesopelagic fish community off the Bay of Biscay. Despite the fairly limited number of trawl hauls on which the description of the mesopelagic fish community was based, the results obtained were consistent with previous data in the same region (Quéro, 1969; Quéro *et al.*,

2002) or in adjacent areas (Roe *et al.*, 1984; Fock *et al.*, 2004). Myctophids with *N. kroeyeri* and *B. glaciale*, alepocephalids with *X. copei*, sternoptichids with *A. olfersii*, *A. hemigymnus* and *M. muelleri* and paralepids with *A. risso* were the main species amongst a highly diversified fish community. Given the sources of uncertainty and biases both in diet and fish community descriptions, the composition values used in the present work should be considered as revealing general patterns. Hence, the strong significant relationship observed between prey selection indices and prey energy content reveals a general pattern that supports the hypothesis of a quality-based prey selection by the common dolphin.

Considerations on foraging strategies

This active selection based on prey quality suggests that, within a given prey field, predators would adapt the quality of their diets according to their specific energy requirements. Hence, in the oceanic Bay of Biscay the diets of the top predator community studied sympatrically revealed a large diversity of potential prey species (Pusineri *et al.*, 2008). Among this field of available prey, observed differences in the quality of forage species (Spitz *et al.*, 2010) could reflect differences in predator-specific metabolic needs and associated foraging strategies. Indeed, in addition to being the main prey of the common dolphin, *N. kroeyeri*, a high-quality prey, was also the main fish prey of the striped dolphins *Stenella coeruleoalba*, the other homoeothermic top predator (Ringelstein *et al.*, 2006). Thus, predators with high energy requirement would be constrained to feeding on the most profitable food sources constituted of small, gregarious and high energy density prey types. Whereas in the diet of large ectothermic predators, high-quality prey were either rare (<5 %M) in the swordfish *Xiphias gladius* (Chancollon *et al.*, 2006) or absent in the blue shark *Prionace glauca* (Pusineri *et al.*, 2008). These latter predators with lower energy requirements would be better fitted to exploit lower quality food sources made of larger and leaner prey species.

Ecosystem implications

Beyond a standard description of food habits, to attempt explaining the diet composition of marine top predators increases the knowledge of prey-predator functional relationship. Indeed, prey selection by top predators could shape the structure of communities, but the challenge is to identify the key functional traits which influence food

web structure and ecosystem functioning (Lazzaro *et al.*, 2009). Here, the lowest quality, albeit most abundant, mesopelagic fish species, such as *X. copei*, were neglected, or negatively selected, by all top-predators studied so far in the area (Pusineri *et al.*, 2008) and should therefore be considered as trophic cul-de-sacs. In contrast, the highest quality prey (*e.g.* *N. kroeyeri* and *M. muelleri*) are positively selected by predators with energetically expensive life styles and should be considered as trophic highways to these predators. Predation being a major selective pressure for organisms of intermediate trophic level, forage species developed many adaptations allowing predation risk to be reduced, such as toxicity, camouflage or specific behavioral characteristics (Caro, 2005). Thus, prey with traits which reduce predation risk would be favored within a trophic level (Preisser *et al.*, 2007). In this evolutionary context, one may interpret low energy density and associated poor nutritional quality as a successful adaptation for mesopelagic fish that would limit predation risk and could explain their high abundance within this fish community.

Acknowledgments

We are particularly grateful to J.C. Mahé, R. Bellail and J.C. Poulard (Ifremer) and the whole staff of the R/V Thalassa for their help in the mesopelagic fish community investigations. CRMM is funded by Ministère de l'Écologie et du Développement Durable and by Communauté d'Agglomération de la Ville de La Rochelle. The PhD thesis of J. Spitz is supported by the Agence Nationale de la Recherche Technique with a CIFRE grant.

References

- Bearzi G., Fortuna C.M. & Reeves R.R., 2009. Ecology and conservation of common bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in the Mediterranean Sea. *Mammal Rev.* 39: 92-123.
- Berta A. & Sumich J.L., 1999. Marine Mammals: Evolutionary Biology, San Diego: Academic Press.
- Caro T., 2005. Antipredator Defenses in Birds and Mammals, Chicago: University of Chicago Press.
- Chancollon O., Pusineri C. & Ridoux V., 2006. Food and feeding ecology of the North Atlantic swordfish, *Xiphias gladius*, off the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.* 63: 1075-1085.
- Charnov E.L., 1976. Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *Am. Nat.* 110: 141-151.
- Chesson J., 1978. Measuring performance in selective predation. *Ecology* 59: 211-215.
- Costa D.P. & Williams T.M., 1999. Marine mammal energetic. In: Biology of Marine Mammals (eds Reynolds, J.E., Rommel, S.A.), pp 176-217. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Emlen J.M., 1966. The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.* 100: 611-617.
- Fock H.O., Pusch C. & Ehrich S. 2004. Structure of deep-sea pelagic fish assemblages in relation to the Mid-Atlantic Ridge (45°–50°N). *Deep-Sea Res.* 51: 953-978.

- Ihaka R. & Gentleman, R., 1996. R: a language for data analysis and graphics. *J. Comput. Graph. Stat.* 5: 299-314.
- Lazzaro X., Lacroix G., Gauzens B., Gignoux J. & Legendre S., 2009. Predator foraging behaviour drives food-web topological structure. *J. Anim. Ecol.* 78: 1307–1317.
- MacArthur R.H. & Pianka E.R., 1966. On the optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100: 603-609.
- Meynier L., Pusineri C., Spitz J., Santos M.B., Pierce G.J. & Ridoux V., 2008. Diet and feeding ecology of the common dolphin, *Delphinus delphis*, in the Bay of Biscay and its intraspecific variations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 354: 277-287.
- Perrin W.F., 2002. Common dolphin. In: Encyclopedia of Marine Mammals (eds Perrin, W.F., Würsig, B., Thewissen, J.G.M.), pp 245-248. London: Academic Press.
- Pianka E.R., 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74.
- Pierce G.J. & Ollason J.G., 1987. Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos* 49: 111–118.
- Pierce G.J., Santos M.B. & Cerviño S., 2007. Assessing sources of variation underlying estimates of cetacean diet composition: A simulation study on analysis of harbour porpoise diet in Scottish (UK) waters. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 87: 213-221.
- Poulard J.C. & Blanchard F., 2005. The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.* 62: 1436-1443.
- Preisser E.L., Orrock J.L. & Schmitz O.J., 2007. Predator hunting mode and habitat domain alter nonconsumptive effects in predator–prey interactions. *Ecology* 88: 2744–2751.
- Pusineri C., Chancollon O., Ringelstein J. & Ridoux V., 2008. Feeding niche segregation among the Northeast Atlantic community of oceanic top predators. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 361: 21-34.
- Pusineri C., Magnin V., Meynier L., Spitz J., Hassani S. & Ridoux V., 2007. Food and feeding ecology of the common dolphin (*Delphinus delphis*) in the oceanic northeast Atlantic and comparison with its diet in neritic areas. *Mar. Mammal Sci.* 23: 30-47.
- Quéro J.C., 1969. Liste des poissons capturés au cours des pêches pélagiques profondes de la Thalassa dans l'Atlantique nord-est. CIEM, CM 1969/L: 25, pp 1-5.
- Quéro J.C., Porché P. & Vayne J.J., 2003. Guide des poissons de l'Atlantique européen, Paris: Delachaux et Niestlé.
- Quéro J.C., Spitz J. & Vayne J.J., 2002. Observations ichtyologiques effectuées en 2001. *Ann. Soc. Sci. nat. Char. Mar.* 9: 179-186.
- Ridoux V., 1994. The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. *Mar. Ornithol.* 22: 1-192.
- Ringelstein J., Pusineri C., Hassani S., Meynier L., Nicolas R. & Ridoux V., 2006. Food and feeding ecology of the striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the oceanic waters of the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 86: 909-918.
- Roe H.S.J., Angel M.V., Badcock P., Domanski P.T., Pugh P.R. & Thurston M.H., 1984. The diel migration and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. *Progr. Oceanogr.* 13: 245-511.

- Santos M.B. & Pierce G.J., 2003. The diet of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in the northeast Atlantic. *Oceanogr. Mar. Biol.* 41: 355–390.
- Sih A. & Christensen B., 2001. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Anim. Behav.* 61: 379–390.
- Spitz J., Mouroucq E., Shoen V. & Ridoux V., 2010. Proximate composition and energy content of forage species from the Bay of Biscay: high or low quality food? *ICES J. Mar. Sci.*, 67: 909-915.
- Spitz J., Rousseau Y. & Ridoux V., 2006. Diet overlap between harbour porpoise and bottlenose dolphin: an argument in favour of interference competition for food? *Estuar. Coast. Shelf. S.* 70: 259-270.
- Stephens D.W. & Krebs J.R., 1986. *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Tollit D.J., Steward M., Thompson P.M., Pierce G.J., Santos M.B. & Hughes, S. 1997. Species and size differences in the digestion of otoliths and beaks: implications for estimates of pinniped diet composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 105–119.
- Wardle C.S., 1993. Fish behaviour and fishing gear. In: *Behaviour of Teleost Fishes* (ed Pitcher TJ), pp 609–643. London: Chapman & Hall.
- Zach R. & Smith J.M.N., 1981. Optimal foraging in wild birds? In: *Foraging Behavior: Ecological, Ethological and Psychological* (eds Kamil, A.C., Sargent, T.D.), pp 95–107. New York: Garland STPM Press.

ANNEXE 6

UNPUBLISHED DATA ON THE DIET OF COMMON DOLPHIN IN THE NORTHEAST ATLANTIC

Spitz J., Jouan A.K., Treilhes C. & Ridoux V.

Non publié



ANNEXE 6. UNPUBLISHED DATA ON THE DIET OF COMMON DOLPHIN IN THE NORTHEAST ATLANTIC

A6.1. Materials & methods

Sampling

Three categories of stranding were defined:

- 1- mass stranding (one social unit gets stranded alive during a single event);
- 2- multiple stranding (several 10s of individuals are found beach-cast over a period of a few weeks in the same region, generally as a result of a single cause of death);
- 3- chronic stranding ('background' stranding occurring year-round, due to a combination of causes of death, either natural or man-induced).

The published study has been limited to dolphins collected during chronic stranding events (Meynier *et al.*, 2008). Here, samples were collected during one mass stranding occurring on coasts of Channel in February 2002 and four episodes of multiple stranding on coasts of Bay of Biscay in 2000, 2002, 2003 and 2004 due to important by-catch events.

A last source of sampling was provided by observers who collected on board stomach contents of by-caught dolphins during the winters 2005 and 2006. Thus, a total of 144 stomach contents of common dolphin were analysed (Table A6.1).

Table A6.1. Collection of stomach contents of common dolphin.

Source of sampling	Year	Number of non-empty stomach
Mass stranding	2002	49
Multiple stranding	2000	17
	2003	12
	2004	12
By-catch onboard	2005	26
	2006	28

Stomach content analysis

The methodology was detailed in previous studies (Meynier *et al.*, 2008; Spitz *et al.*, 2006a,b). Briefly described, stomach contents were analyzed by prey occurrence, number and mass using diagnostic parts (fish bones, otoliths and cephalopod beaks) and fresh prey items which were recovered.

A6.2. Results

Across all samplings, 23 different prey species were identified. For each sampling, the number of prey species was quite equivalent between 10 and 15, and across the 23 prey species, 10 were recovered at least in 4 different samplings. Three species, pilchard (*Sardina pilchardus*), anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and scads (*Trachurus* spp., mainly *T. trachurus*), dominated the diet of common dolphin. However, the part of these key species could very largely vary from sampling to sampling (*e.g.* for pilchard, from 1.5 to 65.5%). The species of secondary importance were mackerel (*Scomber scombrus*), pouts (*Trisopterus* spp.), hake (*Merluccius merluccius*), gobies (Gobiidae) and squids (*Loligo* spp.).

Table A6.2. Composition of stomach contents of common dolphin in term of frequency of reconstructed biomass.

	Mass stranding		Multiple stranding		By-catch onboard	
	2002	2000	2004	2003	2005	2006
FISH						
Clupeidae						
<i>Sardina pilchardus</i>	65.5	1.5	63.6	37.6	21.6	2.6
<i>Sprattus sprattus</i>			1.5	0.7		
Engraulidae						
<i>Engraulis encrasicolus</i>		35.1	0.9	22.1	3.2	38.4
Argentinidae						
<i>Argentina</i> spp.		0.5		0.3	1.5	
Gadidae						
<i>Merlangius merlangus</i>			1.2			
<i>Micromesistius poutassou</i>		2.3	0.2	1.8	0.1	16
<i>Trisopterus</i> spp.	0.2	1.3	0.4	13.1	1.4	
Rocklings	0.5	0.3			0.5	
Merlucciidae						
<i>Merluccius merluccius</i>		6.9	3	2.3	1.3	4
Carangidae						
<i>Trachurus trachurus</i>		46.8	15.5	6.7	61.3	18
Labridae						
Unid. Labridae	0.8					
Ammodytidae						
Unid. Ammodytidae	0.4	1.6				
Scombridae						
<i>Scomber scombrus</i>			9.5	8.4	5.8	2.7
Gobiidae						
Unid. Gobiidae	0.9	1.6		3.1	2.1	8.2
Atherinidae						
<i>Atherina presbyter</i>	2					2.5
Sparidae						
Unid. Sparidae		0.3				
Soleidae						
<i>Dicologoglossa cuneata</i>		0.6				
Pleuronectidae						
Unid. <i>Pleuronectidae</i>	0.4	0.7			0.2	
CEPHALOPODS						
Sepidae						
<i>Sepia</i> spp.	0.1				0.5	0.3
Sepiolidae						
Unid. Sepiolidae						0.3
Loliginidae						
<i>Loligo</i> spp.	28.7	0.4	2.6	3.7		4.5
<i>Alloteuthis</i> spp.		0.2		0.2	0.5	0.5
Ommastrephidae						
Unid. Ommastrephidae			1			0.3

Reference

- Meynier L., Pusineri C., Spitz J., Santos M.B., Pierce G.J. & Ridoux V., 2008. Diet and feeding ecology of the common dolphin, *Delphinus delphis*, in the Bay of Biscay and its intraspecific variations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 354: 277-287.
- Spitz J., Richard E., Meynier L., Pusineri C. & Ridoux V., 2006a. Dietary plasticity of the oceanic striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the neritic Bay of Biscay. *J. Sea Res.* 55, 309-320.
- Spitz J., Rousseau Y. & Ridoux V., 2006b. Diet overlap between harbour porpoise and bottlenose dolphin: an argument in favour of interference competition for food? *Estuar. Coast. Shelf. S.* 70: 259-270.

ANNEXE 7

TELL ME WHAT YOU EAT, I WILL TELL YOU HOW YOU LIVE: THE RELATIONSHIP BETWEEN QUALITY OF DIET AND COST OF EXISTENCE

Spitz J., Becquet V., Galois R. & Ridoux V.

En preparation



ANNEXE 7. TELL ME WHAT YOU EAT, I WILL TELL YOU HOW YOU LIVE: THE RELATIONSHIP BETWEEN QUALITY OF DIET AND COST OF EXISTENCE

The specific objective of this work is to examine the relationship between diet quality and existence costs of cetaceans by using indicators of food quality (Mean Energetic Density of the diet) and indicators of cetacean existence costs (mitochondrial index and lipid contents in muscles).

A7.1. Materials & methods

Animal models

To study the relationship between quality of diet and cost of existence, we selected cetacean species occurring in the northeast Atlantic. For energetic studies on endothermic species, the restriction of the study area is an important point in order to limit the effect of the seawater temperature. Indeed, costs thermoregulation between polar and tropical marine mammals would be a source of confusion in the comparative approach developed here. Thirteen species from six families (Balaenopteridae, Phocoenidae, Delphinidae, Ziphiidae, Physeteridae and Kogiidae) were investigated: minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*), fin whale (*Balaenoptera physalus*), harbour porpoise (*Phocoena phocoena*), common dolphin (*Delphinus delphis*), striped dolphin (*Stenella coeruleaolba*), bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*), long-finned pilot whale (*Globicephala mela*), Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*), bottlenose beaked whale (*Hyperoodon ampullatus*), Sowerby's beaked whale (*Mesoplodon bidens*), Blainville's beaked whale (*Mesoplodon densirostris*), sperm whale (*Physeter macrocephalus*), and pygmy sperm whale (*Kogia breviceps*).

Mean energetic values of the diet

Diet quality was assessed by the mean energetic density of the diet (MED):

$$MED = \frac{\sum p_i * ed_i}{100}$$

where p_i is the percentage by mass of prey species i in the diet of the predator species and ed is energy density of prey species i .

The dietary compositions of marine mammal species used in the present work come from previous published analyses of stomach contents carried out from cetaceans of the northeast Atlantic. Briefly described, stomach contents were analyzed by prey occurrence, number and mass, following standard methods (e.g. Pierce & Boyle, 1991; Ridoux, 1994, Spitz *et al.*, 2006a). About three independent diet studies from different locations were used for each cetacean species (Borjesson *et al.*, 2003; Fernandez *et al.*, 2009; Lopez *et al.*, 2003; Meynier *et al.*, 2008; Olsen & Holst, 2001; Pierce *et al.*, 2004; Pusineri *et al.*, 2007; Ringelstein *et al.*, 2006; Santos *et al.*, 1999, 2001a,b,c, 2002, 2004a,b, 2006, 2007, 2008; Spitz *et al.*, 2006a,b, submitted). For fin whale, no data was available in the area but the diet of this species is only composed of krill worldwide; we considered *Meganyctiphanes norvegica* to be the only prey for this baleen whale.

Energy densities were recently explored for a wide range of marine forage species including mesopelagic fish from the northeast Atlantic (Spitz *et al.*, 2010). Additionally, previous data on energy densities for oceanic cephalopods were also used (Clarke *et al.*, 1985).

Muscle lipid content analysis

Cetacean muscle was obtained from the French stranding network along the Atlantic coasts between 2004 and 2010 (Table A7.1). Samples were freeze-dried and reduced to powder for analyses.

The lipid extraction followed standard analytical procedure (Folch *et al.*, 1957; Häkanson, 1989). Total lipids and lipid classes were measured with a *Iatroscan* (TH-10, TLC-FID) after the deposit of concentrated aliquots of lipid extracts onto Chromarods SII. Lipid classes were previously separated in 30 min on Chromarods using a mixture of hexane, diethylether and formic acid (Amara & Galois, 2004). Hence, muscle total lipid content (MTL) expressed the relative part of all lipids in muscle composition. In addition to total lipid content, a muscle reserve lipid index was measured (MRL). This index was based on the ratio of the amount of tricylglycerols (reserve lipids) and the amount of sterols (structural lipids) within total lipid content.

Muscle mitochondrial densities

Total DNA was extracted from less than 25 mg of muscle using a Nucleospin Tissue kit (Macherey Nagel). Total DNA (*i.e.* nuclear DNA and mitochondrial DNA) was quantified with a Nanodrop and diluted to $10 \text{ ng} \cdot \mu\text{l}^{-1}$ (CT). The oligonucleotide primers were designed to amplify a 600 base-pair region of the mitochondrial DLoop gene. A semi-quantitative PCR was carried out to define the number of cycles (n) required to obtain PCR products in exponential phase of the amplification reaction. PCR products were compared to calibration curve obtained from a standard dilution range and mitochondrial DNA concentrations (C_{PCR}) were estimated by using Quantity One software (BioRad).

The initial mitochondrial DNA concentrations (C_{M}) can be evaluated by equation 1.

$$\text{Equation 1: } C_{\text{M}} = C_{\text{PCR}}^{1/n}$$

The relative index of muscle mitochondrial density (MMD) expressing the part of mitochondrial DNA within total DNA can be evaluated by equation 2.

$$\text{Equation 2: } \text{MMD} = \frac{C_{\text{M}}}{C_{\text{T}}} * 100$$

Table A7.1. Sampling by cetacean species used for the measurement of muscular performance indices.

	NUMBER OF INDIVIDUALS	
	Mitochondries	Lipids
Minke whale	6	5
Fin whale	8	4
Common dolphin	10	7
Striped dolphin	7	3
Bottlenose dolphin	7	5
Long-finned pilot whale	4	2
Harbour porpoise	5	4
Sowerby's beaked whale	2	3
Blainville's beaked whale	2	0
Cuvier's beaked whale	5	4
Pygmy sperm whale	2	0
Sperm whale	2	0

Statistical analyses

The non-parametric Mann-Whitney test was used to compare values of each index among cetacean species (significance level of p value=0.05). Pearson's correlation tests were performed to examine the relationships between two datasets (significance level of p value =0.05). All statistical analyses were computed by using the R software (R development Core Team, 2008).

A7.2. Results

Mean energetic densities of the diet

Mean energetic values of the diet (MED) calculated for cetacean species showed low intraspecific variations and wide interspecific variation (Figure A7.1).

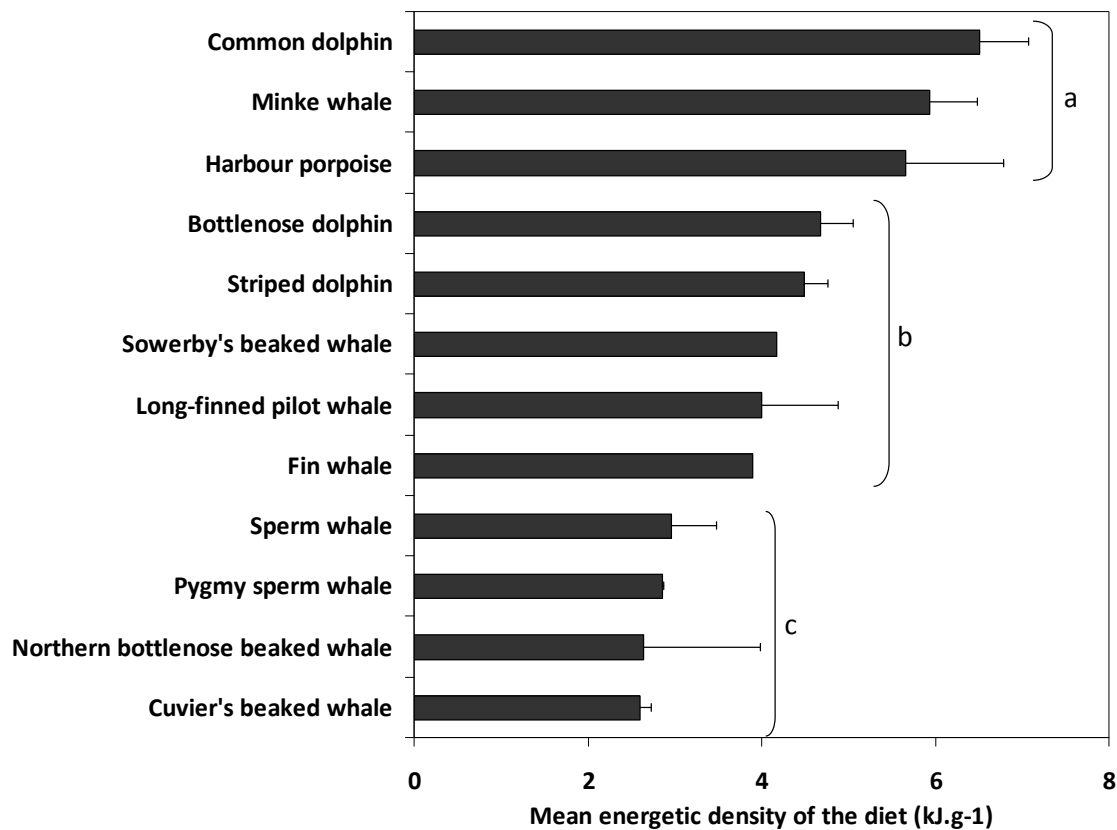


Figure A7.1. Mean energetic densities of the diet for cetaceans from the northeast Atlantic.

MED ranges from 2 to 7 kJ.g^{-1} . Three significantly distinct groups can be distinguished (Mann-Whitney test, $p < 0.05$), cetaceans with a high diet quality ($\text{MED} > 6 \text{ kJ.g}^{-1}$) such as common dolphin, harbour porpoise and minke whale (group a; Figure A7.1); cetaceans with a medium diet quality ($4 < \text{MED} < 6 \text{ kJ.g}^{-1}$) such as bottlenose dolphin, striped dolphin or long-finned pilot whale (group b; Figure A7.1), and, cetaceans with a low diet quality ($\text{MED} < 4 \text{ kJ.g}^{-1}$) such as sperm whale, pygmy sperm whale or Cuvier's beaked whale (group c; Figure A7.1). No correlation (Pearson's correlation test, $p > 0.05$) was detected between MED and body masses (Figure A7.2).

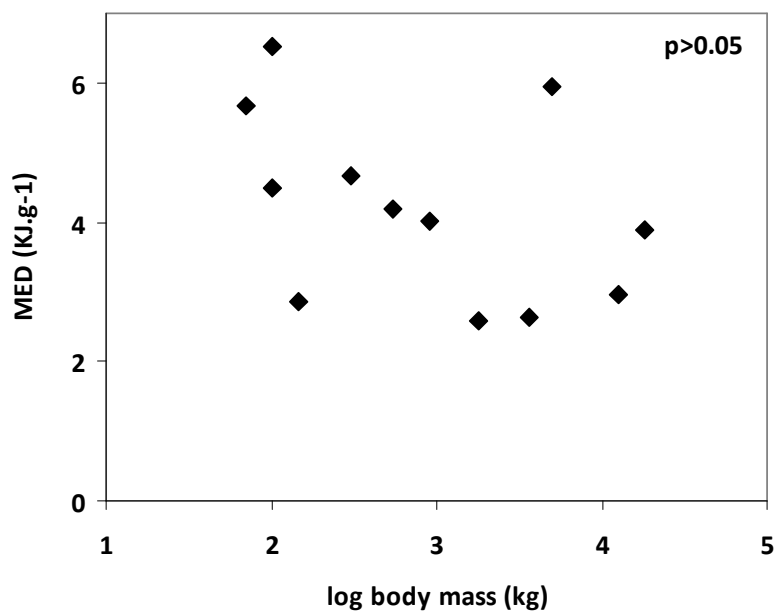


Figure A7.2. Relationship between MED of the diet and log-transformed body mass in cetaceans.

Muscle performances

The values obtained for the mitochondrial density index (IMD) and both total lipids content and reserve lipid indices showed a pattern similar to what was described for MED. The intraspecific variability was low and interspecific variability was higher. Regarding IMD, a 15% relative difference was measured between the species showing the lower mitochondrial density, sperm whale, and the species with the highest mitochondrial density, harbour porpoise. Three significantly distinct groups were identified (Mann-Whitney test, $p < 0.05$): cetaceans with high mitochondrial densities ($\text{IMD} > 12.5$) such as common dolphin, harbour porpoise and minke whale (group a; Figure A7.3); cetaceans with medium mitochondrial densities ($12 < \text{IMD} < 12.5$) such as bottlenose dolphin, striped dolphin and fin whale (group

b; Figure A7.3), and, cetaceans with low mitochondrial densities (IMD<12) such as sperm whale, pygmy sperm whale or Cuvier's beaked whale (group c; Figure A7.3).

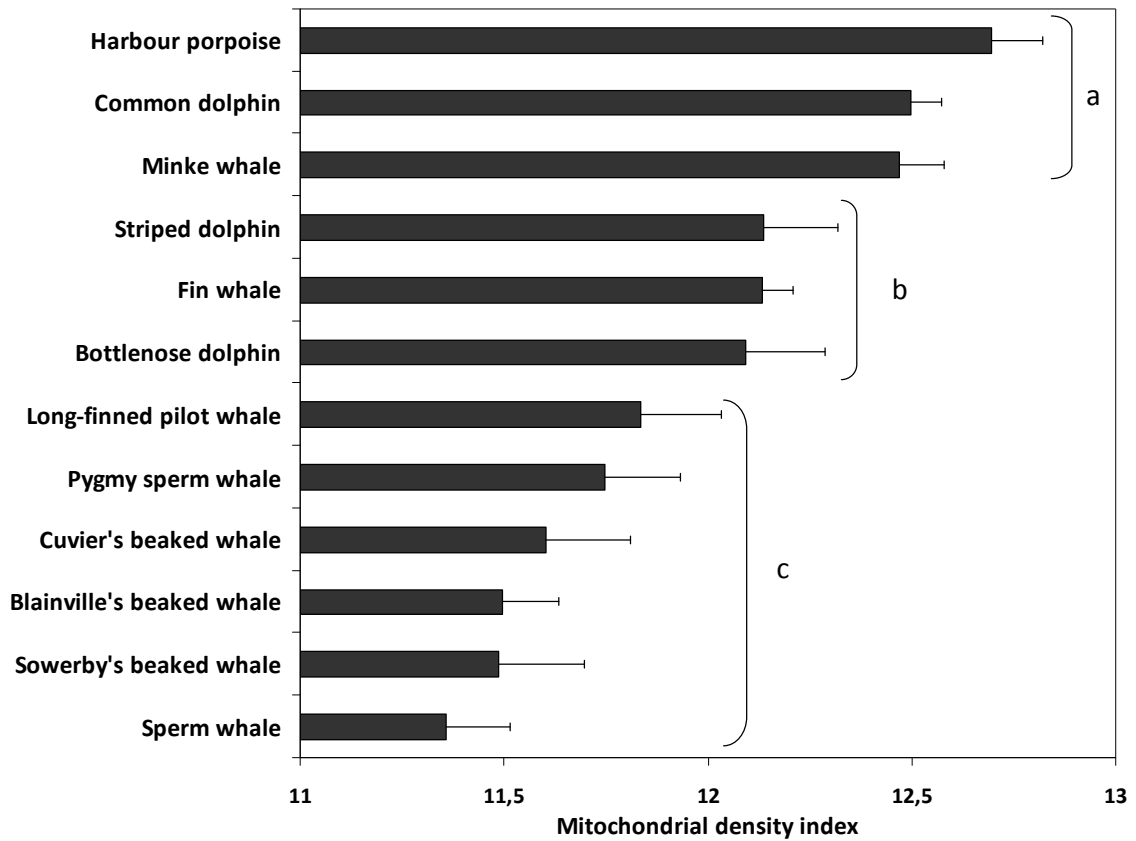


Figure A7.3. Index of mitochondrial density values in the muscle of cetaceans from the northeast Atlantic.

Total lipid content in muscle varied from 1.4 to 3.7% of the total dry muscle mass (Figure A7.4). Three significantly distinct groups were identified (Mann-Whitney test, $p < 0.05$), common dolphin showed values over 3% (group a; Figure A7.4), then a group encompassing bottlenose dolphin, harbour porpoise and fin whale presented medium lipid content were from 2-3% (group b; Figure A7.4), and other cetaceans, such as beaked whale, showed lipid content under 2% (group c; Figure A7.4). The reserve lipid index followed a similar pattern (Figure A7.5). Species which composed each previous group remained the same but species' order changed slightly within each group. Common dolphin show higher proportion of reserve lipids compared to species such as beaked whale.

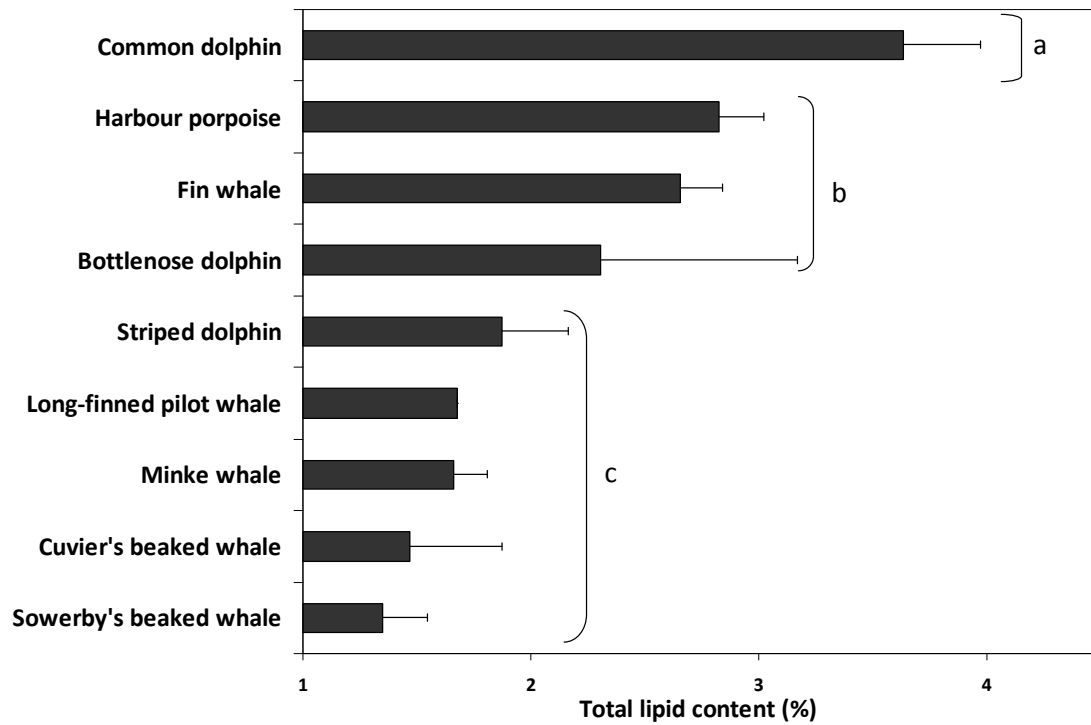


Figure A7.4. Total lipid content in muscle of cetaceans from the northeast Atlantic expressed in percentage of total dry muscle mass.

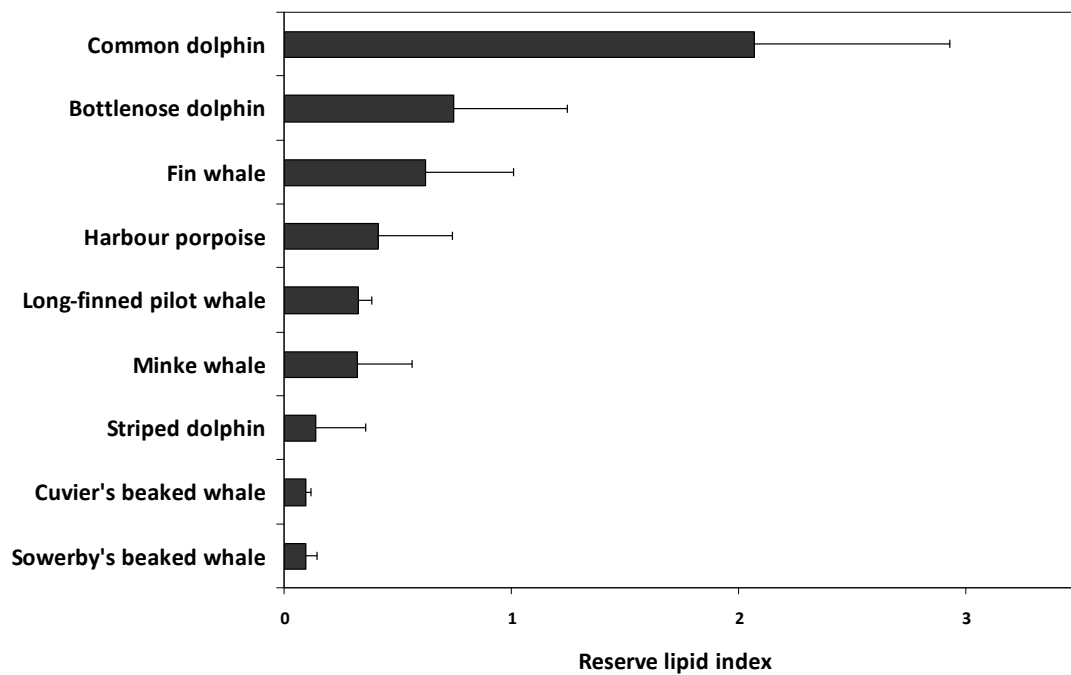


Figure A7.5. Reserve lipid index in muscle of cetaceans from the northeast Atlantic expressed as a ratio between triglycerols and sterols.

Relationship between diet quality and muscle performance

Across the whole cetacean species assemblage, strong gradients were observed for all indices, mean energetic value of the diet (MED), mitochondrial density index as well as total and reserve lipid indices. Albeit the exact sequence of species slightly varied from one index to the next, significant relationships (Pearson correlation test, $p < 0.05$) were found between the MED and every muscle performance index (Figure A7.6; Figure A7.7).

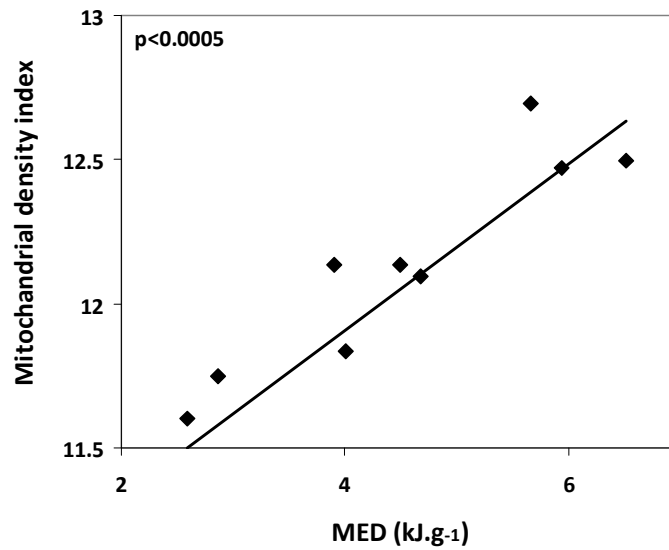


Figure A7.6. Relationship between mean energetic values of the diet and the mitochondrial density index.

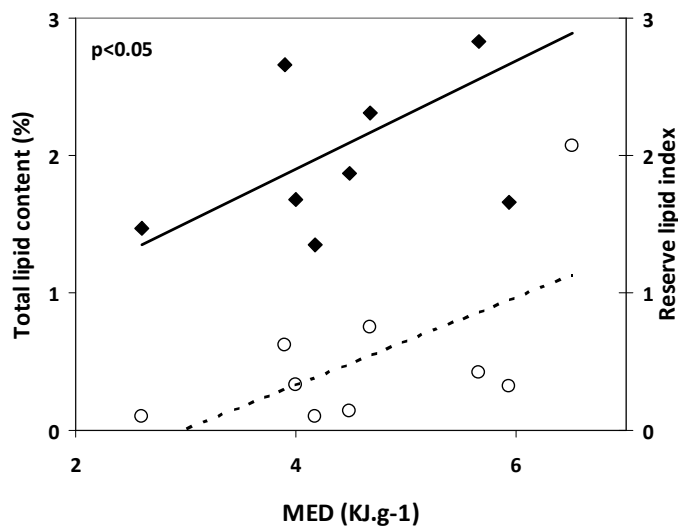


Figure A7.7. Relationship between mean energetic values of the diet and both total lipid content (black diamond) and reserve lipid index (open circle).

Reference

- Amara R. & Galois R., 2004. Nutritional condition of metamorphosing sole: Spatial and temporal analyses. *J. Fish Biol.* 64: 72-88.
- Börjesson P., Berggren P. & Ganning B., 2003. Diet of harbour porpoises in the Kattegat and Skagerrak seas: Accounting for individual variation and sample size. *Mar. Mammal Sci.* 19: 38-58.
- Clarke A., Clarke M.R., Holmes L.J. & Waters T.D., 1985. Calorific values and elemental analysis of eleven species of oceanic squids (Molluscs: Cephalopoda). *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 65, 983-986.
- Fernández R., Santos M.B., Carrillo M., Tejedor M. & Pierce G.J., 2009. Stomach contents of cetaceans stranded in the Canary Islands. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 89, 873-883.
- Folch J., Lees M., Sloane Stanley G.H., 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 226: 497-509.
- Håkanson J.L. 1989. Condition of larval anchovy (*Engraulis mordax*) in the Southern California Bight, as measured through lipid analysis. *Mar. Biol.* 102: 153-159.
- Lopez A., 2003. Estatus dos pequenos cetaceos da plataforma de galicia. PhD thesis, Univeristy of Santiago, Spain.
- Meynier L., Pusineri C., Spitz J., Santos M.B., Pierce G.J. & Ridoux V., 2008. Diet and feeding ecology of the common dolphin, *Delphinus delphis*, in the Bay of Biscay and its intraspecific variations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 354: 277-287.
- Olsen E. & Holst J.C., 2001. A note on common minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*) diets in the Norwegian Sea and the North Sea. *J. Cet. Res. Manag.* 3: 179-183.
- Pierce G.J. & Boyle P.R., 1991. A review of methods for diet analysis in piscivorous marine mammals. *Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev.* 29: 409-486.
- Pierce G.J., Santos M.B., Reid R.J., Patterson I.A.P. & Ross H.M., 2004. Diet of minke whales *Balaenoptera acutorostrata* in Scottish (UK) waters with notes on strandings of this species in Scotland 1992-2002. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 84: 1241-1244.
- Pusineri C., Magnin V., Meynier L., Spitz J., Hassani S. & Ridoux V., 2007. Food and feeding ecology of the common dolphin (*Delphinus delphis*) in the oceanic northeast Atlantic and comparison with its diet in neritic areas. *Mar. Mammal Sci.* 23: 30-47.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. (<http://www.R-project.org>).
- Ridoux V., 1994. The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. *Mar. Ornithol.* 22: 1-192.
- Ringelstein J., Pusineri C., Hassani S., Meynier L., Nicolas R. & Ridoux V., 2006. Food and feeding ecology of the striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the oceanic waters of the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 86: 909-918.
- Santos M.B., Fernández R., López A., Martínez J.A. & Pierce G.J., 2007. Variability in the diet of bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, in Galician waters, north-western Spain, 1990-2005. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 87: 231-241.

- Santos M.B., Martin V., Arbelo M., Fernández A. & Pierce G.J., 2007. Insights into the diet of beaked whales from the atypical mass stranding in the Canary Islands in September 2002. *J. Mar. Biol. Ass. UK*. 87: 243-251.
- Santos M.B., Pierce G.J., Boyle P.R., Reid R.J., Ross H.M., Patterson I.A.P., Kinze C.C., Tougaard S., Lick R., Piatkowski U. & Hernández-García V., 1999. Stomach contents of sperm whales *Physeter macrocephalus* stranded in the North Sea 1990-1996. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 183: 281-294.
- Santos M.B., Pierce G.J., Herman J., López A., Guerra A., Mente E. & Clarke M.R., 2001b. Feeding ecology of Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*): A review with new information on the diet of this species. *J. Mar. Biol. Ass. UK*. 81: 687-694.
- Santos M.B., Pierce G.J., Learmonth J.A., Reid R.J., Ross H.M., Patterson I.A.P., Reid D.G. & Beare D., 2004b. Variability in the diet of harbor porpoises (*Phocoena phocoena*) in Scottish waters 1992-2003. *Mar. Mammal Sci.* 20: 1-27.
- Santos M.B., Pierce G.J., Learmonth J.A., Reid R.J., Sacau M., Patterson I.A.P. & Ross H.M., 2008. Strandings of striped dolphin *Stenella coeruleoalba* in Scottish waters (1992-2003) with notes on the diet of this species. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 88: 1175-1183.
- Santos M.B., Pierce G.J., López A., Martínez J.A., Fernández M.T., Ieno E., Mente E., Porteiro P., Carrera P. & Meixide M., 2004a. Variability in the diet of common dolphins (*Delphinus delphis*) in Galician waters 1991-2003 and relationships with prey abundance. *International Council for the Exploration of the Sea CM 2004/Q:09*.
- Santos M.B., Pierce G.J., Lopez A., Reid R.J., Ridoux V. & Mente E., 2006. Pygmy sperm whales *Kogia breviceps* in the Northeast Atlantic: New information on stomach contents and strandings. *Mar. Mammal Sci.* 22: 600-616.
- Santos M.B., Pierce G.J., Reid R.J., Patterson I.A.P., Ross H.M. & Mente E., 2001a. Stomach contents of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Scottish waters. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 81: 873-878.
- Santos M.B., Pierce G.J., Smeenk C., Addink M.J., Kinze C.C. Tougaard S. & Herman J., 2001b. Stomach contents of northern bottlenose beaked whales *Hyperoodon ampullatus* stranded in the North Sea. *J. Mar. Biol. Ass. UK*. 81: 143-150.
- Santos, M.B., Pierce, G.J., Garcia-Hartmann, M., Smeenk C., Addink, M.J., Kuiken T., Reid, R.J., Patterson, I.A.P., Lordan, C., Rogan E., Mente, E., 2002. Additional notes on stomach contents of sperm whales *Physeter macrocephalus* stranded in the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Ass. UK*. 82: 501-507.
- Spitz J., Cherel Y., Bertin S., Kiszka J., Dewez A. & Ridoux V., submitted. Prey preferences and foraging niche segregation among the community of deep-diving odontocetes from the Bay of Biscay, northeast Atlantic. *Deep Sea Res.*, submitted.
- Spitz J., Mouroucq E., Leauté J.P., Quérou J.C. & Ridoux V., 2010a. Prey selection by the common dolphin: fulfilling high energy requirements with high quality food. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*
- Spitz J., Mouroucq E., Shoen V. & Ridoux V., 2010b. Proximate composition and energy content of forage species from the Bay of Biscay: high or low quality food? *ICES J. Mar. Sci.* 67: 909-915.

- Spitz J., Richard E., Meynier L., Pusineri C. & Ridoux V., 2006a. Dietary plasticity of the oceanic striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the neritic Bay of Biscay. *J. Sea Res.* 55: 309-320.
- Spitz J., Rousseau Y. & Ridoux V., 2006b. Diet overlap between harbour porpoise and bottlenose dolphin: an argument in favour of interference competition for food? *Estuar. Coast. Shelf. S.* 70: 259-270.

ANNEXE 8

TESTING THE PREY TRAITS-PREDATOR TRAITS RELATIONSHIPS USING THREE-MATRIX APPROACHES:

Spitz J., Brind'Amour A. & Ridoux V.

En preparation



ANNEXE 8. TESTING THE PREY TRAITS-PREDATOR TRAITS RELATIONSHIPS USING THREE-MATRIX APPROACHES

We tested the hypothesis that prey functional traits were linked to predator functional traits by using the fourth-corner method (Legendre *et al.*, 1997; Dray & Legendre, 2008). The fourth corner method was originally developed to test relationships between species traits and environmental characteristics. We proposed here to substitute the environment data by predator dietary data.

A8.1. Materials & methods

Diets of marine mammals: data origin

The dietary compositions of marine mammal species used in the present work come from previous published analyses of cetacean stomach contents and seal scats. Briefly described, stomach and scats contents were analyzed by prey occurrence, number and mass, following standard methods (*e.g.* Pierce & Boyle, 1991; Ridoux, 1994, Spitz *et al.*, 2006a). Fourteen species of marine mammals were investigated with about 3 independent diet analyses for each species: common dolphin, *Delphinus delphis* (Meynier *et al.*, 2008; Pusineri *et al.*, 2007; Santos *et al.*, 2004a), striped dolphin, *Stenella coeruleaolba* (Ringelstein *et al.*, 2006; Santos *et al.*, 2008; Spitz *et al.*, 2006a), bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* (Santos *et al.*, 2001a, 2007; Spitz *et al.*, 2006b), long-finned pilot whale, *Globicephala mela* (Lopez *et al.*, 2003; Spitz *et al.*, submitted), harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (Borjesson *et al.*, 2003; Santos *et al.*, 2004b; Spitz *et al.*, 2006b), Cuvier's beaked whale, *Ziphius cavirostris* (Santos *et al.*, 2001b, 2007; Spitz *et al.*, submitted), bottlenose beaked whale, *Hyperoodon ampullatus* (Santos *et al.*, 2001c; Spitz *et al.*, submitted), Sowerby's beaked whale, *Mesoplodon bidens* (Spitz *et al.*, submitted), sperm whale, *Physeter macrocephalus* (Fernandez *et al.*, 2009; Santos *et al.*, 1999, 2002; Spitz *et al.*, submitted), pygmy sperm whale, *Kogia breviceps* (Santos *et al.*, 2006; Spitz *et al.*, submitted), minke whale, *Balaenoptera acutorostrata* (Pierce *et al.*, 2004; Olsen & Holst, 2001), fin whale, *Balaenoptera physalus* (no data available in the area, but, considering the worldwide importance of euphausiids in its diet, assumed to prey solely on *Meganyctiphanes norvegica* in the northeast Atlantic), harbour seal, *Phoca vitulina* (Pierce & Santos, 2003; Spitz *et al.*, in

press; Wilson *et al.*, 2002) and grey seal, *Halichoerus grypus* (Hammond *et al.*, 1994a, b; Ridoux *et al.*, 2007).

Functional traits

Both marine mammals and their prey (fish, cephalopods and crustaceans) could be categorized by morphological, physiological or ecological features called here functional traits. These traits were collected mainly from published literature (*e.g.* Berta *et al.*, 2008; Guerra, 1992; Perrin *et al.*, 2002 Quéro *et al.*, 2003; Quéro & Vayne, 1997; Reynolds & Rommel, 1999; Spitz *et al.*, 2010 ; Whitehead *et al.*, 1986 and references therein) but also from unpublished data available from the French stranding network database. We attempted to be as exhaustive as possible in the selection of functional traits, yet only using factual data. Thus, prey species were described by 19 traits which had from 2 to 5 state categories for a total of 63 (Table A8.1). Marine mammals were described by 17 traits which had from 2 to 5 state categories for a total of 68 (Table A8.2).

Table A8.1. Biological traits and categories for prey species and codes used in statistical analyses.

PREY TRAITS	CATEGORIES	CODES	PREY TRAITS	CATEGORIES	CODES
1. Body length	1-10 cm	L1	11. Lipid content	Low	LIP1
	10-30 cm	L2		Medium	LIP2
	30-100 cm	L3		High	LIP3
2. Body mass	1-10 g	W1	12. Ash content	Low	ASH1
	10-100 g	W2		Medium	ASH2
	100-500 g	W3		High	ASH3
	500-1000 g	W4	13. Energetic content	Low	ED1
	>1000 g	W5		Medium	ED2
3. Body shape	Fusiform	F1	High	ED3	
	Compress	F2	14. School size	Isolated individual	B1
	Flat	F3		Small	B2
	Cylindric	F4		Large	B3
4. Spine	No	S1	15. Horizontal habitat	Coastal	H1
	Few	S2		Shelf	H2
	Numerous	S3		Slope	H3
5. Photophores	Absence	P1		Oceanic area	H4
	Presence	P2	16. Vertical habitat	Surface	V1
6. Color	Cryptic	C1		Pelagic	V2
	Conspisius	C2		Demersal	V3
7. Skeleton	No	O1		Benthic	V4
	Exosquelette	O2	17. Diel migration	Absence	N1
	Internal	O3		Presence	N2
8. Mobility	Immobile	M1	18. Seasonal migration	Absence	G1
	Low escape ability	M2		Presence	G2
	Swimmer	M3	19. Depth	0-30 m	D1
9. Water content	Low	WAT1		30-200 m	D2
	Medium	WAT2		200-500 m	D3
	High	WAT3		500-1000 m	D4
10. Protein content	Low	PRO1		1000-3000 m	D5
	Medium	PRO2			
	High	PRO3			

Table A8.2. Biological traits and categories for marine mammals and codes used in statistical analyses.

PREDATOR TRAITS	CATEGORIES	CODES	PREDATOR TRAITS	CATEGORIES	CODES
1. Body length	1-2 m	BL1	8. Ballen plates	Presence	FA1
	2-5 m	BL2		Absence	FA2
	5-10 m	BL3	9. Echolocation	Presence	EC1
	10-15 m	BL4		Absence	EC2
	15-30 m	BL5		10. Vibrissae	Presence
2. Body mass	10-100 kg	BM1	Absence		VI2
	100-500 kg	BM2	11. School size	Isolated individual	GR1
	500-1000 kg	BM3		Small	GR2
	1000-10000 kg	BM4		Large	GR3
	10000-50000 kg	BM5	12. Sustainable swimming speed	<2 km.h-1	SS1
3. Frontal surface	400-1000 cm ²	FF1		2-3 km.h-1	SS2
	1000-3000 cm ²	FF2		>3 km.h-1	SS3
	3000-5000 cm ²	FF3	13. Maximum swimming speed	<6 km.h-1	SM1
	5000-10000 cm ²	FF4		6-10 km.h-1	SM2
	10000-30000 cm ²	FF5		>10 km.h-1	SM3
4. Fineness ratio	<5	FR1	14. Diving capability	0-200 m	DD1
	>5	FR2		200-500 m	DD2
5. Rostrum	Presence	RO1		500-1000 m	DD3
	Absence	RO2		1000-3000 m	DD4
6. Teeth on lower mandibular	0	TU1	15. Muscle mitochondrial density	Low	IM1
	1-2	TU2		Medium	IM2
	10-20	TU3		High	IM3
	20-50	TU4	16. Muscle lipid content	Low	LT1
	>50	TU5		Medium	LT2
7. Differentiated teeth	Presence	TD1	High	LT3	
	Absence	TD2			

Statistical analyses

This statistical analysis requires three input matrices (R, L and Q). The first matrix (L: $m \times p$) contains the percentage by mass of the p prey species in the diet of the m marine mammal species. The second matrix (Q: $p \times n$) describes the same p prey species according to the set of n functional traits (Table A8.1). The third matrix (R: $m \times k$) described the same m marine mammal species according to the set of k functional traits (Table A8.2). Data in matrices Q and R were coded as 1 or 0 (presence or absence respectively of the considered trait).

The analytical routine of the fourth-corner analysis was performed using R software (R development Core Team, 2008) with the function "fourthcorner" included in the package "ade4" (Dray & Dufour, 2007) and following the methods recommended by Dray & Legendre (2008). Hence, the null hypothesis H_0 is that prey functional traits were unrelated to the functional traits of their predators. The rejection of the null hypothesis required the rejections of two secondary hypotheses H_1 and H_2 . H_1 is the absence of a link between the prey composition in the predators' diets and prey functional traits (permutation of entire rows: permutation model 2, repeated 999 times) and H_2 is the absence of a link between the prey composition in the predators' diets and predator functional traits (permutation of

entire columns: permutation model 4, repeated 999 times). H_0 can be rejected at significant level $\alpha=0.05$ when both permutations tests, H_1 and H_2 , were significant at $\alpha_1=\alpha_2=0.022$ ($\alpha=\alpha_1\alpha_2=0.05$). Thus, the fourth-corner analysis computed the three matrices R, L and Q in a fourth (matrix D: $n \times k$) which contained the correlation value α of the n prey functional traits crossed with the k predator functional traits. Then, only significant correlations ($\alpha<0.05$) were used for ecological interpretation.

A8.2. Results

Functional traits involved in prey – predators relationships

The multivariate statistic of the fourth-corner analysis (*i.e.* inertia of D) revealed an overall link between the prey functional traits and the predator functional traits. The null hypothesis H_0 can be rejected at the global scale of the analysis, and specifically, a high number of significant relationships between the prey and predator functional traits were detected.

The prey functional traits most involved in prey selection by predators (*i.e.* those reaching the highest number of significant relationships with predator functional traits) were energy content, proximate composition (lipid and water contents) and skeleton structure. Then, both vertical and horizontal habitat and school sizes showed a high level of significant relationships. In contrast, some traits such as colour or presence of spines appeared not to be involved in selection by predators (Figure A8.1).

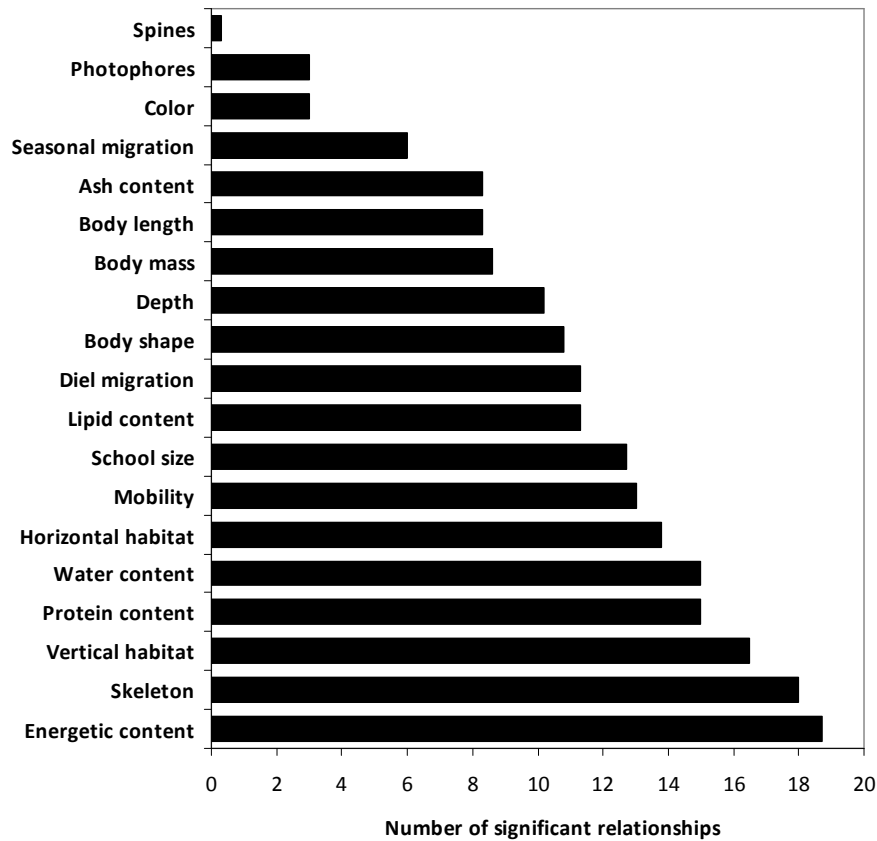


Figure A8.1. Number of significant correlations found for each prey traits obtained by the fourth-corner analysis and corrected by the number of categories.

The predator traits showing the highest number of significant correlations with prey traits were the presence of differentiated teeth and of vibrissae; then traits associated to muscular performance (muscle lipid content and mitochondrial density), diving capacities and number of teeth (Figure A8.2) also ranked high in the sequence of traits. Biometry traits, such as predator body mass or length, did not appear to be strongly correlated with prey traits. Finally, some predator characteristics such as baleen plate were involved in a very low number of relationships.

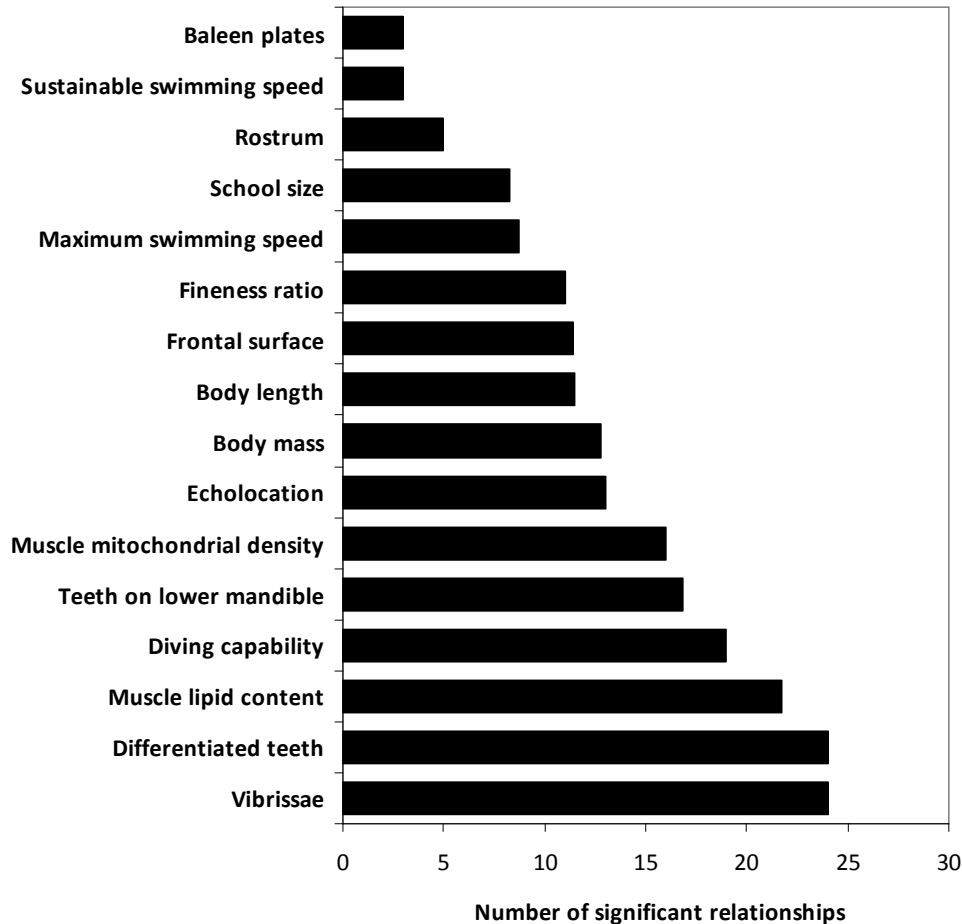


Figure A7.2. Number of significant correlations found for each predator trait obtained by the fourth-corner analysis and corrected by the number of categories.

Predator morphological prey shaping prey selection

The morphological relationships between prey and predators could be explored by only focussing on the links between functional traits illustrating morphological characteristics for both prey and marine mammals. In general, no proportional relationship was detected between prey size (body length or mass) and predator size (body length or mass, frontal surface, fineness ratio). So, prey sizes of prey can not be predicted by predator sizes (Table A8.3). The only correlations which could be interpreted were that larger prey items (superior to 30 cm, 500 g) were preferentially associated to medium-sized predators (2 to 5 m, 100 to 500 kg).

Table A8.3. Extract from matrix D representing the significant correlations (+) obtained between prey and predator morphological traits

		PREY TRAITS							
		Prey body length			Prey body mass				
		1-10cm	10-30cm	30-100cm	1-10g	10-100g	100-500g	500-1000g	>1000g
PREDATOR TRAITS	Predator body length	1-2 m							
		2-5 m			+			+	+
		5-10 m							
		10-15 m							
		15-30 m							
	Predator body mass	10-100 kg							
		100-500 kg			+		+	+	+
		500-1000 kg			+				
		1000-10000 kg							
		10000-50000 kg							
	Frontal surface	400-1000 cm ²							
		1000-3000 cm ²						+	+
		3000-5000 cm ²			+				
		5000-10000 cm ²				+			
		10000-30000 cm ²							
Fineness ratio	<5			+	+		+	+	
	>5			+	+		+	+	

Secondly, the relationship involving mouth adaptations of marine mammals could be explored to identify the degree of prey selection associated to each trait of this subset. Predator functional traits significantly related to the broadest variety of prey traits could be qualified as generalist adaption to predation; vibrissae or differentiated teeth are of this category. Otherwise, mouth adaptations of marine mammals showing a low number of significant correlations with prey traits could be classified as selective adaptation as exemplified by baleen plates (Figure A8.3).

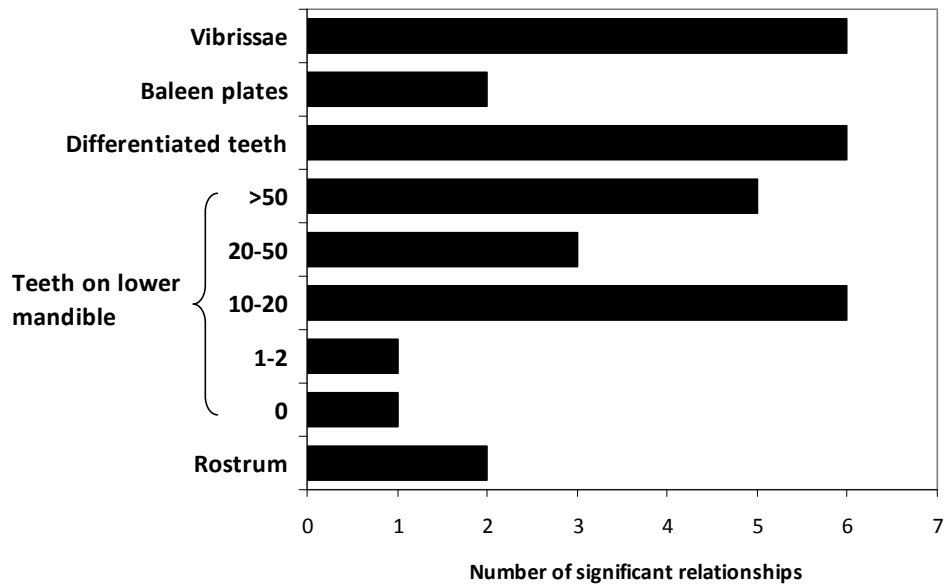


Figure A8.3. Number of significant correlations found between each prey morphological traits and predators mouth adaptations obtained in the fourth-corner analysis.

Energetic traits shaping prey selection

Some aspect of predation energetic strategy can be explored in focusing on predator traits associated to costs of predation (i.e. swimming speed or indices of muscular performances) and on prey traits associated to the prey profitability for predators (i.e. proximate composition, energy content). Fourth-corner analysis detected that predator traits illustrating high activity levels were correlated to high prey profitability. Conversely low activity levels were correlated to low quality preys (Table A8.4).

Table A8.4. Extract from matrix D representing the significant correlations (+) obtained between marine mammals traits reflecting foraging costs and prey traits reflecting profitability for predators.

		PREY TRAITS						
		Lipid content			Energetic content			
		Low	Medium	High	Low	Medium	High	
PREDATOR TRAITS	Maximum swimming speed	<6 km.h-1	+					
		6-10 km.h-1						
		>10 km.h-1						+
	Diving capability	0-200 m				+		
		200-500 m						
		500-1000 m						
		1000-3000 m	+	+				
	Muscle mitochondrial density	faible	+					
		moyen						
		élevé						+
	Muscle lipid content	faible	+					
		moyen				+		
elevé							+	

Reference

- Berta A., Sumich J.L. & Kovak K., 2008. *Marine Mammals: Evolutionary Biology*, 2nd Ed. San Diego: Academic Press.
- Börjesson P., Berggren P. & Ganning B., 2003. Diet of harbour porpoises in the Kattegat and Skagerrak seas: Accounting for individual variation and sample size. *Mar. Mammal Sci.* 19: 38-58.
- Dray S. & Dufour A.B., 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *J. Stat. Software* 22: 1-20.
- Dray S. & Legendre P., 2008. Testing the link between species traits and environmental characteristics: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89: 3400-3412.
- Fernández R., Santos M.B., Carrillo M., Tejedor M. & Pierce G.J., 2009. Stomach contents of cetaceans stranded in the Canary Islands. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 89, 873-883.
- Guerra A., 1992. Mollusca - Cephalopoda. In: Ramos, M.A. et al. (Ed.) *Fauna Iberica Vol.1*, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, 327p.
- Hammond P.S., Hall A.J. & Prime J.H., 1994a. The diet of grey seals in the Inner and Outer Hebrides. *J. Appl. Ecol.* 31: 737-746.
- Hammond P.S., Hall A.J. & Prime J.H., 1994b. The diet of grey seals around Orkney and other island and mainland sites in north-eastern Scotland. *J. Appl. Ecol.* 31: 340-350.
- Legendre P., Galzin R. & Harmelin-Vivien M.L., 1997. Relating behaviour to habitat: Solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*, 78: 547-562.
- Lopez A., 2003. Estatus dos pequenos cetaceos da plataforma de galicia. PhD thesis, Univeristy of Santiago, Spain.

- Meynier L., Pusineri C., Spitz J., Santos M.B., Pierce G.J. & Ridoux V., 2008. Diet and feeding ecology of the common dolphin, *Delphinus delphis*, in the Bay of Biscay and its intraspecific variations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 354: 277-287.
- Olsen E. & Holst J.C., 2001. A note on common minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*) diets in the Norwegian Sea and the North Sea. *J. Cet. Res. Manag.* 3: 179-183.
- Pierce G.J. & Boyle P.R., 1991. A review of methods for diet analysis in piscivorous marine mammals. *Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev.* 29: 409-486.
- Pierce G.J. & Santos M.B., 2003. Diet of harbour seals (*Phoca vitulina*) in Mull and Skye (Inner Hebrides, western Scotland). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 83: 647-650.
- Pierce G.J., Santos M.B., Reid R.J., Patterson I.A.P. & Ross H.M., 2004. Diet of minke whales *Balaenoptera acutorostrata* in Scottish (UK) waters with notes on strandings of this species in Scotland 1992-2002. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 84: 1241-1244.
- Pusineri C., Magnin V., Meynier L., Spitz J., Hassani S. & Ridoux V., 2007. Food and feeding ecology of the common dolphin (*Delphinus delphis*) in the oceanic northeast Atlantic and comparison with its diet in neritic areas. *Mar. Mammal Sci.* 23: 30-47.
- Quéro J.C. & Vayne J.J., 1997. Les poissons de mer des pêches françaises, Delachaux et Niestlé, Les Encyclopédies du naturaliste, Lausanne / Paris, 304p.
- Quéro J.-C., Porché P., Vayne J.-J., 2003. Guide des poissons de l'Atlantique européen, Delachaux et Niestlé, Les Guides du Naturaliste, Lonay / Paris, 465p.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. (<http://www.R-project.org>).
- Reynolds, J.E. III & Rommel S.A. (Eds) 1999. Biology of Marine Mammals. Smithsonian Institution Press, Washington, 598p.
- Ridoux V., 1994. The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. *Mar. Ornithol.* 22, 1-192.
- Ridoux V., Spitz J., Vincent C. & Walton M.J., 2007. Grey seal diet at the southern limit of its European distribution: combining dietary analyses and fatty acid profiles. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 87: 255-264.
- Ringelstein J., Pusineri C., Hassani S., Meynier L., Nicolas R. & Ridoux V., 2006. Food and feeding ecology of the striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the oceanic waters of the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 86: 909-918.
- Santos M.B., Fernández R., López A., Martínez J.A. & Pierce G.J., 2007. Variability in the diet of bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, in Galician waters, north-western Spain, 1990-2005. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 87: 231-241.
- Santos M.B., Martin V., Arbelo M., Fernández A. & Pierce G.J., 2007. Insights into the diet of beaked whales from the atypical mass stranding in the Canary Islands in September 2002. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 87: 243-251.

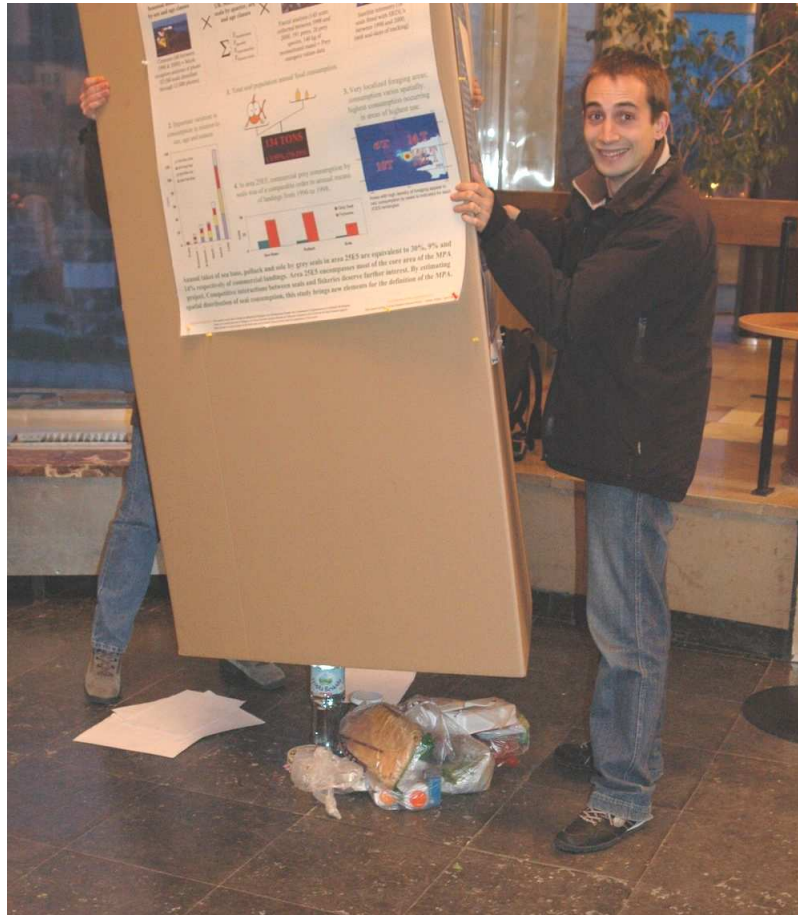
- Santos M.B., Pierce G.J., Boyle P.R., Reid R.J., Ross H.M., Patterson I.A.P., Kinze C.C., Tougaard S., Lick R., Piatkowski U. & Hernández-García V., 1999. Stomach contents of sperm whales *Physeter macrocephalus* stranded in the North Sea 1990-1996. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 183, 281-294.
- Santos M.B., Pierce G.J., Herman J., López A., Guerra A., Mente E. & Clarke M.R., 2001b. Feeding ecology of Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*): A review with new information on the diet of this species. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 81: 687-694.
- Santos M.B., Pierce G.J., Learmonth J.A., Reid R.J., Ross H.M., Patterson I.A.P., Reid D.G. & Beare D., 2004b. Variability in the diet of harbor porpoises (*Phocoena phocoena*) in Scottish waters 1992-2003. *Mar. Mammal Sci.* 20: 1-27.
- Santos M.B., Pierce G.J., Learmonth J.A., Reid R.J., Sacau M., Patterson I.A.P. & Ross H.M., 2008. Strandings of striped dolphin *Stenella coeruleoalba* in Scottish waters (1992-2003) with notes on the diet of this species. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 88: 1175-1183.
- Santos M.B., Pierce G.J., López A., Martínez J.A., Fernández M.T., Ieno E., Mente E., Porteiro P., Carrera P. & Meixide M., 2004a. Variability in the diet of common dolphins (*Delphinus delphis*) in Galician waters 1991-2003 and relationships with prey abundance. *International Council for the Exploration of the Sea CM 2004/Q:09*.
- Santos M.B., Pierce G.J., Lopez A., Reid R.J., Ridoux V. & Mente E., 2006. Pygmy sperm whales *Kogia breviceps* in the Northeast Atlantic: New information on stomach contents and strandings. *Mar. Mammal Sci.* 22, 600-616.
- Santos M.B., Pierce G.J., Reid R.J., Patterson I.A.P., Ross H.M. & Mente E., 2001a. Stomach contents of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Scottish waters. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 81: 873-878.
- Santos M.B., Pierce G.J., Smeenk C., Addink M.J., Kinze C.C. Tougaard S. & Herman J., 2001b. Stomach contents of northern bottlenose beaked whales *Hyperoodon ampullatus* stranded in the North Sea. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 81, 143-150.
- Santos, M.B., Pierce, G.J., Garcia-Hartmann, M., Smeenk C., Addink, M.J., Kuiken T., Reid, R.J., Patterson, I.A.P., Lordan, C., Rogan E., Mente, E., 2002. Additional notes on stomach contents of sperm whales *Physeter macrocephalus* stranded in the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 82: 501-507.
- Spitz J., Cherel Y., Bertin S., Kiszka J., Dewez A. & Ridoux V., submitted. Prey preferences and foraging niche segregation among the community of deep-diving odontocetes from the Bay of Biscay, northeast Atlantic. *Deep Sea Res.*, submitted.
- Spitz J., Mariotti L., Caillot E., Ridoux V. & Elder J.F., in press. The diet of the harbour seal at the southern limit of its European range. *NAMMCO Sci. Publ.* 8, in press.
- Spitz J., Mourocq E., Shoen V. & Ridoux V., 2010. Proximate composition and energy content of forage species from the Bay of Biscay: high or low quality food? *ICES J. Mar. Sci.* 67, 909-915.
- Spitz J., Richard E., Meynier L., Pusineri C. & Ridoux V., 2006a. Dietary plasticity of the oceanic striped dolphin, *Stenella coeruleoalba*, in the neritic Bay of Biscay. *J. Sea Res.* 55, 309-320.
- Spitz J., Rousseau Y. & Ridoux V., 2006b. Diet overlap between harbour porpoise and bottlenose dolphin: an argument in favour of interference competition for food? *Estuar. Coast. Shelf. S.* 70: 259-270.

Whitehead P.J.P., Bauchot M.L., Hureau J.C., Nielsen J. & E. Tortonese (Eds) 1986. Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean / Poissons de l'Atlantique du Nord-est et de la Méditerranée, Unesco, Paris.

Wilson S.C., Pierce G.J., Higgins C.M. & Armstrong M.J., 2002. Diet of the harbour seals *Phoca vitulina* of Dundrum Bay, north-east Ireland. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 82: 1009-1018.

ANNEXE 9

PARTICIPATIONS A DES CONFERENCES SCIENTIFIQUES



ANNEXE 9. PARTICIPATIONS A DES CONFERENCES SCIENTIFIQUES

A9.1. Présentations orales en conférence internationale

- Spitz J.**, Meynier L., Pusineri C. & Ridoux V., 2009. Common dolphin *Delphinus delphis*: a selective predator with an expensive life style. *18th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Quebec, Canada, 11-16 December 2009.*
- Ridoux V., Bustamante P., Chouvelon T., Dabin W., Lahaye V., Learmonth J., Pierce G.J., **Spitz J.**, Viricel A. & Caurant F., 2009. The dynamics of common dolphin group structure as inferred from biological and chemical tracers integrated over increasing time periods. *18th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Quebec, Canada, 11-16 December 2009.*
- Spitz J.**, Van Canneyt O., Morizur Y. & Ridoux V., 2007. A possible ecological basis to common dolphin by-catch in pelagic fisheries in the European Atlantic waters. *17th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Cape Town, South Africa, 28 November-03 December 2007.*
- Caurant F., **Spitz J.**, Ridoux V., Pusineri C., Meynier L., 2007. Could diet be a source of discrimination between small cetaceans populations? The case of common and striped dolphins in and off the Bay of Biscay. *ASCOBANS/HELCOM Workshop on small cetacean population structure in the ASCOBANS area, Bonn, Allemagne, 8-9 october 2007.*

A9.2. Présentations orales en conférence nationale

- Spitz J.**, Meynier L., Pusineri C. & Ridoux V., 2009. Le dauphin commun *Delphinus delphis*: un prédateur sélectif au mode de vie couteux. *11^{ème} Séminaire du Réseau National d'Échouages, Porticcio, France, 24-25 octobre 2009.*
- Spitz J.**, Mariotti L., Caillot E., Ridoux V. & Elder J.F., 2008. Le régime alimentaire du phoque veau-marin en baie des Veys par analyse des fèces collectées sur les reposoirs du territoire maritime de la Réserve Naturelle Nationale du domaine de Beauguillot. *Journée de restitution des études et suivis sur le phoque veau-marin en baie des Veys et en baie du Mont-Saint-Michel, Caen, France, 1^{er} juillet 2008.*

A9.3. Présentations affichées

- Van Canneyt O., Massé J., Certain G., Gautier G., **Spitz J.** & Ridoux V., 2008. Characterisation of bottlenose and common dolphins habitat in the Bay of Biscay: evidence of a strong spatial segregation. *22th ECS Conference, Edmond aan zee, Netherland, 3-5 March 2008.*

A9.4. Rapports

- Spitz J.** & Ridoux V., 2009. Diet. In: Report of ASCOBANS/HELCOM Small Cetacean Population Structure Workshop (Evans P.G.H. & Teilmann J., Eds), 16th ASCOBANS Advisory Committee Meeting Document AC16/Doc.29 (WG).
- Caurant F., Chouvelon T., Lahaye V., Mendez-Fernandez P., Rogan E., **Spitz J.** & Ridoux V., 2009. The use of ecological tracers for discriminating populations: the case of the short-beaked common dolphin *Delphinus delphis* in the European Atlantic waters. *International Whaling Commission, SC61/SM/34.*

RESUME

Les stratégies alimentaires peuvent être définies comme la mise en place d'ensembles cohérents de réponses morphologiques, physiologiques, écologiques ou comportementales permettant d'optimiser le succès alimentaire d'une espèce. Le présent travail s'est proposé d'aller au-delà de la simple analyse taxonomique des régimes alimentaires en utilisant les caractéristiques des proies pour explorer certains aspects des stratégies alimentaires et de l'énergétique de la prédation chez les mammifères marins de l'atlantique nord-est. L'objectif majeur était de contribuer à une meilleure compréhension du "pourquoi une proie est une proie ?" La valeur énergétique des proies est apparue comme un élément central des stratégies de prédation. Il en résulte que des coûts d'existence importants chez les mammifères marins doivent être soutenus par une alimentation de qualité élevée et ne peuvent pas être satisfaits simplement par une plus grande quantité de proies de qualité moyenne ou faible. Les résultats obtenus lors de cette thèse ont ainsi permis de progresser de la description des régimes alimentaires vers la compréhension de certaines relations fonctionnelles entre proies et prédateurs. Ainsi, les traits descriptifs de la qualité des proies, comme la teneur en lipides et la valeur énergétique, et les traits descriptifs des coûts d'existence des mammifères marins, comme l'indice mitochondrial et la teneur en lipides des muscles, sont significativement corrélés. Enfin, ce travail souligne que pour comprendre l'écologie alimentaire d'un prédateur, il faut surtout bien connaître les caractéristiques de ses proies.

ABSTRACT

Foraging strategies can be defined as the establishment of a consistent set of morphological, physiological, ecological and behavioural responses allowing the optimization of foraging success. Beyond the simple description of the diet, the present work attempted to explore some aspects of foraging strategies and of the energetic of predation among northeast Atlantic marine mammals. The main goal of the study was to contribute to a better understanding of "why a prey is a prey?" Prey energy density appeared to be a key point of predation strategies. Hence, marine mammal species with high existence costs would need high quality prey items, and cannot fulfil their energy requirement just by ingesting more prey items of low to medium quality. The results of this thesis permitted to progress from a taxonomic description of marine mammal diets to the identification of functional relationships between prey and predators. Hence, traits of prey quality such as lipid content or energy density, and traits of predator cost of existence such as muscle mitochondrial density or muscle lipid content, were significantly correlated. Finally, this work underlines that in order to understand the foraging ecology of a predator, its prey characteristics have to be known.