Analyse du compartiment mésozooplanctonique et écologie alimentaire printanière de la sardine, Sardina pilchardus (Walbaum, 1782), et de l'anchois, Engraulis encrasicolus (Linné, 1758) adultes dans le Golfe de Gascogne

Aurélie Dessier

▶ **To cite this version:**

Aurélie Dessier. Analyse du compartiment mésozooplanctonique et écologie alimentaire printanière de la sardine, Sardina pilchardus (Walbaum, 1782), et de l'anchois, Engraulis encrasicolus (Linné, 1758) adultes dans le Golfe de Gascogne. Sciences agricoles. Université de La Rochelle, 2015. Français. NNT : 2015LAROS036 . tel-01373451

HAL Id: tel-01373451
https://theses.hal.science/tel-01373451

Submitted on 28 Sep 2016

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.

UNIVERSITÉ DE LA ROCHELLE

ÉCOLE DOCTORALE
Sciences pour l'environnement, Gay-Lussac (ED 523)

Laboratoire Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs) UMR-CNRS 7266

Equipe DYFEA

THÈSE

présentée par :

Aurélie DESSIER

soutenue le 16 décembre 2015
pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de La Rochelle

Spécialité : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

Analyse du compartiment mésozooplanctonique et écologie alimentaire printanière de la sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1782), et de l'anchois, *Engraulis encrasicolus* (Linné, 1758) adultes dans le Golfe de Gascogne

Jury :

Hervé LE BRIS	Professeur, Agrocampus Ouest, Rennes	Rapporteur
Stanislas DUBOIS	Cadre de Recherche HDR, IFREMER, Brest	Rapporteur
Marc PAGANO	Directeur de recherche, IRD Université d'Aix-Marseille	Examinateur
Alexandre BEC	Maître de Conférences Université de Clermont-Ferrand	Examinateur
Martin HURET	Cadre de Recherche, IFREMER, Brest	Examinateur
Christine DUPUY	Professeure, Université de La Rochelle	Directrice de thèse
Paco BUSTAMANTE	Professeur, Université de La Rochelle	Directeur de thèse

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Messieurs Hervé Le Bris et Stanislas Dubois qui ont accepté d'être les rapporteurs de ce travail, ainsi que Marc Pagano, Alexandre Bec et Martin Huret qui en seront les examinateurs. Tout travail est perfectible mais il me tarde de recevoir vos avis pour continuer d'avancer.

Je tiens ensuite à remercier Pierre Richard, Paco Bustamante et Olivier de Viron, directeurs successifs du LIENSs, pour m'avoir accueillie au sein du laboratoire et permis d'effectuer cette thèse dans de très bonnes conditions. Je remercie également la région Poitou-Charentes puisque mon salaire a été financé par une bourse de recherche allouée par celle-ci.

Tout naturellement, vient ensuite le moment de consacrer quelques mots à mes encadrants : Christine Dupuy et Paco Bustamante. Vous êtes des catalyseurs d'enfer, un binôme complémentaire, des piliers de choc ! Merci de m'avoir fait confiance, de m'avoir épaulée du début à la fin (si fin réelle il y a ?), de m'avoir laissé me déployer, d'avoir fait en sorte que ce travail se réalise dans un contexte bienveillant et merci de m'avoir offert cette superbe opportunité. Merci pour votre générosité, votre disponibilité et votre appui. Plus que nos échanges et moments de partages, j'ai beaucoup appris à vous observer travailler et évoluer dans cet environnement. Je crois que des directeurs de thèse restent des figures marquantes dans une carrière professionnelle, je suis heureuse d'être tombée sur vous ☺ !

Je souhaite remercier ensuite Tiphaine Chouvelon : merci pour le background scientifique (☺), merci d'avoir créé un véritable « contexte de passage de relai », de m'avoir inclus dans la dernière publication, de m'avoir initiée aux rudiments du laboratoire, aux analyses isotopiques, merci de t'être à ce point investie, merci d'avoir été une tutrice de proximité pour mes premiers pas dans ce contexte rochelais. Et puis, quel exemple de réussite, ☺ ! Avec toi, je souhaite remercier, Françoise Mornet, Martine Bréret et Philippe Pineau. Martine, tu es la fée du laboratoire ! Merci pour ton aide à la paillasse mais aussi pour ton soutien amical et chaleureux. Philippe, merci pour tous les échanges et les moments de partage. Françoise, … chapeau bas ! … je crois que j'ai une chance inouïe d'avoir été formée à tes côtés, quelle endurance ! Tu as été un soutien intarissable pendant ma thèse. Merci de ton investissement ! Dans la foulée, je remercie chaleureusement Carine Churlaud, Maud Brault-Favrou et Gaël Guillou pour votre accueil, vos bons conseils et votre bonne humeur inégalable : c'était un régal !!

J'ai eu la chance de partager mon travail avec cinq stagiaires: Euriell Bertaud Du Chazaud, Alexandre Audras, Anais Kerric, Anne de la Porte, et Sarah Renaut. Merci à vous cinq pour votre investissement, votre curiosité et votre aide. Merci aussi pour les billets d'humeur et les échanges qui ont suivis, vous avez été des supers stagiaires !

Ce projet de cette thèse inclut des campagnes océanographiques durant lesquelles j'ai pu rencontrer quelques « ifremeriens » parmi lesquels : Paul Bourriau, Martin Huret, Patrick Lespagnol, Laurence Pennors, Pierre Petitgas, Erwan Duhamel, Mathieu Doray, Manuella Rabiller, Patrick Grellier, Elise Bellamy, Paul Gatti, Nicolas Carrof, Michelle Salun, et tous les autres. Les campagnes, ça vous gagne ! Merci pour l'immersion, pour l'aide et le relai pour l'échantillonnage, merci pour les moments de partage. Je garde en souvenir une certaine escale à Lorient ou encore une certaine « bataille » avec des congres gigantesques, que du bon ☺ !

Pour travailler dans les conditions optimales, j'ai eu le privilège d'être entourée par des alliés de taille : Claudia Gérard (auquel j'associe Thomas Trancart), Jérôme Spitz (un véritable gourou auquel j'associe Matthieu Authier), Sébastien Lefebvre (membre de mon comité de thèse et deuxième véritable gourou). Je vous remercie tous pour la formation pratique et théorique que vous m'avez apportée, votre aide bibliographique solide, votre prise en charge de manipulations dans le cadre de nos collaborations, votre aide à la rédaction et à la relecture des divers chapitres en jeu de ce manuscrit. Claudia, merci de m'avoir également fourni tes notes bibliographiques et tes états de connaissances. Je remercie également à Véronique Verrez-Bagnis qui nous a inité au bar-coding. Ces collaborations ressemblent à du vampirisme énergétique, merci de vous être impliqués, de m'avoir entourée et enrichie.

Avec vous, je remercie Christel Lefrançois, Marie Vagner, Emmanuel Dubillot, Elodie Reveillac, Pierre Morinière de l'Aquarium de La Rochelle (et toute son équipe) pour le temps que vous m'avez accordé en participant à notre volet expérimental (de sa conception à la pro––duction à venir de publications). Ce challenge était absolument génial, merci d'avoir contribué à cette aventure ! Evidemment, je n'oublie pas ceux qui se sont prêtés au jeu de la dissection et/ou de la biométrie avec nous, merci à Marie Durollet, Julie Lucas, Thomas Lacoue-Labarthe et Isabelle Percelay pour le temps que vous avez consacré à ce projet et pour tous les billets d'humeur qui y ont été associés. C'était un plaisir !

Au laboratoire, je remercie Cécilia Pignon-Mussaud, Armelle Combaud, Frédéric Rousseau, Patricia Caillait-Miousse, Nicolas Lachaussée, Hélène Agogué et plus généralement tous les collègues qui ont pris du temps soit pour « échanger la science » soit pour améliorer le quotidien de ces trois années passées!

Je remercie également l'équipe pédagogique du département de biologie de l'université. Vous avez contribué à faire de mes deux années de monitorat une expérience qui a pris racine en moi !

Il y a une équipe bordelaise que je ne peux évincer dans mes remerciements. Parmi eux il y a, Aurélie Chaalali, François Dindinaud, Cécile Massé, Gaelle Pauillac, Vania Ruiz, Michel Parra, Benoit Sautour et Valérie David (Valérie, merci d'avoir été là pour mon comité de thèse).Vous avez tous été là à mes débuts à la station d'Arcachon, merci de m'avoir initiée, merci de m'avoir éveillée au monde merveilleux de la planctonologie. Vous êtes à la racine de mon engouement pour la recherche, merci pour tous les souvenirs et surtout les messages d'encouragements de ces derniers mois. Un merci particulier à Cécile, François, Vania et Aurélie pour votre soutien et votre amitié qui nous vaudra certainement de grands moments dans les mois à venir !

Evidemment, je remercie Alice, Céline, Laura, Marie & Marie, David, Virginia et plus généralement la fine équipe de jeunes pousses pour tous les moments de partage, de bonne humeur (et plus si affinités) qui ont jalonné ces trois dernières années. Une pensée particulière en cette fin de thèse pour les brèves de passerelles estivales et dominicales! Merci pour vos coups de mains et vos coups de pieds, c'était parfait !

Parce qu'il n'y a pas que la thèse dans la vie ☺ , je souhaite finalement remercier mon entourage familial et amical pour m'avoir soutenu et consolidé durant ces trois années… mais tout ceci est une autre grande histoire…..

Avant-Propos

Ce projet de thèse prend racine grâce à une collaboration menée depuis une dizaine d'année entre Christine Dupuy, Paco Bustamante et les membres de l'unité Ecologie et Modèles pour l'Halieutique de l'Institut Français pour l'Exploitation de la MER (IFREMER) de Nantes. Cette collaboration a pris place, au laboratoire Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs UMR 7266), au sein des équipes « Dynamique Fonctionnelle des Ecosystèmes Anthropisés » (DYFEA) et « Réponse des Animaux MARins à la variabilité Environnementale » (AMARE). Elle s'est précédemment manifestée via les travaux de thèse d'Elise Marquis (doctorat soutenu en 2007), puis du doctorat (soutenu en 2011) et du post-doctorat (2011-2012) de Tiphaine Chouvelon sous la responsabilité respectivement de C. Dupuy et de P. Bustamante. Ces précédents projets ont traité du rôle du microzooplancton dans le réseau trophique planctonique et de l'utilisation de traceurs écologiques pour appréhender la structure et fonctionnement des réseaux trophiques dans le Golfe de Gascogne. Ce dernier projet de post-doctorat a été rendu possible grâce au soutien financier du programme REPROdUCE (Understanding REcruitment PROcesses Using Coupled biophysical models of the pelagic Ecosystem). Ce programme ayant pris place entre octobre 2009 et mars 2013, ces travaux de thèse ont également pu bénéficier du soutien financier de ce projet. Mon salaire a été financé par une bourse de recherche allouée par la Région Poitou-Charentes. Ce projet de thèse s'inscrivait ainsi dans les perspectives de recherche issues des travaux précédemment cités.

Au cours de ces trois années, un comité de thèse s'est réuni le 18 septembre 2013 en présence de Martin Huret, Sébastien Lefèbvre, Valérie David et de mes encadrants de thèse ce qui nous a permis d'avoir une réflexion constructive autour du sujet de thèse.

L'ensemble du matériel biologique analysé pendant ces travaux de thèse provient de deux campagnes océanographiques organisées par l'IFREMER ; les campagnes « PELagique GAScogne » (PELGAS, au printemps) et « EValuation Halieutique de l'Ouest Européen » (EVHOE, à l'automne) auxquelles j'ai pu participer (10 semaines d'embarquement au total). Dans un souci d'homogénéité, seuls les résultats relatifs aux analyses des échantillons des campagnes PELGAS sont présentés dans ce manuscrit.

Durant ces trois dernières années, ce travail a notamment reçu le précieux soutien de :

- ✓ Françoise Mornet pour une partie de la logistique de nos embarquements, l'acquisition des échantillons de mésozooplancton, l'acquisition et le travail de détermination des échantillons du phytoplancton, les filtrations par classe de taille du mésozooplancton, de la biomasse de chlorophylle a, les filtrations des matières en suspensions, les prélèvements des copépodes destinés à l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote et aux mesures d'énergie densité ;

- ✓ Paul Bourriau, Martin Huret, Paul Gatti, Erwan Duhamel et Nina Cudennec pour les prélèvements lors des campagnes PELGAS ;

- ✓ Martine Bréret pour les dosages de la biomasse de la chlorophylle *a* et les prélèvements des copépodes destinés à l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote et aux mesures d'énergie densité ;

- ✓ Gaël Guillou pour toutes les analyses des échantillons d'isotopes stables à la plateforme de spectrométrie isotopique du LIENSs ;

- ✓ Pierre Morinière et de son équipe à l'Aquarium de La Rochelle dont Jean-François, Romain, Olivier et Vincent pour le suivi des sardines durant six mois ;

- ✓ Christine Dupuy, Claudia Gérard, Christel Lefrançois, Marie Vagner, Emmanuel Dubillot, Marie Durollet, Julie Lucas, Thomas Lacoue-Labarte, Isabelle Percelay, et Paco Bustamante pour l'aide à la paillasse et de Sébastien Lefèbvre pour la modélisation de nos données.

Au cours de cette thèse, j'ai également eu le plaisir d'encadrer ou de co-encadrer cinq stagiaires qui ont participé, de façon considérable, à l'aboutissement de ce projet. Dans un ordre chronologique :

- ✓ Euriell Bertaud du Chazaud – M1 (taux d'encadrement : 70% - 2 mois - 2013), stage intitulé : « Variabilité printanière des paramètres hydrologiques et des communautés phytoplanctoniques et mésozooplanctoniques dans le Golfe de Gascogne » ;

- ✓ Alexandre Audras – M2 (taux d'encadrement : 60% - 6 mois - 2014), stage intitulé : « Etude de la relation proie-prédateur chez la sardine *Sardina pilchardus* et l'anchois *Engraulis encrasicolus,* adultes dans le golfe de Gascogne : approche couplée de deux traceurs écologiques, les isotopes stables et les métazoaires parasites » ;

- ✓ Anne de La Porte – L2 (taux d'encadrement : 100% - 2 mois - 2014), stage intitulé : « Etude de l'écologie alimentaire printanière de la sardine, *Sardina pilchardus*, et de l'anchois, *Engraulis encrasicolus*, adultes dans le Golfe de Gascogne par l'analyse des ratios isotopiques du carbone et de l'azote » ;

- ✓ Anaïs Kerric – L3 (taux d'encadrement : 80% - 6 mois - 2014), stage intitulé « Calorimétrie du mésozooplancton dans le Golfe de Gascogne » ;

- ✓ Sarah Renaut – M1 (taux d'encadrement : 80% - 2 mois – 2015), stage intitulé : « Le mercure : traceur de préférence alimentaire au printemps chez la sardine, *Sardina pilchardus*, et l'anchois, *Engraulis encrasicolus,* adultes dans le Golfe de Gascogne ? ».

J'ai réalisé les autres travaux : logistique de nos embarquements, participation aux collectes des données et l'acquisition des échantillons lors des campagnes PELGAS, identification taxinomique du mésozooplancton (échantillons de 2007 à 2009, 2012 à 2014), prélèvements complémentaires des copépodes destinés à l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote et aux mesures d'énergie densité, dissection des poissons, préparation des échantillons pour les analyses isotopiques, dosages de mercure, prélèvement et identification de la faune parasitaire, bancarisation des données et des métadonnées. J'ai entièrement mis en place l'approche expérimentale sur la sardine et coordonné l'ensemble du travail.

Au cours de ces trois dernières années, la diffusion des résultats obtenus s'est effectuée au travers de deux colloques :

- ✓ ISOBAY, 2014 (Bordeaux, France)

Poster : Dessier A., Audras A., Dupuy C., Bustamante P., Gérard C., (2014). Communities of helminth parasites in *Sardina pilchardus* and *Engraulis encrasicolus* in the Bay of Biscay: what potential role as biological tags on fish populations and ecosystem state?

Poster : Dessier A., Bustamante P., Chouvelon T., Marquis E., Huret M., Mornet F., Bréret M., Dupuy C., (2014). Spring mesozooplankton distribution and its relationship with hydro-biological structure during the last decade (2003-2013) in the southern part of the Bay of Biscay.

- ✓ ASLO, 2015: Aquatic Sciences Meeting Aquatic Sciences: Global and Regional Perspectives — North Meets South 22-27 February 2015; Sponsored by Association for the Sciences of Limnology & Oceanography (Grenade, Espagne).

Poster : Dessier A., Dupuy C., T. Trancart T., Audras A., Bustamante P., Gérard C. (2015). Are the communities of metazoan parasites in *Sardina pilchardus* and *Engraulis encrasicolus* (Clupeidae) indicators of feeding ecology and free-living biodiversity in the Bay of Biscay?

Communication orale :

Dessier A., Bustamante P., Lefrançois C., Vagner M., Dubillot E., Dupuy C., Morinière P., Lefèbvre, S. (2015). A pelagic fish experiment: dynamics of carbon and nitrogen stable isotopes incorporation in the pilchard, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792).

Grâce au post-doctorat de Tiphaine Chouvelon, une première publication dont je suis co-auteur ($3^{ème}$/7) sur l'écologie alimentaire de la sardine et de l'anchois adultes dans le Golfe de Gascogne a été publiée en janvier 2015 dans le journal *Marine Biology* :

Chouvelon T., Violamer L., Dessier A., Bustamante P., Mornet F., Pignon‐Mussaud C., Dupuy C. (2015). Small pelagic fish feeding patterns in relation to food resource variability: an isotopic investigation for *Sardina pilchardus* and *Engraulis encrasicolus* from the Bay of Biscay (north-east Atlantic). *Marine Biology*, 162(1), p.15−37.

Grâce à une collaboration avec le Centre National d'Océanographie de Southampton une seconde publication dont je suis co-auteur ($10^{ème}$/11) avec Tiphaine Chouvelon a été soumise dans *Ecography* en juillet 2015 :

Meier R.E., Votier S.C., Wynn R.B., Guilford T., McMinn Grivé M., Rodríguez A., Maurice L., Newton J., Chouvelon T., Dessier A., Trueman C.N. (soumis). Tracking and stable isotopes reveal foraging behaviour and fisheries interactions of a critically endangered seabird during the non-breeding season.

A ce jour, dans le cadre de mes travaux de thèse, une publication a été acceptée et une autre est soumise. Il s'agit de :

Dessier A., Dupuy C., Trancart T., Audras A., Bustamante P., Gérard C. (2015). Low diversity of helminth parasites in *Sardina pilchardus* and *Engraulis*

encrasicolus (Clupeidae) from the Bay of Biscay. Sous presse dans le journal Marine and Freshwater Research, http://dx.doi.org/10.1071/MF15147

Dessier A., Bustamante P., Chouvelon T., Huret M., Marquis E., Rousseaux F., Pignon-Mussaud C., Mornet F., Bréret M., Dupuy C. (soumis). The spring mesozooplankton community and its relationship with hydrobiological structure over a decade (2003–2013) in the southern Bay of Biscay (North-East Atlantic). Soumis le 9 septembre 2015 dans Continental Shelf Research.

De plus, l'équipe scientifique des campagnes océanographiques PELGAS prépare un Numéro Spécial pour le journal Progress in Oceanography avec une ouverture du dépôt des soumissions prévue pour septembre 2016. Deux chapitres de ce manuscrit prendront part à ce Numéro Spécial (voir détails dans les chapitres).

Par ailleurs, au cours des années universitaires 2013/2014 et 2014/2015, j'ai réalisé des activités d'enseignements en tant que Doctorante Contractuelle aux Activités Complémentaires d'Enseignements (DCACE) au Département de Biologie de l'Université de La Rochelle (64h équivalent TD/an). Ces activités ont représenté au total 78h de travaux dirigés en Biologie Cellulaire (niveau Licence 1ère année), 45h de travaux pratiques en Biologie des Vertébrés (niveau Licence 2ème année) et 6h de travaux pratiques en Sciences de la Vie (niveau Licence 1ère année). Ces activités complémetaires impliquent également une formation, répartie sur ces deux années, de 90h assurées par le Centre de Professionnalisation au Métiers d'Enseignant-Chercheur (CPMEC). De plus, l'école doctorale Sciences pour l'Environnement « Gay Lussac » soutient et impose une formation doctorale. Ce complément professionnel est présenté selon 3 axes, les formations thématiques, transversales et spécifiques chacune incluant au minimum 30h de formations choisies.

Durant ces trois années de thèse au laboratoire, j'ai également pu m'impliquer dans la vie du laboratoire LIENSs en siégeant à deux conseils ; le conseil de laboratoire (membre élue) et le conseil de l'école doctorale Gay Lussac (membre nommée). J'ai également participé à de nombreux évènements de vulgarisation scientifique (fête de la Sciences, portes ouvertes, rencontres avec des groupes scolaires, journée mondiale de l'océan etc.)

Dans le contexte actuel de demande de valorisation des travaux de thèse, la structure des manuscrits de thèse tend vers un document organisé sous forme de publications. Pour essayer de répondre à cette demande, mon manuscrit de thèse est structuré en chapitres. L'état d'avancement des publications selon les chapitres est différent : accepté, soumis, presque à soumettre pour publication ou en perspectives de publication. Cette organisation implique des sections en français (parties en perspectives de publication) et en anglais (publications acceptées, soumises, presque à soumettre) et certaines redondances inhérentes à ce choix de format. Les résultats et leur discussion sont traités conjointement dans le chapitre en français. Le choix de succession des chapitres ainsi que les introductions et conclusions de chaque partie forment ici le fil conducteur de cette étude.

Table des matières

I. Introduction générale 15

1. Eléments de contexte général : un environnement côtier sous contraintes 16

2. Le Golfe de Gascogne : un site d'étude complexe et hétérogène 18
2.1. Géographie et hydrologie 18
2.2. Saisonnalité de la production primaire dans le Golfe de Gascogne 20
2.3. Eléments clés du fonctionnement du réseau trophique planctonique printanier dans le Golfe de Gascogne 21
2.4. Le Golfe de Gascogne, support d'une forte biodiversité 22
2.5. Les campagnes océanographiques PELGAS 22

3. Etat des connaissances sur la sardine, *Sardina pilchardus*, et l'anchois, *Engraulis encrasicolus* 24
3.1. Eléments généraux sur le cycle de vie de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* 24
3.2. Etat des stocks de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* 27
3.3. Position de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* dans le réseau trophique 30
3.4. Quid de l'écologie alimentaire *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* ? 33
3.4.1. Une mosaïque de critères pour définir l'écologie trophique 33
3.4.2. Comportements et appareils alimentaires de S. pilchardus et d'E. encrasicolus 35
3.4.3. La composition du régime alimentaire de S. pilchardus et d'E. encrasicolus 37
4. Objectifs scientifiques et plan du manuscrit 42

II. Habitat alimentaire printanier de la sardine, *Sardina pilchardus*, et de l'anchois, *Engraulis encrasicolus*, dans le Golfe de Gascogne. 43

Introduction 45

Chapitre 1. The spring mesozooplankton community and its relationship with hydrobiological structure over a decade (2003–2013) in the southern Bay of Biscay (North-East Atlantic) 49
1. Abstract 50
2. Introduction 51
3. Materials and Methods 53
4. Results 60
4.1. Surface salinity and temperature-kriged maps 60
4.2. Chlorophyll a biomass by size class maps 63
4.3. Mesozooplankton community 68
5. Discussion 74
5.1. Hydrobiological features of the mesozooplankton habitat 74
5.2. The spring mesozooplankton community 76
5.3. Spring trophic structuration of the copepod community 78

Chapitre 2. Energy density of mesozooplankton from the Bay of Biscay: variability of profitability to forage fish 80
1. Abstract 81
2. Introduction 82
3. Materials and Methods 84
4. Results 87

4.1. Energy density by size-classes 87
4.2. Energy density by taxonomic diversity 90
5. Discussion 94
5.1. Framework establishment 94
5.2. Energetic quality of mesozooplankton in the Bay of Biscay 95
5.3. Life cycle of mesozooplanktonic organisms and energy density 96
5.4. Application and implications for fish population dynamics 97

Conclusion 102

III. Optimisation de l'utilisation des ratios isotopiques du carbone et de l'azote pour l'étude de l'écologie trophique des petits téléostéens pélagiques. 107

Introduction 108

Chapitre 3. Dynamics of carbon and nitrogen stable isotope incorporation in a pelagic fish, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792). 114
1. Introduction 115
2. Material and methods 117
3. Results 124
4. Discussion 134
5. Conclusion 140

Conclusion 141

IV. L'écologie alimentaire printanière de la sardine, *Sardina pilchardus* et de l'anchois, *Engraulis encrasicolus*, adultes dans le Golfe de Gascogne 143

Introduction 145

1. Des outils au service de l'écologie trophique marine 145
1.1. La contamination chimique par les éléments traces : le cas du mercure 146
1.2. La faune parasitaire 148
1.2.1. Faire connaissance avec la super-famille des Ascaridoidea : 150
1.3. Qu'en est-il de l'utilisation de ces traceurs chez *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* ?. 154

Chapitre 4. Etude de l'écologie trophique printanière de la sardine, *Sardina pilchardus*, et de l'anchois, *Engraulis encrasicolus*, adultes dans le Golfe de Gascogne par suivi des rapports isotopiques du carbone et de l'azote 156
1. Introduction 157
2. Matériels et méthodes 157
3. Question n°1 : Est-ce que la position isotopique de chaque espèce est la même à chaque printemps de 2010 à 2014 ? Est-ce que la ségrégation trophique entre *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* perdure d'année en année dans le Golfe de Gascogne ? 167
4. Question n°2 : Est-ce que les proies préférentielles et les zones d'alimentation pour chacune des espèces sont identiques d'année en année dans le Golfe de Gascogne? 177

Chapitre 5. Low diversity of heminth parasites in *Sardina pilchardus* and *Engraulis encrasicolus* (Clupeidae) from the Bay of Biscay 194
1. Introduction 196
2. Materials and methods 196

3. Results 199
4. Discussion 200
5. Perspectives du chapitre 5 203

Conclusion 212
1. Comparaison entre traceurs écologiques 212
2. Qu'apporte l'utilisation de ces deux traceurs sur l'identification des habitats alimentaires utilisés par *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* adultes dans le Golfe de Gascogne au printemps ?214
3. L'utilisation de ces deux traceurs permet-elle d'obtenir une discrimination de l'écologie alimentaire relative de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* au printemps ? 215
4. Finalement, un traceur trophique idéal existe-t-il ? 217

V. Conclusions générales et perspectives 218
1. Les résultats majeurs 219
2. Des limites inhérentes aux choix réalisés 223
3. Perspectives 225

Bibliographie 230

Annexes 270

Liste des figures 309

Liste des tables 316

I. Introduction générale

1. Eléments de contexte général : un environnement côtier sous contraintes

L'écosystème côtier est à l'interface de deux grands biomes de la planète, l'océan et le continent. Il peut être considéré comme un réceptacle transversal de deux forçages majeurs: le forçage naturel et le forçage anthropique. Les compartiments abiotiques et biotiques de cet écosystème côtiers ont pour particularité de répondre rapidement à ces types de forçages. Les composantes biologiques (biotiques) s'ajustent aux variations de leur environnement (abiotiques).

Le changement du climat est une réalité avérée induite par un enrichissement de l'atmosphère en gaz à effet de serre, en lien avec une modification et une intensification des activités anthropiques. Des effets abiotiques et constatés de ce forçage sont perceptibles à plusieurs échelles d'espace et de temps : (i) à l'échelle globale : une hausse des températures, une élévation du niveau des mers, une modification de la circulation des masses d'eau ou encore une acidification des eaux ont été répertoriées et, (ii) à l'échelle régionale ou locale : une augmentation des précipitations ou encore une précocité des crues ont pu être corrélées à ce changement climatique (IPCC Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007). À ces mêmes échelles, des ajustements/altérations des compartiments biologiques marins sont également démontrés (Hoegh-Guldberg and Bruno, 2010). Pour les espèces se maintenant dans un écosystème en mutation, des variations phénologiques (modifications de la temporalité de processus biologiques, (Genner et al., 2010)) ou des modifications de la physiologie des organismes sont parmi les effets plus notables de l'impact du changement climatique (David et al., 2007; Edwards and Richardson, 2004; Somero, 2010). Ces modifications sont à distinguer des celles qui, par exemple, correspondent à des stratégies d'évitement. À ce titre, la modification de la limite de l'aire de répartition des espèces marines en fonction de la latitude ou de la profondeur a souligner (Anker-Nilssen et al., 2008; Beaugrand et al., 2002a; Goberville et al., 2014; Nicolas et al., 2011; Perry et al., 2005). Sous les seuls effets du forçage climatique, les compartiments biologiques majeurs d'un écosystème, liés entre eux par leurs activités alimentaires, peuvent être affectés en cascade (*e.g.* du phytoplancton au zooplancton jusqu'au saumon ou la morue en Atlantique, Beaugrand and Reid, 2003; Beaugrand and Reid, 2012; Beaugrand et al., 2003).

Toutefois, les effets du changement climatique ne sont pas les seuls à agir sur les écosystèmes côtiers. Ces écosystèmes sont des espaces convoités compte tenu de leur richesse écologique et donc des services écosystémiques et des enjeux économiques qui leurs sont associés (Costanza et al., 1997). Cette présence « anthropique » se traduit par différents

impacts qui s'ajoutent à ceux du forçage naturel sur le milieu marin. Ces effets impactent les facteurs abiotiques ou biotiques. On peut citer entre autres : la dégradation voire la perte d'habitat, l'exploitation des ressources halieutiques, les pollutions chimiques, biologiques ou "physiques" (*e.g.* pollutions sonores, lumineuses), l'eutrophisation des eaux littorales, ou encore l'entrée d'espèces allochtones pouvant entraîner une réorganisation des communautés biologiques (Bax et al., 2003; Coll et al., 2010; Durrieu de Madron et al., 2011; Guillemot et al., 2014; Huntington et al., 2015).

Il existe des relations entre les effets du forçage naturel et du forçage antrophique sur les écosystèmes marins. À titre d'exemple, l'évolution des températures de surface de la mer a pu être corrélée à l'évolution du débarquement de poissons dans le port de Setúbal, au Portugal (Gamito et al., 2015). L'incidence relative du forçage climatique ou anthropique peut exacerber ou moduler l'effet de l'un ou l'autre de ces forçages.

Finalement, l'écosystème marin/côtier est soumis à l'action de forçages climatiques globaux, à l'action de forçages locaux et à l'ajustement en retour des compartiments biologiques (Figure 1).

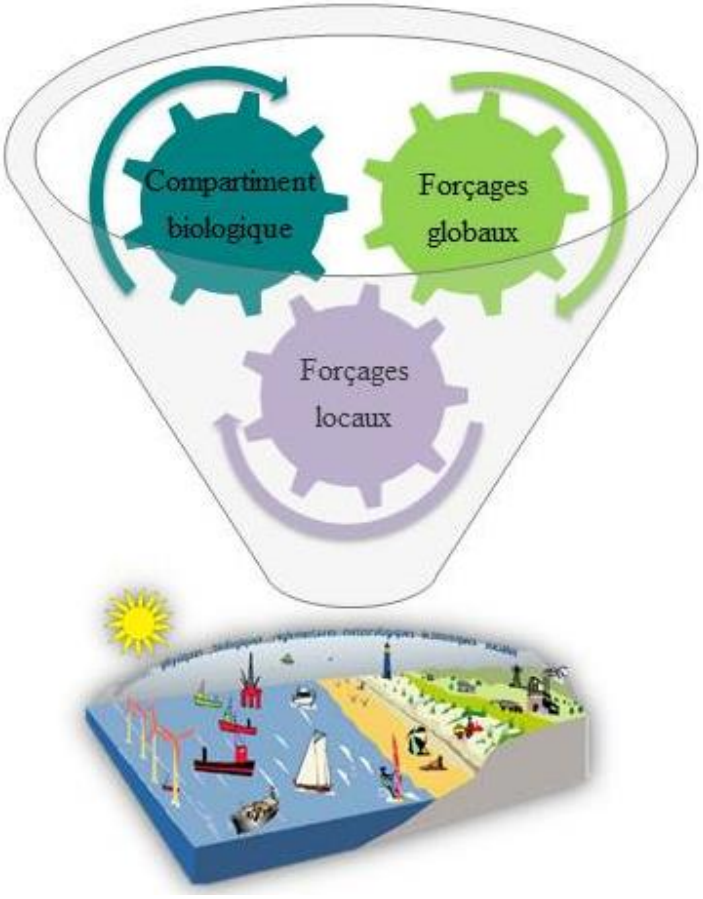


Figure 1: Un environnement côtier sous contraintes.

2. Le Golfe de Gascogne : un site d'étude complexe et hétérogène

2.1. Géographie et hydrologie

Le Golfe de Gascogne, site d'étude de ces travaux de thèse, est une baie océanique ouverte sur l'Océan Atlantique Nord-Est, bordée à l'est et au nord (43°20'N) par la France et, au Sud, par la côte ibérique (48° N). Le plateau continental couvre environ 220 000 km². Il s'étend sur 200 km au nord et sur 30 km seulement au sud distinguant ainsi le plateau armoricain du plateau aquitain (Figure 2A) (Koutsikopoulos and Le Cann, 1996). L'inclinaison du plateau continental est très légère avec une pente d'à peine 0,12 %. Néanmoins, au niveau des accores, une pente plus importante, entre 10 et 12 %, est observée (OSPAR Commission, 2000). L'influence continentale française est rythmée par la dynamique saisonnière de deux grands bassins versants, la Loire au nord et la Gironde au sud (Figure 2B).L'influence espagnole, plus restreinte, est liée au plateau continental étroit à des bassins versants de plus petite superficie. Les débits moyens annuels de la Loire et de la Gironde dépassent chacun les 900 $m^3.s^{-1}$. Ces apports continentaux, alimentés par les précipitations et pouvant être renforcés par la fonte des glaces, sont importants en hiver et au printemps (Lazure and Jegou, 1998). Le Golfe de Gascogne est placé sous l'influence océanique des eaux froides nordiques et des eaux plus chaudes espagnoles. Les principales circulations des masses d'eau sur la partie française du Golfe de Gascogne sont régies par l'action des vents et des courants de densité (Figure 2C).

Deux situations hydrologiques majeures y prennent place.

- La première correspond à une situation anticyclonique printanière, quelquefois précoce, avec des vents dominants orientés nord-nord-est dispersant les panaches fluviaux (Loire et Gironde) et engendrant la formation de remontées d'eaux profondes (upwelling) le long des côtes landaises (Koutsikopoulos and Le Cann, 1996) ou bretonnes (Puillat et al., 2004).

- La seconde est une situation cyclonique estivale plaquant les panaches fluviaux à la côte avec des vents orientés sud-ouest et où la colonne d'eau est mélangée (Petitgas et al., 2010).

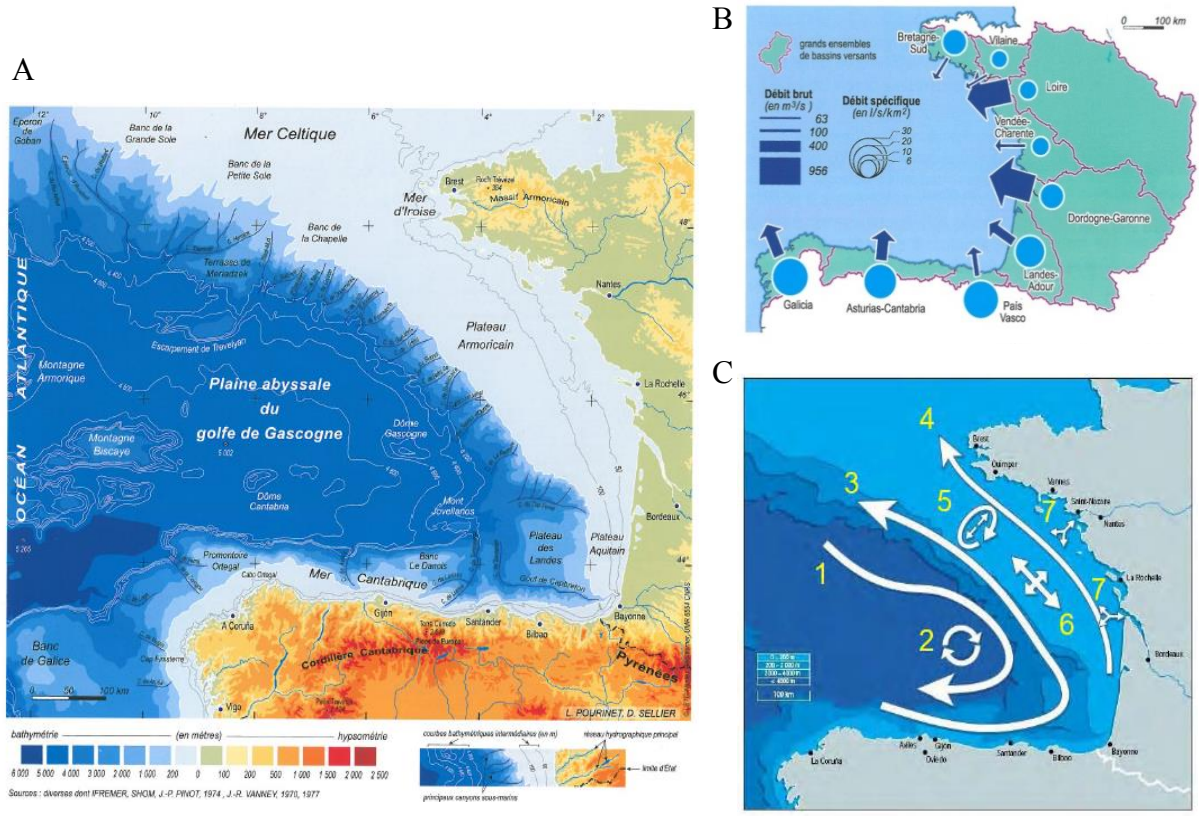


Figure 2: A : Bathymétrie du Golfe de Gascogne (Guillaume et al., 2012). B : Apports des bassins versants sur la zone d'étude (Guillaume et al., 2012). C : Schéma des principales voies de circulation des masses d'eaux et des courants dans le Golfe de Gascogne: (1) circulation océanique générale, (2) eddies, (3) courants de pente, (4) circulation résiduelle, (5) courants de marée, (6) courants induits par les vents et (7) courants de densité (Koutsikopoulos and Le Cann, 1996).

Le paysage hydrologique printanier du Golfe de Gascogne est bien décrit dans deux études, celles de Planque et al. (2004) et Gailhard-Rocher et al. (2012) qui se différencient par leur emprise spatiale (Figure 3). Au printemps, Gailhard-Rocher et al. (2012) décrivent deux paysages principaux dans le Golfe de Gascogne : les eaux côtières sont stratifiées par l'influence des panaches et présentent de fortes biomasses de chlorophylle *a* et de matières en suspension tandis que les eaux du plateau continental sont plutôt mélangées sans influence des panaches fluviaux (Figure 3B). L'étude de Planque et al. (2004) avait proposé 8 paysages hydrologiques le long des côtes françaises (Figure 3A).

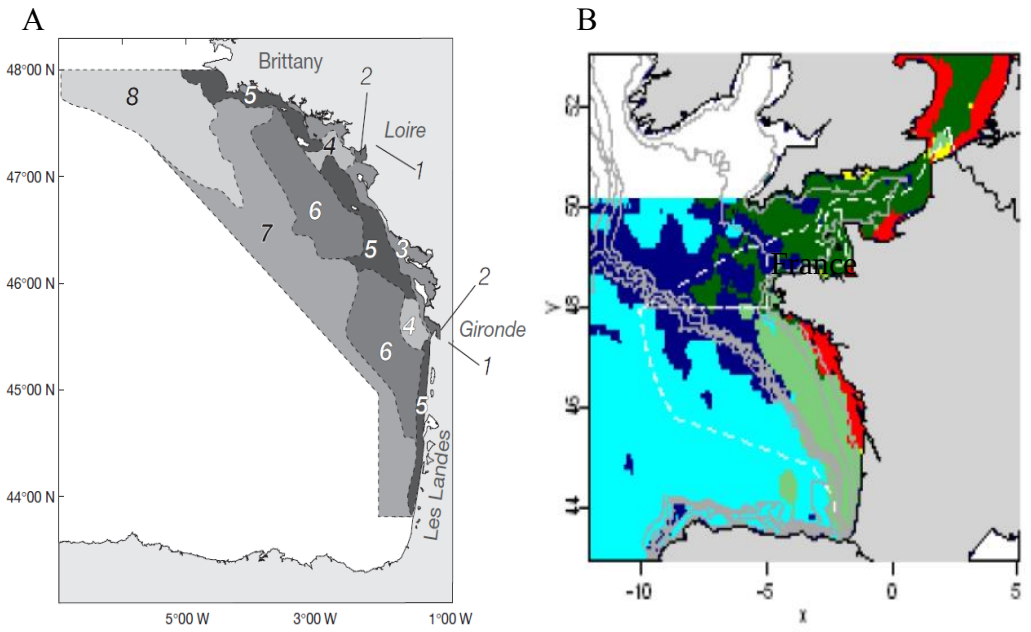


Figure 3: A : Distribution spatiale des 8 paysages hydrodynamiques printaniers (1) sous forte influence des estuaires, (2) sous influence faible des estuaires, (3) situation côtière, (4) panaches, (5) paysages proches de la côte, (6) plateau central, (7) plateau ouvert et, (8) plateau continental Nord-Ouest (Planque et al., 2004). B : Groupe de masses d'eau du Golfe de Gascogne au mois de mai avec en rouge des eaux stratifiées due aux panaches, en vert clair, des eaux mélangées, en bleu clair, des eaux du large peu stratifiées et en bleu foncé, des eaux du large sans stratification et sans influence des panaches.

Ainsi l'hydrologie du Golfe de Gascogne est complexe et fournit des paysages contrastés qui sont autant d'habitats pour les communautés biologiques.

2.2. Saisonnalité de la production primaire dans le Golfe de Gascogne

Dans le Golfe de Gascogne, la saisonnalité de la production primaire est rythmée par les apports des panaches fluviaux. En hiver, les arrivées d'eaux douces, riches en nutriments inorganiques, au niveau des estuaires de la Loire et de la Gironde s'étendent sur le plateau continental. Ce phénomène favorise, à la fin de l'hiver, le développement des communautés phytoplanctoniques, principalement des diatomées (microphytoplancton) (Dupuy et al., 2011; Labry et al., 2001). L'arrivée de ces masses d'eaux douces entraîne une stratification haline dans les eaux du Golfe de Gascogne. Au printemps, le développement massif du microphytoplancton induit une limitation rapide en phosphate (Labry et al. 2001) entraînant le déclin de ces blooms laissant un déséquilibre entre les sources de nitrates et de phosphate dans le milieu (Herbland et al., 1998; Loyer et al., 2006). Les tempêtes automnales permettent alors de retrouver un équilibre nutritif dans les masses d'eau. Dans le Golfe de Gascogne, la production phytoplanctonique est un paramètre contrôlant le réseau trophique. Le Golfe de Gascogne est soumis à un contrôle de type « bottom-up » (Lassalle et al., 2014).

2.3. Eléments clés du fonctionnement du réseau trophique planctonique printanier dans le Golfe de Gascogne

Au printemps, l'épuisement des sources de phosphates par la production primaire du microphytoplancton favorise les petites cellules autotrophes (pico-nanophytoplancton) (Herbland et al., 1998). Cette production primaire du pico-nanophytoplancton entraine le développement de petits herbivores (Sautour et al., 2000). Ces derniers sont représentés par :

- le microzooplancton (20-200µm, Sieburth et al., 1978) comprenant des ciliés et des dinoflagellés hétérotrophes mais aussi les stades larvaires des copépodes ;
- le mésozooplancton (200-2000 µm, Sieburth et al., 1978) comprenant de nombreux petits crustacés et les stades larvaires du méroplancton.

Les travaux de thèse d'Elise Marquis, dans le Golfe de Gascogne, ont montré qu'après le bloom de la production primaire (et ensuite de la production bactérienne), les rapports de dominances du micro- et du mésozooplancton favorisent certaines voies de sorties du carbone hors du système planctonique (Figure 4). Le carbone alimente majoritairement les flux d'exportation par sédimentation à la fin du bloom hivernal. A ce moment-là, la stratification haline est très marquée. Lors du bloom printanier, le carbone est majoritairement disponible pour les brouteurs et pour les poissons planctonophages. Il s'installe alors une stratification thermique des eaux du Golfe de Gascogne. À la fin de ce même bloom, le carbone est fortement recyclé (dissipé par respiration ou action de la boucle microbienne) dans des eaux fortement thermostratifiées. Le réseau trophique printanier et pélagique dans le Golfe de Gascogne est qualifié d'herbivore pendant le bloom et fonctionne grâce au réseau trophique microbien et à la boucle microbienne en situation de post-bloom (Dupuy et al., 2011; Marquis et al., 2007; Marquis et al., 2011).

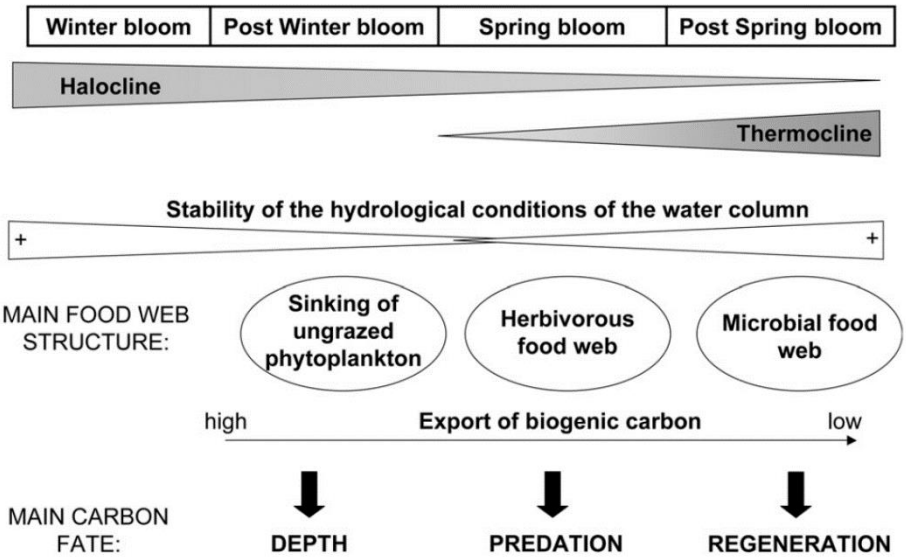


Figure 4: Schéma synthétique des voies d'export du carbone hors du réseau trophique pélagique printanier dans le Golfe de Gascogne. Cette figure est extraite de (Marquis et al., 2007).

2.4. Le Golfe de Gascogne, support d'une forte biodiversité

Grâce à ses caractéristiques géographiques, son hétérogénéité spatiale et les conditions océanographiques variées qui y prennent place, le Golfe de Gascogne soutient une forte biodiversité (Castège and Hémery, 2009). Il constitue un espace ouvert pour la migration (*e.g.* le maquereau (Nesbo et al., 2000; Uriarte and Lucio, 2001). De fait, il constitue une zone de pêche particulièrement importante. Il est à ce titre la cible de mesures de gestion, de conventions et de directives européennes comme la Convention pour la Protection de l'Environnement Marin de l'Atlantique Nord-Est (*Convention for the Protection of the Marine Environment of the North-East Atlantic*, OSPAR) ou encore la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM, e.g.: Borja et al., 2011).

2.5. Les campagnes océanographiques PELGAS

Dans le cadre du plan de collecte européen de données pour la gestion des pêches, des campagnes océanographiques sont nécessaires. L'objectif de ces campagnes est de fournir, sur la base de données acoustiques, une estimation des stocks de petits poissons pélagiques (anchois, sardines, chinchards, sprats) au printemps. Ainsi, au printemps, d'avril à juin chaque année depuis 2000, le Golfe de Gascogne est étudié, du Sud vers le Nord, grâce aux campagnes océanographiques PELagique GAScogne (PELGAS, Figure 5). Ces campagnes

sont mises en œuvre, sur le navire scientifique N/O Thalassa, par l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la MER (IFREMER). Constituant une véritable plateforme d'observation, ces campagnes permettent une approche écosystémique des pêcheries (Doray et al., 2014, 2). Quatre équipes scientifiques composent ces missions :

(1) l'équipe acoustique observe, de jour, les images acoustiques collectées en temps réel et en continu le long de radiales identiques d'année en année. Cette équipe décide, selon ses observations, d'effectuer des pêches au chalut pélagique pour identifier la composition spécifique des bancs de poissons détectés ainsi que leurs abondances et leurs biomasses.

(2) l'équipe de pêche trie, compte et mesure les poissons ainsi récoltés après chaque trait de chalut réalisé. Cette équipe assure le suivi de divers indicateurs tels que la maturité et l'âge des poissons. Elle assure également l'échantillonnage de certaines espèces pour d'autres études complémentaires, comme celle du régime alimentaire des petits poissons pélagiques.

(3) l'équipe hydro-biologique identifie et compte, de jour, les œufs des poissons pélagiques ciblés (anchois et sardines) récoltés grâce à une pompe fixée à la coque du navire (Countinous Underwater Fish Eggs Survey, CUFES). La nuit, cette équipe assure le suivi des paramètres abiotiques et l'étude des communautés planctoniques. Ainsi, à chaque station, une bathysonde équipée de bouteilles Niskin et de différents capteurs (CTD) est mise à l'eau et des prélèvements, filtrations ou conditionnements sont réalisés. Des pêches de mésozooplancton sont également réalisées (WP2, vide de maille de 200 µm).

(4) l'équipe des prédateurs marins identifie, tout objet ou animal détecté à la surface de l'eau ou dans l'air lorsque le navire fait route. Cette équipe récolte des données sur la présence et l'abondance d'oiseaux et de mammifères marins et sur la présence de macro-déchets.

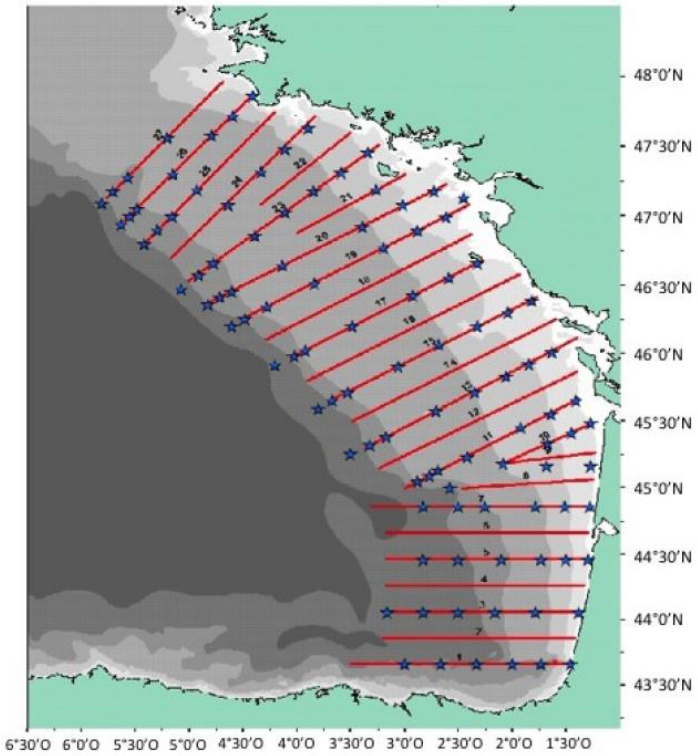


Figure 5: Plan d'échantillonnage des campagnes PELGAS. Les radiales en rouge, localisent le trajet parcouru pour la prospection acoustique et les étoiles en bleu, localisent les stations de prélèvements réalisés par l'équipe hydro-biologique pendant la nuit.

3. Etat des connaissances sur la sardine, *Sardina pilchardus*, et l'anchois, *Engraulis encrasicolus*

3.1. Eléments généraux sur le cycle de vie de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus*

La sardine européenne, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792 - Figure 6), et l'anchois européen, *Engraulis encrasicolus* (Linnée, 1758 - Figure 6), appartiennent à l'ordre des clupéiformes regroupant 400 espèces réparties en 7 familles et 2 sous-ordres (Nelson, 2006) – (Table 1). Parmi les critères morphologiques qui permettent d'identifier cet ordre, on peut citer entre autres, une ligne latérale réduite depuis la tête jusqu'à la partie antérieure du tronc, l'absence d'une nageoire épineuse ou adipeuse et la présence d'une nageoire dorsale relativement petite (Whitehead, 1985). La sardine européenne appartient à la famille des *Clupeidae* et à la sous-famille des *Alosinae,* tandis que l'anchois européen appartient à la famille des *Engraulidae* et la sous-famille des *Engraulinae* (Lavoué et al., 2014). *E. encrasicolus* est la seule espèce européenne d'anchois alors qu'il existe deux sous espèces de sardine européenne; *S. p. sardina* rencontrée en mer Méditerranée et, *S. p. pilchardus* rencontrée dans l'Océan Atlantique Est. C'est sur cette dernière sous espèce de sardine que

ces travaux de thèse se sont en partie focalisés. Cette sous-espèce sera identifiée : *S. pilchardus* pour l'ensemble du manuscrit.

Figure 6: Photographies standardisées de l'anchois européen, Engraulis encrasicolus *: A. longueur totale: 142 mm, échantillonné le 23/04/2009; Iles de Glénan (Finistère Sud, Bretagne, France), et de* Sardina pilchardus *: B. longueur totale: 183 mm, échantillonnée le 01/07/2008 Baie de Concarneau, (Finistère sud, Bretagne, France) d'après Iglésias, (2014).*

Table 1: Classification taxinomique de la sardine Sardina pilchardus *et de l'anchois européen* Engraulis encrasicolus *d'après (Bailly, 2015a; Bailly, 2015b).*

	S. pilchardus	***E. encrasicolus***
Règne	Animaux	Animaux
Phylum	Chordés	Chordés
Subphylum	Vertébrés	Vertébrés
Super-classe	Gnathostomes	Gnathostomes
Classe	Actinopterigyiens	Actinopterigyiens
Ordre	Clupeiformes	Clupeiformes
Sous-ordre	Clupeoidei	Clupeoidei
Famille	Clupeidae	Engraulidae
Sous-famille	Alosinae	Engraulinae
Genre	*Sardina*	*Engraulis*
Espèce	*pilchardus*	*encrasicolus*
Sous-espèce	*pilchardus*	

S. pilchardus et *E. encrasicolus* sont présentes en Méditerranée et dans la partie est de l'océan Atlantique (de la Mer du Nord au Sénégal) avec des populations périphériques comme aux Îles Madères (Parrish et al., 1989; Zarraonaindia et al., 2012). Plus précisément ces deux espèces sont rencontrées dans les zones pélagiques et côtières d'écosystèmes souvent caractérisés par une géographie, une hydrographie voire une paléogéographie complexe.

E. encrasicolus vit en moyenne 3 ans, et jusqu'à 5 ans dans de rares cas (Palomera et al., 2007). Sa taille varie de 9 à 14 cm à maturité sexuelle (1 an) et de 15 à 20 cm les années

suivantes (Petitgas et al., 2010). *S. pilchardus* vit en général moins de 9 ans, exceptionnellement 14 ans (ICES, 2005), à une profondeur comprise entre 10 et 150 m (Bernal et al., 2007). La maturité sexuelle de *S. pilchardus* est atteinte à 1 ou 2 ans, lorsqu'elle mesure entre 10,9 et16,8 cm (Silva et al., 2008). De la dispersion des œufs à la vie des adultes en passant par la vie larvaire, le cycle de vie de ces deux espèces est entièrement pélagique. Ces deux petits poissons pélagiques présentent des similitudes dans leur stratégie de reproduction. Ces espèces déploient toutes les deux une stratégie de ponte qualifiée de *bet-hedging* correspondant à une période de ponte qui s'étend sur plusieurs mois. Cependant, la saisonnalité de la reproduction n'est pas tout à fait identique entre *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* dans le Golfe de Gascogne. Les géniteurs d'*E. encrasicolus* sont qualifiés d'estivaux, avec une période de ponte allant du printemps à l'automne, tandis que les géniteurs de *S. pilchardus* sont qualifiés d'hivernaux, avec une période de ponte allant de l'automne au printemps (Ganias et al., 2007; Stratoudakis et al., 2007). Le printemps est une saison importante où il y a un chevauchement de la période de ponte de ces deux espèces. Leur relative courte durée de vie est compensée par une maturation précoce et une ponte fractionnée apportant un grand nombre d'œufs pélagiques (Blaxter and Hunter, 1982). Il existe une variation journalière de l'activité de ponte de ces espèces (pic d'activité de ponte en fin de journée - (Ganias et al., 2003; Somarakis et al., 2012)) et des effets démographiques sur la production d'œufs (*e.g.* effet de la taille ou de l'âge, (Millán, 1999; Stratoudakis et al., 2007). La saisonnalité de la reproduction et les habitats de ponte privilégiés par ces espèces affectent la structure démographique des populations, et donc les stocks disponibles aux pêcheries commerciales (Fitzhugh et al., 2012). Pour cette raison, la littérature portant sur les caractéristiques des habitats de ponte de ces espèces est très fournie. La température est un facteur déterminant pour la période de ponte de nombreux téléostéens (*e.g.* Wieland (2000)). Dans les eaux atlantiques, la température qui semble être privilégiée pour la période de reproduction de *S. pilchardus* est aux alentours de 14-15°C avec un évitement des températures inférieures à 12°C et supérieures à 16°C (Stratoudakis et al., 2007). L'étude de Motos (1996) précise d'ailleurs que c'est l'augmentation progressive de la température des masses d'eau qui stimule les processus de maturation chez la *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*.

Il existe donc des migrations dans le cycle de vie de ces deux petits poissons pélagiques. Ces migrations sont régies par le processus de maturation (lui-même influencé par la croissance) qui « contraint » l'organisme à se déplacer pour profiter d'habitats adaptés. Ces migrations correspondent à des migrations saisonnières. Dans le Golfe de Gascogne, au printemps, *E. encrasicolus* adulte vient pondre dans les zones les plus productives comme les

panaches d'estuaire par exemple (Koutsikopoulos and Le Cann, 1996). En été, la ponte est relativement plus dispersée vers le Nord et cela essentiellement pour les poissons les plus âgés (Petitgas et al., 2011; Uriarte et al., 1996). Dans le Golfe de Gascogne, la distribution des œufs de *S. pilchardus* présente une variabilité interannuelle relativement importante avec des aires de pontes couvrant soit tout le plateau continental soit seulement les eaux des panaches de la Loire et de la Gironde. Finalement, le comportement de *S. pilchardus* inclut des capacités de nage plus importantes que celles d'*E. encrasicolus*, fractionnant davantage son habitat (Alexandra Curtis, 2004; Parrish et al., 1981).

3.2. Etat des stocks de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus*

En Mer du Nord, dans la Manche et dans l'Océan Atlantique, la taille minimale de capture pour la pêche commerciale est fixée à 12 cm pour *E. encrasicolus* et 11 cm pour *S. pilchardus*[1]. Les prélèvements d'*E. encrasicolus* et *S. pilchardus* pour la pêche commerciale n'ont cessé d'augmenter ces dernières décennies, passant de : 4 000 t débarquées en 1983 à plus de 20 000 t en 2009 pour la sardine (ICES, 2010b), et de 1 000 t en 1960 à 23 000 t en 1998 pour l'anchois (ICES, 2010a; ICES, 2010b). Face à cette augmentation de la pression de pêche, les stocks d'*E. encrasicolus* se sont effondrés entre 2000 et 2005, les débarquements ayant été divisés par 6 (Coiffec et al., 2006). En 2005, un moratoire a donc été instauré conduisant à la fermeture de la pêche d'*E. encrasicolus*. Il a été levé en 2010 (ICES, 2010a; ICES, 2010b). *E. encrasicolus* est soumis à un quota de pêche fixe de 15 600 t, en 2011, dans le Golfe de Gascogne (dont 1 560 t pour la France), puis à 29 700 t, en 2012 (dont 2 970 t pour la France). C'est le Conseil International pour l'Exploitation de la Mer, un organisme inter-gouvernemental qui organise la recherche sur les ressources et l'environnement marin dans l'océan Atlantique (www.ices.dk), et qui fixe les quotas de pêche grâce à une évaluation scientifique des stocks (en partie au travers des campagnes PELGAS). Aucun moratoire, ni quota sur la pêche commerciale de *S. pilchardus* n'est, pour le moment, mis en place dans le Golfe de Gascogne dont les stocks ne sont réellement étudiés que depuis la mise en place des campagnes PELGAS (Figure 7).

[1] Par arrêté ministériel consolidé au 8 octobre 2015 (http://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000026582115&dateTexte=20151008)

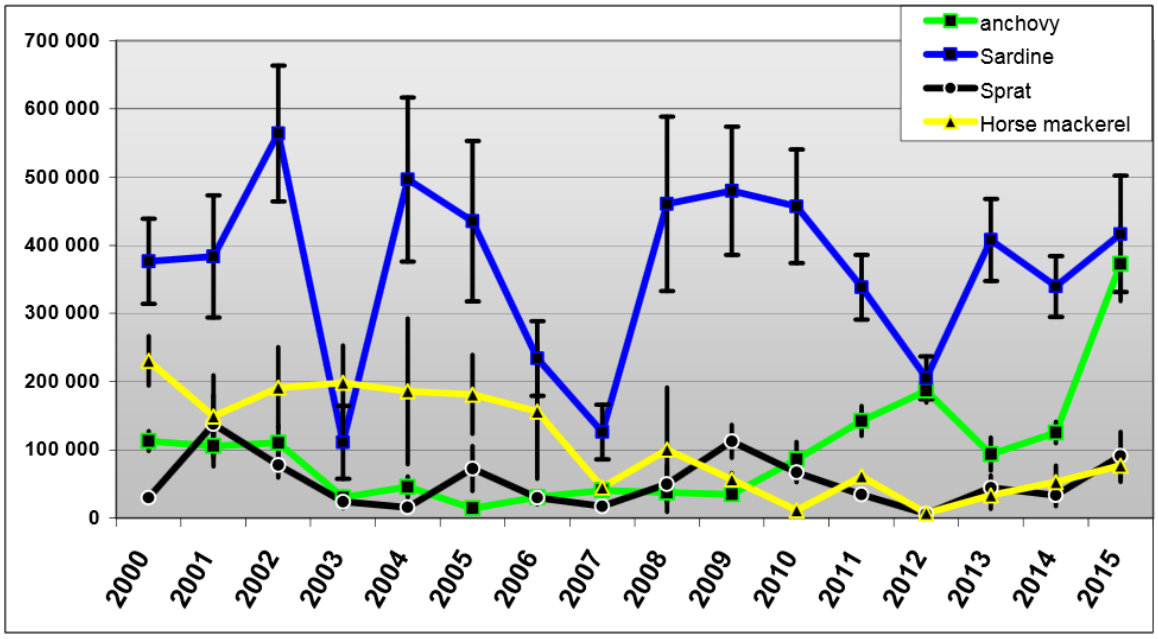


*Figure 7: Evolution interannuelle des stocks printaniers, entre 2000 et 2014 (axe des abscisses) en tonnes (axes des ordonnées), de quatre petits poissons pélagiques dans le Golfe de Gascogne : l'anchois européen (*Engraulis encrasicolus*, anchovy en anglais), la sardine européenne (*Sardina pilchardus*, sardine en anglais), le sprat (*Sprattus sprattus*, sprat en anglais) et le chinchard (*Trachurus trachurus*, horse mackerel en anglais). Ces données sont issues de l'évaluation réalisée par les campagnes PELGAS. Ce graphique est un extrait du document travail utilisé par le groupe de travail sur le chinchard, l'anchois et la sardine, le « WGHANSA » réuni à Lisbonne en juin 2015.*

Parmi les petits poissons pélagiques, *S. pilchardus* représente de loin l'espèce dont le stock est le plus important entre 2000 et 2015 comparativement à ceux d'*E. encrasicolus*, du sprat et du chinchard dans le Golfe de Gascogne (Figure 7). Les stocks de *S. pilchardus* présentent une amplitude de variation allant de 100 000 t (en 2003) à 600 000 t (en 2002). Trois phases majeures dans l'évolution des stocks de *S. pilchardus* se sont déroulées dans le Golfe de Gascogne : en 2003, 2007 et 2012 (Figure 7). En revanche, sur les quinze années de suivi, les stocks d'*E. encrasicolus* ont toujours été estimé à moins de 100 000 t. En 2012 et 2015, ces stocks atteignent respectivement environ 200 000 et 400 000 t.

En Méditerranée, la diminution de la biomasse de *S. pilchardus* pourrait avoir un effet positif léger sur *E. encrasicolus* en réponse à une possible atténuation de la compétition pour la ressource alimentaire (Palomera et al., 2007). Cette hypothèse ne semble pas prendre place dans le Golfe de Gascogne : l'évolution interannuelle relative des stocks de ces deux espèces ne présentent pas de schémas temporels qui pourraient être corrélés ou anti-corrélés (Figure 7).

A l'heure actuelle, les variations des stocks des espèces de sardines et d'anchois à travers le monde ont été décrits dans différents écosystèmes (Chavez et al., 2003; Lluch-Belda et al., 1989). La plupart des études portant sur l'origine de ces fluctuations place le

changement climatique comme une problématique centrale. Plus précisément, c'est l'augmentation de la température qui joue un rôle crucial. Par exemple, une diminution de la durée de la période hivernale (c'est-à-dire la présence plus courte dans le temps de masses d'eaux froides) impacte négativement la période de ponte de ces deux espèces et diminue le succès de leur recrutement (Palomera et al., 2007). Toutefois, à des échelles plus locales, le climat global n'est pas la seule source de variation à considérer. Les habitats de ces petits poissons pélagiques peuvent être affectés par des phénomènes tels que la présence de zones d'oxygène minimum qui peuvent réduire leur expansion verticale (Bertrand et al., 2008). De la même manière, des changements hydrologiques, de l'intensité et de l'orientation des vents, de la stratification des masses d'eau affectent ces habitats pélagiques (Checkley et al., 2009). Ainsi, si les habitats pélagiques sont modifiés, la répartition de ces espèces l'est également. Les zones de pêches « habituellement » prospectées peuvent alors présenter des variations importantes de l'exploitation commerciale de *S. pilchardus* et d' *E. encrasicolus*. La variation des stocks peut donc être induite par une modification de l'habitat pélagique utilisé par ces espèces. Cette hypothèse nécessite toutefois de comprendre le comportement (au sens large) de ces espèces, leurs besoins physiologiques mais aussi d'étudier la connectivité entre les habitats réalisés (Petitgas et al., 2013).

Par ailleurs, les changements de distribution de ces deux espèces ne peuvent être uniquement imputés aux variations environnementales et climatiques (abiotiques). En effet, les activités de pêches peuvent être un facteur de contrôle (agissant potentiellement en synergie) sur les stocks de ces espèces. Ainsi dans l'écosystème nord du Benguela, la surpêche et les variations environnementales ont affecté la dynamique spatiale du stock de sardines (Daskalov et al., 2003). De la même manière, en Mer du Nord, la combinaison de ces facteurs a conduit à une diminution de la biomasse d'*E. encrasicolus* depuis les années 1980 (Daskalov et al., 2007).

De plus, le rôle des relations alimentaires sur l'état des stocks de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* ne doit pas être écartée. Les travaux d'Irigoien et al. (2009) montrent une corrélation négative entre les biomasses printanières de mésozooplancton dans le Golfe de Gascogne et les variations du stock d'*E. encrasicolus* estimé à cette même saison. Les récents travaux de Bachiller et al. (2015) proposent un effet du cannibalisme intraguilde comme facteur de régulation du succès du recrutement de ces espèces. En parallèle, la mise en place d'un modèle de déplacement couplé à un modèle bioénergétique, pour expliquer la migration saisonnière d'*E. encrasicolus* lors de sa période de ponte, suggère que ce sont des conditions bioénergétiques favorables qui motivent ce déplacement (Politikos et al., 2015). Ce dernier

résultat sous-entend, entre autres, la présence d'habitats alimentaires plus profitables que d'autres à l'échelle du Golfe de Gascogne.

3.3. Position de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* dans le réseau trophique

C'est Charles Elton qui, pour la première fois en 1927 dans son livre « Animal Ecology », a défini les communautés biologiques comme étant essentiellement régies par des relations alimentaires. Il existe d'ailleurs une dualité sur la notion de niche en écologie opposant l'école eltionnienne (1923) et grinnellienne (1917) à la vision proposée en 1957 par Hutchinson. Cette dualité réside principalement sur une vision de la niche définie comme un habitat (un ensemble de conditions environnmentales nécéssaires à l'établissent d'une espèce) ou définie comme un rôle, celui de l'espèce dans la communauté et par extension de ses impacts sur l'environnement. En 1942, les travaux de Lindeman précisent que l'organisation des écosystèmes est régie par les flux d'énergie qui existent entre les compartiments biologiques. Ces relations alimentaires sont comparables à des réseaux d'interactions qui forment l'épicentre de la structure et du fonctionnement des écosystèmes.

Les activités alimentaires (au sens large) permettent aux organismes d'assimiler de la matière et donc de l'énergie pour subvenir à leurs besoins vitaux et, *in fine,* permettre leur survie. De très nombreuses études tentent de comprendre les processus à l'origine des transferts de matières entre les organismes au sein des réseaux trophiques. Ces nombreuses études ont proposé des concepts incontournables tels que :

- les régulations de type « bottom-up » ou « top-down » dans les réseaux trophiques. L'origine du contrôle dépend des premiers niveaux trophiques et des variables environnementales en cas de régulation de type « bottom-up » et dépend des niveaux trophiques supérieurs en cas de contrôle de type « top-down » (Blaxter and Hunter, 1982; Power, 1992) ;
- la notion d'espèce clé. Deux concepts existent autour de cette notion. Le premier définit une espèce clé de voute ('*keystone species*' en anglais). Dans ce concept, ce n'est pas l'effectif ou la biomasse qui rend compte de l'importance de l'espèce mais sa présence. Ainsi, la disparition d'espèce clé de voute dans un écosystème entraine des changements fonctionnels majeurs et relativement plus « fondateurs » que les effets des variations de son effectif. Ce concept se distingue de celui d'espèce clé ('*key species*' en anglais) qui

détermine une espèce ayant un rôle important dans les processus écosystémiques et les flux de matières (Power et al., 1996; Sakshaug et al., 2009) ;

- la notion de cascade trophique qui implique que, par le biais de relations proies-prédateurs, les variations d'abondance et de biomasse d'un compartiment affecte les compartiments biologiques qui lui sont associés (Pace et al., 1999; Polis et al., 2000) ;
- l'importance du type de régime alimentaire des organismes (*e.g.* carnivore, omnivore, détritivore) qui module la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques (Ballantyne IV, 2004; Namba et al., 2008; Vandermeer, 2006).

Dans ce contexte *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*, et plus généralement les petits poissons pélagiques, représentent le plus bas niveau trophique d'organismes du necton et jouent un rôle crucial dans les écosystèmes marins (Bakun, 2006; Fréon et al., 2005). Ils constituent le seul lien trophique entre le plancton et les organismes piscivores dans les zones d'upwelling et en zone côtière (poissons « fourrages »). Ils caractérisent les écosystèmes dits « en taille de guêpe » (*e.g.* « waspwaist ecosystem» - Bakun (2006); Palomera et al. (2007)). Dans ces écosystèmes, le fonctionnement n'est pas strictement régulé par un contrôle de type « bottom-up » ou « top-down ». En effet, les petits poissons pélagiques composent le compartiment de régulation du fonctionnement et donc de la structure de l'écosystème. Ce compartiment est soumis, directement ou indirectement, aux variations environnementales, climatiques et trophiques des autres compartiments qui lui sont associés.

Les travaux de Bakun (2006) permettent de définir quatre caractéristiques clés de ces écosystèmes en « taille de guêpe » :

- les populations impliquées sont composées d'espèces avec des cycles de vie courts et dont l'histoire de vie est complexe, ce qui implique potentiellement des variations importantes ;
- la biomasse trophique d'un compartiment peut-être représentée par une seule espèce (ou un petit nombre), les effets d'une variation d'abondance de cette espèce se propagent donc aux niveaux trophiques associés sans compensation ;
- les populations caractéristiques de ces écosystèmes représentent le plus bas niveau trophique mobile. Cette capacité implique des déplacements, modulés

par les besoins internes des organismes et sous-entend, au travers de changements de distribution spatiale, une réorganisation spatiale des relations trophiques ;

- ces populations peuvent être à l'origine d'une pression de prédation sur les premiers stades de vie de ses propres prédateurs. Ce phénomène est identifié par Bakun (2006) comme étant la boucle de rétroaction instable dans l'organisation trophique pouvant précipiter des changements abrupts dans l'équilibre trophique de ces écosystèmes en « taille de guêpe ».

De plus, la synthèse de Palomera et al. (2007), correspondant à une revue de l'écologie des petits poissons pélagiques de la Méditerranée, permet de mettre en évidence différents rôles écologiques que l'on peut attribuer à *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*.

- à l'exception du plancton et du macrobenthos, des travaux de modélisation ont quantifié la part consommée de la production du système à 22% pour *E. encrasicolus* et à 25% pour *S. pilchardus* ;
- *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* sont des espèces de niveau trophique dit « moyen » (cette situation est identique dans le Golfe de Gascogne, (Chouvelon et al., 2012a) ;
- Les variations de biomasse de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* auraient des conséquences trophiques sur les compartiments biologiques de leur écosystème (Figure 8) ;
- Bien que les deux espèces soient souvent identifiées en sympatrie, *S. pilchardus* a été identifiée comme relativement plus sensible dans des écosystèmes dits en « taille de guêpe » tandis qu'*E. encrasicolus* semble être plus strictement sensible à des systèmes où s'exercent un contrôle de type « bottom-up ».

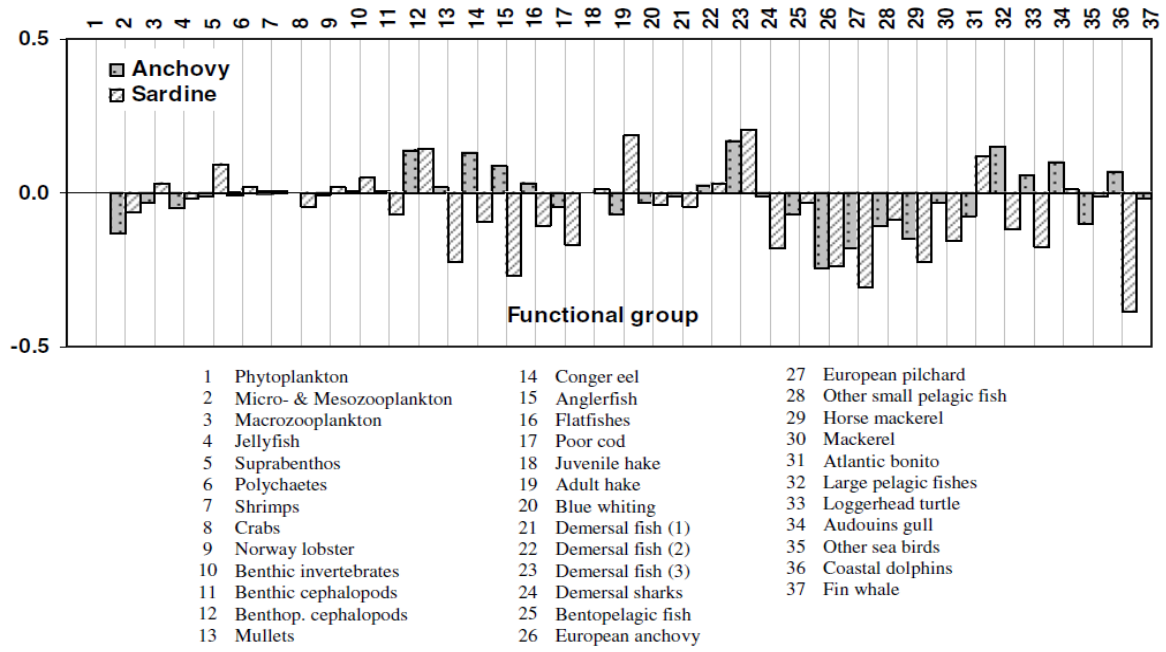


Figure 8: Modélisation des variations relatives des impacts trophiques en réponse à une légère augmentation de la biomasse de S. pilchardus *et d'*E. encrasicolus *sur les groupes fonctionnels présents dans leur habitat alimentaire. Cette quantification est issue de travaux de modélisation (analyse de l'impact trophique mixte). Les groupes fonctionnels potentiellement impactés sont présentés verticalement et les barres indiquent l'impact positif (au-dessus de zéro) ou négatif (au-dessous de zéro). Ce graphique est extrait de (Palomera et al., 2007).*

3.4. Quid de l'écologie alimentaire *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* ?

3.4.1. Une mosaïque de critères pour définir l'écologie trophique

L'écologie trophique d'une espèce peut être décrite à travers différentes dimensions caractérisant de façon conjointe ou non les proies et les prédateurs considérés (Figure 9) :

- Une dimension trophique :
  - ✓ la composition taxinomique du bol alimentaire ;
  - ✓ les critères de sélection des proies (ex : taille, abondance) ;
  - ✓ le taux d'ingestion ou la biomasse ingérée (ex : le taux de filtration chez les poissons planctonophages).
- Une dimension temporelle :
  - ✓ les changements ontogéniques de l'alimentation pour le prédateur ;
  - ✓ les cycles, journalier saisonnier ou annuel, pour les proies.
- Une dimension spatiale :
  - ✓ les zones géographiques privilégiées pour l'alimentation ;
  - ✓ les profondeurs préférentielles d'alimentation dans le milieu marin.

- Une dimension comportementale et morphologique :
  - ✓ les comportements de prédation (ex : recherche de proies, stratégie de chasse) ;
  - ✓ les relations allométriques (ex : la taille de l'ouverture buccale).

Par définition, un organisme généraliste aura une niche alimentaire plus étendue qu'un organisme dit spécialiste. Ainsi, une espèce pourrait être considérée comme spécialiste si l'on observe sa zone d'alimentation mais généraliste si l'on analyse les classes de taille des proies privilégiées. En effet, l'espèce serait sélective vis-à-vis de sa zone d'alimentation mais spécialiste vis-à-vis des proies préférentiellement ingérées décrites par leur taille.

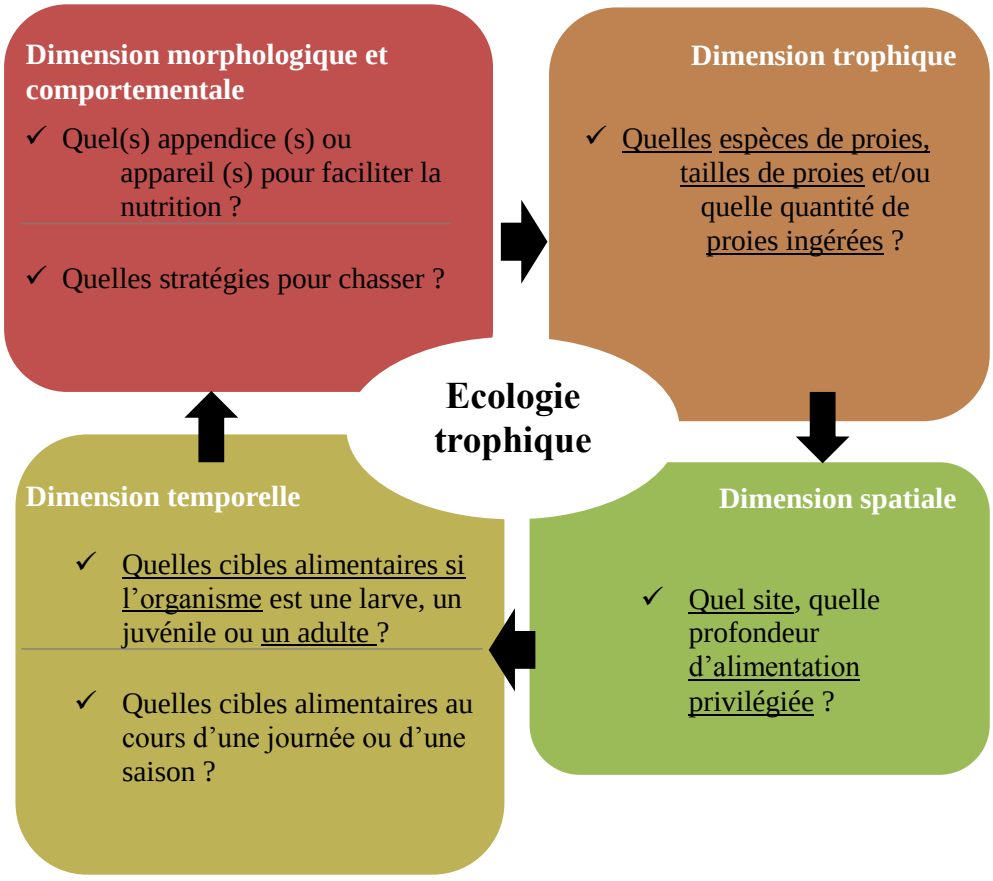


Figure 9 : Représentation schématique (et non exhaustive) des grandes questions écologiques permettant de définir l'écologie trophique d'un organisme. Les éléments soulignés sont ceux auxquels ces travaux de thèse vont essayer de répondre.

3.4.2. Comportements et appareils alimentaires de S. pilchardus et d'E. encrasicolus

S. pilchardus et *E. encrasicolus* possèdent deux modes alimentaires principaux. Lorsque les particules sont de petites tailles, ces espèces sont qualifiées de « filter-feeders ». En revanche, quand la taille des proies augmente, elles sont définies comme des « particulate-feeders ». Leur capacité à utiliser l'un ou l'autre des modes d'alimentation rend ces espèces relativement opportunistes. Le « filter-feeding » correspond à deux sous-modes d'alimentation : (i) le « tow-net filter-feeding » qui équivaut au maintien de la bouche ouverte durant la nage du poisson et, (ii) le « pump filter-feeding » qui, lorsque le déplacement est absent, correspond au maintien d'un courant d'aspiration par le poisson (Garrido and Van Der Lingen, 2015). Le « particulate-feeding » implique une détection visuelle de la proie et une sélection individuelle de celle-ci.

Le passage de l'un à l'autre des modes alimentaires dépend du développement de l'appareil d'alimentation, lui-même fonction du stade de développement de ces poissons. Considérant *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*, trois études clés décrivent l'appareil de filtration de ces espèces, celles d'Andreu, (1969), Costalago et al. (2012), Costalago et al. (2015). Ces études permettent d'apporter les précisions suivantes.

Chez *S. pilchardus* :

Chez les juvéniles comme chez les adultes, cinq paires d'arcs branchiaux supportant chacun une série de branchiospines composent l'appareil de filtration. Les premières branchiospines apparaissent lorsque l'organisme atteint les 15 mm de longueur totale. Elles se développent en nombre et en taille tout au long de la vie du poisson. Le nombre de branchiospines augmentant au cours de la vie du poisson, *S. pilchardus* peut retenir des proies de plus en plus petites au cours de son vieillissement. Le nombre de ces branchiospines est un critère de distinction entre les deux sous-espèces de *S. pilchardus* présentes en Mer Méditerranée et dans l'Océan Atlantique. Les sardines du bassin méditerranéen possèdent moins de branchiospines que celles de l'Océan Atlantique.

Chez *E. encrasicolus* :

À la différence de *S. pilchardus* le nombre de branchiospines n'évolue pas au cours de la vie chez *E. encrasicolus*. Au-delà de 80 mm, le nombre de branchiospines est constant. De

plus, il n'existe pas de différence du nombre de ces branchiospines entre les appareils de filtrations des populations méditerranéennes et celles de l'Océan Atlantique.

Relativement à sa longueur totale, l'ouverture buccale d'*E. encrasicolus* est plus importante que celle de *S. pilchardus*. Ainsi, une plus large gamme de taille proies peut être consommée par *E. encrasicolus* que par *S. pilchardus*. (Bachiller and Irigoien, 2013).

Le passage de l'un à l'autre des modes d'alimentation est également fonction de la taille et de la concentration des proies et il se manifeste par une augmentation de la vitesse de nage des poissons. L'étude de Garrido et al. (2007) a testé l'effet de ces paramètres sur *S. pilchardus* (adulte). Il ressort notamment que le mode « filter-feeding » est utilisé préférentiellement pour la capture de proies dont la taille est inférieure à 724 µm et que le mode « particulate-feeding » est utilisé pour des proies de taille supérieure à 780 µm. Chez *E. encrasicolus*, prélevé dans les eaux côtières du Benguela, le passage entre ces deux modes d'alimentation se réalise lorsque la taille des proies est d'environ 720 µm (James and Findlay, 1989). Ce passage influence le taux de filtration. Celui de *S. pilchardus* peut varier de 0,23 à 3,01 L^{-1}.$poisson^{-1}$.min^{-1} en fonction des proies ingérées (Garrido et al., 2007).

Par ailleurs, il existe un schéma journalier de l'alimentation de ces espèces. En Mer Méditerranée durant la période de ponte, *E. encrasicolus* se nourrit au cours et en fin de journée (Plounevez and Champalbert, 1999; Tudela and Palomera, 1995). Cependant comme le suggère James and Findlay (1989), les activités alimentaires ne dépendent pas réellement de la durée du jour mais de la structuration des proies à un moment t. À ce titre, la ration journalière, en période de ponte, atteint 4 % de la masse corporelle dans l'étude menée en Mer Méditerranée mais peut atteindre 16 à 23 % pour *E. encrasicolus* en Mer Noire (Bulgakova, 1996). Cette différence de ration journalière s'explique également par la différence de disponibilité en proies dans ces deux systèmes. Grâce à des conversions, Tudela & Palomera (1995) proposent que la ration journalière d'*E. encrasicolus* en Mer Méditerranée évolue entre de 32,6 et 34,1 $cal.g^{-1}$ du poids total du poisson. D'autres approches expérimentales sur les espèces du genres *Engraulis* montrent une plasticité de la ration journalière comme étant une adaptation à la disponibilité des proies dans les écosystèmes considérés (Balbotin et al., 1979; ROE, 1981). De la même manière, il existe un rythme circadien de l'alimentation des larves de *S. pilchardus* (Munuera Fernández and González-Quirós, 2006).

3.4.3. La composition du régime alimentaire de S. pilchardus et d'E. encrasicolus

Les éléments de contextualisation qui suivent sont extraits de l'analyse bibliographique des études listées en Annexe 1.

Si l'on considère, les sites d'études prospectés, la Mer Méditerranée est le site le plus étudié (55,3 %), suivi du Golfe de Gascogne (en tenant compte à la fois de la péninsule ibérique et des côtes portugaises ; 29,8 %) puis de la Mer du Nord et de la Manche (10,6 %), les 5% restants correspondent à deux études expérimentales (Figure 10A).

À ce jour, 40,4% de ces études se sont focalisées uniquement sur l'anchois, 31,9 % uniquement sur la sardine et 27,7 % d'entre elles se sont attachées à comparer les deux modèles biologiques (Figure 10B). Relativement peu d'études se sont intéressées à décrire les variations ontogéniques complètes (de la larve à l'adulte en passant par le stade juvénile) du régime alimentaire de ces deux espèces (2,1 %) mais 23,4% se sont tout de même focalisées sur des comparaisons entre juvéniles et adultes. Le stade de vie le plus étudié est le stade adulte (Figure 10C).

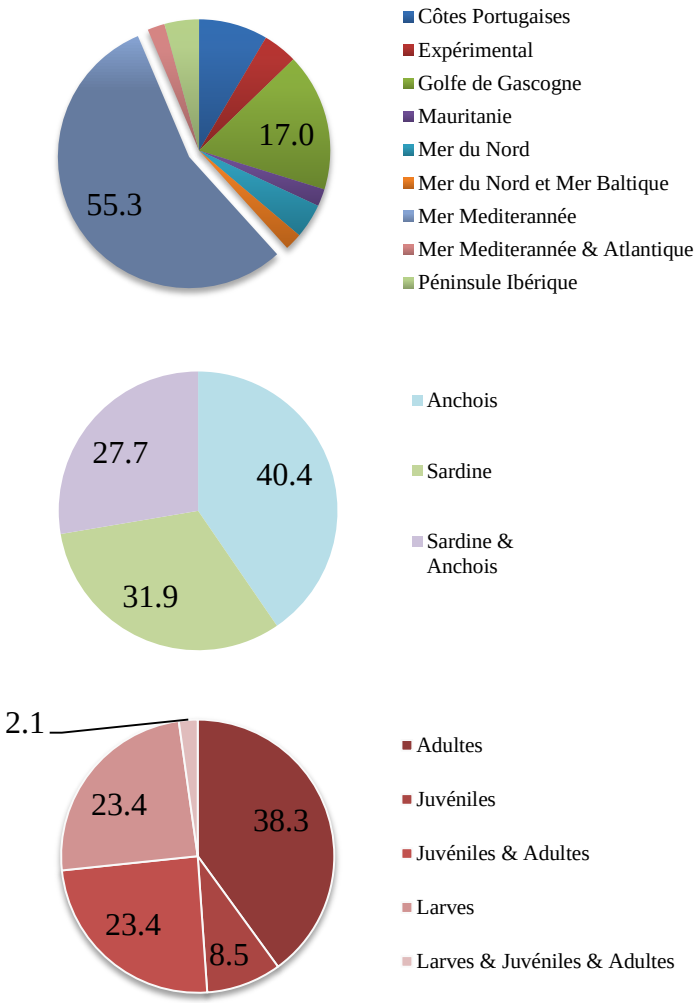


Figure 10: Distribution des études portant sur l'écologie alimentaire de S. pilchardus *et d'*E. encrasicolus *selon, A : la zone géographique, B : l'espèce étudiée et C : le stade de vie privilégié par les études listées en Annexe 1.*

La composition spécifique du régime alimentaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* permet d'affirmer que ces deux espèces sont des planctonophages opportunistes.

Des diatomées, des dinoflagellés ou encore des « cellules phytoplanctoniques » peuvent être considérées comme des composantes de l'alimentation de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* (Borme et al., 2013; Costalago et al., 2011; Jemaa et al., 2015). À titre d'exemples, des corrélations positives entre le régime alimentaire de *S. pilchardus* et des données satellitaires évaluant la présence de chlorophylle *a* ont été montrées dans les eaux portugaises (Garrido et al., 2008a). Toutefois ces corrélations correspondent davantage à la caractérisation de la productivité du système. Cette étude démontre la relation temporelle entre cette productivité et la contribution du phytoplancton au régime alimentaire de

S. pilchardus. De plus, la présence de phycotoxines produites par la diatomée *Pseudo-Nitzschia* dans les tissus de la sardine prouve l'ingestion de phytoplancton par *S. pilchardus* (Costa and Garrido, 2004). Comme le montre cette étude, cette diatomée peut représenter le seul genre phytoplanctonique (à 99%) consommé par la sardine dans les eaux portugaises où la présence d'upwellings saisonniers est responsable de la prolifération de cette microalgue. Grâce à son appareil de filtration, *S. pilchardus* est relativement plus efficace pour retenir l'ensemble de ces petites cellules phytoplanctoniques (Garrido et al., 2007; Nikolioudakis et al., 2014). La présence de phytoplancton, dans le régime alimentaire de *S. pilchardus*, est plus souvent rapportée que pour *E. encrasicolus*.

Cependant, toutes les études listées dans l'Annexe 1 s'accordent pour ne jamais débattre du fait que *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* sont majoritairement zooplanctonophages. C'est d'ailleurs, le mésozooplancton qui contribue à la croissance de ces organismes (Bode et al., 2003; Bode et al., 2004).

Qualitativement, il n'existe pas de différence dans la diversité des taxons mésozooplanctoniques contribuant au régime alimentaire de ces deux espèces de poisson. Tout du moins, la nature des proies potentiellement ingérées dépend de la composition et de la disponibilité des proies mésoplanctoniques présentes pour chaque site étudié. D'après l'analyse de la bibliographique de l'Annexe 1, les taxons mésozooplanctoniques présents dans le régime alimentaires de *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* peuvent être : les copépodes, les cladocères, les appendiculaires, les euphausiacées, les larves de décapodes, les amphipodes, les siphonophores, les ostracodes, les cirripèdes, les véligères de bivalves, de gastéropodes et les larves de lamellibranches, les œufs de poissons et de crustacés, les larves de poissons, les chaetognathes, les larves de cirripèdes, les mysidacés et les annélides polychètes. Les copépodes représentent le taxon au sein duquel une détermination taxinomique plus fine est présentée dans cette littérature. Ainsi, pour *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*, tous sites d'études confondus, les genres de copépodes cités comme contribuant à leurs régimes alimentaires sont : *Acartia* spp., *Calanus* spp., *Centropages* spp., *Corycaeus* spp., *Euterpina* spp., *Oithona* spp., *Onceae* spp., *Temora* spp., *Clytemnestra* spp., *Paracalanus* spp., *Clausocalanus* spp. et *Microsetella* spp.

Dans le Golfe de Gascogne, les travaux de (Plounevez and Champalbert, 1999) font office d'étude pionnière en décrivant, au printemps, la composition du régime alimentaire

d'*E. encrasicolus*, au stade adulte. Plus récemment, trois études majeures proposant une identification de la composition du régime alimentaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* au printemps dans le Golfe de Gascogne ont permis d'accroître les connaissances sur la diversité des proies contribuant à leur régime alimentaire (Figure 11, (Bachiller and Irigoien, 2015; Chouvelon et al., 2014a; Chouvelon et al., 2015). Par ailleurs, ces trois études mettent toujours en évidence des différences de contributions de ces proies (Figure 11) au régime alimentaire de *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*. Il apparaît toujours qu'*E. encrasicolus* consomme des proies présentant une game de variation de leur taille plus grande (*e.g.* larves de décapodes) que *S. pilchardus* qui consomme des proies présentant un gamme de taille relativement plus restreinte. Dans le Golfe de Gascogne, *E. encrasicolus* est considérée comme une espèce plus généraliste que *S.* pilchardus en ce qui concerne la diversité de proies consommées. Ces études sont basées sur l'analyse d'échantillons provenant des printemps 1997 (Plounevez and Champalbert, 1999), 2008 2009 (Bachiller and Irigoien, 2015) et 2010 2011 (Chouvelon et al., 2014a; Chouvelon et al., 2015).

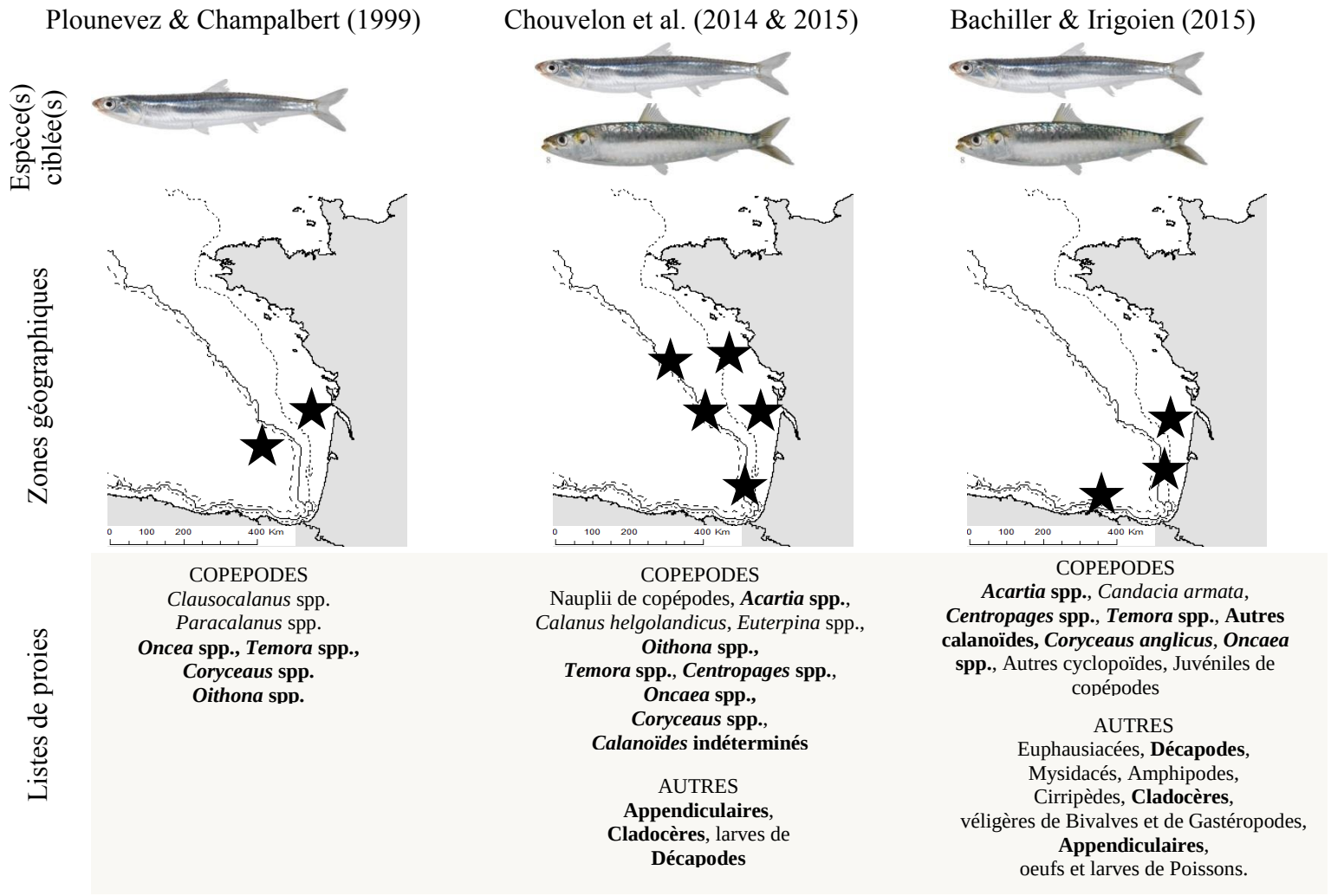


Figure 11: Schéma contextuel illustrant l'état des connaissances sur la composition du bol alimentaire printanier de Sardina pilchardus *et d'*Engraulis encrasicolus *adultes dans le Golfe de Gascogne, localisation des zones géographiques chalutées pour l'échantillonnage de ces espèces. Les proies identiques pour au moins deux de ces études sont identifiées en gras.*

4. Objectifs scientifiques et plan du manuscrit

Dans ce contexte général, l'objectif de ces travaux de thèse est de contribuer à l'amélioration des connaissances sur l'écologie de *S. pilchardus* et d'E. *encrasicolus*. Plus précisément, ces travaux se sont focalisés sur un aspect clé de la vie de ces poissons : l'écologie alimentaire.

Ce manuscrit de thèse est organisé en 3 parties. Dans le premier volet, strictement planctonique, l'objectif a été de décrire la ressource alimentaire (définie selon sa diversité taxinomique, son abondance et sa qualité énergétique) comme un paramètre de l'habitat de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* soumis à des contraintes spatiales et temporelles contrastées (chapitres 1 et 2).

Dans la seconde partie (chapitre 3), à travers une approche expérimentale, une étude visant à optimiser l'utilisation des ratios isotopiques du carbone et de l'azote comme traceur de l'écologie alimentaire chez les petits téléostéens marins a été menée. Cette étude s'est focalisée sur la production d'un nouveau facteur de discrimination trophique.

Dans la troisième partie, qui est composée de trois chapitres (chapitres 4, 5 et 6), c'est une approche comparative de l'écologie alimentaire printanière de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* adultes dans le Golfe de Gascogne qui a été réalisée. L'objectif de cette approche a été de recueillir les interprétations écologiques au travers de trois différents outils ; les isotopes stables du carbone et de l'azote (chapitre 4), la faune parasitaire (chapitre 5) et les niveaux de contamination en mercure total (chapitre 6).

II. Habitat alimentaire printanier de la sardine, *Sardina pilchardus*, et de l'anchois, *Engraulis encrasicolus*, dans le Golfe de Gascogne.

Introduction

L'habitat définit l'ensemble des caractéristiques du milieu de vie des organismes. Parmi les besoins fondamentaux d'un organisme, on peut considérer un volet alimentaire qui sera corrélé à sa croissance, à sa reproduction et *in fine*, à sa dynamique de population. L'interdépendance trophique entre un prédateur et ses proies peut donc être un des éléments structurants de leurs dynamiques de populations respectives. Lorsque les espèces en question représentent des espèces d'intérêt commercial, les modifications induites par cette interdépendance génèrent des conséquences sur leur exploitation par la pêche commerciale. C'est le cas par exemple des larves des morues de l'Atlantique (Beaugrand et al., 2003). En effet, dû au changement climatique global, les eaux de surface de l'Océan Atlantique Nord se sont réchauffées. En réponse, la biodiversité spécifique planctonique s'est réorganisée. Des espèces planctoniques caractéristiques des eaux chaudes sont apparues ce qui a engendré une diminution du nombre et de la taille des proies zooplanctoniques. Ces phénomènes ont ainsi produit une augmentation du métabolisme des larves de morues de l'Atlantique et un décalage temporel entre l'apparition de ces larves et la disponibilité de leurs proies. On observe alors qu'en mer du Nord, la mortalité larvaire des morues de l'Atlantique a augmenté. Les populations et donc les stocks de morues adultes disponibles pour la pêche commerciale ont diminué. **Ainsi, il apparaît que toutes les proies ne se valent pas pour un prédateur donné.**

Au stade adulte, *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* dans le Golfe de Gascogne, se nourrissent de mésozooplancton (voir l'état des connaissances en introduction générale). Le mésozooplancton définit les organismes animaux mesurant entre 200 et 2 000 µm (Sieburth et al., 1978) et ne possédant aucune capacité de nage leur permettant de lutter contre les courants océaniques. Ce compartiment est le premier maillon hétérotrophe dans le réseau herbivore pour le transfert de carbone dans les océans (Rombouts et *al*. 2009). Il est, à ce titre, un maillon pivot du réseau trophique. Ce compartiment, et en particulier les crustacés qui le composent, sont également d'excellents bio-indicateurs du fait de leur temps de génération très court (intégration rapide des modifications de l'environnement) et de leur passivité vis-à-vis des mouvements hydrodynamiques. Ils sont notamment de bons indicateurs des modifications liées au changement climatique (Beaugrand, 2009). D'un point de vue de sa diversité taxinomique, le mésozooplancton est composé, dans le Golfe de Gascogne, d'espèces relativement ubiquistes dominées par les copépodes. Cette diversité taxinomique

présente un gradient négatif de la côte vers le talus continental (Albaina and Irigoien, 2007; Irigoien et al., 2011; Poulet et al., 1996; Valdés et al., 2007). De même, ce gradient négatif est également présent si l'on considère l'abondance ou la biomasse du mésozooplancton. En revanche, il est positif pour la distribution en classe de taille des organismes mésozooplanctoniques (Sourisseau and Carlotti, 2006; Vandromme et al., 2014). Il existe ainsi une certaine redondance dans l'analyse spatiale de ces différents descripteurs de la communauté mésozooplanctonique (Figure 12).

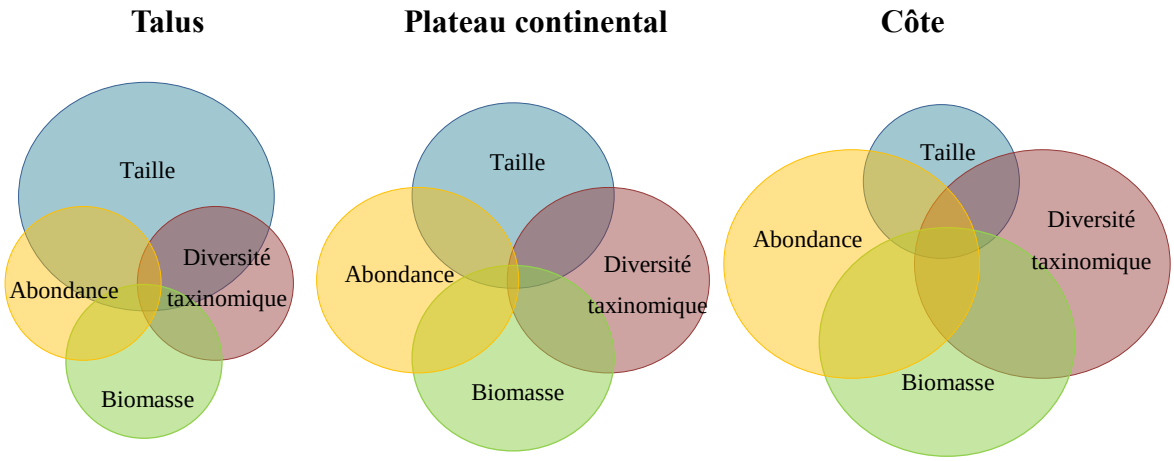


Figure 12: Description de la communauté mésozooplanctonique au printemps dans le Golfe de Gascogne selon la taille, les abondances des organismes, la biomasse et la diversité taxinomique de cette communauté le long d'un gradient latitudinal. La taille des cercles représente l'importance relative de chaque descripteur pour chaque écosystème donné.

Pour le premier chapitre de ce manuscrit, nous avons choisi de nous baser sur l'étude de la diversité taxinomique et de l'abondance du mésozooplancton. Cette étude est fondée sur l'analyse d'une série de données acquises entre les printemps 2003 et 2013 dans la partie sud du Golfe de Gascogne.

Chapitre 1: « *The spring mesozooplankton community and its relationship with hydrobiological structure over a decade (2003-2013) in the southern Bay of Biscay (North-East Atlantic)* », manuscrit soumis le 8 septembre 2015 à Journal of Marine Sytems.

Dans un contexte de changement global et au-delà des modulations possibles de la disponibilité des proies (abondance, taille, diversité), les notions de nutrition (riche ou pauvre) pour les prédateurs et de contenu énergétique pour les proies (grasses ou « maigres ») peuvent elles aussi impliquer des déséquilibres énergétiques affectant les organismes et à terme les populations. Un des exemples les plus marquants pour illustrer cet aspect est celui du déclin des lions de mer de Steller (*Eumetopias jubatus*) en Alaska. Du fait de la surpêche, la quasi-disparition des poissons gras, remplacés par des poissons « maigres » dans le milieu et dans l'alimentation des lions de mer, a générée un stress nutritionnel conduisant à réduire la survie de ces derniers (Trites and Donnelly, 2003). Le bon état nutritionnel des prédateurs est donc associé à l'état énergétique du stock de proies. L'effondrement général des proies grasses et énergétiquement riches associé à une augmentation de la biomasse des espèces de proies à faible qualité nutritionnelle a altéré les populations de mammifères et d'oiseaux marins à travers le monde, amenant le phénomène décrit par le concept de « *Junk food »* (Österblom et al., 2008).

Dans le Golfe de Gascogne, les espèces fourrages de l'océan Atlantique Nord-Est ont été classées en trois grand groupes sur la base de leur densité énergétique (Spitz et al., 2010a). *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* sont considérés comme des proies de haute qualité énergétique pour les prédateurs supérieurs. Ainsi, la description de la qualité nutritive de la ressource alimentaire a le plus souvent été appliquée à l'étude des régimes alimentaires des prédateurs supérieurs du Golfe de Gascogne (Spitz et al., 2010b; Spitz et al., 2012). Jusqu'ici, aucune étude ne s'est encore attachée à mesurer la qualité énergétique des niveaux trophiques inférieurs, comme le mésozooplancton. On définit très couramment le mésozooplancton comme ayant un rôle pivot dans l'écosystème marin, représentant le premier niveau de producteur secondaire et le compartiment fourrage de nombreux prédateurs. Ainsi, la théorie de l'approvisionnement maximal en écologie trophique, défend l'idée que dans le but de maintenir leur croissance, leur reproduction et, *in fine* leur survie, les organismes sont devenus (grâce à des processus évolutifs) efficients dans leurs activités d'alimentation, de la recherche de nourriture jusqu'à leur digestion (Charnov, 1976; Emlen, 1966). Une approche pour tester cette théorie sur les fluctuations des stocks de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* est d'explorer les densités énergétiques de leurs proies.

Chapitre 2: «*Energy density of mesozooplankton from the Bay of Biscay: variability of profitability to forage fish*», soumission prévue en juillet 2016 pour le *Special Issue* sur les campagnes PELGAS destiné à paraitre dans *Progress in Oceanography*.

Ainsi, dans cette première partie l'habitat alimentaire printanier de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* dans le Golfe de Gascogne est représentée par le compartiment mésozooplanctonique défini selon sa diversité taxinomique, son abondance et sa qualité énergétique. L'objectif général de cette première partie est de décrire la ressource alimentaire comme un paramètre de l'habitat de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus,* soumis à des contraintes spatiales et temporelles.

Chapitre 1. The spring mesozooplankton community and its relationship with hydrobiological structure over a decade (2003–2013) in the southern Bay of Biscay (North-East Atlantic)

Aurélie Dessier[a]*, Paco Bustamante[a], Tiphaine Chouvelon[b], Martin Huret[c], Elise Marquis[d], Frédéric Rousseaux[a], Cécile Pignon‐Mussaud[a], Françoise Mornet[e], Martine Bréret[a], Christine Dupuy[a]

[a]Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266, CNRS-Université de La Rochelle, 2 rue Olympe de Gouges, 17042 La Rochelle Cedex 01, France

[b]IFREMER, Unité Biogéochimie et Écotoxicologie (BE), Laboratoire de Biogéochimie des Contaminants Métalliques (LBCM), Rue de l'Ile d'Yeu, F-44311 Nantes 03, France

[c]IFREMER, Unité Sciences et Technologies Halieutiques (STH), Laboratoire de Biologie Halieutique (LBH), Centre Bretagne, F-70 29280 Plouzané, France

[d]URS Qatar LLC, 22108, Bin Jaham Al Kuwari Bldg., Al Saad St., Doha, Qatar

[e]IFREMER, Unité Halieutique Gascogne Sud (HGS), Station de La Rochelle, Place Gaby Coll, F-17087 L'Houmeau, France

*Corresponding author. E-mail address: aurelie.dessier@univ-lr.fr
Fax: +33-(0)5 46 507 663 / Tel: +33-(0)5 46 507 627

Ce chapitre a été soumis le 9 septembre 2015 dans Continental Shelf Research.

1. Abstract

The ecological position of mesozooplankton largely defines their significant role in ecosystem functioning. In fact, mesozooplankton can be considered as the most important secondary producers in marine food webs, due to their intermediate position between the phytoplankton community and upper trophic levels. On the other hand, mesozooplankton is also robust indicator of climatic or hydrological conditions. A mesoscale decadal study of the mesozooplankton community in the southern part of the Bay of Biscay (Northeastern Atlantic) was carried out to examine the variability and the balance between hydrological and trophic forcing in spring between 2003 and 2013. Our results revealed that over a decade, surface temperature, surface salinity, the biomass of surface pico-, nano- and microphytoplankton and the copepod community showed a recurrent spatial structure, mainly due to continental input, with a strong inter-annual variability. Eleven years of spring monitoring in the Bay of Biscay showed that the mesozooplankton community is dominated by copepods (82%), and a major temporal break occurred in 2006 in the abundance of the mesozooplanktonic community. Related to various hydrologic fronts acting in this area, the copepod community is composed of coastal, neritic and oceanic genera. However, only one copepod assemblage was found in the southern part of the Bay of Biscay, probably due to the lack of a clear mid-shelf area. Our results indicate that in spring, the copepod community was largely structured by a resource-drive control, especially by the microphytoplankton biomass (24.3% of the total variability) and to a lesser extent, by water mass features (13.7% of the total variability).

Running Head: Spring mesozooplankton over a decade in the southern Bay of Biscay

Keywords: Mesozooplankton community, Bay of Biscay, Springtime, Decade, Trophic and hydrological drivers

2. Introduction

Mesozooplankton (200–2,000 µm; Sieburth et al., 1978) play a pivotal role in ecosystem functioning and represent the main marine compartment that transfers energy from primary producers to the upper trophic levels (bottom-up control). These organisms are the major grazers in planktonic and marine food webs, especially grazing on intermediate and large phytoplankton cells, as well as on microphytoplankton, but not on small phytoplankton (Marquis et al., 2007; Vargas and Gonzalez, 2004). Mesozooplankton constitute the main prey of small pelagic fishes, shrimps or mysids (Castel and Lasserre, 1982; Sorbe, 1981; van der Lingen et al., 2009). Bottom-up/top-down forcing determines the production and biomass variability of each trophic level and also impacts the structure of marine ecosystems (Frank et al., 2007). Mesozooplankton is also a powerful indicator of changes in environmental conditions and/or ocean circulation, with concomitant biogeographical and phenological shifts (Richardson, 2008).

Mesozooplankton temporal series, relatively in short supply compared to fish commercial catches (Batchelder et al., 2012), can act as a useful tool to study ecosystem functioning and specifically to: i) investigate the synchronicity of mesozooplankton responses in different areas that face climate or environmental variability (Hinder et al., 2014; Mackas et al., 2012); ii) examine the consequences of mesozooplankton community modification and its integration over time in associated trophic levels (Beaugrand and Reid, 2012) or, iii) obtain a consistent picture of the seasonal, inter-annual or decadal cycle (Ribera d'Alcalà et al., 2004; Richardson, 2008). As examined by (Perry et al., 2004), long-term data sets concerning mesozooplankton populations could also allow one key issue to be addressed *e.g.*:, the balance between bottom-up and top-down forcings and to determine which factors control the species diversity of the communities (Hutchinson, 1959; Sommer, 2002). The balance between biotic and abiotic factors is often discussed, to understand the structure and functioning of communities in ecology.

The Bay of Biscay, in the Northeastern Atlantic, is considered to be a relatively stable ecosystem that is largely bottom-up structured (Daewel et al., 2014; Lassalle et al., 2014). Previous studies on the mesozooplankton community in the Bay of Biscay have been performed at different temporal or spatial scales. From a temporal viewpoint, previous fine-scale studies concerned essentially the three springs of 2003, 2004 and 2005 and focused on

oceanographic structures in relation to mesozooplankton diversity distribution or biomass (Albaina and Irigoien, 2007; Cabal et al., 2008; Irigoien et al., 2011; Zarauz et al., 2007). Studies on inter-annual variability in the mesozooplankton community have focused on mechanisms that define the mesozooplankton biomass pattern, using data obtained from spring 2004, 2005 and 2006 (Zarauz et al., 2008), or data obtained from spring 2005 to 2012 (Vandromme et al., 2014), or they have compared the effects exerted on the taxonomic categories of mesozooplankton by the Gironde estuary and the shelf-break front based on samples from the springs of 1995, 1997, 1999, 2001 and 2003 (Albaina and Irigoien, 2004). Three long-term studies (>10 years) on mesozooplankton in the Bay of Biscay were performed between 1996 and 2006 (Bode et al., 2012; Valdés et al., 2007) to compare the spatial synchronicity of mesozooplankton dynamics, and between 1998 and 2006 (Irigoien et al., 2009) to correlate mesozooplankton with the recruitment of anchovy. From a spatial viewpoint, it appears that most of these studies were relatively local and few have been performed on a mesoscale, such as that of (Irigoien et al., 2009; Irigoien et al., 2011; Vandromme et al., 2014). The Northern Spanish coast has been more intensively studied than the French coast of the Bay of Biscay. In the above cited studies, the relationship between hydrological factors and resource-driven effect on mesozooplankton has already been studied in the Bay of Biscay. However, the contribution of each driver has never been accurately quantified on a large temporal scale, as we attempted here.

Therefore, the mesozooplankton community in springtime, which is the main studied season, represents an interesting case study to investigate the links between the environmental/physical variability of the water column and plankton (notably mesozooplankton) distribution, abundance and composition over time. Indeed, in temperate areas, the maximum populations of phytoplankton and mesozooplankton occur during spring. More precisely, spring is surrounded by two periods of low production; that in winter is controlled by light and water mixing and that in summer is controlled by nutrients (Dupuy et al., 2011; Gonzalez-Gil et al., 2015; Poulet et al., 1996). The pelagic ecosystem of the Bay of Biscay has been monitored since 2003 through recurrent springtime PELGAS ('PELagique GAScogne') surveys over the continental shelf (from coastal waters to the continental slope). During these surveys, several types of data on all the components of the system (including hydrobiological parameters, pelagic fish abundance and distribution, marine mammals and seabirds observation) have been routinely collected every year. Using a selection of data obtained from springtime PELGAS cruises, the objectives of this study are thus twofold: 1) to

describe the variability in the physical environment through sea-surface temperature and salinity values, as well as a stratification index, and chlorophyll *a* biomass by size class; 2) to examine which of local hydrological conditions or levels of trophic control have influenced the distribution of mesozooplankton organisms during spring within the last decade (between 2003 to 2013) on the French continental shelf in the southern part of the Bay of Biscay.

3. Materials and Methods

Sampling area

The Bay of Biscay is characterised by a morphostructural dissymmetry opposing a large north-oriental edge, to a narrow meridional shelf. Our study focused on Aquitan shelves and the 'Plateau des Landes' (southern part of the Bay), which is encircled by the French and Spanish shores and is influenced by the Gironde and Adour rivers plumes. In addition to this topographic heterogeneity, the hydrological and meteorological conditions of the Bay of Biscay are heterogeneous, with 1) a winter warm poleward current along the Spanish slope; 2) cold freshwater in the surface layers extending over the French shelf, as well as warm waters that are present in the southeastern part of the Bay in late spring; 3) a mean wind velocity that is twice as high in the northern part of the Bay than in the southeastern part. The sea-surface temperature also shows a clear latitudinal gradient in the summer. Finally, the freshwater run-off from the main estuaries of the Gironde and Loire rivers shows a similar clear seasonal pattern (Koutsikopoulos and Le Cann, 1996; Planque et al., 2003; Puillat et al., 2003).

Data collection

Data were collected during the PELGAS sea surveys that have been conducted every year since 2003 by the French Institute of the Exploration of the Sea (IFREMER) in the Bay of Biscay. The sampling of the parameters used in the present study was performed during the night. The distance between two stations was approximately 44 km in the along-shore direction (from south to north) and varied from 10 to 25 km in the cross-shelf direction (from the coast to the slope). Our specific study area covered the southern part of the Bay of Biscay, from the Spanish coast to 46°N, and from French coast to 3°35'W (Figure 13). PELGAS surveys were not carried out exactly on the same dates (especially at the beginning of the studied decade), although they started each year from the south to the north, with about 15 days separating the start and end of the sampling, because of the sampling strategy and the

transit time (Table 2). Detailed information on PELGAS cruises can be found in (Doray et al., 2014).

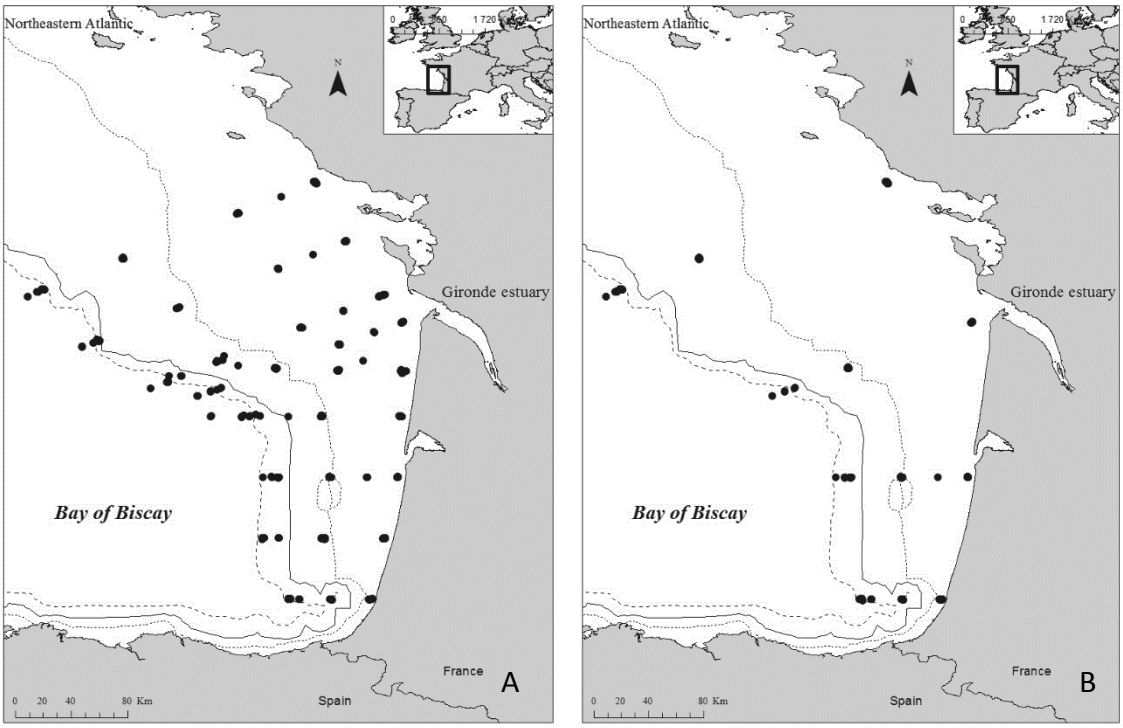


Figure 13: Map of the Bay of Biscay showing the location of the sampling stations of A) surface water environmental parameters (temperature, salinity, biomass of chlorophyll a by size-classes), and B) the mesozooplankton community. From the coast to continental slope, three isobaths are represented: 100 m by a dotted line, 200 m by a solid line and 500 m by a dashed line.

Table 2: Number of stations used in kriging (N.Station.Krigeage) and multivariate (N.Station.VarPart) analysis per year start and the end dates of the surveys.

Year	First Station	Last Station	N.Station.Krigeage	N.Station.VarPart
2003	30 May	09 June	34	11
2004	29 April	10 May	26	10
2005	05 May	16 May	30	12
2006	02 May	13 May	30	11
2007	27 April	08 May	31	10
2008	27 April	09 May	31	9
2009	26 April	09 May	29	12
2010	26 April	09 May	29	10
2011	26 April	09 May	28	11
2012	27 April	13 May	31	12
2013	28 April	16 May	30	10

Abiotic data set

Our station network of environmental data consisted of 26 to 34 stations (Table 2, Figure 13) for the 11 springs selected by the PELGAS team, to cover the whole Bay of Biscay. At these stations, salinity (Practical Salinity Unit) and temperature (°C) were measured in the sub-surface and over the water column with a CTD (Seabird 19+v2) probe. Two water-column integrated indices were also used: the equivalent fresh water depth (m) calculated from the vertical distribution of salinity values, which is a river plume influence index; and the deficit of potential energy (DEP in $kg.m^{-1}.s^{-2}$), calculated from the vertical distribution of density values, a stratification index, as defined in more detail in Huret et al., (2013).

Plankton communities

Chlorophyll a biomass (phytoplankton)

The phytoplanktonic community was studied using the biomass of chlorophyll *a* (chl*a* - see introduction of Boyer et al., (2009)) as a proxy for the importance of phytoplankton. Water samples (200–500 mL) were collected in Niskin bottles in the sub-surface (jointly for

salinity and temperature) and were filter-fractioned into three functional classes: picophytoplankton (<3 µm), nanophytoplankton (3–20 µm) and microphytoplankton (>20 µm), corresponding to successive filtrations on three membranes with different porosities (Wathman GF/F – 0.7, 3, 20 µm of porosity – 25 mm in diameter). Each filter was stored at -20°C until analysis. Laboratory extraction used a Fluorimeter Turner TD 700 and followed the protocol proposed by (Aminot and Kérouel, 2005; Lorenzen, 1967). The chl*a* biomass was expressed in $\mu g.L^{-1}$. The chl*a* biomass was determined at the three levels by station, at the surface, at the maximum of fluorescence and at the bottom. Using data obtained by a fluorimeter (Wetstar, WetLabs, USA) and corrected by chl*a* biomass data, a chl*a* biomass column integrated index was used ($\mu g.m^{-2}$).

Mesozooplankton organisms

The mesozooplankton community was collected by vertical trawls using WP2 nets (0.25 m^2 opening, 200-µm mesh-size), from 100 m depth (or the bottom depth for inshore stations) to the surface. Ten to 12 stations were selected for each year, following four transects from the south to the north and including coastal, continental shelf and slope stations (Figure 13B). After collection, net samples were preserved in 4% formaldehyde (final concentration). The genus or general categories/forms in holo- and meroplankton groups (Table 3) were determined with a Leica M3Z stereo microscope (65× to 100× magnifications). The abundance ($ind.m^{-3}$) of each genus or group was determined for each spring during the period 2003–2013, following the identification proposed by Rose, (1933).

Data analyses

Ordinary kriging

To describe their spatio-temporal patterns, an ordinary kriging procedure was applied to data for surface temperature, salinity and biomass of chl*a* by size class. The resulting kriged maps are well recognized to provide the most powerful visualizations of spatial patterns (Legendre and Legendre, 1998). Interpolation maps were produced with ArcGis 10.2 using the Geostatistical Analyst toolbox. Complementary information on the Spatial Analyst software and the theoretical concepts are available and were described in (Childs, 2004; Johnston et al., 2001). To identify significant temporal (between years) variation in each

parameter (temperature, salinity, pico-, nano- and microphytoplankton biomasses), a non-parametric multiple pairwise comparison of mean ranks for all years was applied. This statistical analysis was performed using Statistica® (Tulsa, OK, USA). Differences were considered to be statistically significant at $p < 0.05$. All other statistical analyses were performed with the R-Cran project-free software (R Core Team, 2014). Furthermore, to consider these five descriptors of water masses together throughout the decade, confidence ellipses (surrounding the barycentre of coordinate stations) were determined on a station map produced by a Principal Component Analysis (PCA, package 'FactoMineR'; (Husson et al., 2010)).

Table 3: Representative list of taxa and species of mesozooplankton found in the Bay of Biscay with distinction between major groups: copepods, gelatinous organisms (G), other holoplankton (H) and meroplankton (M) organisms.

Copepods	**Taxonomic level**	**Other taxonomic groups**	**Taxonomic level**	**Group**
Acartia spp.	Genus	Appendicularia	Class	G
Oithona spp.	Genus	Siphonophorae	Order	G
Temora spp	Genus	Indetermined Cnidaria	Phylum	G
Oncaea spp.	Genus	Chaetognata	Phylum	G
Calanidae	Family	Salpida	Order	G
Calanus helgolandicus	Species	Doliolida	Order	G
Paracalanidae	Family	Annelida larvae	Phylum	M
Euterpina acutifrons	Genus	Cirripedia	Infra-class	M
Centropages	Genus	Decapoda	Order	M
Coryceidae	Family	Scaphopoda	Class	M
Eucalanidae	Family	Gastropoda larvae	Class	M
Metridia spp.	Genus	Bivalvia larvae	Class	M
Pseudocalanus elongatus	Species	Enteropneusta	Class	M
Microsetella spp.	Genus	Anthozoa larva	Class	M
Candacia spp.	Genus	Ectoprota	Phylum	M
Pleuromamma spp.	Genus	Cyphonauta larvae	Development stage	M
Calocalanus spp.	Genus	Bryozoa	Phylum	M
Clytemnestra spp.	Genus	Echinodermata larvae	Phylum	M
Aegistus spp.	Genus	Hydrozoa	Class	M
Aetideus armatus	Species	Scyphozoa	Class	M
Euchaetidae	Family	Ostracoda	Class	H
Rhincalanidae	Family	Isopoda	Order	H
Anomalocera patersoni	Species	Mysida	Order	H
Copepods nauplii	Development stage	Amphipoda	Order	H
Copepodits	Development stage	Euphausiacea	Order	H
Indetermined copepods		Cladocera	Infraorder	H
		Chordata	Phylum	H
		Cumacea	Order	H
		Foraminifera	Phylum	H

Mesozooplankton community analysis

Firstly, the global mesozooplankton community was annually described, by considering the relative abundance of classical characteristic groups of mesozooplankton, (*e.g.* meroplankton, gelatinous plankton, copepods) and other holoplankton. Secondly, the abundance and composition of the dominant group (*e.g.* copepods, as the number of individuals.m^{-3}) observed at each station and for each year were considered. As previously, in order to perform a temporal analysis, a multiple comparison of the mean ranks for all years based on copepod abundance was applied and differences were noted by letters. Thirdly, in order to detect a characteristic spring faunistic assemblage, a cluster analysis of the copepod data set based on the mean linkage was performed (package 'cluster'; (Maechler et al., 2014)) over the time-series. Cophenetic and Gower distances were used as cluster criteria. To select a cutting level and also to determine the significant number of groups to consider, the Mantel correlation coefficient was implemented (package 'vegan' (Dray et al., 2007)).

Finally, to quantify the influence and the relative roles of the chl*a* resource and abiotic parameters in explaining the patterns observed in the copepod community structure, a variation partioning analysis ('vegan' and 'ade4' packages; (Dray et al., 2007; Jari Oksanen et al., 2013)) was applied. The chosen variables for the variation partitioning analysis were previously selected by a forward selection ('packfor' package; (Dray et al., 2013)). The objective of this analysis was to select the most influential variables and also those that best explained the variation, to ensure a strong multivariate analysis. This set of variables were: for the biotic parameters, chl*a* (picophytoplankton, nanophytoplankton, and microphytoplankton) surface biomass, and the integrated water column chl*a*; for the abiotic parameters: surface values of temperature and salinity, and three water-column integrated indices, the DEP, the equivalent fresh water and the mixed-layer depth. Variation partitioning evaluates diverse components of variation (Tables 3 and 4): 1) the pure effect of each individual matrix; 2) the redundancy of the two explicative matrices; and 3) the residual effects that are unexplained by the chosen variables (Borcard et al., 1992; Volis et al., 2011). Redundancy analysis (RDA), partial redundancy analysis (pRDA), and Monte Carlo permutation (999 permutations) tests were used to examine the significance of the canonical axis (Volis et al., 2011).

4. Results

4.1. Surface salinity and temperature-kriged maps

Sub-surface temperature varied from 10.76°C to 19.79°C during the last decade (2003–2013) of PELGAS surveys. Irrespective of the year, sub-surface temperature values followed 1) a longitudinal gradient, with the lowest temperatures observed near the coast (mean coastal temperature 14.66°C ± 1.29°C), 2) a latitudinal gradient with the highest temperatures observed in the southern part of the studied area (mean southern temperatures: 14.70°C ± 1.66°C) (Figure 14). Concerning inter-annual variations, the sub-surface temperatures were significantly different (non-parametric multiple pairwise comparisons of mean ranks) between years, with three groups found: 1) the year 2003 with warmer conditions – sub-surface temperatures varying from 16 to 18°C; 2) years 2007 and 2011 with intermediate conditions – sub-surface temperatures varying from 15.5°C to 17.0°C; and 3) years 2004, 2005, 2006, 2008, 2009, 2010, 2012, 2013, with the coldest conditions and temperatures ranging from 10.76°C (minimum) to 16.07°C (maximum).

Sub-surface salinities varied from 26.07 PSU to 36.4 PSU over the decade. Variation in salinity was highly dependent on the discharge of the Gironde and Adour rivers (Figure 15). The expected pattern of a salinity gradient between coastal (lower) and oceanic (higher salinity) waters was observed. The inter-annual variability of sub-surface salinity was not significantly (non-parametric multiple pairwise comparisons of mean ranks) different between years. The plume of the Gironde river spread out more or less in the front of polyhaline area of the estuary (very coastal in 2004 and 2012 and a greater spread in 2006 and 2009, for example). Finally, the river plume globally headed towards the north.

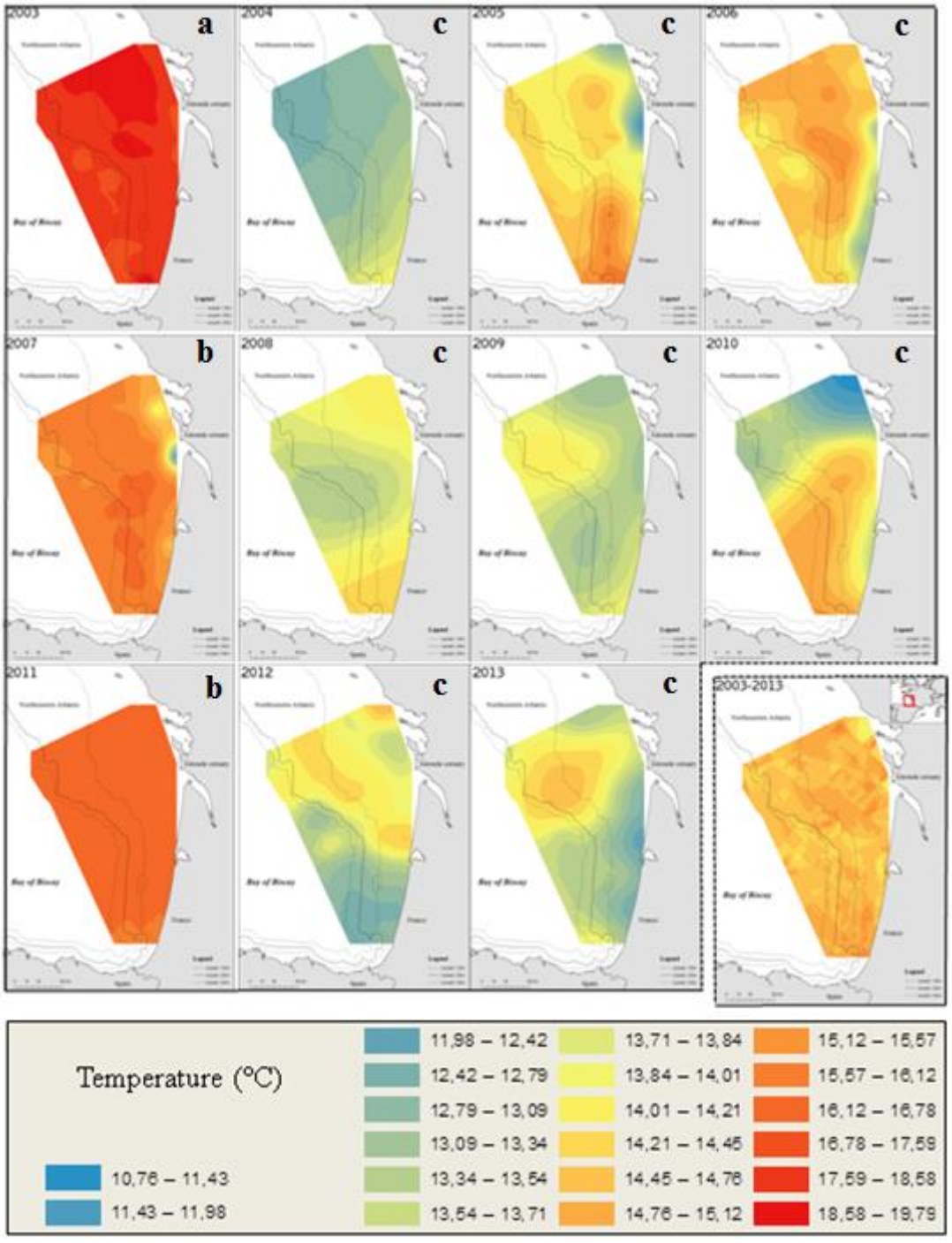


Figure 14: Results of the spatial interpolation of surface temperature measures (°C) performed for each year between 2003 and 2013 and on compiled years (bottom right) in the southern Bay of Biscay. Significant differences in surface temperatures according to year are indicated by letters.

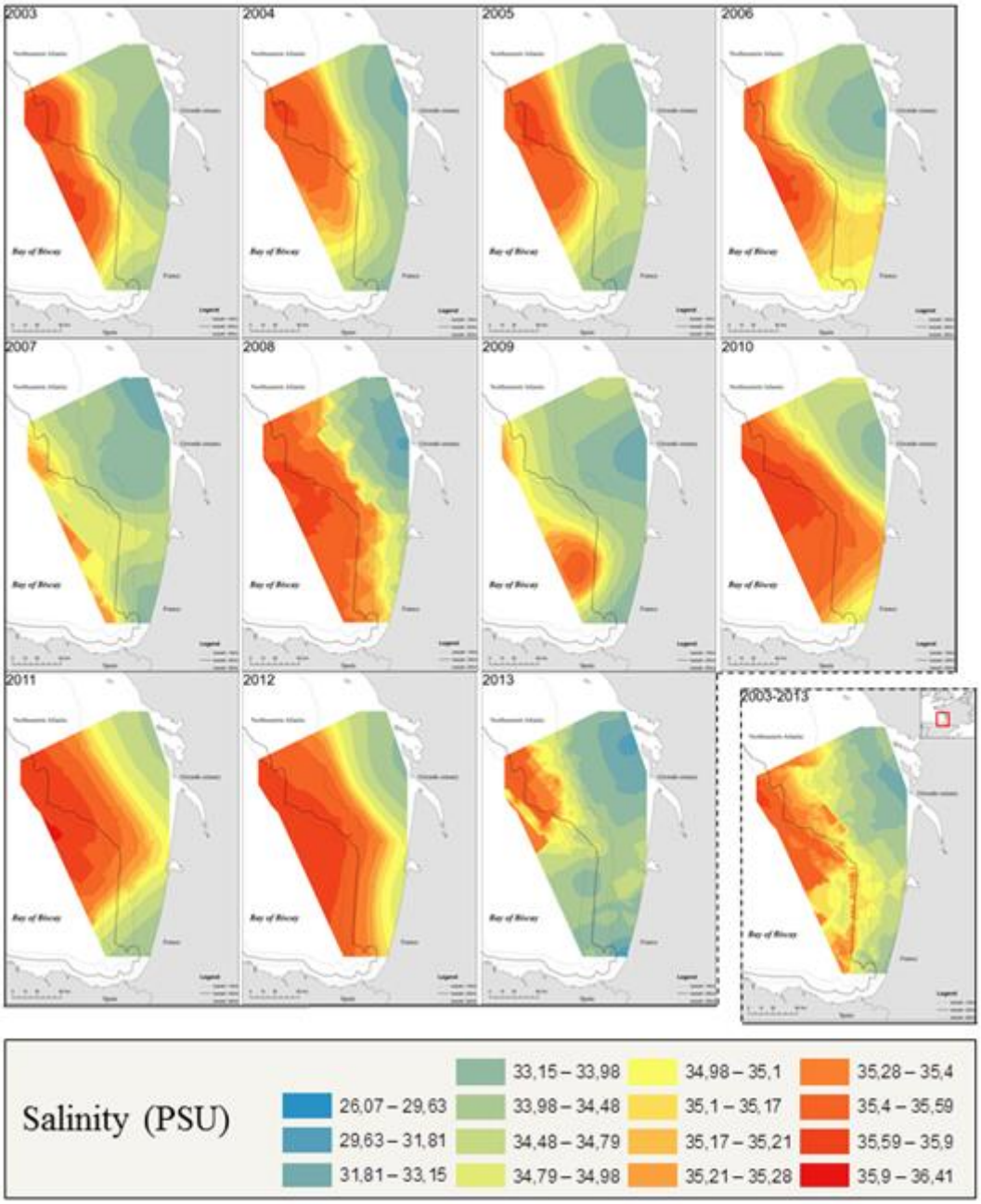


Figure 15: Results of the spatial interpolation of surface salinity measures (PSU) performed for each year between 2003 and 2013 and on compiled years (bottom right) in the southern Bay of Biscay. Inter-annual differences in surface salinity values were not significant ($p > 0.05$).

4.2. Chlorophyll a biomass by size class maps

For the <3 µm chl*a* fraction (*e.g.* picophytoplankton), a relative spatial pattern appeared, with a maximum biomass found at the mouth of the Gironde estuary (Figure 16). Concerning inter-annual variations, significant differences (non-parametric multiple pairwise comparisons of mean ranks) in the sub-surface <3 µm chl*a* biomass were, however, revealed, with the establishment of five groups of years: 1) 2003, with a low and river plume-located biomass (mean biomass: 0.20 ± 0.38 $\mu g.L^{-1}$); 2) 2004, 2006, 2008, 2011, 2012 with the first intermediate situation where the maximum biomass was 1.33 $\mu g.L^{-1}$ in 2008 (mean biomass: 0.38 ± 0.27 $\mu g.L^{-1}$); 3) 2005 and 2007 were highly contrasting years, where the minimum biomass was 0.24 and the maximum was 7.12 $\mu g.L^{-1}$; 4) 2009 and 2010 where the <3 µm chl*a* fraction was homogeneous (mean biomass: 0.66 ± 0.41 $\mu g.L^{-1}$); and 5) 2013 corresponding to the last intermediate situation (mean biomass: 0.22 ± 0.22 $\mu g.L^{-1}$).

For the 3–20 µm chl*a* fraction, corresponding to nanophytoplankton, irrespective of the year, sub-surface values generally followed a longitudinal gradient, with the lowest biomass observed on the continental slope (mean of 0.16 ± 0.24 $\mu g.L^{-1}$) and the highest biomass near the coast (mean of 0.38 ± 0.54 $\mu g.L^{-1}$) (Figure 17). Inter-annual variation revealed four groups of years (non-parametric multiple pairwise comparisons of mean ranks), with one major group containing most of the years and three others groups containing particular years: 1) 2003, 2006, 2007, 2009, 2010, 2011, 2012 with a mean biomass of 0.17 ± 0.26 $\mu g.L^{-1}$; 2) 2004 and 2005 where the mean biomass was 0.45 ± 0.37 $\mu g.L^{-1}$; 3) 2008 reflected a highly contrasting situation where the maximum (patch distribution) was 2.5 $\mu g.L^{-1}$; and 4) 2013, where the biomass of nanophytoplankton was 0.30 ± 0.18 $\mu g.L^{-1}$. Although statistically included in group 1, 2011 showed a large spatial heterogeneity in the nanophytoplankton biomass (Figure 17).

Irrespective of the year, the >20 µm chl*a* fraction of the sub-surface microphytoplankton biomass followed a longitudinal gradient, with the lowest biomass observed on the slope (mean of 0.21 ± 0.26 $\mu g.L^{-1}$) and the highest biomass observed near the coast (mean of 0.44 ± 0.56 $\mu g.L^{-1}$) (Figure 18). No significant inter-annual differences were found between years (non-parametric multiple pairwise comparisons of mean ranks).

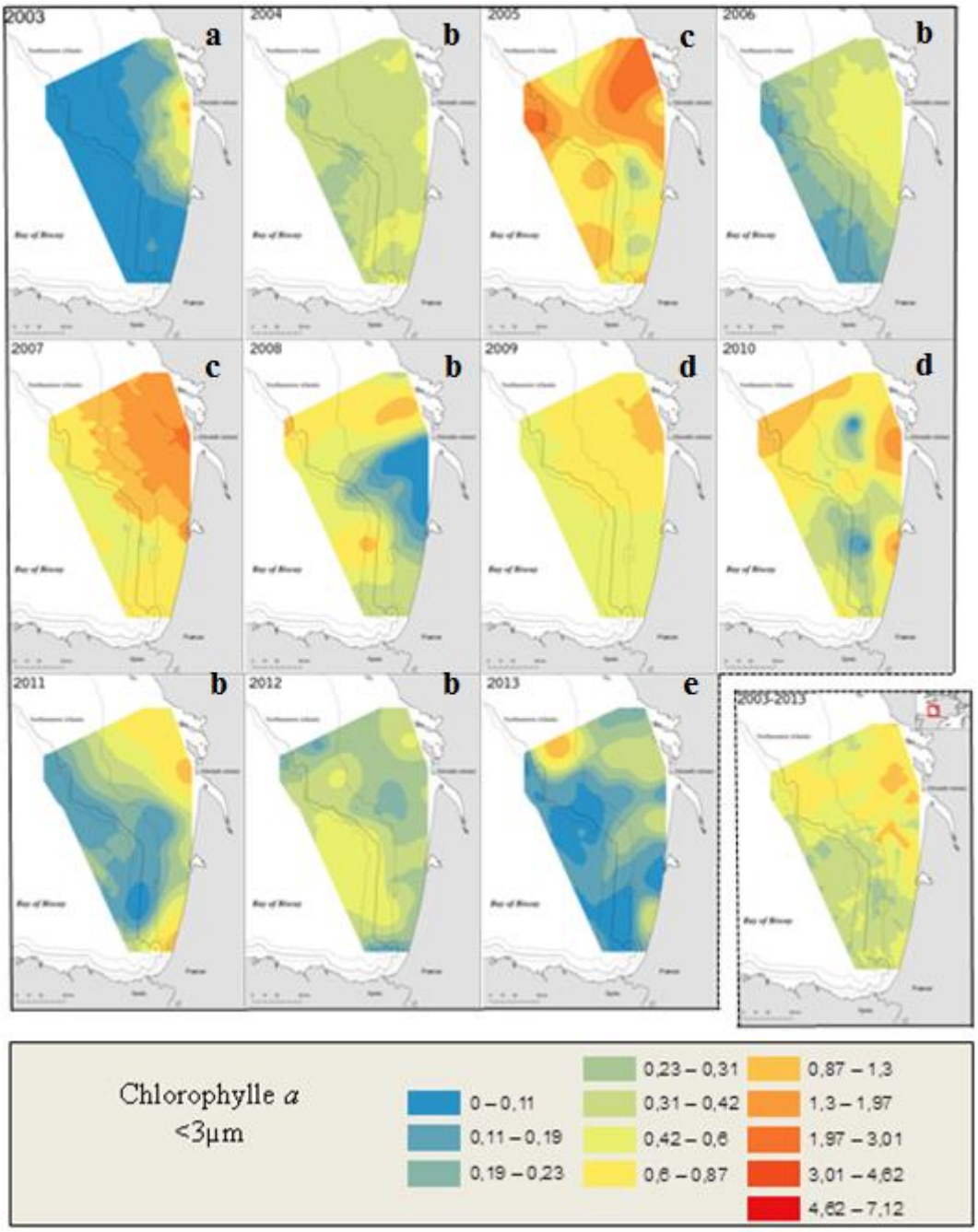


Figure 16: Results of the spatial interpolation of surface picophytoplankton (chla < 3 µm) biomass (µg.L^{-1}) performed for each year between 2003 and 2013 and on compiled years (bottom right) in the southern Bay of Biscay. Significant differences of surface picophytoplankton biomass according to year are indicated by letters.

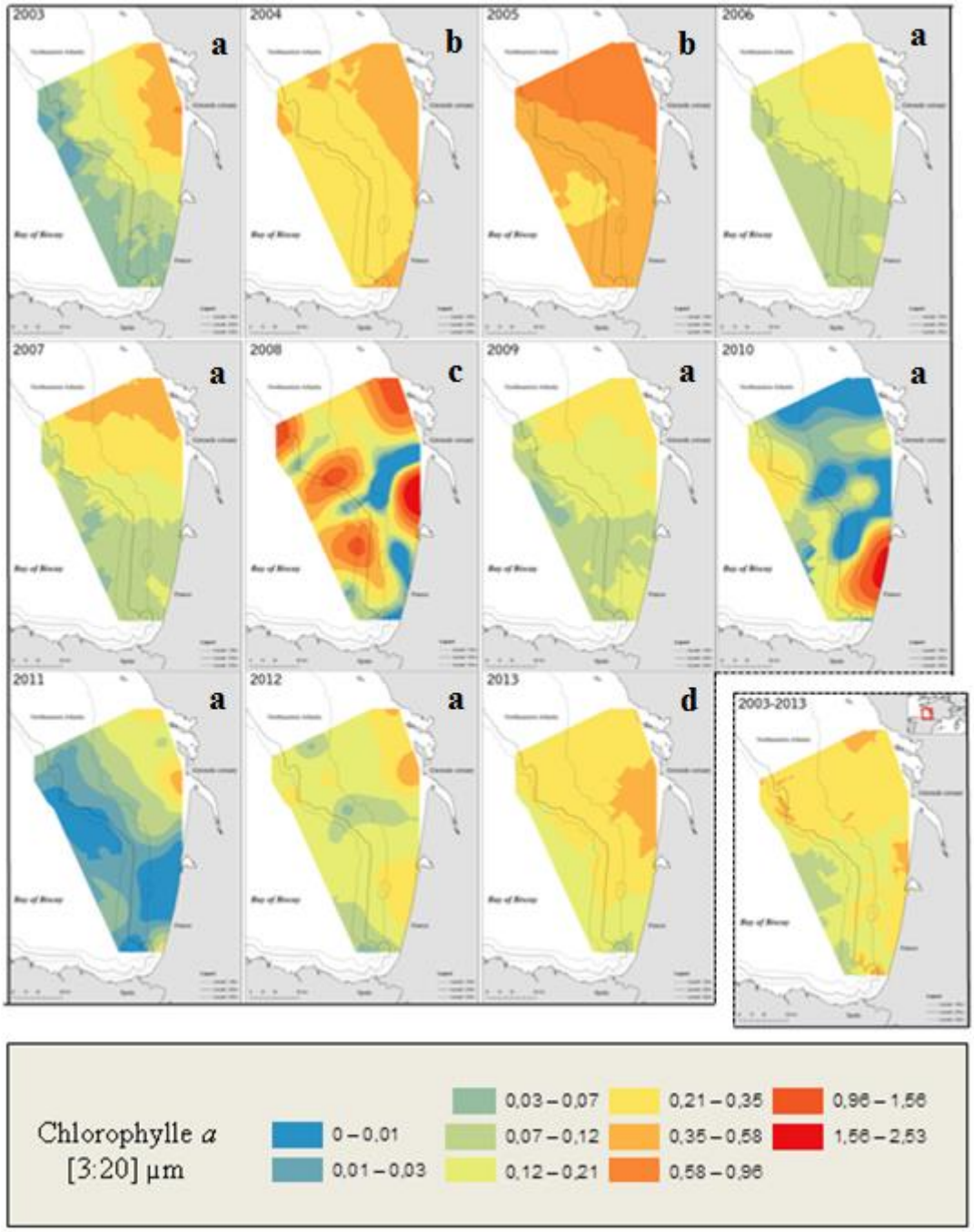


Figure 17: Results of the spatial interpolation of surface nanophytoplankton (3 µm < chla < 20 µm) biomass (µg.L^{-1}) performed for each year between 2003 and 2013 and on compiled years (bottom right) in the southern Bay of Biscay. Significant differences in surface nanophytoplankton biomass according to year are indicated by letters.

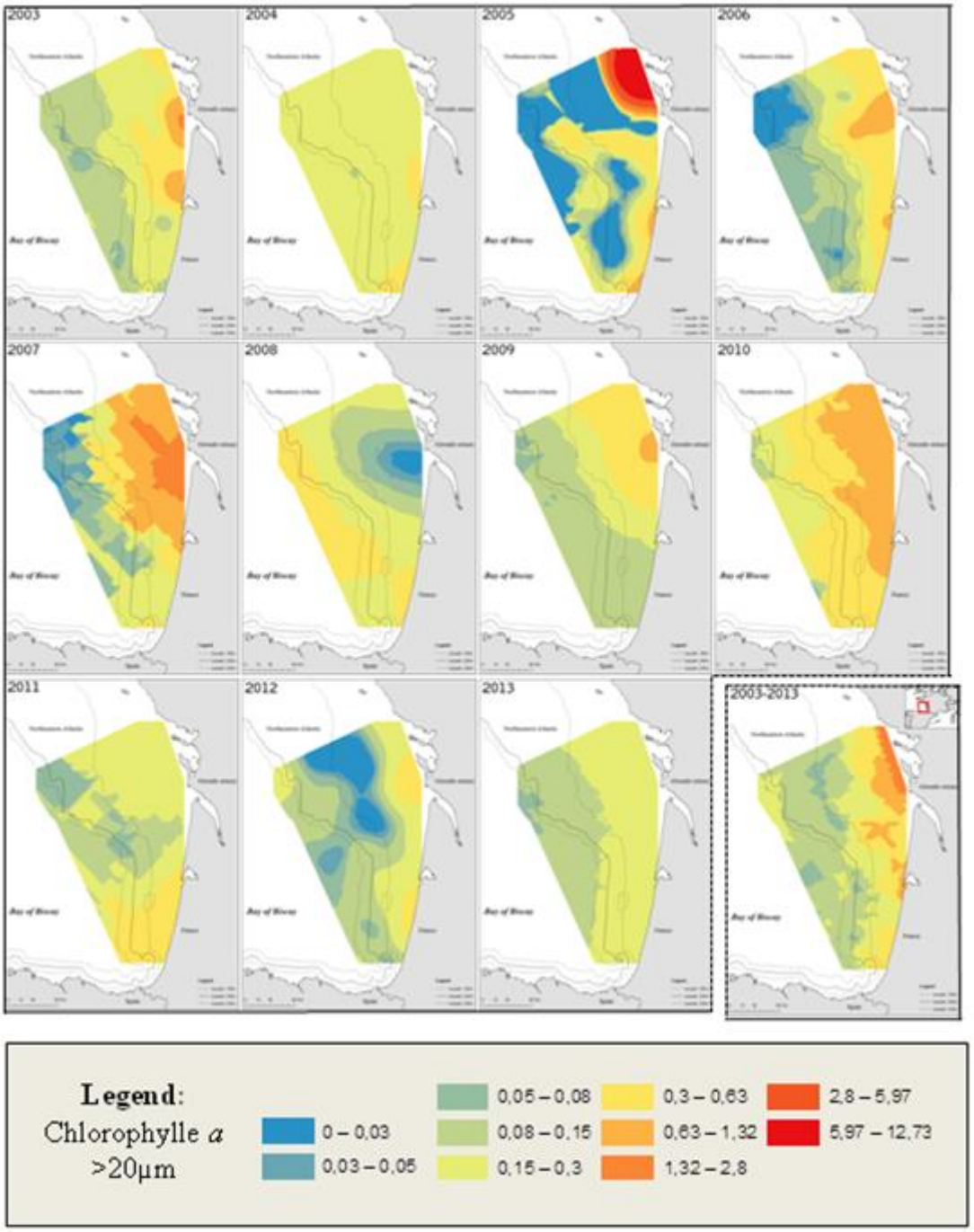


Figure 18: Results of the spatial interpolation on surface microphytoplankton (chla > 20 µm) biomass (µg.L^{-1}) performed for each year between 2003 and 2013 and on compiled years (bottom right) in the southern part Bay of Biscay. Inter-annual differences in microphytoplankton biomass were not significant (p > 0.05).

Based on the mean relative percentage of chl*a* biomass by size class, the mean contribution of each size class over the decade was 44% for picophytoplankton (<3 µm), 23% for nanophytoplankton (3–20 µm) and 33% for microphytoplankton (>20 µm) (Figure 19). Despite these mean observations, the relative contribution of picophytoplankton varied between 23% (in 2003) and 67% (in 2009), between 10% (in 2007) and 42% (in 2008) for microphytoplankton and between 19% (in 2008) and 42% (in 2003) for nanophytoplankton (Figure 19). Finally, considering these five descriptors together over the decade, no groups of years appeared (data not shown).

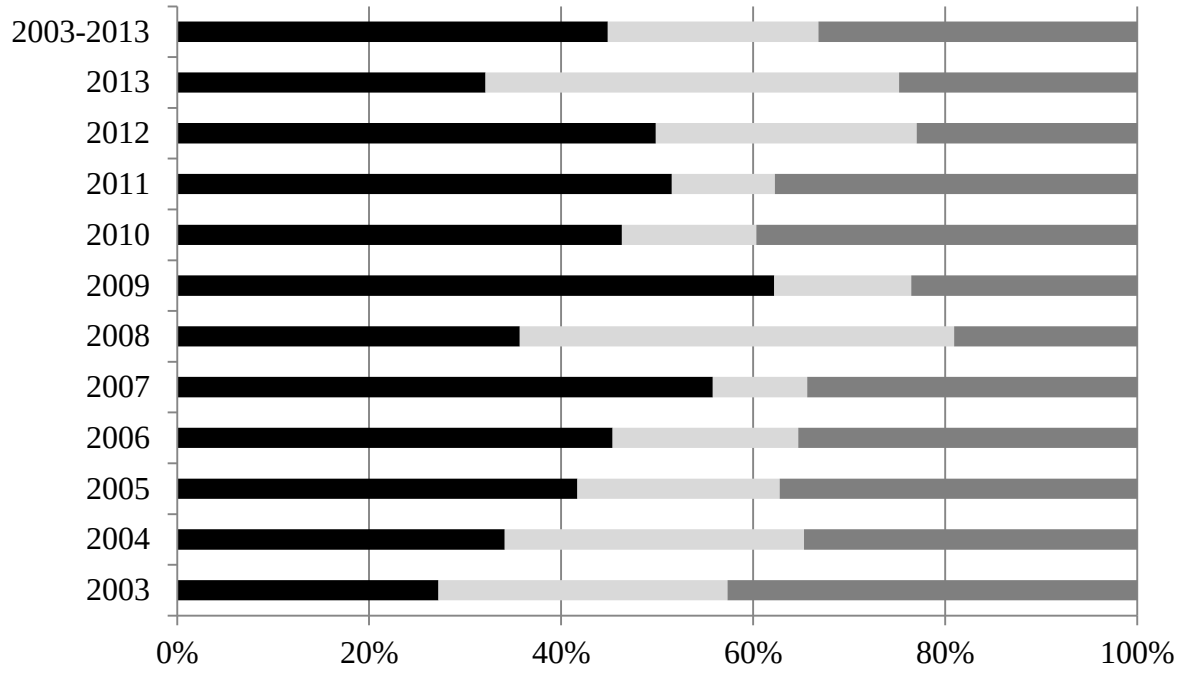


Figure 19: Spring phytoplankton bloom maturation for each year between 2003 and 2013 in the southern Bay of Biscay as the mean relative biomass of chlorophyll a by size class, in black for the picophytoplankton biomass (<3 µm), in light grey for the nanophytoplankton biomass (3-20 µm) and in dark grey (>20 µm) for the microphytoplankton biomass.

4.3. Mesozooplankton community

General patterns

Throughout the spring decadal, the mean abundance of mesozooplanktonic organisms at a given station was 2 995 ± 1 195 ind.m^{-3} and the abundance of mesozooplanktonic organisms varied between 1 321 ± 391 ind.m^{-3} (minimum – mean annual station for 2008) and 4 986 ± 355 ind.m^{-3} (maximum – mean annual station for 2005) (Figure 20). Between 2003 and 2006, the annual mean abundance of mesozooplanktonic organisms was higher than this mean decadal (4 454, 3 233, 4 985 and 4 191 ind.m^{-3} for each year, respectively) and between 2007 to 2013, the annual mean abundance was lower than this mean decadal except for 2010 and 2012, with 3 349 and 3 061 ind.m^{-3}, respectively. On average, more than 80% of the spring mesozooplankton community was composed of copepods, 8% by meroplankton, 8% by gelatinous plankton and 4% by the rest of holoplanktonic organisms (Figure 20). Depending on the year, the relative abundance of copepods varied from 42% (in 2006) to 87% (in 2011 and 2009), that of meroplankton from 1% (minimum in 2009) to 22% (maximum in 2006), that of gelatinous organisms from 3% (in 2011) to 24% (in 2006) and that of other holoplanktonic organisms, from 2% (in 2009) to 11% (in 2010). Meroplanktonic organisms were found at the coast, gelatinous organisms were scattered, and other holoplanktonic organisms were widespread among the sampling stations (data not shown). Based on these observations, the following results focus on the main group: copepods.

The copepod community: spatial and temporal evolution

Over the 11 springtime surveys, 26 genera, families or development stages of copepods were found (Table 3).Only 14, plotted in Figure 21, had an abundance greater than 1%. Irrespective of the year, copepod abundance followed a longitudinal gradient, with the highest values found in coastal waters (2 848 ± 2 507 ind.m-3), intermediate values in the shelf waters (2 335 ± 3 787 ind.m-3) and the lowest values on the continental slope (1 304 ± 1 546 ind.m-3), except for 2010 (1 467 ind.m^{-3} on the continental slope) (Figure 21). One outlier in terms of copepod abundance (21 127 ind.m-3) was recorded in 2005 at one northern coast station (Figure 21). From a temporal viewpoint and based on the annual abundances at each station, only 2009 could be distinguished from the other years (Figure 21). Furthermore, *Acartia* spp.,

Oncaea spp., *Oithona* spp. and *Temora longicornis* were the genera that contained the most individuals of the copepod community. *Oithona* spp. was preferentially present from the continental shelf to the slope, *Acartia* spp., *Oncaea* spp. and *Temora longicornis* was most common among coastal stations and/or in those under coastal influence. However, the cluster analysis conducted on the spring community of copepods did not discriminate particular faunal assemblages over the spring decade studied (Figure 22).

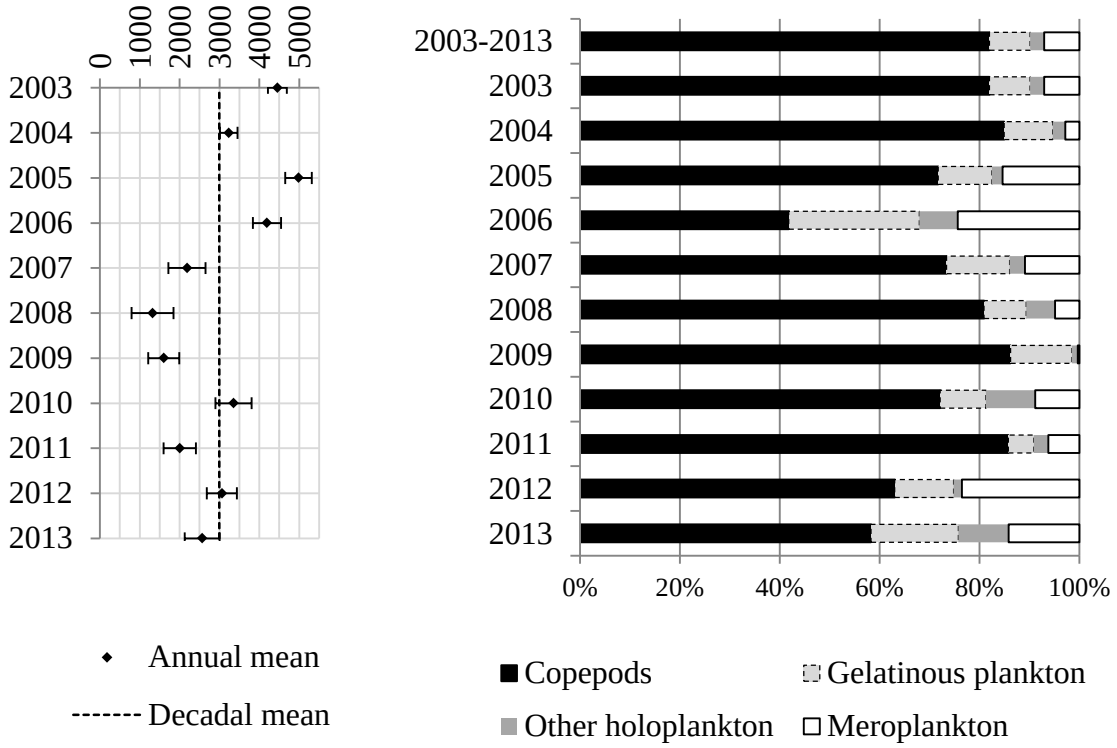


Figure 20: Temporal evolution of the mesozooplankton community between 2003 and 2013: on right) decadal and annual abundance considering the study area (± SD) of the entire mesozooplankton community within each of the considered years and for one annual mean station and, on left) stacked bar charts presenting the abundance of identified organisms belonging to copepods, gelatinous, other holoplankton and meroplankton groups within each of the considered years. All stations were considered together, by year, throughout the Bay of Biscay.

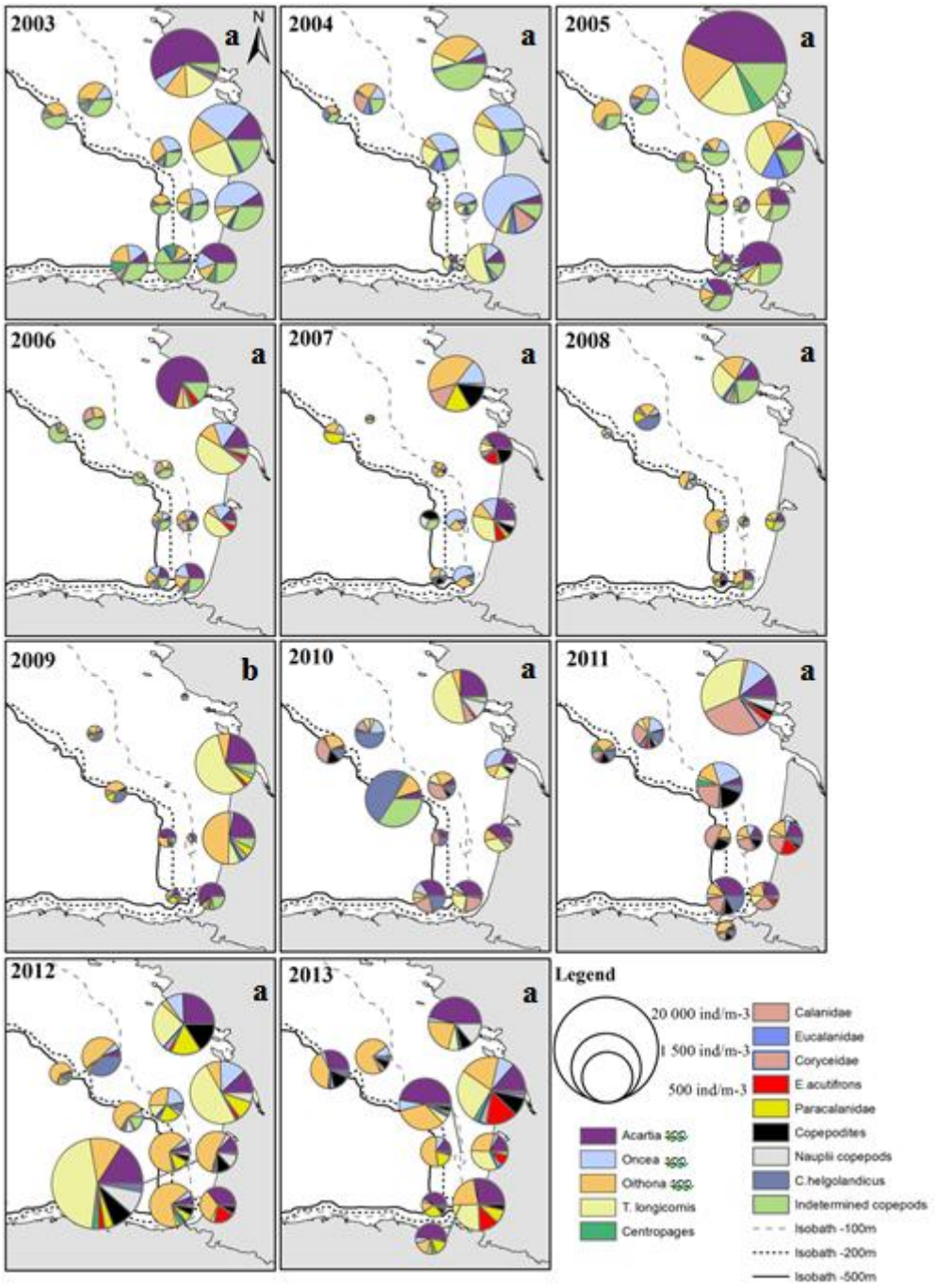


Figure 21: Results of the spatial distribution of copepod taxa (more than 1% abundant) of copepods among mesozooplankton samples (abundance in number of individuals m^{-3}) collected between 2003 and 2013 in the southern Bay of Biscay. To compare station information, the size of the pies is proportional to the total from each station throughout the decade. Significant differences in abundance according to year are indicated by letters.

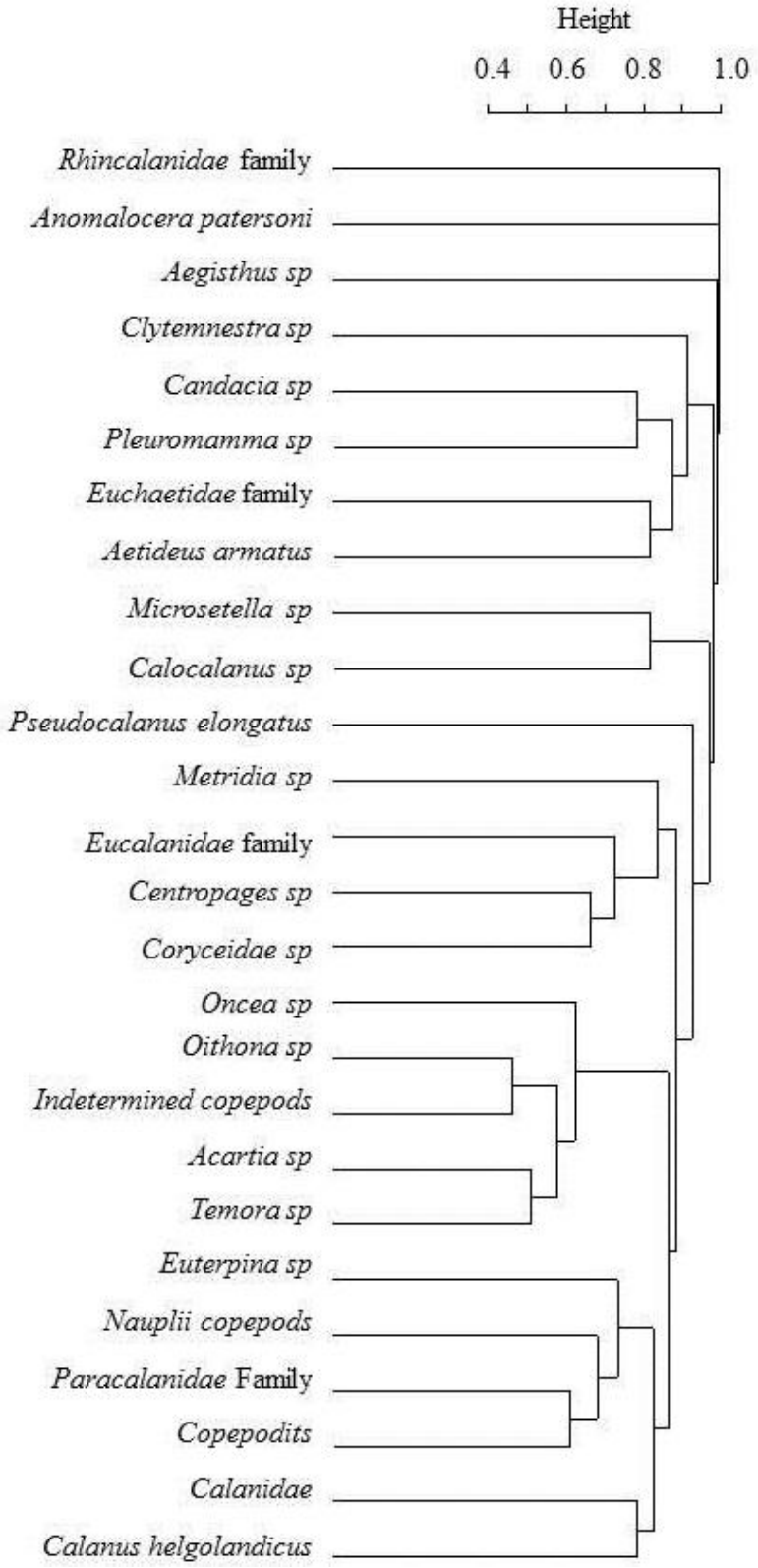


Figure 22: Result of hierarchical ascendant clustering based on the Bray–Curtis dissimilarity matrix of abundance of taxonomic diversity of copepods from 2003 to 2013 in the Bay of Biscay.

Partition between hydrological vs. trophic control on the spring copepod community

The forward selection identified four significant variables that explain the station copepod species matrix: microphytoplankton (>20 µm) biomass at the surface, equivalent fresh water height, DEP and surface temperature (Table 4). The variation partitioning analysis significantly explained 49.5% of the total variance in the copepod community, with 13.7% of the variance explained by hydrological parameters and 24.3% explained by chl*a* biomass (Figure 23). Matrix interaction between hydrological parameters and microphytoplankton surface biomass explained 11.2% of the total variance in the observed taxonomic diversity of copepods. Partial RDA (without interaction between variables) showed that the distribution of the copepod community was significantly influenced by microphytoplankton surface biomass, equivalent fresh water height and DEP (Table 5 & Table 6). The contribution of surface temperature was not significant in the variation partitioning analysis.

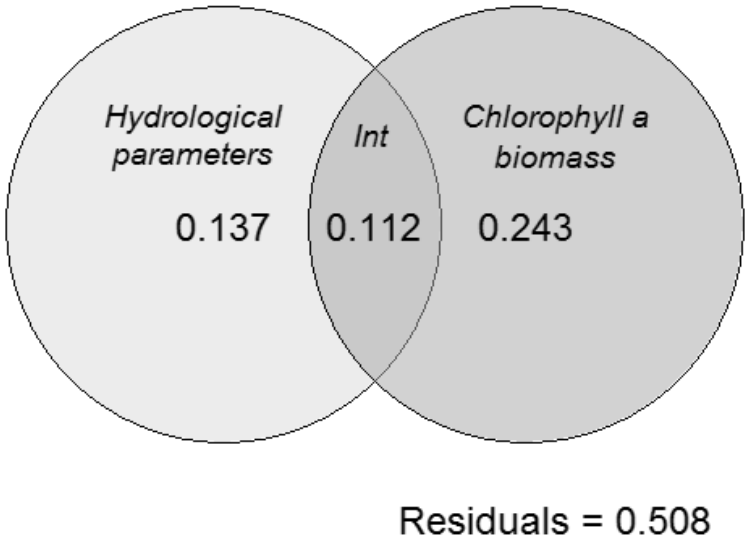


Figure 23: Venn diagram, based on variation partitioning analysis, representing the variability explained in the taxonomic diversity of copepods by two matrices; 1) hydrological parameters: surface salinity, surface temperature, and 2) surface Chlorophyll a biomass: chlorophyll a biomass less than 3 µm, between 3 to 20 µm and more than 20 µm. The fraction "Int" is the intersection of the amount of variation explained by both types of explanatory variables. The significance of each part of the explained variability was tested through total and partial RDA (Redundancy analysis), which is summarized in Table 5and Table 6.

Table 4: Selection of the most influent variables in explaining patterns observed of the spring copepod community structure using a forward selection. The eigen values sums (R^2), "F" statistic and p-values were reported.

Variables order	Eigenvalues sums	*F*	
Chl*a* >20µm (Microphytoplankton) biomass	0.35	65.28	**
Equivalent fresh water height	0.42	15.47	**
Deficit of potential energy	0.45	7.50	*
Surface temperature	0.49	8.84	**

Codes: 0 '***'; 0.001 '**'; 0.01 '*'

Table 5: Identification of copepods community drivers by variation partitioning analysis based on ordination analyses. Matrix H contained environmental variables (surface temperature values, deficit of potential energy and equivalent freshwater height), matrix C contained the chlorophyll a >20 µm biomass (microphytoplankton biomass). Multivariate analysis, covariables, component of variation, eigenvalues and statistical p-values were reported. Explanatory variable / component of variation; H/h – hydrological parameters, C/c – chlorophyll a biomass.

Analysis	Constraining variable	Covariate	Component of the variation	Eigenvalues sums	
ACP	-	-	-		
RDA	H		h + hc	0.24	***
RDA	C		c + hc	0.35	***
RDA	H+C		h + c + hc	0.49	***
RDAp	H	C	h	0.13	***
RDAp	C	H	c	0.24	**

Codes: 0 '***'; 0.001 '**'; 0.01 '*'

Table 6: Partial redundancy analysis on hydrological matrix (RDAp –H) and on chlorophyll a biomass (RDAp –C) details presenting the significance and the "F" statistic of each involved variables. Partial redundancy analysis corresponds to the action of only constrain by chlorophyll a biomass matrix or by hydrological matrix without the other matrix.

	Variables	F	*p value*
RDAp -H	Equivalent freshwater height	17.52	***
	Deficit of potential energy	15.58	***
	Surface temperature	1.22	
RDAp -C	Chl a biomass >20 µm	11.86	**

Codes: 0 '***'; 0.001 '**'; 0.01 '*'

5. Discussion

Between 2003 and 2013, our field-study examined the variability in hydrobiological factors and components of the trophic network in the Bay of Biscay in spring. This study aimed to clarify the variability in the environment, through kriged maps of sea-surface temperature and salinity values, sea-surface chl*a* biomass by size classes and the copepod community regarding latitudinal, longitudinal gradients and their inter-annual fluctuations. Following the description of the mesozooplanktonic community, the second objective was to analyze the balance between hydrological and trophic control on the copepod community.

5.1. Hydrobiological features of the mesozooplankton habitat

Throughout the decade, surface water warming always occurred from the south to the north of the Bay of Biscay. As previously established, water-mass circulation in the Bay of Biscay is a combination of large-scale and local forcing (Le Boyer et al., 2013). Slope currents, shelf residual circulation and the Iberian Poleward Current from Galicia to the Bay of Biscay are responsible for warming the water masses in spring (Koutsikopoulos and Le Cann, 1996; Puillat et al., 2004; Rubio et al., 2013). As demonstrated, this spatial pattern is independent of inter-annual variability in the hydrobiological parameters studied. During the decade 2003–2013, warm (in 2003, 2007 and 2011), intermediate and colder years were observed. This variation in temperature regimes found in the present study is consistent with previously reported results (*e.g.*(Fontán et al., 2008; Goikoetxea et al., 2009; González et al., 2013; Holt et al., 2012; Huret et al., 2013; Le Cann and Serpette, 2009; Somavilla et al., 2013)).

On the other hand, the Bay of Biscay is characterized by large amounts of fresh water inputs during winter/spring, especially by the Gironde and the Adour rivers (Huret et al., 2013). These inputs cause powerful coastal salinity changes or spatial stratification. The Gironde river plume extension in particular, has been shown to depend on both run-off (linked to precipitation) and winds (Koutsikopoulos and Le Cann, 1996; Planque et al., 2003).

Because the size structure of the phytoplankton community is a structuring parameter of the pelagic trophic network (Legendre and Le Fèvre, 1991), our study took into account the phytoplankton biomass through this functional approach, and considered three size classes corresponding to pico-, nano- and microphytoplankton. Indeed, mesozooplanktonic organisms

are major grazers of nano- and microphytoplankton (Marquis et al., 2007; Vargas and Gonzalez, 2004). In productive areas, phytoplankton biomass is usually assumed to be dominated by nano- and microplankton size-classes (Tarran et al., 2006) and oceanic waters (and also the oligotrophic area) are known to support a much more important specific diversity of phytoplankton and are often mainly dominated by picophytoplankton (Azam, 1998), which is linked to hydrodynamic processes (Cloern and Dufford, 2005). In the present study, pico- nano- and microphytoplankton biomasses showed negative biomass gradients from coastal waters to the continental slope, thus creating a gradient of productivity in the Bay of Biscay. A negative relationship between salinity, as a proxy of continental inputs, and the taxonomic diversity of phytoplankton, was illustrated by (Hernández Fariñas et al., 2015), covering 14 years and six regions along the French Atlantic coast. Continental nutrient inputs explained the phytoplankton structure. The inflow of phosphorus from rivers is a dominant source of microphytoplankton growth in coastal waters (Ruttenberg, 2003). Following the bloom, when the surface temperature is higher (thermal stratification), phosphate limitation occurred in the Bay of Biscay (Labry et al., 2001), which promoted the bloom of pico- and nanophytoplankton cells.

Monthly contributions (compiled from 2003 to 2006, at the beginning of the data set) of each size fraction of phytoplankton were recorded by Calvo-Díaz et al. (2008) in the Iberian Peninsula, who showed that the spring (in April) contribution of picophytoplankton was about 20%, the minimum that was recorded over an annual cycle, and that of nanophytoplankton was about 50% and that of microphytoplankton was 30%. In this study, the balance between pico- and nanophytoplankton differed greatly, because our spatial coverage implied more oceanic features beyond 200 m of bathymetry. Moreover, pico- nano-phytoplankton is associated with an intense recycling of matter (microbial food web) and larger plankton show an efficient transfer of energy to the upper trophic level, representing a potential spatial separation of food-web pathways in the area of shelf and coastal stations. Furthermore, wind variability in the southern part of the Bay of Biscay was investigated between 2000 and 2009 by Alvarez et al. (2014) and local decreases in chl*a* biomass can also be linked to episodic winds (as in spring 2008). Secondly, based on fluorescence data, spring blooms of phytoplankton in the Bay of Biscay were characterised as patchy (Smythe-Wright et al., 2014), as was observed in 2008 for nanophytoplankton (Figure 17). Offshore bloom events (as in 2008) can be then explained by the establishment of thermal stratification, which maintains the water layers in good conditions.

Concerning the system variability, the survey dates were not exactly the same throughout the decade, which created a relative particular pelagic situation for each year. For example, the year 2003, in which the surveys occurred later than in other springs during the decade, was different from other years.

To summarize, considering the hydrobiological features of the mesozooplankton habitat together, the Bay of Biscay appears to demonstrate a recurrent spatial structure (mainly due to continental outflow), with a strong inter-annual variability.

5.2. The spring mesozooplankton community

Among the prominent groups of the mesozooplankton community, meroplanktonic organisms were restricted to the coastal area in our study and as classically reported in (Ayata et al., 2011), whereas gelatinous organisms were scattered throughout the Bay of Biscay. No clear spatial and temporal development of gelatinous plankton was observed, whereas their proliferation can be linked to climate changes (Boero et al., 2008), eutrophication (Purcell et al., 2001) or habitat modifications (Lo et al., 2008), which might indicate the relatively healthy state of the Bay of Biscay. However, the WP2 net was used in the study, which is probably not suitable to monitor gelatinous plankton. Thus, only a fraction of the entire gelatinous community was probably sampled. Bode et al. (2013) observed a major gelatinous contribution to the mesozooplankton community in 2006, similar to in the present study. This observation is explained by the local structure of the plankton community that probably occurs at the entire Bay of Biscay scale.

In this study, copepods represented the most dominant holoplankton taxa of the mesozooplankton community, as highlighted by various studies in the same area (Albaina and Irigoien, 2007; Irigoien et al., 2009; Poulet et al., 1996; Valdés et al., 2007; Villate et al., 1997; Villate et al., 2014). The river plume area contained a high abundance of small organisms, as well as the shelf break frontal zone; the shelf zone contained a lower abundance of small species and a predominance of large species. Observations of the spatial distribution of the spring size structure of mesozooplankton have previously reported a negative coastal-to-offshore gradient (Irigoien et al., 2009; Sourisseau and Carlotti, 2006; Vandromme et al., 2014) as was observed in this study by copepod taxa. In the present study, four dominant genera were largely represented (Figure 21): *Acartia* sp., *Oncaea* sp., *Oithona* sp. and *Temora longicornis*, as described previously in the Bay of Biscay by several authors (Albaina and Irigoien, 2007; Irigoien et al., 2011; Poulet et al., 1996; Valdés and Moral, 1998). According

to the literature concerning the copepod community in the Bay of Biscay, *Temora longicornis*, *Pseudocalanus elongatus*, and *Anomalocera patersoni* are dominant neritic species that occur preferentially on the continental shelf, whereas *Acartia* spp. dominates stations under coastal influence and *Calanus helgolandicus* or *Eucalanidae* are under oceanic influence. As reported in Bonnet et al. (2005), *C. helgolandicus* is found in the southern part of the Bay of Biscay in spring, in the surface layers of advecting organisms to the North. The spring copepod community assemblage can be considered to be relatively stenotypic and eurytopic, as described by (Beaugrand et al., 2002b).

The present study did not reveal faunal assemblages that are typical for coastal or oceanic influences, which is probably linked to the reduced shelf habitat in the South. In fact, no mid-shelf habitats are presumed to exist in the southern Bay of Biscay (Albaina and Irigoien, 2007; Stenseth et al., 2006). Despite this observation, Cabal et al. (2008) identified a spatial coherence between the hydrographic environment and spring species composition in the mesozooplankton community, but their study involved transects distributed in the north and northwestern Iberian Peninsula, where the considered water masses are very different to those in the present study. In addition, the springtime planktonic compartment changes dynamically over time and these changes are rapid. We also presume that the reduction in the river discharge of the Gironde estuary (Chaalali et al., 2013b) might soften the ecological limits of coastal, neritic and oceanic copepod species in the Bay of Biscay, especially in the southern part.

Long periods of monitoring are required to unambiguously identify the main drivers of changes that affect a marine system (Southward, 1995). Our study took place in the regime-shifts detection studies framework, where climatic indicators are explored to identify major changes that affect plankton (Harris et al., 2015; Wouters et al., 2015) and fish communities (Guénette and Gascuel, 2012). At the scale of this study, changes were mainly detected in the vicinity of the Gironde river plume, which represents a major source of nutrient inputs into the Bay of Biscay, for both plankton (David et al., 2005) and fish (Pasquaud et al., 2012). Two major accelerating phases of global temperatures were detected, in ca. 1987 and ca. 2001 in the Gironde estuary (Chaalali, et al. 2013a). During the decade studied here, another abrupt change in terms of the abundance and diversity of mesozooplankton was detected in the Gironde estuary and the Arcachon basin in about 2005 (Dessier et al.; Lamiri et al.). Considering the planktonic data set, only 2009, when mesozooplankton abundance was very low, appeared to be distinct from other years. It is possible that abrupt changes in mesozooplankton in the Gironde estuary, which is a relatively closed system, occur in the Bay

of Biscay with a time-lag that is linked to resilience properties. As described, two dominant groups of years; 2003 to 2006 and 2007 to 2013 showed abundance values that were respectively lower or higher than the spring decadal mean (2003–2013).

5.3. Spring trophic structuration of the copepod community

The structure and functioning of planktonic food webs are largely dependent on the hydrodynamics of the water column (Legendre and Rassoulzadegan, 1995). A notable result of this study is that only four descriptors of the pelagic habitat (*e.g.* surface temperature, DEP, equivalent freshwater height and surface microphytoplankton biomass) explained more than 49% of the variability in the main mesozooplanktonic community (Zarauz et al., 2008). This result suggested that mesozooplankton are structured by the equivalent influence of hydrographic and biological variables. In contrast, the present study showed that for the same study site (same mesoscale and season), the spring copepod community was more influenced by trophic variables (24.3% of the total variability) than by hydrographic variables (13.7% of the total variability) over a long time period (11 years).

At our mesoscale and in spring, the trophic link (surface microphytoplankton biomass) appeared to be the major driver of the copepod community and less hydrographic variables. There are three potential reasons for this: 1) temperature and salinity determine species distribution when species are at the limit of their ecological niche and not initially (Holste and Peck, 2006); 2) the study scale: in our context, the plumes of the Gironde and Adour rivers are the major drivers of hydrobiological structures on the continental shelf in the French part of the Bay of Biscay, even if other hydrodynamic structures co-exist; and 3) ecological successions in the planktonic food web: physical and geographical parameters initially control phytoplanktonic blooms in late winter, then nutrients become limiting in the spring, which finally influences mesozooplankton production, which is thus maintained by trophic control during the PELGAS spring surveys.

According to the present observations, thermic stratification and equivalent freshwater height were both found to have a significant contribution to explain the copepod community instead of surface salinity values. This is because thermic stratification and equivalent freshwater height are more integrated variables both spatially and temporally. However, it is surprising that the effect the water-column integrated chl*a* index was not prominent in our results. Thus, in springtime, an approach using functional traits is more efficient to understand

the copepod community, because copepods are major predators of microphytoplankton (Marquis et al., 2007; Vargas and Gonzalez, 2004). Moreover, even though fewer stations were sampled than in the study of Irigoien et al. (2011), the percentage of the explained variability in the community was higher, probably because our data set is more temporally integrated. However, half of the variation in the copepod community over the studied decade remained unexplained. As concluded by Irigoien et al. (2011), other biological functional traits of the present community could be considered, for example, the density effect within the community of copepods on their feeding activities.

Acknowledgements

We thank the entire PELGAS team – researchers, technicians, students, captains and crews of R/V "Thalassa" – who have contributed to the collection of the PELGAS samples since 2003. We would like to express our thanks to two teams' laboratory, LIENSs and EMH and especially, M. Jacques, P. Petitgas, M. Doray, and P. Bourriau. This research was supported through a PhD grant for A. Dessier from the Conseil Régional de Poitou-Charentes and by the European project REPRODUCE (Era Net-Marifish, FP7). This work was supported by the "plateau Microscopie" of the LIENSs laboratory.

Chapitre 2. Energy density of mesozooplankton from the Bay of Biscay: variability of profitability to forage fish

Aurélie Dessier[1]*, Christine Dupuy[1], Anaïs Kerric[1], Françoise Mornet[2], Matthieu Authier[3], Paco Bustamante[1], Jérôme Spitz[3]

[1]Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266, CNRS-Université de La Rochelle, 2 rue Olympe de Gouges, 17042 La Rochelle Cedex 01, France

[2]IFREMER, Unité Halieutique Gascogne Sud (HGS), Station de La Rochelle, Place Gaby Coll, F-17087 L'Houmeau, France

[3]Observatoire PELAGIS – Système d'Observation pour la Conservation des Mammifères et Oiseaux Marins, UMS 3462, CNRS/Université de La Rochelle, 17071, La Rochelle, France

*Corresponding author. E-mail address: aurelie.dessier@univ-lr.fr
Fax: +33-(0)546 507 663 / Tel: +33-(0)546 458 38

Ce chapitre prendra part au « special issue » portant sur les campagnes PELGAS prévu pour soumission en juillet 2016 dans Progress in Oceanography.

1. Abstract

In order to maximize their energy intake, foraging activities balance between costs and benefits of predation to be in favor of benefits. To implement a new view point on mesozooplankton features in trophic studies framework, general aim of the present study is to quantify the energy density of mesozooplankton. Samples were collected at springtime in the Bay of Biscay considering both taxonomic and size-classes diversity during PELGAS surveys in 2013 and 2014. Energy density of several species of copepods was investigated (*Centropages typicus*, *Anomalocera patersoni*, *Calanus helgolandicus* or *Labidocera wollastoni)* and energy density of anchovy eggs was measured. Considering taxonomic diversity, energy density, ranged from 0.5 to 6.7 KJ/g whereas considering size-classes energy density varies between 0.74 to 1.26 KJ/g. A prediction map of energy density of *C. helgolandicus* highlights a spatial pattern hardly definable by analyzing energy density of mesozooplankton size-classes. Regarding our results, mesozooplanktonic resource is not homogeneous in terms of quality in the Bay of Biscay. Energy density varies among areas or copepods species. Thus, in spring, in the Bay of Biscay, some geographical areas or some species seems to be more profitable than others. Description of mesozooplankton energy density based either on size-classes or on taxonomic information does not bring the same conclusions. Energy density of mesozooplankton defines by size-classes is not a relevant way to investigate mesozooplankton profitability. Results are discussed among others in terms of mesozooplankton life cycle, application and implications in fish population dynamics.

Key words: Bay of Biscay, energy density, mesozooplankton, copepods, springtime

2. Introduction

Animals should optimize their foraging activities in order to survive, maximize their fitness, and to maintain –stable or positive- population dynamic (Charnov, 1976; Emlen, 1966). Foraging activities are the result of co-evolution of prey-predator relationships which are shaped actual trophic network structure. Thus, predators, prey and environment characteristics, and also their interactions, drive foraging strategies and prey-predator fluxes (Abrahams et al., 2007; Brose et al., 2008).

Prey profitability is defined by the net energy intake divided by the net energy allocated for a predator to purse, capture and consume their target prey (Pulliam, 1974). In marine ecosystem, diet composition was traditionally based on stomach content analyses (Hyslop and others, 1980), and food profitability on prey availability and capturability (Bernal et al., 2015; Garrido et al., 2007; Wirtz, 2012). More recently, prey profitability has been also considered according to prey functional characteristics and not only to sheer quantity of food. Prey size has been first used to sharpened estimation of prey profitability (Scharf et al., 1998). Prey quality (energy content per unit of prey mass consumed) is an another functional trait investigated to understand predators' needs (Spitz et al., 2014) and explain physiological stress or some population declines (Kitaysky et al., 2001; Rosen and Trites, 2000). Indeed, a collapse of fat and energy rich prey associated with an increase of low quality prey biomass has negatively impacted some marine top predators' populations around the world (Kadin et al., 2012), bringing the concept of "Junk-food" in marine ecosystem (Österblom et al. 2008). The role of prey energy densities was mainly investigated on high trophic level species such as marine mammals (Acevedo-Gutiérrez et al., 2002; Benoit-Bird, 2004; Spitz et al., 2012) or seabirds (Shoji et al., 2014). Hence, prey quality has been mainly described for forage fish, cephalopods or crustaceans (Spitz, et al., 2010; Spitz & Jouma'a, 2013; Schrimpf et al., 2012) but rarely for low trophic-level prey, such as a key compartment of marine food webs constituted by mesozooplankton.

Mesozooplankton communities participate to carbon recycling in the Ocean (Mayzaud and Pakhomov, 2014), being the main marine compartment that transfers energy from primary producers to the upper trophic levels. Mesozooplankton organisms are the major grazers in planktonic food web and constitute the main food items of many marine fish species including major commercial species. In temperate areas, mesozooplankton maximum

abundance occurs during spring, consecutively or simultaneous to a phytoplankton bloom. Winter and summer are two periods of low production controlled respectively by light and water mixing, and by nutrients (Gonzalez-Gil et al., 2015). Moreover, due to short life cycles, mesozooplankton organisms constitute a powerful indicator of environmental changes. Climatic variations may involve concomitant biogeographical and phenological shifts (Chiba et al., 2008; Hays et al., 2005; Richardson, 2008). Hence, climate-mediated changes in mesozooplankton abundance and composition can influence fish recruitments and thus impact abundance of fish stocks and fisheries management (Batchelder et al., 2012; Beaugrand et al., 2003).

The Bay of Biscay (northeastern Atlantic) is a large open area, where the continental shelf is short to the South and large in their northern part, sustaining a high abundance and diversity of marine species. The Bay of Biscay constitute a strong productive fishing area (Guénette and Gascuel, 2012) where two small zooplanktivorous pelagic fish, European pilchard, *Sardina pilchardus*, and European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, have a high commercial interest, but present contrasting annual patterns of their stocks (ICES, 2010a; OSPAR Commission, 2000). These species feed on plankton in two modes : (1) filter-feeding (when fish hold their mouth agape) on small food particles; and (2) particulate feeding (associated with a visual detection and selection of prey items) on larger food particles (Garrido and Van Der Lingen, 2015). In the Bay of Biscay, a trophic segregation was previously observed between anchovy and pilchard in springtime. Moreover, anchovy seems to have a greater trophic plasticity than pilchard in terms of preferential prey and feeding habitat (Chouvelon et al., 2014a; Chouvelon et al., 2015). The role of environmental variables from local to global scale has been identified as one mechanism involved in the recruitment of these forage fish (Borges et al., 2003; Borges et al., 2003; Borja et al., 2008; Guisande et al., 2001) and specifically, the role of prey biomass (Irigoien et al., 2009) or the effect of predation on anchovy eggs by pilchards (Bachiller et al., 2015), for instance.

Our general hypothesis is that mesozooplankton quality can vary and consequently impact the nutritional status of forage fish. The aim of the present study was to explore in the Bay of Biscay the variability of energy density in mesozooplankton at three levels: (1) according to size-classes at different spatial scales of the Bay of Biscay (*e.g.* coastal ecosystems versus continental shelf ecosystem), because prey size is crucial in trophic pattern of plankton feeders (Eggers, 1977; Garrido et al., 2007); (2) according to taxonomic diversity

at the scale of the Bay of Biscay because energy density can vary considerably within others species communities such as fish or cephalopods (Doyle et al., 2007; Spitz and Jouma'a, 2013).

3. Materials and Methods

Sampling

Mesozooplankton was collected in the Bay of Biscay on the R/V Thalassa during spring PELGAS surveys (April-May 2013 and 2014) conducted by *Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer* (IFREMER (Doray et al., 2014). Size-class sampling of mesozooplankton was performed using WP2 net along five transects, over the continental shelf from the coastline to the continental slope, and from the North to the South of the Bay of Biscay (Figure 24). This sampling was conducted during nighttime by vertical tows (maximum 100 m depth for continental shelf and slope stations, mesh size of 200 µm and mouth area of 0.25 m²). Three size-classes of mesozooplankton were analyzed in 2013 corresponding to successive filtrations (washed with distilled water) on three sieves with different mesh size: 200, 1000 and 2000 µm. In 2014, four size-classes were conducted with mesh size of sieves corresponding to 200, 500, 1000 and 2000 µm. In total, thirteen stations were sampled reaching 28 samples in spring 2013 and 35 samples in spring 2014 (Table 7). All samples were stored frozen at -20°C until further analysis.

A Continous Underwater Fish Egg Sampler (CUFES, Model C-100, Ocean Instruments Inc.) was used during daytime to collect the different taxa of mesozooplankton. The first objective of CUFES utilization, during PELGAS survey, was to estimate pilchards and anchovies eggs (Petitgas et al., 2009). CUFES samples were also filtered on 315 µm and the pump was operated at -3 m under the sea surface (ICES, 2007). Immediately after their sampling, copepods, fish eggs and decapod zoe were identified on board at lowest taxonomic level (see Table 9) with a Leica M3Z stereo microscope (x 65 to x100 magnifications). For abundant and large species, replicates were collected at each station. For the smallest or less abundant species (*e.g. Oithona* and *Acartia* spp), individuals were pooled and collected only with WP2 net. Finally, the number of organisms analyzed ranged from 40 to 5600 across 10 different taxa. Organisms were washed with distilled water and stored in Eppendorf tube at -20°C. In total, our sampling encompassed twelve different prey items available to forage fish in the Bay of Biscay.

Calorimetric analyses

At laboratory, energy density was estimated using a Parr® 1266 semi-micro oxygen bomb calorimeter, an adiabatic bomb-calorimetry in which gross energy was determined by measuring heat of combustion. Energy density was measured on dry samples after a 48-h freeze-drying period. They were converted to wet mass by taking into account water content (wet-weighted and dried-weighted before and after a 48h freeze-drying period). In the present study, energy density was expressed KJ/g of fresh mass. In complement, energy density estimates of mezosooplankton species or genus results were expressed in KJ/g of dry mass (see Annexe 2). All measures used in this study are means of technical replicates determination (deviation between two assays was <5%).

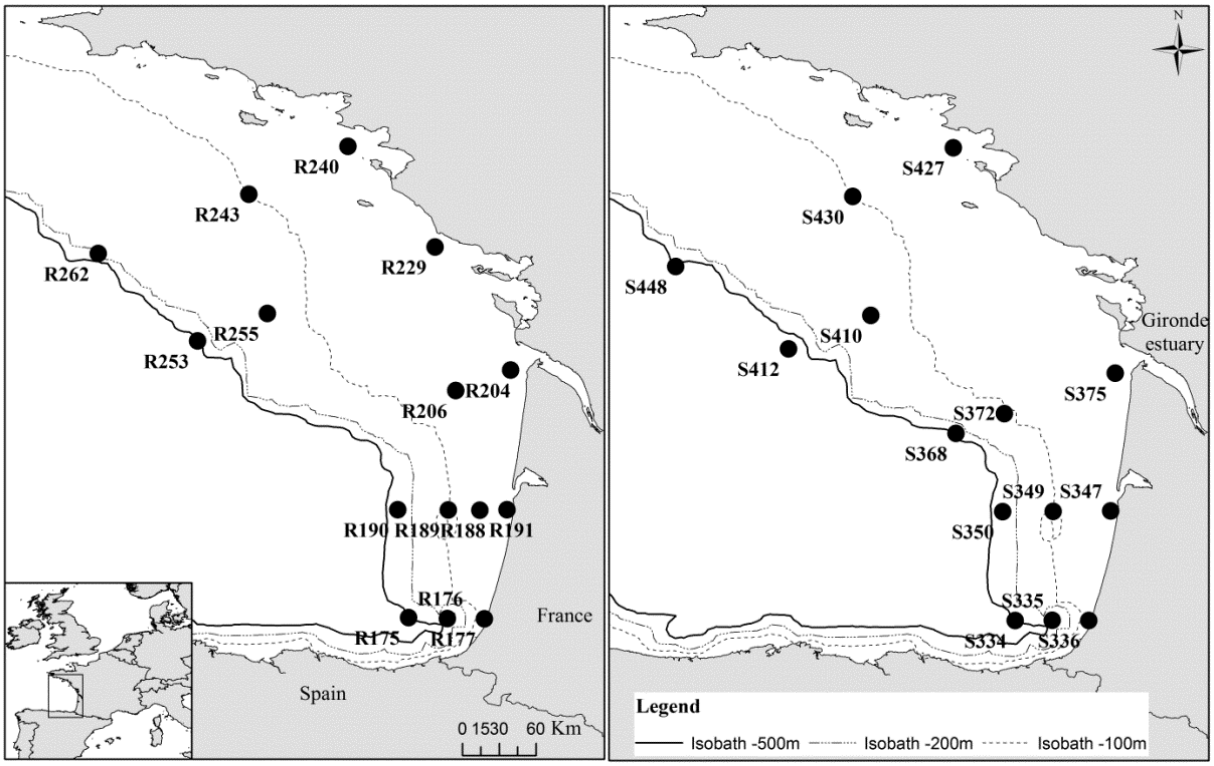


Figure 24: Map of the continental shelf of the Bay of Biscay showing sampling sites where size-classes of mesozooplankton were sampled in spring 2013 (on the left) and in spring 2014 (on the right).

Table 7: List of spring mesozooplankton size-classes (µm) available (✓) for each station in 2013 and 2014 sampled in the Bay of Biscay. Absence of certain class-sizes reveals a lack of material to accomplish analyzes or/and absence of organisms belonging to specified size-class.

	2013				2014			
Stations	200-1000	1000-2000	>2000	Stations	200-500	500-1000	1000-2000	>2000
R175	✓	✓		S334	✓	✓		
R176	✓	✓		S335	✓	✓	✓	
R177	✓	✓		S336	✓	✓		
R188	✓	✓		S347			✓	
R189	✓			S349	✓	✓	✓	✓
R190	✓	✓		S350	✓	✓	✓	
R191	✓			S368	✓	✓	✓	
R204	✓			S372	✓	✓	✓	✓
R206	✓			S375	✓			
R229	✓			S410		✓		
R240	✓			S412	✓	✓	✓	
R243	✓	✓	✓	S427	✓	✓		
R253	✓	✓	✓	S430	✓	✓	✓	
R255	✓	✓	✓	S448	✓	✓	✓	
R262	✓	✓	✓					

Data treatment

Statistical analyses were conducted with R v.3.1.2 (R Core Team, 2014). Parametric or non-parametric analyses were conducted to compare size-classes of mesozooplankton along latitudinal or longitudinal gradient and to compare energy density considering taxonomic description. Normality and homogeneity of variances were respectively checked using Shapiro-Wolks tests and Bartlett tests. Then, Kruskal – Wallis or ANOVA (followed by post-hoc Tukey tests) were applied for comparisons of more than two means in non-parametric or parametric conditions. Significantly level for statistical differences was considered at 10%.

To predict energy density of *C. helgolandicus* (the most abundant species) at unsampled locations, an ordinary kriging was performed (Wikle, 2003). The geodetic distance between pairs of locations where measurement were taken was computed and used for variogram estimation. We assumed an isotropic Matern covariance function of order $^3/_2$ (Juntunen et al., 2012). Model fitting was done via the software STAN v.2.5.0 (Stan Development Team, 2013) and predictions were done with R v.3.1.2 (R Core Team, 2014). 4 chains were initialized with random starting values, and run for 6 000 iterations with a warm-up of 1 000 iterations. Model convergence was assessed with the Gelman-Rubin-Brook diagnostics. Weakly informative priors (Stan Development Team, 2013) were used to help in parameter estimation given the small sample size. The latter feature motivated a Bayesian approach to avoid relying on asymptotic justifications, which are unlikely to hold in small sample analyses.

4. Results

4.1.Energy density by size-classes

Energy densities ranged from 0.74 to 1.26 KJ/g across all samples. Energy density means were close, around 1 KJ/g, for all studied size-classes (Table 8). In average, considering mean energy density during spring, no interannual differences have been detected (Figure 25). In the same way, no differences of mean energy density have been observed between North and South or coastal to continental slope stations, and both in 2013 and 2014. Considering separately each spring, no differences have been detected within size-classes across the Bay of Biscay (Figure 25). Energy density of 200-1000, 1000-2000 and greater than 2000 µm were evaluated respectively in spring 2013 from 0.23 to 2.10 KJ/g, from 0.01 to 2.11 KJ/g and from 0.49 to 1.73 KJ/g (see Supplemental Figure 29 and Supplemental Figure *30*). In 2014, energy density of 200-500, 500-1000, 1000-2000 and greater than 2000 µm were respectively ranged from 0.4 to 2.12, from 0.32 to 2.31, from 0.51 to 1.66 and from 0.57 to 0.91 KJ/g. According to latitudinal gradient, only one difference was observed in spring 2014 with 500-100 µm size-class (ANOVA-Tukey, p-value=0.01), (see Supplemental Figure 29 and Supplemental Figure 30).

Energy density within size-classes for each station revealed a strong heterogeneity (Figure 26). For a given station, the values of energy density can largely vary within size-classes. A maximum difference between two size-classes reached 1.82 KJ/g (*e.g.* 3.5 fold-change) and was recorded in spring 2014 at station S350 (spring 2014) between 500-1000 and 1000-2000µm size-classes. On the contrary, very close values can be observed for a given station as a minimum amplitude of 0.01 KJ/g observed in 1000-2000 and greater than 2000 µm size-classes at station R253 (spring 2013). No pattern in energy density of size-classes was detected across sampled stations, for instance smallest size-classes can both exhibit higher (*e.g.* R243, R253, S336 or S430) and or lower quality (*e.g.* R262, R190, S448 or S334) than other size-classes at the same station.

Table 8: Mean energy density (± SD, KJ/g) by size-classes for spring 2013, 2014 and compiling data of both springs studied. The number of stations was represented by "n". Energy density of [200-1000] µm size-classes (identified by ♠) was obtained combining energy density of [200-500] and [500-1000]µm size-classes of spring 2014.

	Spring 2013		Spring 2014		Mean Spring 2013/2014	
Size classes (µm)	mean ± SD	n	mean ± SD	n	mean ± SD	n
[200-500]	/	/	1.26 ± 0.53	12	/	/
[500-1000]	/	/	1.15 ± 0.56	12	/	/
[200-1000]	0.82 ± 0.47	16	1.20 ± 0.53♠	24♠	1.05 ± 0.54	28
[1000-2000]	1.06 ± 0.65	10	1.04 ± 0.43	9	1.05 ± 0.55	19
[>2000]	1.15 ± 0.51	4	0.74 ± 0.23	2	1.02 ± 0.46	6

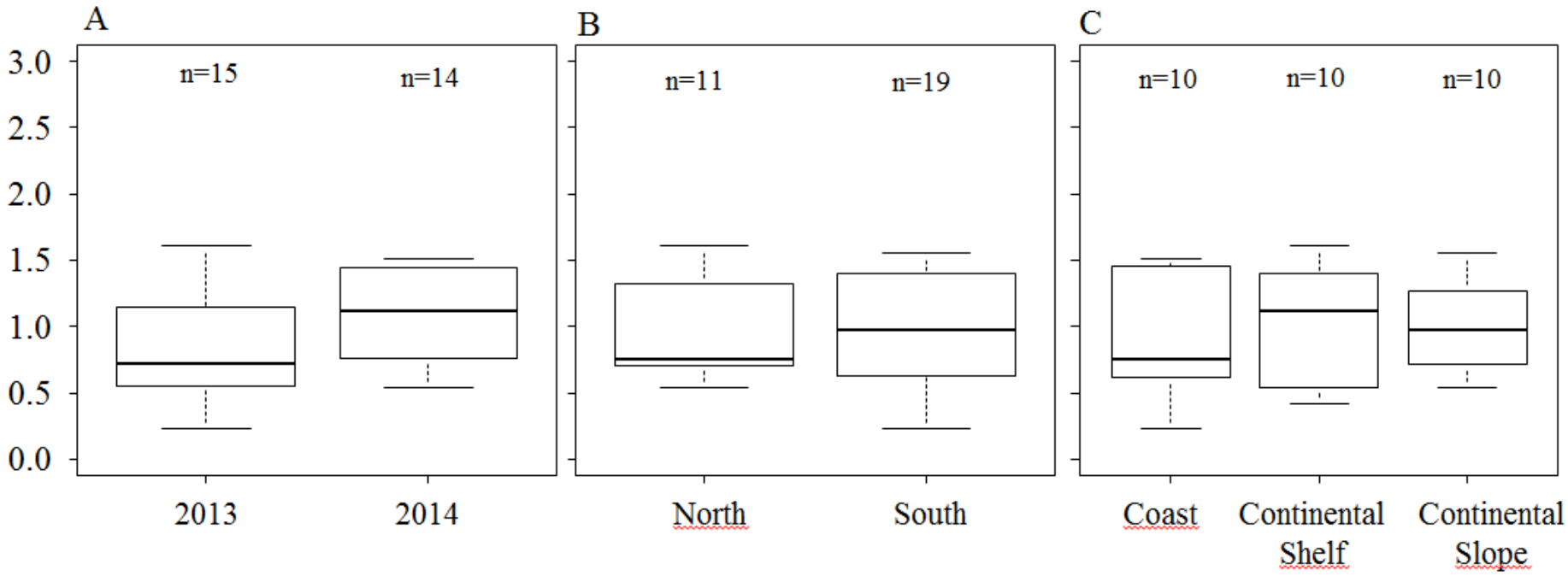
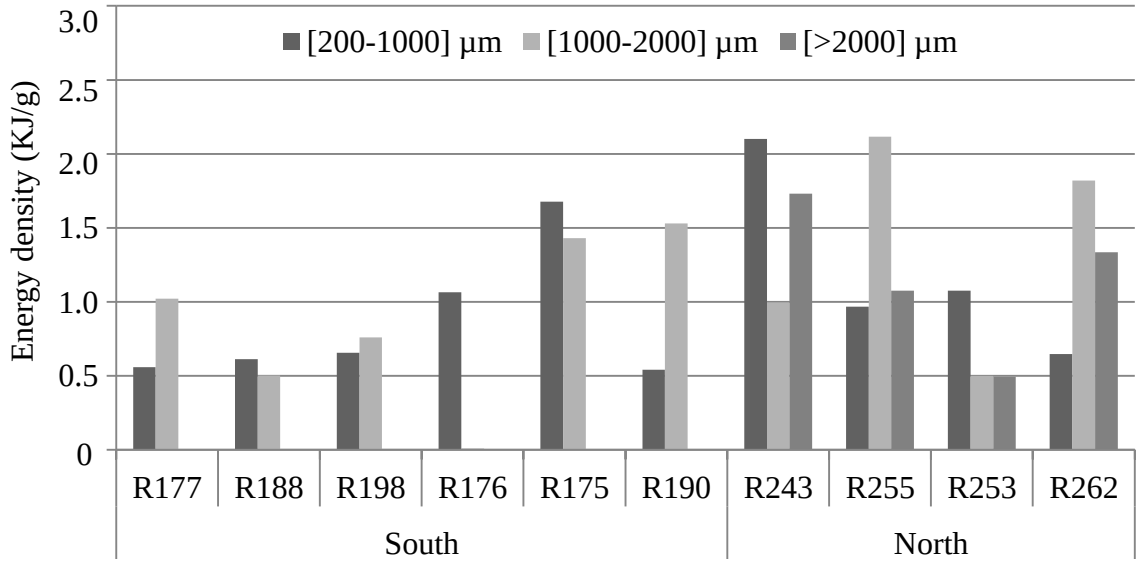


Figure 25 : Boxplot of mean energy density (KJ/g) of mesozooplankton community along three criteria: A: along temporal scale during spring 2013 versus during spring 2014, B: along longitudinal gradient and C: along latitudinal gradient with compiled data obtained from two springs of mesozooplankton sampling in the Bay of Biscay. The box and the line represent the lower quartile, median and upper quartile of the mean energy density by station (average of all size class represented at each station). Sampling size of each box is reported using "n=" indicated the number of stations considered. Details on energy density for each spring and for each size classes are presented in Supplemental Figure 29 *and Supplemental Figure* 30.

A



B

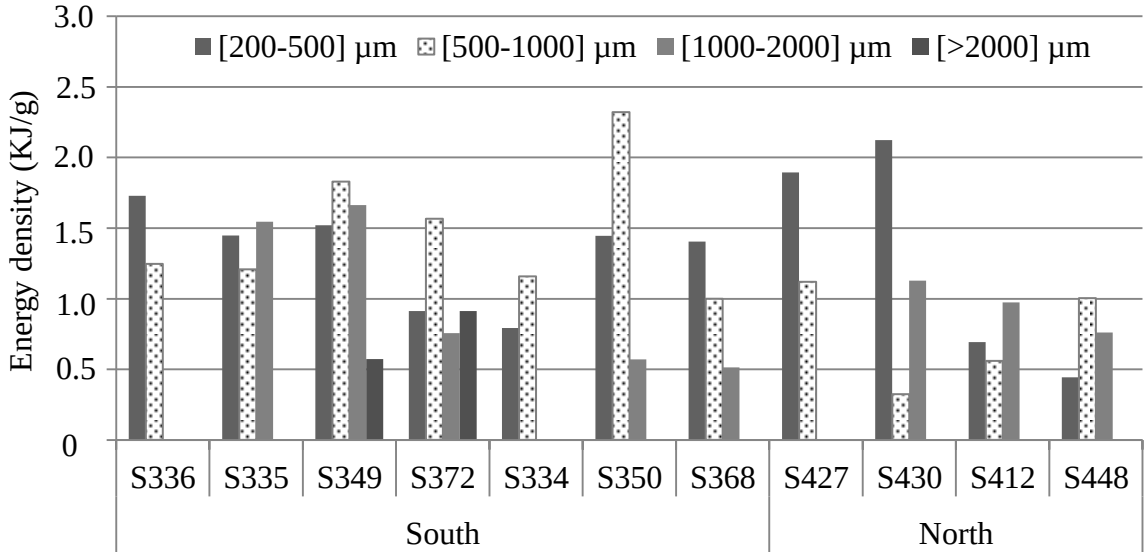


Figure 26: Histograms showing variations of energetic content of mesozooplankton among size-classes sampled at each station sampled at springtime 2013 (A) and 2014 (B) in the Bay of Biscay. Only stations where different size-classes of mesozooplankton community was represented here.

4.2.Energy density by taxonomic diversity

Energy density ranged from 0.5 to 6.7 KJ/g for copepods (minimum for *Temora longicornis*: 0.5 KJ/g and, maximum for *Calanus helgolandicus*: 6.7 KJ/g), from 0.8 to 4.4 KJ/g for anchovies eggs and 2.7 KJ/g for undetermined zoe (Table 9). No measure was obtained for *Acartia* spp. and *Oithona* spp., because analyzed samples were below the

detection threshold; individuals from these genus were too small to collect realistically high amount of material. Thus, it was considered that their gross energy contents were lower than the smallest gross energy measured, (*e.g.* < 0.5 KJ/g). Across all organisms, average energy density in spring was 2.6 ± 1.3 KJ/g (Figure 27). Without consideration of items with less than two biological replicates (*e.g.* decapods zoe, *P. elongatus*, *A. patersoni*), *a posteriori* comparisons revealed also one significant difference between *T. longicornis* and *C. helgolandicus* (Tuckey-HSD, p-adj=0.051). The highest amplitudes of variation were recorded for *C. helgolandicus* from 0.68 to 6.74 KJ/g and for *L. wollastoni* from 1.28 to 4.87 KJ/g.

A clear spatial pattern of energy density was highlighted for C. *helgolandicus* (Figure 28): energy density was higher from coastline to the middle part of the continental shelf (~ isobath -50 m) of the Bay of Biscay (between 3.5 and 4.5 KJ/g). The mouth of the Gironde estuary seemed to support the maximum of energy density of *C. helgolandicus* (4.5 KJ/g). In contrast, *C. helgolandicus* from the central part of the continental slope and form the north presented a lower (two twice less) energy density evolving around 2.5 KJ/g.

Table 9: Mean energy density (± SD), minima and maxima of gross energy content expressed in KJ/^{1} of twelve planktonic groups sampled, associated with number of replicates ($N_{replicates}$) and total number of organisms ($N_{organisms}$), in the Bay of Biscay at springtime. Taxonomic presentation was established following (www.copepodes.obs-banyuls.fr/en). Measures on Acartia and Oithona genus (♠) are presumed to be smaller than the smaller values recorded (see results).

	Order	Super family	Family	Genus and/or species	Mean ± SD	minima	maxima	$N_{replicates}$	$N_{organisms}$
Copepods	Calanoida	Diaptomoidea	Centropagidae	*Centropages typicus*	2.2 ± 1.2	0.7	5.0	13	1 690
	Calanoida	Diaptomoidea	Pontellidae	*Anomalocera patersoni*	1.50			1	40
	Calanoida	Diaptomoidea	Temoridae	*Temora longicornis*	1.1 ± 0.7	0.5	1.9	5	1 250
	Calanoida	Calanoidea	Calanidae	*Calanus helgolandicus*	3.1 ± 1.3	0.7	6.7	70	5 600
	Calanoida	Diaptomoidea	Acartiidae	*Acartia* spp.	<0.5♠				600
	Calanoida	Diaptomoidea	Pontellidae	*Labidocera wollastoni*	2.87± 1.2	1.3	4.9	7	560
	Calanoida	Clausocalanoidea	Clausocalanoidae	*Pseudocalanus elongatus*	3.0	2.7	3.3	2	200
	Calanoida		Metridinidae	*Metridia* spp.	2.0 ± 1.3	0.7	3.3	3	390
	Calanoida		Metridinidae	*Pleuromamma* spp.	1.1 ± 0.1	1.0	1.2	3	210
	Calanoida	Cyclopoida	Oithonidae	*Oithona* spp.	<0.5♠				800
Fish	Clupeidae		Engraulidae	*Engraulis encrasicolus* eggs	1.8 ± 1.2	0.8	4.4	13	6 500
Crabs	Decapoda	NA	NA	Undetermined zoe	2.4	2.2	2.6	2	200

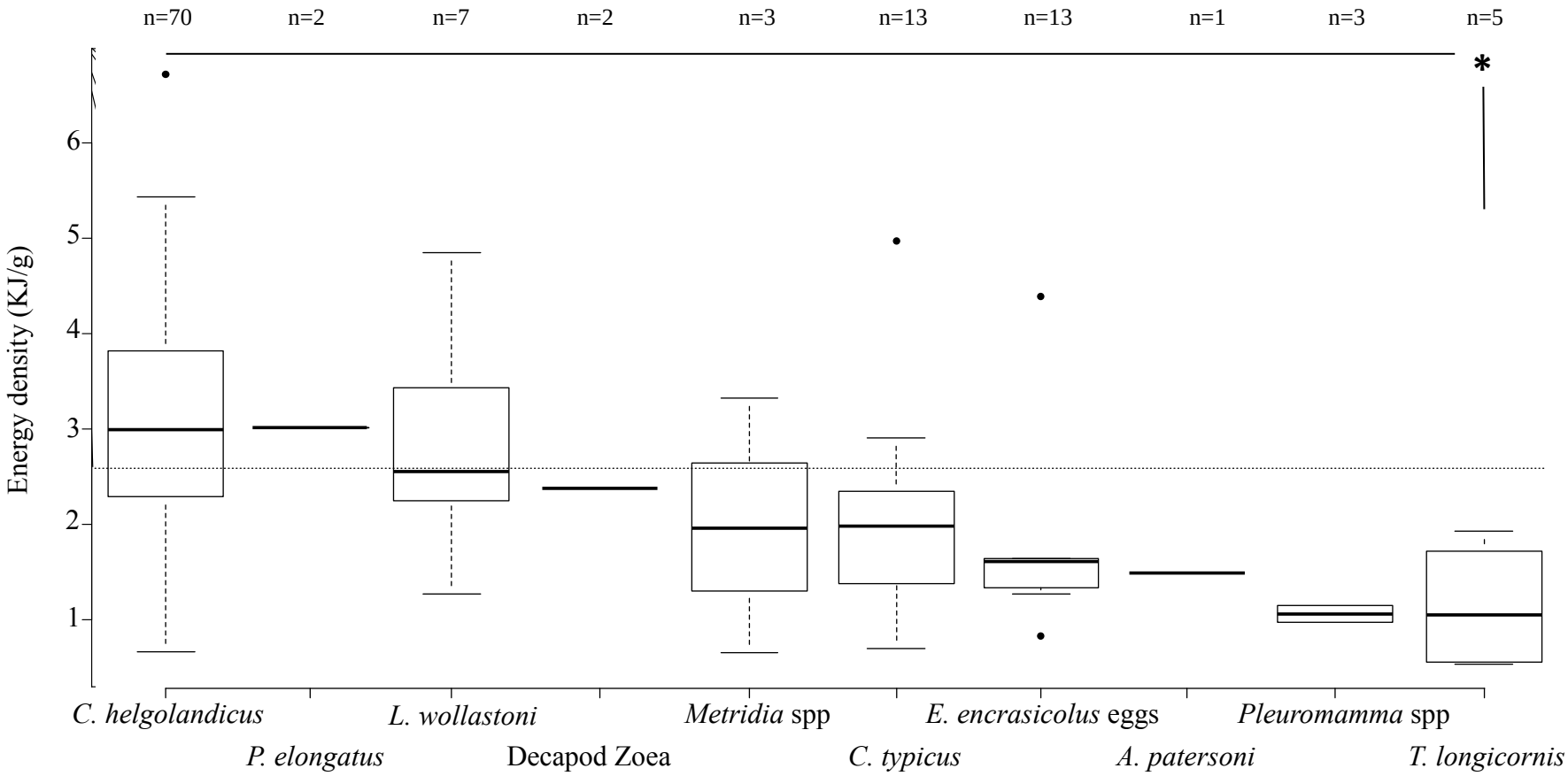


Figure 27: Boxplot of gross energy estimates of several organisms in the Bay of Biscay at springtime. The box and the line represent the lower quartile, median and upper quartile. The dotted line represents the mean energy density (2.60 ± 1.32 KJ/g) content considering all measures. Outliers are represented by black circle. Asterisk represented significant difference (Tuckey-HSD, p-value= 0.05). The number of replicates for each species is reported using "n=".

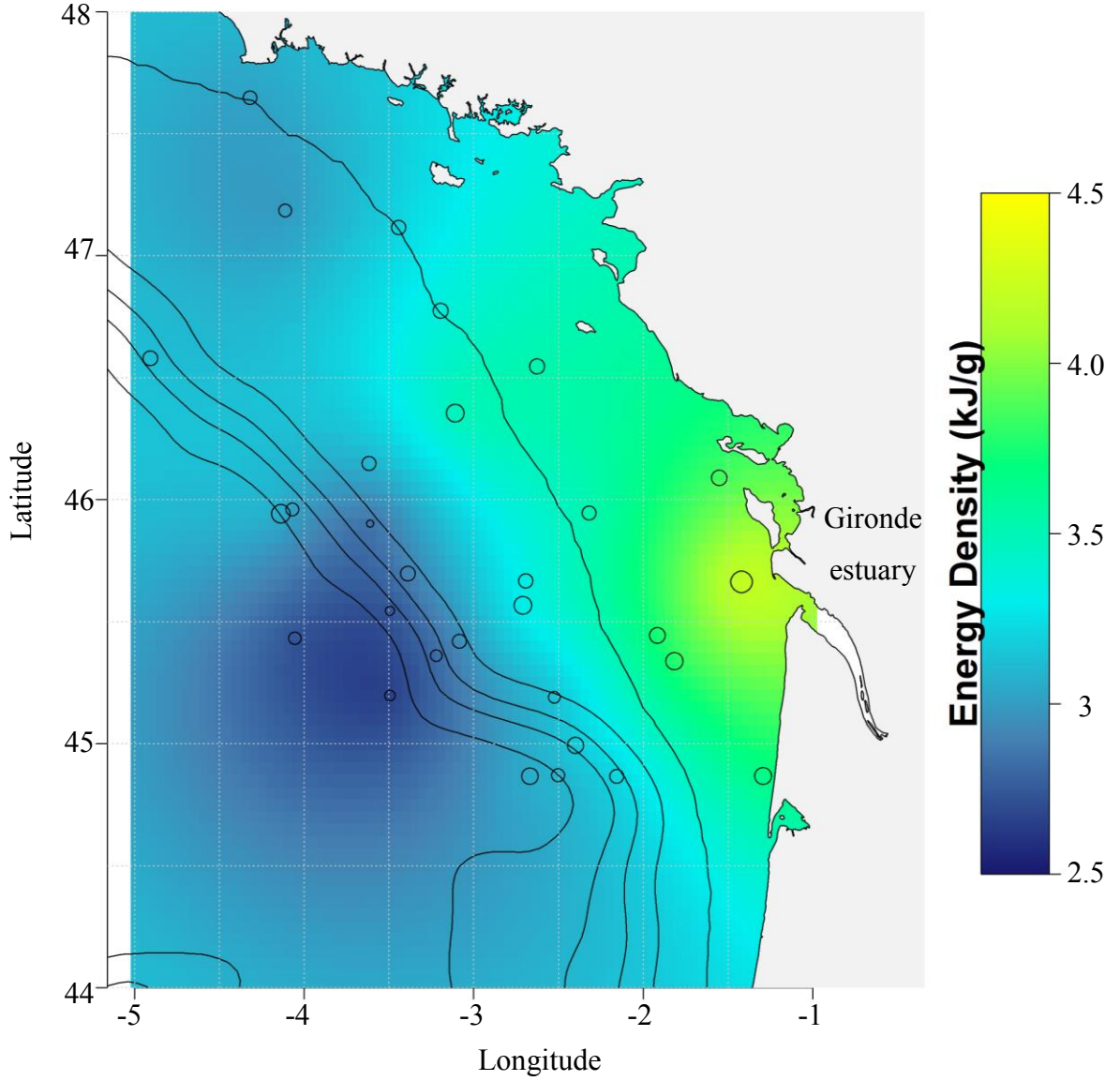


Figure 28: Prediction map of spring energy density (KJ/g) of C. helgolandicus sampled in the Bay of Biscay. Sampling stations are represented by black circle which are in a size proportional to the energy density measured.

5. Discussion

5.1.Framework establishment

To date, previous studies on mesozooplankton quality focused only on *Calanus* species. Our study is the first to investigate mesozooplankton quality at large taxonomic and size scales in Bay of Biscay, an area of strong interest for European fisheries. The present study showed broad variation in quality (e.g energy content) within mesozooplanktonic

resources in the Bay of Biscay. Energy density was variable among sizes, species and areas. Thus, at springtime, some geographical areas or some species seems to be more profitable than others. The description of mesozooplankton energy density considering size-classes or taxonomy provided different lights on mesozooplankton profitability. Energy density of mesozooplankton defined by size-classes seems to be irrelevant to characterize the profitability of these organisms to their predators, whereas mesozooplantkon species cannot be considered as interchangeable to satisfy energy requirements of forage fish.

Sampling mesozooplankton at species level and direct calorimetric analysis are time-consuming which made obtaining a large collection of samples difficult over a realistic period of time. Thus, our 'taxonomic sampling' did not cover all the taxonomic diversity of the spring mesozooplankton community in the Bay of Biscay (Albaina and Irigoien, 2007; Valdés et al., 2007). Moreover, most copepods realize diel vertical migration for feeding on phytoplankton from the photic layer (Hays, 2003), suggesting a potential difference of species composition between night and day, even if size-classes are in the same range.

Mesozooplankton and particularly copepods are used as climatic proxy (Beaugrand, 2004; Chaalali et al., 2013b) in relation with their short life cycle involving an high metabolism (Allan, 1976) and possibly with rapid changes of their energetic status. Size-classes explorations were applied only on two years invalidated any strong generalization. Moreover, the distinction between size-classes using sieve is not fully relevant as organism's orientation against the sieve is variable but the use of size-classes to characterize prey is widespread in trophic ecology. In addition, seasonal variation of density energy exits (Hagen and Auel, 2001), our results documented only the springtime.

5.2.Energetic quality of mesozooplankton in the Bay of Biscay

Energy density of mesozooplankton in the Bay of Biscay ranges between energy density of jellyfish (Doyle et al., 2007) and squid or lean fish (<4 KJ/g) (Doyle et al. 2007); (Van Pelt et al., 1997); Spitz et al., 2010). Thus, the mesozooplanktonic compartment in the Bay of Biscay can be described as low-quality resources (< 4 KJ/g) if we consider energy density based on size-classes or moderate-quality resources ([4-6] KJ/g) if we consider the most energetic copepods *C. helgolandicus* (Spitz et al. 2010).

Energy density of copepods seems to be higher than euphausiids, amphipods, isopods, cirripeds or cladocerans, other classic organisms of the mesozooplanktonic community in temperate areas (Harris, 2000). However, energy density of copepods studied at specific level

has been mainly investigated on Artic or cold species (*e.g. Calanus glacialis, C. hyperboreus* or *C. finmarchicus),* such species have very different metabolic activities (Davies et al., 2012; Michaud and Taggart, 2007).

One limitation for further comparison with previous energy density studies is that units to express energy density are heterogeneous. Commonly, the energy density should be expressed in fresh weight because predators consume fresh prey, but some previous studies used only dry-weight that undermine their relevance in bioenergetics studies (Davies et al., 2012; Harris, 2000; McKinstry et al., 2013; Michaud and Taggart, 2007; Yun et al., 2014).

5.3.Life cycle of mesozooplanktonic organisms and energy density

Feeding activities, reproduction, respiration and growth are processes consuming energy (Harris, 2000). Elemental composition of energy in mesozooplankton refers to proteins, lipids, and carbohydrates and consequently in carbon, nitrogen, hydrogen, oxygen, phosphorus and sulfur intake. Stored lipids can inform on life cycle of pelagic organisms. Thus, different lipid classes can reflect different feeding strategies (Sargent et al., 1981). For example, the contribution of different microalgae to lipids composition in mesozooplankton can be estimated with lipids typically native of diatoms or dinoflagellates (Lee et al., 1971; Lee et al., 2006; Zlatanos and Laskaridis, 2007).

Lipid storage was widely studied on copepods with diapausing step in their life cycle (Lee et al., 2006). More generally, lipid-rich taxa present always a starvation time in their life cycle. For example, organisms found at high latitudes contain more lipids reserves involving an adaptation to longer period of food shortage (Mauchline, 1998). Our results highlight differences in energy density of copepod species which can be related to their life cycle features (Table 10). *C. helgolandicus*, *L. wollastoni* and *P. elongatus* appeared to be the richest species (Figure 27). These species are large species suggesting a proportion of storage volume more important compared to other species. However, size can be strictly used as a proxy of quality in mesozooplankton as suggested by our results on size classes or on *A. patersoni* and *Pleuromamma* spp. This latter genus was constituted of large copepods which showed one of the lowest energy density in copepods. Species of this genus are founded in stomach content of myctophids, a component of the deep scattering layer (Pusch et al., 2004). *Pleuromamma* spp. seems to be the deeper copepods of our sampling, deep mesozooplankton could be less energetic. Recently, Zarubin et al. (2014) showed that lipid content differed face

to ranges of depth on four copepods species sampled in the Artic, Mediterranean Sea and Red Sea. These authors suggested that predator avoidance or/and buoyancy control may cause this relation with depth. The vertical dimension can also provide another source of variability. *A. patersoni* was the largest species of our sampling but have a low energy density. *A. patersoni* was possibly the most carnivorous species suggesting other metabolic processes in lipids storage compared to herbivorous and omnivorous species. *T. longicornis* appears to be one of the poorest species. This species cannot accumulate extensive energy because of its rapid metabolic and functional responses to food limitation (Niehoff et al., 2015). In experimental conditions, *T. longicornis* exhibits a rapid loss of lipids compared to *P. elongatus* (Evjemo et al., 2008; Martynova et al., 2009). Moreover, *Acartia* spp., *T. longicornis, C. typicus* present high metabolic rates implicating a limited lipid accumulation and in some cases (when unflavored conditions appear) resting eggs (Arts et al., 2009).

The breeding season of organisms could also impact the observed patterns of energy density among copepods species. Despites a short life-cycle due to their strong metabolic activity, it is possible that breeding cycles are synchronous among copepods species but could be related to ecological niches. However, we can suppose that spring time correspond to the optimum conditions for most of the species, involving that energy storage is at yearly maximum (Michaud and Taggart, 2007).

Our results showed a stronger variability of energy density among size-classes of mesozooplankton which probably reflect diverse taxonomic assemblage through each size class. The spring mesozooplankton community in the Bay of Biscay is well known for its size structuration with smaller organisms at the coast and larger organisms in the continental shelf (Vandromme et al., 2014), suggesting longitudinal variation of the taxonomic composition. Thus, we can conclude that the best way to study energy density of mesozooplankton is to prospect the specific composition and not to investigate directly energy density by size-classes.

5.4. Application and implications for fish population dynamics

Energy flux in animals depends on the relationships between environmental conditions (*e.g.* temperature), food consumption (*e.g.* abundance) and biologic factors (*e.g.* metabolic processes to reproduction) (Lambert et al., 2003). Bioenergetic models consider three compartments (food reserve compartment and two expenditures compartment allocated to

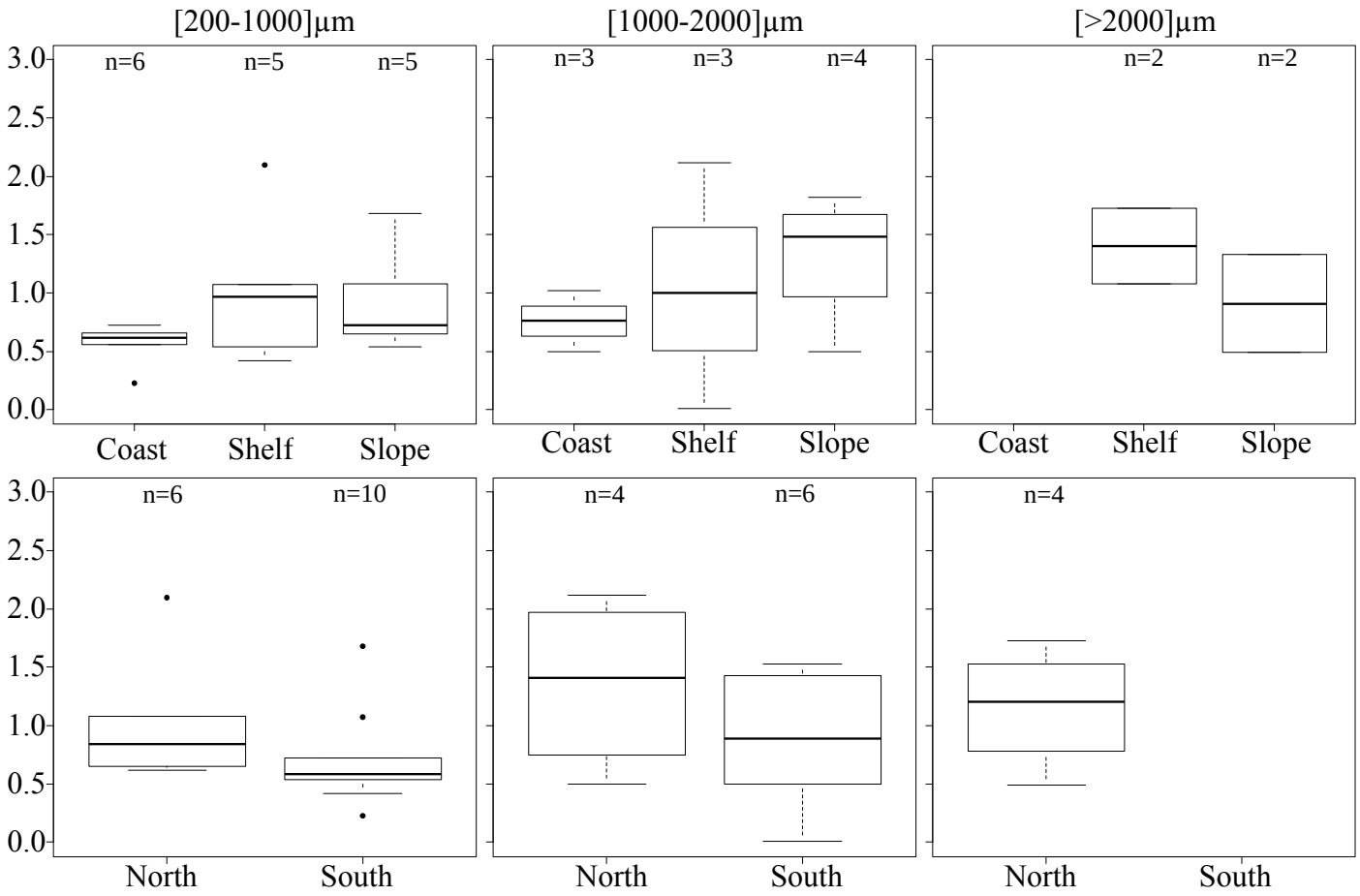
structural growth and to maturity or reproduction growth) explain population dynamics (Brandt and Hartman, 1993). Energy density can be obtain using direct measures (our study), by establishment of the proximate composition, or using calculations from the percentage of the organic constituents from carbon called the 'calorimetric equivalent' (Huret et al., (submitted for publication)). Existing models on fish population dynamics in the Bay of Biscay used mesozooplankton as a homogenous compartment in terms of energy density. Mesozooplanktivorous species like pilchards and anchovies will be mechanically constrained (Bachiller and Irigoien, 2013) by the intrinsic quality of their prey at the local scale. Variations in mesozooplankton biomass fail to explain alone the recruitment variability of anchovies in the Bay of Biscay (Irigoien et al., 2009). Our hypothesis is the nutritional quality of plankton contribute to recruitment efficiency. Indeed, mesozooplankton is composed by organisms with low mobility and whose life cycle is closely related to their habitat. Thus, local variation of their profitability appears to be variable in the heterogeneous Bay of Biscay' ecosystem. On the hand, forage fish, such as anchovies, are under mechanical constraints through filter of size (Bachiller and Irigoien, 2013) and through their spatial behavior linked to their spawning in spring (Politikos et al., 2015). These pelagic consumers depend also on the local profitability of mesozooplankton. Thus, if mesozooplanktonic organisms are abundant and profitable, best conditions are encountered by planktivorous consumers. However, if mesozooplanktonic organisms are present in low profitability, even if they are abundant, negative impact on fish can occurs and finally on their fitness. Indeed, low reserves may be made corresponding to less energy to immediate swimming activity, to foraging production and to the quality of gonad production and maturation with possibly lesser quality gamets.

In conclusion, in the Bay of Biscay, the profitability of the mesozooplankton (through their energy density) could be a limiting factor to fish recruitment and thus could explain interannual variability of stocks. Furthermore, variability of trophic habitat could be explaining, at annual scale, temporal variations of spawning habitat (early versus late spawning). Recently, (Politikos et al., 2015) suggested that the spawning spring spatial pattern of anchovies in the Bay of Biscay "is a result of the general southward movement of the population, as well as the associated better bioenergetic conditions as compared to the individuals remaining in the north". This observation supports the potential role of profitability of mesozooplankton in the Bay of Biscay.

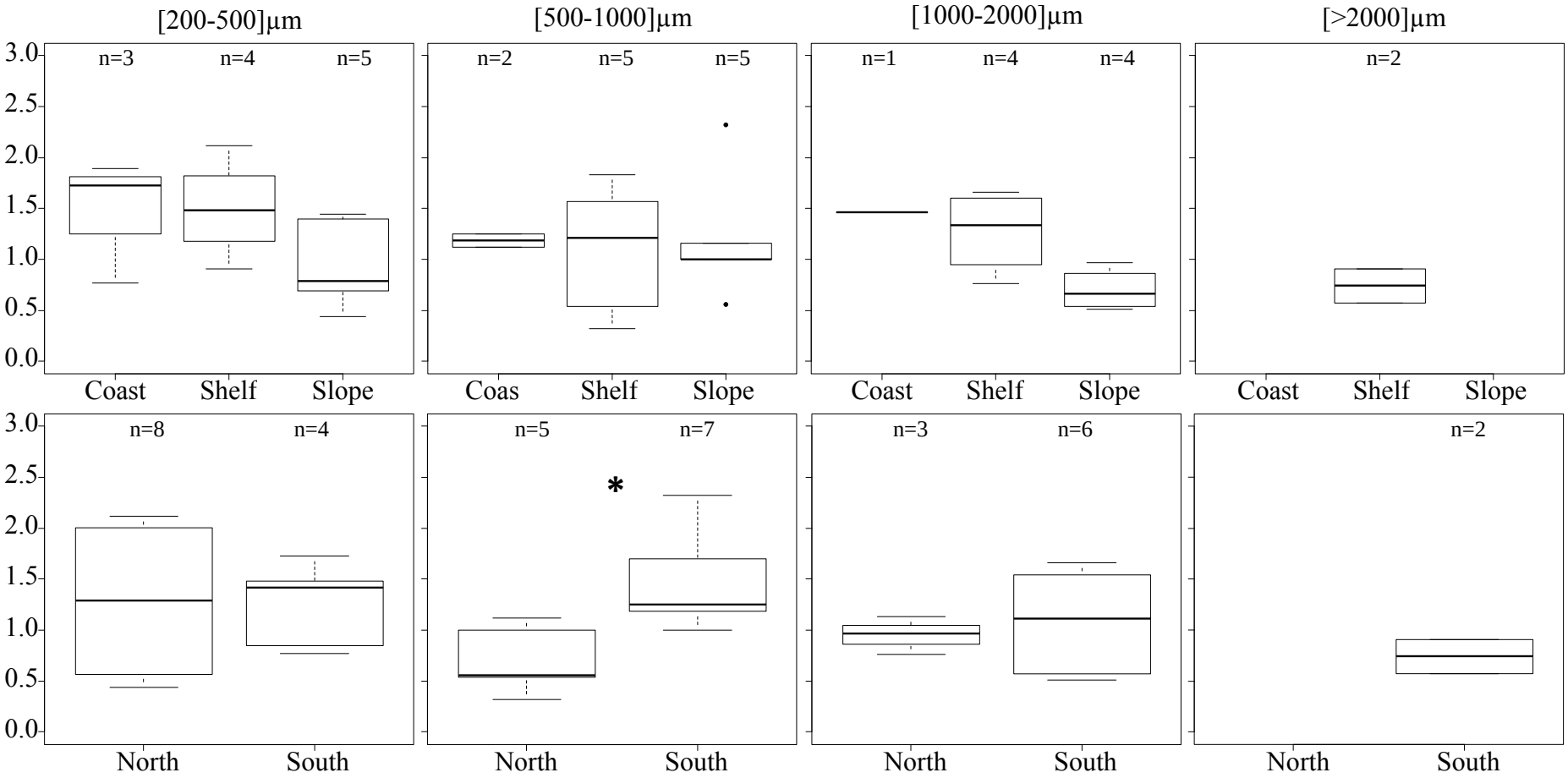
Table 10: Some ecological observations relative to the presence of quiescent or resting eggs, the diet feeding, the spatial distribution and the length of adults along different copepods (species or genus). Length adults were established using observations of (Rose, 1933) [23] including measures on both on males and females.

	Dormancy / Resting Eggs	Diet feeding	Spatial distribution	Length adults (mm) [11]
Acartia spp.	✓ [11, 12]	Herbivorous [1] Omnivorous [6]	Coastal / Neritic [13]	0.8 – 1.2
Oithona spp.		Carnivorous, herbivorous, omnivorous [22] detritivorous [4]	Coastal Neritic or Oceanic [12, 13, 18]	0.4 – 1.0
Centropages typicus	✓ [2]	Very omnivorous [3]	Coastal / Neritic [12, 14]	1.4 – 2.0
Anomalocera patersonii	✓ [15]	Carnivorous [6], omnivorous [16]	Neritic/Oceanic	3.0 – 4.1
Calanus helgolandicus	✓ [18]	Essentially herbivorous [3, 17]	Oceanic/Neritic [1, 17]	2.8 – 3.0
Labidocera wollastoni	✓ [2]	Very omnivorous [3]	Oceanic [1]	2.2 – 2.4
Pseudocalanus elongatus		Herbivorous [19]	Neritic-Oceanic [1, 5]	1.2 – 1.6
Metridia spp.		Omnivorous [21]	Neritic [20]	2.3 – 3.3
Pleuromamma spp.		Omnivorous [6]	Neritic [20]	2.2 – 4.3
Temora longicornis	✓ [2, 8, 9]	Very omnivorous [1], Opportunist [7]	Coastal [10]	1.0 1.3

References: [1]:(Sautour and Castel, 1993), [2]:(Lindley, 1986; Lindley, 1990), [3]:(Arnaud et al., 1980), [4] :(Gonzalez and Smetacek, 1994), [5]:(Kovalev et al., 2006), [6]: (Kouwenberg, 1994), [7]:(Niehoff et al., 2015), [8]:(Glippa et al., 2011), [9]:(Martynova et al., 2009), [10]:(Seuront and Lagadeuc, 2001),[11]:(Katajisto et al., 1998), [12]:(Uye, 1985), [13]:(Valdés and Moral, 1998), [14]:(Gaudy, 1984), [15]:(Ianora and Santella, 1991; Romano et al., 1996), [16]:(Kerambrun and Champalbert, 1995), [17]:(Bonnet et al., 2005), [18]:(Irigoien et al., 2000), [19]:(Breteler et al., 1995), [20]:(Albaina and Irigoien, 2007), [21]:(Graeve et al., 1994), [22]:(Castellani et al., 2005), [23]:((Rose, 1933).



*Supplemental Figure 29: Boxplot of energy density (*KJ/g) *along three size-classes ([200-1000], [1000-2000] and [>2000] µm) of mesozooplankton sampling in spring 2013 in the Bay of Biscay. The box and the line represent the lower quartile, median and upper quartile. Outliers are represented by black circle. Any significant differences were found following latitudinal or longitudinal gradient. Sampling size of each box is reported using "n=" in reference to Table 1.*



Supplemental Figure 30: Boxplot of energy density (KJ/) along three size-classes ([200-500], ([500-1000], [1000-2000] and [>2000] µm) of mesozooplankton sampling in spring 2014 in the Bay of Biscay. The box and the line represent the lower quartile, median and upper quartile. Outliers are represented by black circle. Significant difference was represented with asterix (ANOVA with post-hoc Tukey HSD, p-value= 0.01). Sampling size of each box is reported using "n=" in reference to Table 1.

Acknowledgements

Authors are very grateful to the entire PELGAS team of R/V "Thalassa". Special thanks to P. Bourriau and M. Huret for their help to sampling. This research was supported through a PhD grant for A. Dessier from the Conseil Régional de Poitou-Charentes and by the European project REPRODUCE (Era Net-Marifish, FP7).

Conclusion

Dans cette première partie, s'attachant à décrire l'habitat alimentaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus*, la ressource alimentaire a été décrite au travers de différentes caractéristiques : sa diversité taxinomique, son abondance et sa densité énergétique.

Au-delà de la variabilité des processus abiotiques agissant dans le Golfe de Gascogne au printemps (forte structuration côte – large dirigée par les apports continentaux de la Gironde et de l'Adour et forte variabilité interannuelle), ces deux chapitres nous ont permis:

✓ **d'identifier une certaine stabilité de la composition taxinomique associée à une stabilité de la répartition des classes de taille rencontrées de la ressource alimentaire sur une décennie entre les printemps 2003 et 2013**. Aucun nouveau genre de mésozooplancton n'a été répertorié dans la communauté mésozooplanctonique au printemps. De plus, aucun assemblage typiquement associé à la côte, au plateau ou au talus continental n'apparaît.

✓ **d'identifier un changement majeur dans l'abondance de la communauté mésozooplanctonique totale survenu entre le printemps 2006 et 2007**

Quelles implications pour le régime alimentaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* ?

Grâce aux résultats acquis, il apparaît que sur la décennie passée, la communauté mésozooplanctonique printanière a montré une certaine « répétabilité » dans sa diversité taxinomique et son abondance, et finalement dans sa structure, bien qu'elle soit soumise à une variation spatiale et temporelle inhérente au système, sous influence des panaches de la Gironde et de l'Adour. A priori, c'est-à-dire depuis l'observation simple des données, l'oscillation de l'abondance de la communauté ne peut être reliée à aucun décrochage (positif ou négatif) des stocks de l'une ou l'autre des deux espèces de petits pélagiques. Bien qu'elle ne soit pas statistiquement testée, cette relative « répétabilité » suggère que ***la***

ressource trophique mésozooplanctonique printanière, ainsi décrite, n'expliquerait pas les variations des stocks de **S. pilchardus** et d'**E. encrasicolus**. *Le déclin du stock d'anchois commence en 2003, ce qui correspond au début de notre suivi. Durant ce suivi, et grâce aux mesures de gestion, le stock d'anchois est redevenu croissant alors même qu'entre les printemps 2006 et 2007, les abondances totales de mésozooplancton ont diminué ce qui n'a semble-t-il pas affecté le stock.*

Cette supposition forte est en accord avec le travail mené par Irigoien et al. (2009) *qui conclut que les biomasses du mésozooplancton au printemps sont anti-corrélées au recrutement de l'anchois entre 1998 et 2006. Cependant, ces deux ensembles de résultats sont à considérer avec prudence car la vision printanière ne représente qu'une image partielle d'un cycle au minimum annuel. Comme le suggère* Irigoien et al. (2009)*, les fortes abondances de mésozooplancton au printemps pourraient attirer d'autres espèces de poissons zooplanctonophages. En effet, le Golfe de Gascogne est défini comme une zone de nourricerie de nombreux poissons* (Parrish et al., 1989; Silva et al., 2008). *Ces derniers pourraient limiter les succès de recrutement en exerçant une prédation sur les œufs et les larves* S. pilchardus *et d'*E.encrasicolus *au printemps. Plus récemment,* Bachiller et al. (2015) *ont d'ailleurs estimé ont estimé jusqu'à 33% la mortalité des œufs d'anchois liée à l'activité alimentaire de la sardine. (au printemps années 2008 et 2009 dans le Golfe de Gascogne) serait liée à la seule activité alimentaire de* S. pilchardus. *De plus, grâce à des analyses génétiques, la présence d'ADN d'*E. encrasicolus *a été répertoriée dans les estomacs de* S. pilchardus*, de sprats et dans 32 autres taxons de macrozooplancton dans le Golfe de Gascogne* (Albaina et al., 2015a). *Ces auteurs ont cependant estimé que la prédation du macrozooplancton sur les œufs d'anchois était négligeable puisque représentant moins de 4% de la mortalité* (Albaina et al., 2015b). *L'hypothèse d'un contrôle trophique n'est donc pas à exclure mais à considérer, peut-être, au travers du cannibalisme. A l'avenir, ce contrôle trophique devra davantage s'attacher à décrire les séries temporelles de l'ichtyoplancton dans le Golfe de Gascogne.*

Cependant, cette proposition de relative « répétabilité » de la ressource alimentaire pour l'ensemble des poissons zooplanctonophages (dont *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus*) est à nuancer car le système reste sous l'emprise d'activités anthropiques. En effet, dans le cadre de cette thèse des échantillons de mésozooplancton, récoltés lors de la campagne automnale EVHOE de 2014, ont relevé la présence (à une seule station) d'une nouvelle espèce démersale de copépode : *Pseudodiaptomus marinus* (Sato 1913) à la pointe Nord de l'île de Ré. La présence de femelles ovigères suggèrent une population en cours de

reproduction. Répertoriée pour la première fois à l'automne 2011 dans la section aval de l'estuaire de la Gironde puis dans la zone amont de cet estuaire et dans le bassin d'Arcachon dès 2012 (Sautour B., communication personnelle), cette espèce a également été identifiée pour la première fois à l'échelle de l'Atlantique Nord en janvier 2010 sur côtes de la Mer du Nord (Brylinsky et al., 2012). *P. marinus* étant originaire de l'océan Pacifique Nord-Ouest (Brylinsky et al., 2012), le couloir d'invasion privilégié, pour expliquer son arrivée, serait celui des eaux de ballast puisqu'il s'agit d'une introduction trans-océanique. Le possible caractère invasif de cette espèce pourrait conduire à des modifications majeures au sein de la communauté mésozooplanctonique (*e.g.* compétition pour la ressource) mais aussi pour les organismes zooplanctonophages puisqu'il s'agit d'une ressource qui, pour le moment, s'ajoute aux autres, de taille relativement moyenne (1,7 mm) et s'étant a priori acclimatée aux zones côtières. Bien qu'il ne s'agisse là que d'une seule espèce, son abondance dans l'estuaire de la Gironde a déjà atteint les 30% (Sautour B., communication personnelle). Sa présence sur les côtes du Golfe de Gascogne pourrait modifier l'équilibre des classes de taille et des abondances de la communauté mésozooplanctonique côtière et générer des contraintes ou des avantages pour le régime alimentaire des prédateurs zooplanctonophages (bien que sa présence ne soit pas (encore) signalée au printemps).

✓ **de montrer que le compartiment mésozooplanctonique est contrôlé majoritairement au printemps par le facteur trophique**. En effet, les organismes mésozooplanctoniques, au printemps semblent utiliser le microphytoplancton comme source de nourriture privilégiée.

Quelles implications pour le régime alimentaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus*?

Au-delà du fait que ce résultat soit concordant avec de précédents travaux de modélisation réalisées à partir de données issues du Golfe de Gascogne (Daewel et al., 2014; Lassalle et al., 2014)*, c'est ici la notion de cascade trophique que ce résultat met en avant. Bien que la théorie du fonctionnement trophique en cascade* (Carpenter et al., 1985) *soit controversée principalement parce qu'elle propose une vision linéaire des relations trophiques et sans impliquer de prédation intraguilde (représentation en réseaux et non plus en chaîne), ce résultat montre que, pour comprendre la dynamique de population d'un prédateur, il faut avoir des connaissances sur celle de ses proies. A priori, l'observation des cartes d'interpolation des classes de taille de la biomasse de chlorophylle a, proxy de la*

communauté phytoplanctonique, ne met pas en évidence de concordances avec l'évolution temporelle des stocks de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus dans le Golfe de Gascogne (ce qui restera à démontrer statistiquement). Il est possible que la biomasse par classe de taille de chlorophylle a ne soit pas le meilleur descripteur de la communauté phytoplanctonique si l'objectif est de la relier aux stocks de ces deux poissons.*

✓ **de déterminer que la qualité énergétique de la ressource est hétérogène** selon que l'on considère une description taxinomique ou par classe de taille de la ressource.

Quelles implications pour le régime alimentaire de de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus?*

Selon la densité énergétique de proie ingérée, le rendement énergétique de la prédation est plus ou moins important. Au printemps, dans le Golfe de Gascogne et, compte tenu des observations précédentes, on peut supposer que le coût investi pour la capture du mésozooplancton est relativement constant mais que le bénéfice peut varier en fonction de la qualité du mésozooplancton ingéré (densité énergétique et digestibilité). Dans notre contexte, la qualité de la ressource alimentaire apparaît variable taxinomiquement et spatialement. S. pilchardus *et* E. encrasicolus *sont contraints par la qualité de cette ressource. Ainsi, le bénéfice énergétique de l'alimentation de ces deux espèces pourrait varier dans le temps et dans l'espace indépendamment de la biomasse ingérée.*
En conclusion, outre la biomasse disponible (autrement dit: même avec des biomasses de mésozooplancton non limitante), la qualité énergétique du mésozooplancton pourrait être un des facteurs agissant localement sur l'état nutritionnel, et sur le recrutement, de S. pilchardus et d'E. encrasicolus.

Pour conclure, l'habitat alimentaire printanier de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* considéré à méso-échelle apparaît **comme hétérogène : la profitabilité de l'habitat est varié selon les zones spatiales considérées.** Il existe des zones plus profitables (la côte) que d'autres (le talus continental) en fonction de la combinaison de plusieurs paramètres comme l'abondance de proies disponibles et leurs qualités énergétiques (Figure 31).

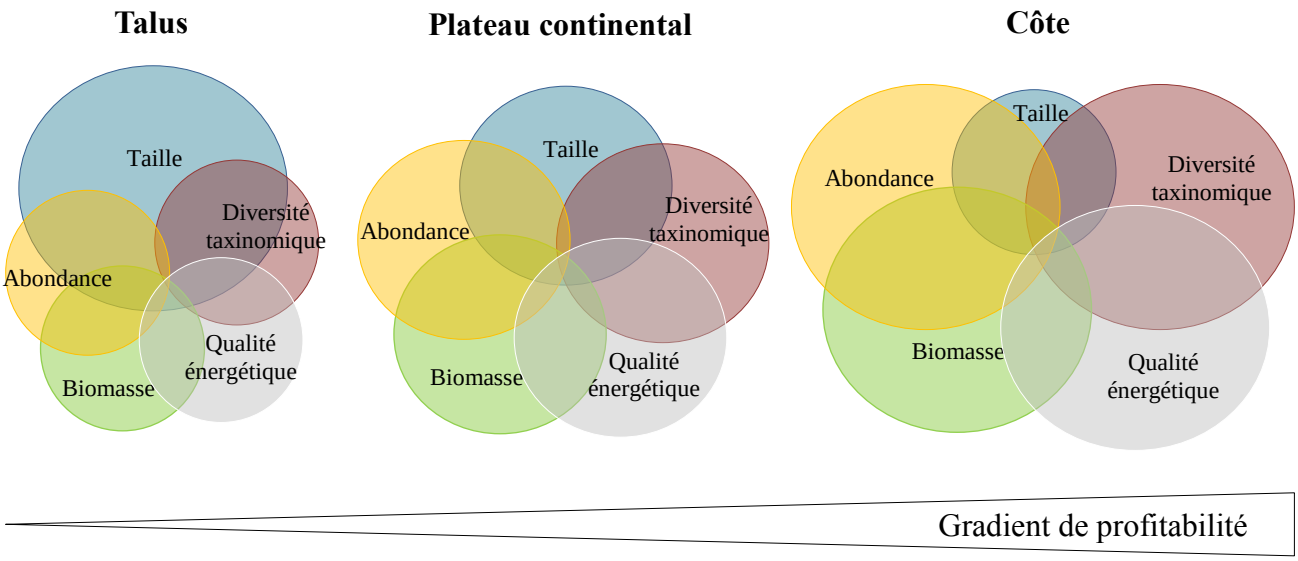


Figure 31: Description de la communauté mésozooplanctonique au printemps dans le Golfe de Gascogne selon la taille, les abondances des organismes, la biomasse, la diversité taxonomique et la qualité énergétique de cette communauté le long d'un gradient latitudinal d'après l'ensemble des connaissances existantes suite à notre étude. La taille des cercles représente l'importance relative de chaque descripteur pour chaque écosystème.

III. Optimisation de l’utilisation des ratios isotopiques du carbone et de l’azote pour l’étude de l’écologie trophique des petits téléostéens pélagiques.

Introduction

Les isotopes stables sont des éléments chimiques non radioactifs possédant le même nombre d'électrons et de protons mais ayant un nombre différent de neutrons. Chaque isotope d'un même élément possède ainsi un nombre de masse différent. Les différences de masse entre les formes isotopiques impliquent des vitesses de réactions physiques, chimiques, biochimiques distinctes (*e.g.* conditions de précipitations, viscosité etc.). Ces comportements/propriétés induisent des répartitions différentielles des molécules comportant des isotopes stables au cours des réactions chimiques, et logiquement des compositions isotopiques distinctes entre les réactifs et les produits formés. Au cours des réactions chimiques, les molécules comportant des isotopes stables les plus légers vont réagir plus facilement que les isotopes lourds. En conséquence, la proportion des isotopes stables lourds tels que ^{15}N ou le ^{13}C *versus* leurs isotopes légers que sont le ^{14}N et le ^{12}C, sera propre à chaque tissu biologique, c'est la discrimination isotopique (Peterson and Fry, 1987).

Aujourd'hui, les ratios isotopiques des isotopes stables du carbone $^{13}C/^{12}C$ ($\delta^{13}C$) et de l'azote $^{15}N/^{14}N$ ($\delta^{15}N$) sont devenus des traceurs très répandus en écologie trophique (Michener and Kaufman, 2008). Leur utilisation est fondée sur le postulat suivant : «nous sommes ce que nous mangeons ». Autrement dit, la signature des molécules dans un tissu biologique est liée à celle des molécules assimilées. Le ratio isotopique du carbone est utilisé pour identifier l'origine de la source de matière organique dans le régime alimentaire d'un organisme et son habitat alimentaire, tandis que le ratio isotopique de l'azote permet de déterminer les relations proies-prédateurs et la position trophique relative d'un organisme et/ou le niveau trophique d'un écosystème (Deniro et Epstein, 1981 ; Hobson et Welch 1992 ; Minagawa et Wada, 1984 ; Papiol et al., 2013). L'entrée du carbone et de l'azote dans la composition chimique des producteurs primaires, donc dans les premiers maillons des réseaux trophiques, est fonction de la composition isotopique du carbone inorganique dissous (CO_2, HCO_3), des cycles biogéochimiques impliqués lors de la synthèse de matière (Raven et al., 1994) et de la concentration en éléments nutritifs dans le milieux (Montoya, 2008). Ainsi, le $\delta^{13}C$ en milieu marin présente souvent un gradient côte-large. Tout en identifiant la source de carbone, il renseigne donc sur un aspect fondamental en écologie trophique : l'origine spatiale de la matière donc les zones d'habitats alimentaires privilégiées par un organisme.

Grâce à l'analyse de différents tissus constituant un même organisme, cette méthode offre également la possibilité d'obtenir un examen de son écologie trophique. Cet examen peut se baser sur l'existence de diverses fenêtres temporelles ('*isotopic clock studies*' en anglais). Les « dimensions » de ces fenêtres temporelles sont définies par le taux de renouvellement d'un tissu qui correspond au temps de demi-vie de l'isotope dans le tissu. Ainsi, les tissus les plus actifs métaboliquement possèdent les taux de renouvellement les plus élevés (Tieszen et al., 1983; Table 11). Plus récemment, la synthèse réalisée par Martinez del Rio et al. (2009) précise et démontre cette incorporation différentielle entre les tissus pour différents taxa (oiseaux, mammifères, poissons). Plus particulièrement, pour l'azote c'est essentiellement le taux de renouvellement des protéines dans un tissu qui est responsable de cette variation. Pour le carbone le renouvellement des lipides et des glucides de structure est davantage à l'origine de cette variation. Ainsi, les tissus dits splanchniques (liés par la vascularisation du système digestif) comme le foie ont des taux d'incorporation plus rapides que des tissus dits de structure, comme les muscles. Chez les poissons, les variations de ces taux de renouvellement pour différents tissus sont également confirmées. A titre d'exemple, les travaux de Ankjaero et al. (2012) montrent que chez la morue atlantique (*Gadus morua*), le temps de demi-vie des isotopes du carbone et de l'azote varie de 30 à 78 jours selon que l'on considère le muscle, le sang, le tissu osseux ou cardiaque. Ainsi, le tissu musculaire est un tissu ciblé pour l'analyse de l'écologie alimentaire intégrée par l'organisme sur plusieurs semaines tandis que le tissu hépatique est privilégié pour étudier le régime alimentaire d'un organisme sur plusieurs jours.

Table 11: Temps de demi-vie (jour) du carbone présentés dans l'étude de Tieszen et al. (1983) menée sur la gerbille.

Tissus	Temps de demi-vie du carbone (jour)	Taux de renouvellement
Poil	47,5	
Cerveau	28,2	
Muscle	27,6	
Lard	15,6	
Foie	6,4	

L'utilisation couplée des ratios isotopiques du carbone et de l'azote repose sur différentes hypothèses de travail, dont celle de l'enrichissement en ^{13}C et ^{15}N entre une source

(une proie) et son consommateur (un prédateur). C'est le facteur de discrimination trophique (FDT, Δ, « *Trophic Discrimination Factor* » en anglais) qui caractérise cet enrichissement. Plusieurs synthèses bibliographiques compilant les FDTs déterminées expérimentalement ont vu le jour au cours de cette dernière décennie (Caut et al., 2009; McCutchan et al., 2003; Vanderklift and Ponsard, 2003; Vander Zanden et al., 2015). En considérant l'organisme dans sa globalité, il apparaît ainsi que le FDT, qui influence la signature isotopique d'un tissu, est sous l'emprise de facteurs extrinsèques comme la température (voir l'étude de: Barnes et al. (2007)) ou de facteurs plus endogènes comme le stade ontogénique (voir l'étude de : Tibbets et al. (2008), Figure 32). Les conditions analytiques influencent également la valeur de la signature isotopique d'un tissu. Parmi les majeures, on peut citer la préservation des tissus (Kelly et al., 2006) et la méthode de délipidation (Sweeting et al., 2006).

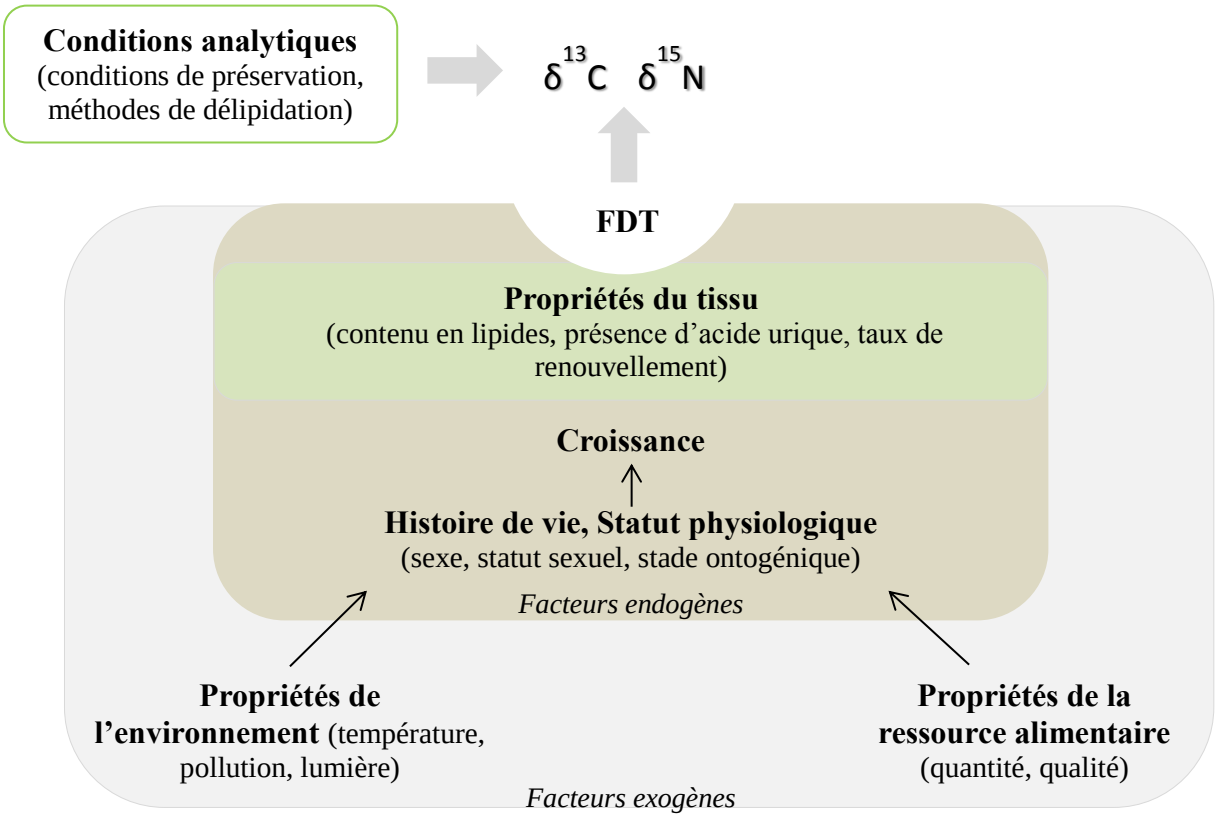


Figure 32: Origines possibles de la variation de la signature isotopique d'un tissu (FDT : Facteur de Discrimination Trophique, $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ correspondent aux ratios isotopiques du carbone et de l'azote, respectivement).

Plus précisément, parmi l'ensemble de ces facteurs, la composition en protéine des proies influence le $\Delta\ ^{15}N$ (Figure 32). Deux hypothèses majeures ont été développées à ce sujet : (i) lorsque que le contenu en protéine du régime alimentaire augmente, alors le $\Delta\ ^{15}N$

diminue (Martinez del Rio et al., 2009) et, (ii) lorsque la qualité des protéines d'un régime alimentaire augmente, alors le $\Delta^{15}N$ diminue (Roth and Hobson, 2000). Ces deux hypothèses correspondent à un apport plus élevé en protéines (donc en acides aminés). Ceci implique une excrétion d'azote plus élevée et une discrimination moins élevée en faveur des isotopes légers dans les processus de dispersion (excrétion). Ainsi le $\Delta^{15}N$ diminue. Cependant, (Florin et al., 2011) ont mis en évidence une corrélation négative entre le pourcentage de méthionine et le $\Delta^{15}N$. Ces auteurs suggèrent ainsi que le lien entre qualité-quantité de protéine et $\Delta^{15}N$ est bien plus complexe que ce qui est résumé dans les deux hypothèses précédentes.

L'ensemble des signatures isotopiques des proies et du prédateur sont quasiment systématiquement présentées dans un diagramme (« dual plot ») : $\delta^{13}C$ versus $\delta^{15}N$. Ce diagramme illustre le terme de niche isotopique proposé par (Newsome et al., 2007) servant à définir certains aspects, comme la dimension de l'habitat ou la niche trophique d'un organisme (Layman et al., 2012). La relation entre les ratios isotopiques du carbone et de l'azote d'une proie et d'un prédateur est discriminée par le FDT. Le traitement de ces données isotopiques se réalise grâce à des modèles de mélange, eux-mêmes fondés sur l'hypothèse que la signature d'un prédateur est égale à la moyenne pondérées des signatures de ses proies (Phillips, 2001) et ce, à l'équilibre. L'application de ces modèles de mélange nécessite donc la détermination du FDT et de la vitesse à laquelle la signature isotopique d'un organisme se stabilise par rapport à celle de sa proie. Ceci ne peut être réalisé que par une approche expérimentale. L'étude de la dynamique d'incorporation des isotopes et donc du FDT impose un traitement par modélisation (voir la revue de Martinez del Rio et al. (2009)).

Les plus récentes études s'attachant à décrire le régime alimentaire de la sardine et/ou de l'anchois européens, en utilisant les analyses des isotopes stables du carbone et de l'azote (Bode et al., 2004; Bode et al., 2006; Chouvelon et al., 2014a; Chouvelon et al., 2015), ont appliqué cinq valeurs de FDTs obtenus grâce à des expérimentations menées sur d'autres modèles biologiques. La Figure 33 révèle ainsi l'hétérogénéité de la position trophique/isotopique du prédateur considéré en fonction du FDT utilisé. Cette figure soulève un biais méthodologique inhérent au fait qu'actuellement aucun FDT n'a été déterminé pour un petit téléostéen pélagique. Cette représentation est volontairement fondée sur la signature isotopique d'une ressource alimentaire stable, unique et commune aux différents exemples, ce qui n'est jamais le cas en conditions naturelles. De fait, elle met en évidence l'importance de toujours mesurer la signature isotopique de la ou des source(s) alimentaire(s) pour l'étude de

l'écologie alimentaire d'un organisme, via les analyses des isotopes stables du carbone et de l'azote.

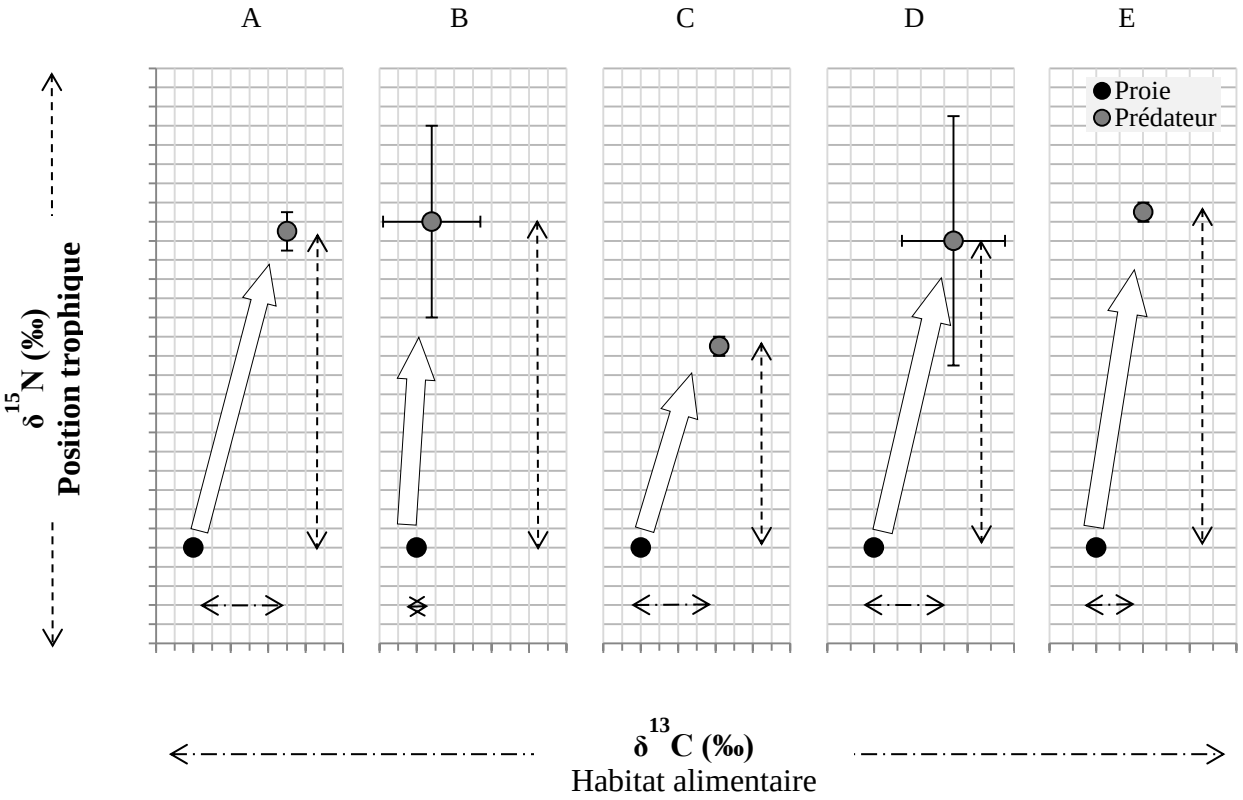


Figure 33: Schéma de principe de l'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote en milieu marin centré sur l'effet de l'utilisation différents facteurs d'enrichissement trophique (Δ15N Δ13C, ‰) pour une seule ressource alimentaire dont la signature isotopique est fixe. L'axe des abscisses correspond aux signatures isotopiques en carbone et l'axe des ordonnées aux signatures isotopiques en azote d'un tissu. Ces signatures sont calculées pour cinq différents facteurs d'enrichissement trophique classiquement utilisés pour décrire l'écologie alimentaire de la sardine (Sardina pilchardus) et de l'anchois (Engraulis encrasicolus) : A - (Pinnegar and Polunin, 1999) sur la truite arc-en-ciel : Δ13C: 2,5 ± 0,1‰, Δ15N: 3,3 ± 0,2 ‰, B - (Post, 2002) sur des mollusques marins: Δ13C: 0,4 ±1,3 ‰; Δ15N: 3,4 ± 1,0 ‰, C - Trueman et al., (2005b) sur le saumon atlantique: Δ13C: 2,1 ± 0,1 ‰, Δ15N: 2,1 ± 0,1 ‰, D- (Sweeting et al., 2007a; Sweeting et al., 2007b): Δ13C: 1,7 ± 1,1, Δ15N: 3,2 ± 1,3 et E - (Caut et al., 2009) sur une large variété de poissons: Δ13C: 1,01 ± 0,1 ‰, Δ15N: 3,5 ± 0,1 ‰.

L'utilisation des poissons comme support biologique au cours des « expérimentations isotopiques » fait très souvent appel à des espèces d'aquaculture, d'intérêt commercial : la truite (*Oncorhyncus mykiss*, Figure 33A) pour (Pinnegar and Polunin, 1999), la carpe commune (*Cyprinus carpio*) pour (Gaye-Siessegger et al., 2004), le saumon atlantique (*Salmo solar*, Figure 33C) pour (Trueman et al., 2005) ou encore le bar européen (*Dicentrarchus labrax*) pour (Barnes et al., 2007). Les expérimentations réalisées sur *S. pilchardus* sont, à ce jour, au nombre de 16. Elles se sont attachées 1) à améliorer la maintenance de ces poissons

en captivité (Blaxter, 1969; Iglesias and Fuentes, 2014; Marçalo et al., 2008; Moyano et al., 2014) , 2) à déterminer l'efficacité de la phase de reproduction de la sardine en captivité (Miranda et al., 1990; Olmedo et al., 1990; Pérez et al., 1992), 3) à décrire l'effet de la concentration et de la taille des proies sur leur ingestion par la sardine (Caldeira et al., 2014; Garrido et al., 2007; Silva et al., 2014) et 4) elles ont étudié le comportement de stress des poissons en situation de pêche ou de prédation (Goetz et al., 2015; Marçalo et al., 2013; Peleteiro et al., 2004). Une seule étude utilisant les isotopes stables du carbone et de l'azote a couplé son approche avec un volet expérimental. C'est l'étude de Bode et al. (2007) dont l'objectif était de décrire l'organisation trophique pélagique via les positions trophiques de la sardine, du chinchard et du maquereau le long de la péninsule ibérique. Leurs analyses se sont focalisées sur le $\delta^{15}N$ mesuré dans le muscle blanc et sur 50 sardines qui ont été maintenues sous conditions contrôlées pendant 50 jours.

Ainsi, il apparaît qu'aucun FDT ni aucune vitesse d'incorporation n'ont été déterminés pour un petit téléostéen pélagique et c'est ce point de blocage qui sera levé dans le chapitre suivant.

Chapitre 3: « *Dynamics of carbon and nitrogen stable isotope incorporation in a pelagic fish, Sardina pilchardus (Walbaum, 1792***)** », manuscrit en préparation pour soumission dans Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.

Cette expérimentation a été réalisée à l'Aquarium de La Rochelle. L'Aquarium de La Rochelle avait déjà par le passé maintenu pendant plusieurs années des sardines en bassin, cette étude a eu l'avantage de bénéficier du confort structurel et humain de l'Aquarium. Quelques illustrations de la maintenance ou des manipulations ayant permis cette étude sont présentées en

Chapitre 3. Dynamics of carbon and nitrogen stable isotope incorporation in a pelagic fish, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792).

Aurélie Dessier[1], Christine Dupuy[1], Paco Bustamante[1], Marie Vagner[1], Emmanuel Dubillot[1], Christel Lefrançois[1], Elodie Reveillac[2], Pierre Morinière[3], Sébastien Lefebvre[4]

[1]Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266, CNRS-Université de La Rochelle, 2 rue Olympe de Gouges, 17042 La Rochelle Cedex 01, France

[2]Agrocampus Ouest, UMR985 ESE Ecologie et Santé des Ecosystèmes, 65 rue de Saint-Brieuc, CS 84215, Rennes Cedex 35042, France

[3]Aquarium La Rochelle, Quai Louis Prunier, 17002 La Rochelle, France

[4]Université Lille, CNRS, Université Littoral Côte d'Opale, UMR 8187, LOG, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, F-62930 Wimereux, France

*Corresponding author. E-mail address: aurelie.dessier@univ-lr.fr
Fax: +33-(0)546 507 663 / Tel: +33-(0)546 458 38

Publication en construction pour soumission dans Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.

1. Introduction

In trophic ecology, stable isotope analysis (SIA) is exponentially used to determine the trophic position of the organisms (using nitrogen stable isotopes ^{15}N, *e.g.* Chouvelon et al. (2012c); Vander Zanden et al. (1997)), the animal's diets (using carbon stable isotopes ^{13}C, i.e : (Deniro and Epstein, 1981), animal's migration (Suzuki et al., 2005) and ultimately, to quantify food chain length and trophic structure (Perkins et al., 2014). Many assumptions are commonly done on SIA by isotopes' ecologist to use them in trophic ecology: (i) isotope ratios of predator tissues are in equilibrium with the ones of prey tissues (Phillips, 2001), (ii) differences in the isotopic composition of predators and their preys exist which is called the Trophic Discrimination Factor (TDF, noted Δ) and, (iii) isotope ratios of predator tissues have distinct turnover rates which allows to back-estimate diet over various temporal scales (Deniro and Epstein, 1981). SIA is a powerful tool, but the reconstruction of marine food webs may still also be largely constrained by these work assumptions needed to be further refined. In fact, for example, the TDF did not transcend taxonomy (Caut et al., 2009; McCutchan et al., 2003; Vanderklift and Ponsard, 2003; Vander Zanden et al., 2015). TDF is under the influence of many exogenous or endogenous conditions (Boecklen et al., 2011). Also, turnover rates are essential to estimate time require to accurate interpretation of isotopic analyses in a context of clock studies analyses.

Many researchers identified these work assumptions as major areas requiring further research in experimental animal isotopic ecology (Gannes et al., 1997; Martinez del Rio et al., 2009; Wolf et al., 2009). Laboratory experiments are one way to determine the dynamics of isotope incorporation and TDF along with bioenergetical modeling (Emmery et al., 2011). The isotopic incorporation is directly dependent on metabolic processes (Vanderklift and Ponsard, 2003), metabolism being dependent on temperature (Carleton and del Rio, 2005) as well as on dietary source characteristics (both in quality and quantity ;see the review of Boecklen et al. (2011)). Thus, consideration of the characteristics of metabolic processes (anabolism *e.g.* growth and catabolism) in the incorporation dynamics is essential to improve the use of SIA in trophic ecology (Hesslein et al., 1993). In particular, the physiological state of the studied consumer, such as the reproductive state, can influence the TDF with 'deep changes in C:N ratio but only weakly affected nitrogen TDF' (Blanchet-Aurigny et al., 2012).

To describe the relationship between the isotopic composition of an animal's tissue and time, exponential functions provided the best way to do it (Bearhop et al., 2002; Martinez del Rio and Wolf, 2005; Martinez del Rio et al., 2009). The implementation of this model enables to determine TDF and isotopic turnover rate (λ), which are influenced by metabolism. The latter is defined as the time, for a given consumer tissue, to reflect the isotopic composition of their feeding resources. Lambda is the result of tissue growth and tissue replacement (Hesslein et al., 1993; MacAvoy et al., 2006).

Small pelagic fish occupy an essential intermediate trophic level in pelagic ecosystem (Bakun, 2006). Exerting both a top-down control on the plankton community and a bottom-up control on their predators, they are characteristic of "wasp-waist" ecosystems (Bakun, 2006). Small pelagic fish are planktivorous organisms, attributed to short and efficient food chain (Van der Lingen et al., 2009). They are generally associated with the most productive regions of the world's oceans, particularly in upwelling ecosystems where they are very abundant (Checkley et al., 2009). From an economic point of view, small pelagic fish represent about twenty percent of global landings of capture fisheries (Merino et al., 2014). In this context, the European sardine *Sardina pilchardus* is one of the most ecologically and economically relevant small pelagic fish.

Experimental studies are still underemployed representing with an occurrence in isotope stable literature around 2% (Boecklen et al., 2011). To date, only four experimental studies focused on the trophic ecology of *S. pilchardus*. However, these studies do not focused on the determination of TDF. Indeed (Caldeira et al., 2014; Garrido et al., 2007; Silva et al., 2014) evaluated the effects of prey concentration or size on *S. pilchardus* predation. Only Bode et al. (2007) worked with *S. pilchardus* in captivity in order to determine the trophic position and more generally the trophic organization of pelagic consumers along the Atlantic shelf of the Iberian Peninsula. Therefore, studies describing the trophic ecology of *S. pilchardus* through SIA (*e.g.* (Chouvelon et al., 2014a; Chouvelon et al., 2015; Costalago et al., 2012)) made use of TDF values obtained for various fish or bibliographic investigations provided in:

→ (Pinnegar and Polunin, 1999): $\Delta^{13}C$: 2.5 ± 0.1‰, $\Delta^{15}N$: 3.3 ± 0.2 ‰ on rainbow trout,

→ (Post, 2002): $\Delta^{13}C$: 0.4 ±1.3 ‰; $\Delta^{15}N$: 3.4 ± 1.0 ‰ on mussels and snails,

→ Trueman et al. (2005b): $\Delta^{13}C$: 2.1 ± 0.1 ‰, $\Delta^{15}N$: 2.1 ± 0.1 ‰ on Atlantic salmon,

→ Caut et al. (2009): $\Delta^{13}C$: 1.01 ± 0.1 ‰, $\Delta^{15}N$: 3.5 ± 0.1 ‰ on diverse fish,

→ Sweeting et al. (2007a & b) : $\Delta^{13}C$: 1.7 ± 1.1 ‰, $\Delta^{15}N$: 3.2 ± 1.3 ‰ on seabass.

Because the choice of TDF influences the relative contribution of each prey in the consumer diet, Chouvelon et al., (2015) were constrained to use the mean contribution deducted from each TDF to interpret the trophic ecology of *S. pilchardus* and *E. encrasicolus* in the Bay of Biscay.

The objective of this study was to determine the dynamics of carbon and nitrogen stable isotope incorporation in *S. pilchardus* in the white muscle, liver, blood and gonads (corresponding to tissues with distinct protein turnover rates). Incorporation models need two parameters: the TDF and the turnover specific rate (λ) to characterize the dynamics of incorporation. We focused on the determination of lambda particularly. To reach this objective a laboratory feeding experiment was carried out during 6 months in order 1) to describe *S. pilchardus* growth in experimental conditions, 2) to determine TDF along four targeted tissues of interest (liver, blood, white muscle and gonads) and, 3) to study the contribution of growth and catabolic processes to the incorporation dynamics of carbon and nitrogen in each of these tissues.

2. Material and methods

Experimental design

All fish manipulations were performed according to the French ethics committee and experimentation was carried out from the 10th July 2014 (T0 d) until the 9th January 2015 (T183 d). *S. pilchardus* were trawled by a commercial purse-seiner operating from the port of La Rochelle in the Pertuis d'Antioche (Figure 34) on 20th, 23th, 24th June 2014, and transferred to the Aquarium of La Rochelle. Fish were anaesthetized (2-Phenoxyethanol, 99%, Fisher Scientific, Illkirch France) and transported into 50 L tanks (~100 individuals per tank). Fish were then transferred in one rearing tank (8 700 L with an open recirculating system allowing a daily water renewal rate of 1% and submitted to a single sanitary treatment using Hydrogent® (0.056 $mL.L^{-1}$, GERFO, France) and Tenotryl® (0.02 $mL.L^{-1}$, Virbac France, France). At the start of experimentation, 250 fish were stalling to maintain a gregarious behavior. Fish were acclimatized to these experimental conditions for between 17

and 20 days. During acclimatization period, fish were fed daily *ad libitum* with both live *Artemia* sp. nauplii and frozen cyclops (600 g.day^{-1} for the entire rearing tank, "CYCLOPS", Ocean Nutrition, Essen, Belgium). Water tank temperature was monitored all along the experiment (HOBO Pro v2, Onset, Massachusetts, USA) and was 17.1±0.8°C. Fish were exposed to a 12L:12D photoperiod cycle. Water salinity (Practical Salinity Unit) was weekly measured (30.6±1.6; ODEON salinometer, PONSEL Mesure, France). After this acclimation period, fish were daily fed *ad libitum* with 100 g.day^{-1} per tank of commercial pellets (Aquafirst 15, TYCA, France) of 0.5 mm diameter (see composition in Table 12). Feeding was executed by an automatic dispenser placed above the tank. The fish were fed with this diet during the whole duration of the experiment. After the acclimatization time, a few number (n=5) of organisms were found dead.

Figure 34: Location map of trawled site in the Pertuis d'Antioche, Bay of Biscay, France.

Table 12: Experiment commercial food composition given by TYCA provider (France); IU: International Unit

Composition:			
Meal and oil fish, wheat, pea protein, concentrate soy, soya meal, lecithins, yeast extracts, vitamins and minerals, anti-oxidant (ethoxyquin)			
Incorporated vitamin per Kg			
A Vitamin ($IU.kg^{-1}$)	9000	Crude protein	58 %
C Vitamin ($mg.kg^{-1}$)	1000	Crude fats	15 %
E Vitamin ($mg.kg^{-1}$)	350	Crude fiber	0.4 %
D3 Vitamin ($IU.kg^{-1}$)	1500	Crude ash	11 %

Age estimation

A total of 18 individuals of *S. pilchardus* were collected at three sampling dates in June 2014 for age estimation (in days). Left sagittal otoliths were extracted and then embedded individually on microscope slides in thermoplastic epoxy resin (Crystal Bond© 509). To expose inner growth increments, otoliths were polished with a 3 μm lapping film (ESCIL© MOA3). They were then photographed at x400 magnification with a camera-equipped microscope (Zeiss© Primo Star coupled to AxioCam ERc 5s). Image analyses (ImageJ©) allowed growth increments to be counted along the post-rostrum axis. Age interpretation was made using the group band reading (GBR) method as recommended by the Working Group on micro-increment daily growth in European Anchovy and Sardine (ICES, 2009; ICES, 2013).

Fish growth

In order to follow fish growth, 22 to 32 fish were randomly caught into the rearing tank at each day 14, 34, 55, 76, 92, 118, 139, 160 and 183 of the experimentation period (n = 9 sampling times) using a landing net. Fish were then placed in a well-aerated maintenance tank of 50 L (with experimental water tank) containing a Stress Coat solution 0.2 $mL.L^{-1}$ (Poisson d'Or, Belgium) used to protect fish skin. Fish were then individually anaesthetized using MS-222 (0.3 g L^{-1}) under oxygenation before being weighted (W - g) and measured (total length (TL - cm). They were then transferred into a recovery tank containing experimental water tank, a stronger oxygenation and Hydrogent® solution (0.056 mL L^{-1},

GERFO, France) to avoid any contaminations (due to manipulation) until a complete recovery prior to join experimental tank.

Nitrogen and carbon stable isotope incorporation dynamics and analysis

In the present study, we chose to use catabolic term instead of metabolic term because catabolism produce more energy molecules (adenosin triphosphat) than anabolism (Carleton and del Rio, 2010).

First, nitrogen and carbon isotope ratios of the commercial pellets were randomly measured. In order to check the stabiity of the composition of these commercial pellets, this was done on six samples regularly collected over the whole duration of the experiment. Each sample was frozen and stored at −20 °C.

Secondly, following a logarithmic scale (at days 0, 3, 6, 11, 19, 27, 48, 64, 78, 90, 120, 152, 182 of the experimental period) five fish were randomly sampled in the rearing tank using a landing net (*e.g.* 13 samplings were done over six months). At each sampling time, 5 fish were placed in a transportable container of 10 L of experimental tank water with an oxygenator and brought to the laboratory where they were processed as described above for W, and TL determinations. Then, blood was sampled by caudal puncture using chilled heparinized syringes (heparin concentration: 35-40 mg mL^{-1}, Sigma-Aldrich). Haematocrit (percentage of red blood cells in the centrifuged blood volume) was determined in duplicate in capillary tubes centrifuged for 3 min at 4,000 rpm at 4 °C. Fish were dissected on ice to obtain portions of dorsal white muscle, the liver and gonads. All samples were weighed and stored in individual plastic bags and frozen at −20 °C.

All frozen samples were submitted to a 72-h freeze-drying period. They were ground manually and treated with cyclohexane as described in Chouvelon et al. (2012) in order to remove naturally ^{13}C-depleted lipids (De Niro and Epstein, 1977). Lipid-free samples were finally dried in an oven at 45 °C for 48 h and packed in tin capsules for stable isotope analysis.

Nitrogen and carbon isotope ratios were determined with a Thermo Scientific Delta V Advantage mass spectrometer coupled to a Thermo Scientific Flash EA1112 elemental analyzer at the de isotopic spectrometry plateform of the LIENSs unit. Results were expressed as isotope ratios δX (‰) relative to international standards (Pee Dee Belemnite for carbon and atmospheric N2 for nitrogen), according to the formula:

$$\delta X = \left[\left(\frac{R\ sample}{R\ standard} \right)^{-1} \right] * 1000 \quad (1)$$

where X = ^{13}C or ^{15}N and R = $^{13}C/^{12}C$ or $^{15}N/^{14}N$ (Peterson and Fry 1987). Replicate measurements of internal laboratory standards (acetanilide) indicated a precision of 0.15 ‰ for both $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values.

Data analysis

Fish condition over experiment

The relationship between the fish total length (TL) and weight (W) was determined according to the equation: $W = aTL^b$ where, a is a constant and b an allometric coefficient. Based on data extracted from growth and incorporation stable isotope monitoring we calculate the age of each sampled fish to construct this relationship (also including 419 individuals). Two morphometric condition indices were calculated as proxies of individual fish condition:

- the Fulton's condition factor (K, (Nash et al., 2006) according to the equation:

$$K = 100\ (\frac{W}{TL^3}) \quad (2)$$

expressed in mg mm^{-3} to facilitate comparison with literature and,

- the relative condition index of Le Cren (K_n, (Le Cren, 1951)) computed as:

$$K_n = \frac{\log_{10} W}{\log_{10} W_{standard}} \quad (3)$$

where W is the mass of an individual and $W_{standard}$ is the theoretical mass of an individual of a given TL predicted by a length-weight relationships ($W = aTL^b$).

The fish growth was modeled using Von Bertalanffy curves and was fitted to both TL-at-age and W-at-age data using the following equation:

$$TL_t = L_\infty\ (1 - e^{-K_{VB}(t-t_0)}) \quad (4)$$

where TL_t is the TL (cm) at age t (day), L_∞ is the asymptotic TL, K_{VB} is a constant expressing the rate at which TL_∞ is approaching (as time goes to infinity, day^{-1}), t_0 the theoretical age

(day) when TL is zero (age at fertilization). As presented in results Von Bertalanffy growth curves can be applied on W which replaces TL. Von Bertalanffy parameters based on weight was used to model the dynamics of carbon and nitrogen stable isotope incorporation as in (Carleton and del Rio, 2010).

The gonadosomatic index (GSI, %) was determined for mature dissected fish using the following relationship:

$$GSI = 100\ (\frac{W_{gonad}}{W}) \quad (5)$$

where W_{gonad} is the weight of gonad and W, the weight of the individuals .

Isotope incorporation model

To describe nitrogen and carbon isotope ratios ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) incorporation dynamics in liver, blood, white muscle and gonads, an exponential fitted model of isotope ratios as a function of time including growth and catabolic turnover was applied as previously revisited in (Carleton and del Rio, 2010) :

$$\delta X_t = \delta X_\infty + (\delta X_0 - \delta X_\infty)e^{-\lambda t} \quad (6)$$

where δX_t is the isotopic composition of animal's tissue at experimental time (t), δX_0 is the initial isotopic signature at the start of our experiment, δX_∞ is the isotopic composition of animal's tissue at the equilibrium time when composition of animal's tissue is completely balance to the diet with:

$$\delta X_\infty = \delta X_{diet} + \Delta_{tissue} \quad (7)$$

where δX_{diet} is the isotopic composition of diet, and Δ_{tissue} the trophic discrimination factor (TDF) of animal's tissue. Isotope incorporation rate (λ) is the sum of the growth parameter K_g and the catabolic turnover parameter K_d as follow:

$$\lambda = K_g + K_d \quad (8)$$

Kg is defined as the specific growth rate :

$$K_g = \frac{1}{W}\left[\frac{d_W}{d_t}\right] \quad (9)$$

According to Gamito (1998):

$$\left[\frac{d_W}{d_t}\right] = k_{VB}\,(W_\infty - W_t) \quad (10)$$

$$K_g = \frac{1}{W}\,[\,K_{VB}\,(W_\infty - W_t)\,] \quad (11)$$

$$K_g = \frac{K_{VB}\,W_\infty}{W_t} - 1 \quad (12)$$

$$K_g = K_{VB}\,(\frac{W_\infty - W_t}{W_t}) \quad (13)$$

where W_∞ and K_{VB} were obtained by Von Bertalanffy curves and W_t was the weight of *S. pilchardus* at time t. The contribution of catabolic processes, K_d is defined as in Martinez del Rio et al. 2009):

$$K_d = \alpha\, W_t^{(-\frac{1}{4})} \quad (14)$$

where α is an allometric constant .

The relative contribution of metabolism K_d and of growth K_m to isotopic turnover rate (λ) of each tissue where calculated by the following equation (Gamboa-Delgado et al., 2013):

$$K_d\,(or\ K_g) = \frac{K_d\,(\,or\ K_g)}{(K_d + K_g)} \quad (15)$$

Carbon and nitrogen average retention times (τ) was estimated following (Martínez Del Rio and Anderson-Sprecher, 2008):

$$\tau = 1/\,\lambda$$

Finally, for each tissue and each stable isotope (carbon and nitrogen), the equation of incorporation model applied corresponds to:

$$\delta X_t = (\delta X_{diet} + \Delta_{tissue}) + (\delta X_i - \delta X_\infty) e^{-\left(k_{VB}\left(\frac{W_\infty - W_t}{W_t}\right) + \alpha\, W_t^{(-\frac{1}{4})}\right)t} \quad (16)$$

where only two parameters are unknown (Δ_{tissue} e. g. the trophic discrimination factor (TDF) of animal's tissue and α, an allometric constant). Two sets of parameters were estimated by

tissues, the first set between 0 to 64 days and the second one between 64 to 182 days corresponding respectively to immature (juvenile) and mature (adult) stage of *S. pilchardus* during the experiment. Even if gonads appeared at 48 days for the first time, we consider that gonads emergence was confirmed when 50% of dissected fish revealed them. It was not the case at 48^{th} days but at 64^{th} days. Curve fitting was achieved using the downhill simplex method of the Nelder–Mead model, and standard deviation of parameters was estimated by an asymptotic method. All fittings were tested by analysis of variance (significant from $\alpha < 0.001$), residues being tested for normality and homogeneity of variance, and parameter significance by Student's t-test (significant from $\alpha < 0.05$). All the curve fitting processes and associated statistics were coded in MATLAB R2008b (MathWorks Natick, Massachusetts, USA). Results are shown using average with standard deviation (± SD).

3. Results

Age estimation of fish

The age of the 18 *S. pilchardus* juveniles caught in June 2014 averaged 196.6 ± 16.1 days (min-max: 171 - 236 d) with mean of 187.0 ± 11.6 d, 199.7 ± 16.1 d and 203.2 ± 17.7 d for samples collected on June 20^{th}, 23^{rd} and 24^{th} 2014 respectively. These estimates cast a common birth date back to December 2013 arguing that all the fish belong to the same cohort. Thus, to uniform age of *S. pilchardus* at the start of the experiment (T_0), organisms from June 20^{th} were aged of 194 days. All the *S. pilchardus* fed the experimental diet showed growth during the period of the experiment.

Growth and fish condition

The TL-W relationship was $W = 0.0051 \times TL^{3.18}$ ($R = 0.97$, $n = 419$). The changes in weight and total length versus time between the trawl catch and the end of the experiment (d 183) are shown in Figure 35. There was, in average, a 4.9 fold increase in mass and 1.7 in TL in the organisms aged from 194 and 396 d (Figure 35). Based on Von Bertalanffy curves the rate at which TL_∞ is approaching was 1.6 ± 0.03 $year^{-1}$ and the rate at which TL_∞ is approaching was 1.6 ± 0.03 $year^{-1}$ (Table 13).

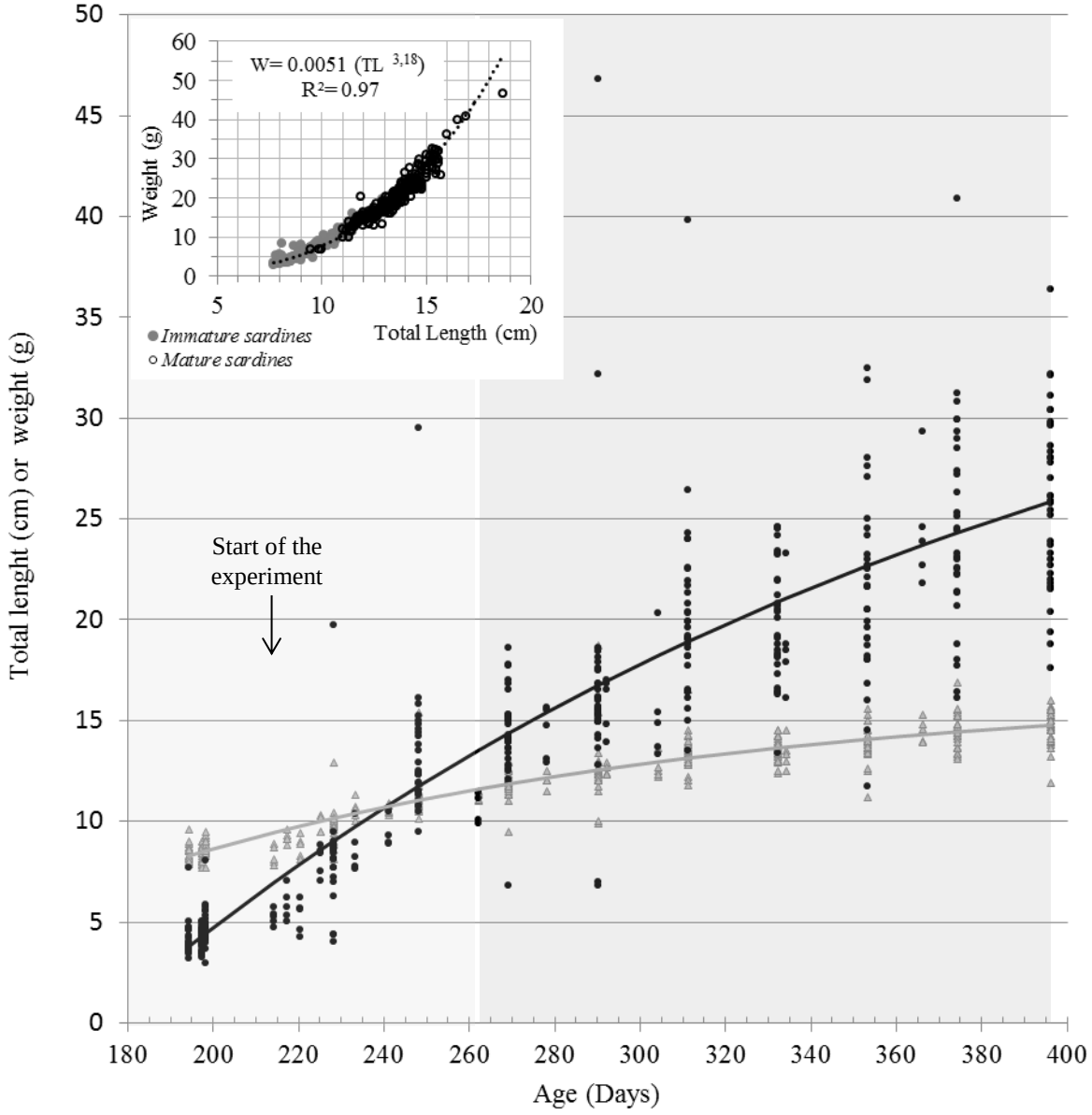


Figure 35: Growth of Sardina pilchardus *with Von Bertallanffy curves based on total length (gray curve) and weight (black curve) of Sardina pilchardus and total length-weight relationship over the experiment in Von Bertalanffy parameters are presented in Table 13. In order to highlight the juvenile period face to adult period, two distinct surfaces are indicated: the immature status in light grey, and, the mature status in dark grey. In the total length – weight relationship plot, juveniles are represented by an empty circle and adult organisms by a black circle.*

Table 13 : Estimation (mean ± SD) of the Von Bertalanffy growth curve parameters applied on total length (cm) or on weight (g). To compare with literature values K_{VB} (the Von Bertalanffy growth constant) and t_0 (the theoretical age at length or weight zero) were converted in year. The number of replicates was represented by "n".

	Von Bertalanffy parameters	
	Total Length	Weight
at ∞ (± SD)	16.6 ± 0.4 cm	40.7 ± 5.1 g
K_{VB} (± SD)	4.5 10^{-3} ± 9.0 10^{-5} day^{-1}	7.5 10^{-3} ± 7.0 10^{-4} day^{-1}
	1.6 ± 0.03 $year^{-1}$	2.7 ± 0.2 $year^{-1}$
t_0 (± SD)	172.6 ± 148.2 day	102.0 ± 105.31 day
	0.5 ± 0.4 year	0.3 ± 0.2 year
R^2	0.81	0.89
n	419	419

Condition indices, Le Cren relative condition index, Fulton condition factor, haematocrit and GSI index of *S. pilchardus* over the experiment time were summarized in Figure 36. In average (± SD), the Le Cren relative condition index and Fulton condition factor were respectively 0.34 ± 0.09 (min-max: 0.15-0.52) and 1.25 ± 0.14 $mg.mm^{-3}$ (min- max: 0.69 - 1.98 mg mm^{-3}). Le Cren relative condition index showed a positive and linear evolution (K_n = 0.0012 days + 0.254, R^2 = 0.80, n = 419) whereas the Fulton condition factor was relatively stable especially after the start of the maturation period. This observation was associated with a percentage of haematocrit evolving between 16.67 % in minima and 79.92% in maxima. Mean (± SD) haematocrit value over the experiment was 44.40 ± 12.23%. As observed in Figure 36, *S. pilchardus* were juveniles between the 48^{th} and 64^{th} days after the start of the experiment. First gonads were discovered on two of five dissected fish (incorporation monitoring protocol) when fish were aged of 262.2 days (weighted 11.23 ± 0.21 g, their total length was 10.46 ± 0.84 cm and the percentage of GSI was in average 0.091% (0.084% in minima and 0.096% in maxima). The maximum value of GSI over the experiment was 7.91% and was recorded in 152rd (366.2 days of age, ~ one year). Between the 48^{th} and the 182^{th} day, *e.g.* during the adult period, of the experiment, the GSI averaged 2.07 ± 2.13 %.

Significant differences were observed between juveniles and adults concerning the TL, W, percentage of haematocrit and Le Cren relative condition index ($p < 0.05$). Only the Fulton condition factor did not show a significant difference between immature and mature organisms (p-value =0.12). These observations were deduced from observed values obtained

between 0 and 34 days of experiment (the last sampling before the 48rd day) for immature and between 48 and 183 days of experiment for mature *S. pilchardus*.

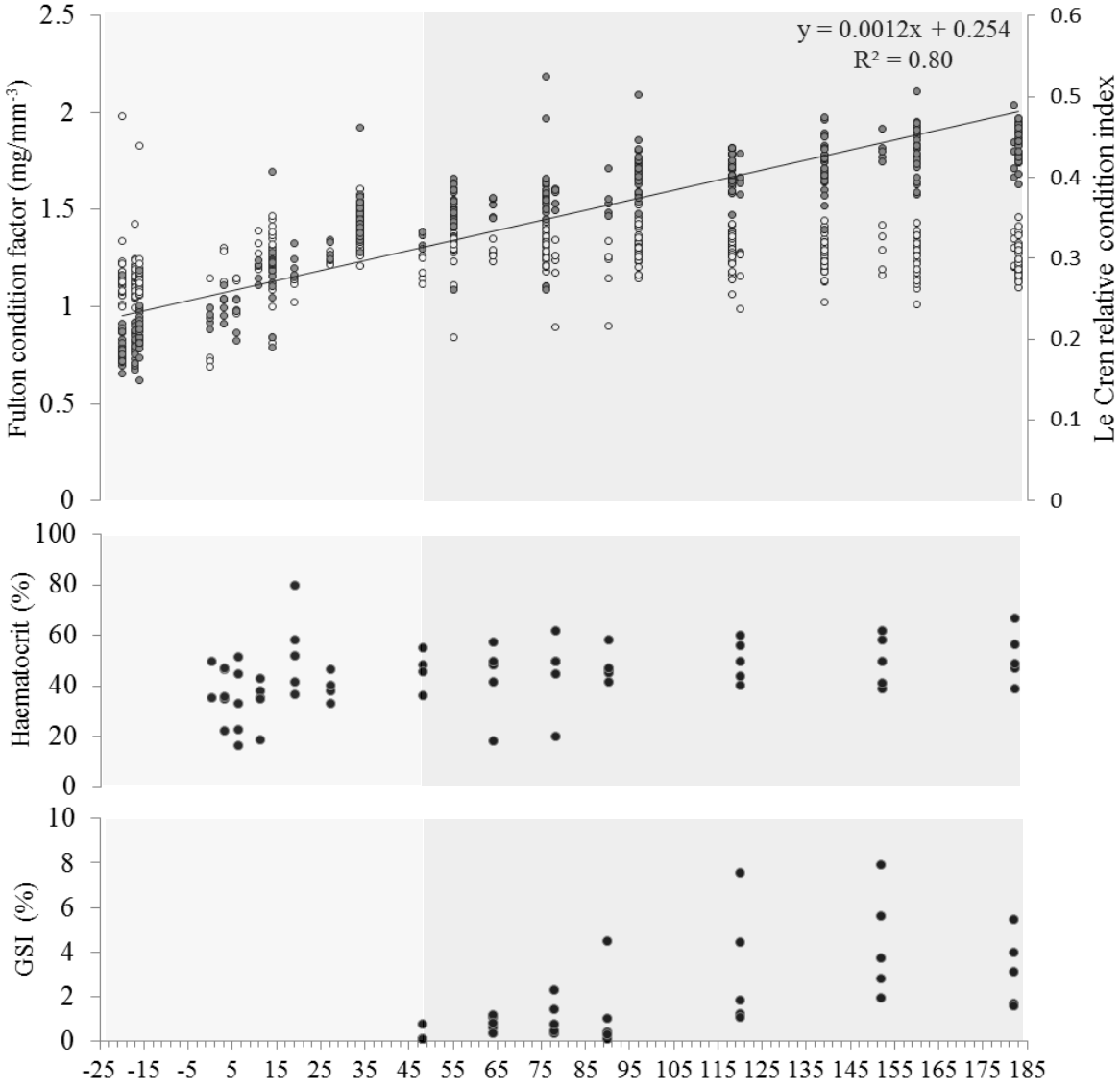


Figure 36: Body condition of Sardina pilchardus *over the experimentation through the temporal evolution of Fulton condition index (empty circle, mg.mm^3), the relative condition index of Le Cren (black points graphs on top), the percentage of haematocrit and the percentage of the gonadosomatic index GSI, bottom graph. The X-axis represents the time (in days) during the experiment where d=0 correspond to the start of the experiment. A linear regression is plotted on the relative condition of Le Cren and its equation with R^2 is given. Concerning Fulton condition index and the relative condition index of Le Cren, data from the trawled time were included.*

Incorporation dynamics in juveniles (between 0 and 64 days of experiment)

Over the experiment, the mean carbon and nitrogen stable isotope ratios of experimental diet ± SD eaten by *S. pilchardus* were -21.24 ± 1.11 for $\delta^{13}C$ and 10.63 ± 2.30 for $\delta^{15}N$.

Temporal changes in $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ in fish tissues

The nitrogen and carbon isotopic ratios at t_0 were different between tissues especially in liver (Figure 37). Over the six months of experimental period, liver, blood and white muscle reached asymptotic values of $\delta^{13}C$. Only the $\delta^{15}N$ in the liver reached clearly an isotopic stable level, while the white muscle and blood were respectively at 97.7% and 97.6% of the asymptotic value (Figure 37, Table 14).

Trophic discrimination factor

The calibration of exponential model between 0 and 64 days allowed us to estimate the TDF in both $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ for liver, blood and white muscle (Table 14). TDF values were similar between blood, liver and white muscle for $\delta^{15}N$ (~2.80 ‰). Higgest differences were observed for $\delta^{13}C$ for which TDF was half as high in blood (1.57 ‰) than in liver and white muscle (2.35 ‰ and 2.32‰ respectively). Globally, TDF values were always higher concerning $\delta^{15}N$ than $\delta^{13}C$ (Table 14).

Turnover rate and relative contributions of growth and catabolism processes to dynamics of carbon and nitrogen stable isotope incorporation

Allometric constant (α), necessary to calculate the turnover rate and the relative contributions of growth and catabolism processes to dynamics of carbon and nitrogen stable isotope incorporation, was higher for carbon ratio than for nitrogen ratio whatever the tissue. The higher value of α was recorded in the liver for $\delta^{13}C$, while the lower was recorded in the white muscle for $\delta^{15}N$ (Table 15). Regarding both isotopic ratios, turnover rate (λ) was always higher for carbon than for nitrogen. Regarding carbon ratio, λ in liver was two-fold higher compared to blood itself two-fold higher compared to white muscle. Regarding nitrogen ratio, λ was similar between white muscle and blood but was 5 times higher in liver (Table 15). Thus, the retention time was the same between blood and white muscle concerning nitrogen ratio: ~27 days while it was around 7 days in liver. Carbon retention time was globally lower than nitrogen retention time except for white muscle where it was ~12 days. Carbon retention time in liver was 3.5 times lower than in white muscle and 1.8 times lower than in blood (Table 15). In relative proportion, the contribution of catabolic processes during the immature period of fish was largely higher than the relative contribution of growth (Table 15). For both isotopic ratios, the relative contribution of catabolic processes was always higher in liver (more than 95%) than in other tissues. Incorporation of nitrogen in blood and liver was driven by the same proportion of catabolic processes (~80%) whereas the relative contribution of

catabolic processes was 95% in white muscle and 90% concerning carbon incorporation in blood (Table 15). These results suggest that changes in $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ were supported for the majority by catabolism processes in all tissue.

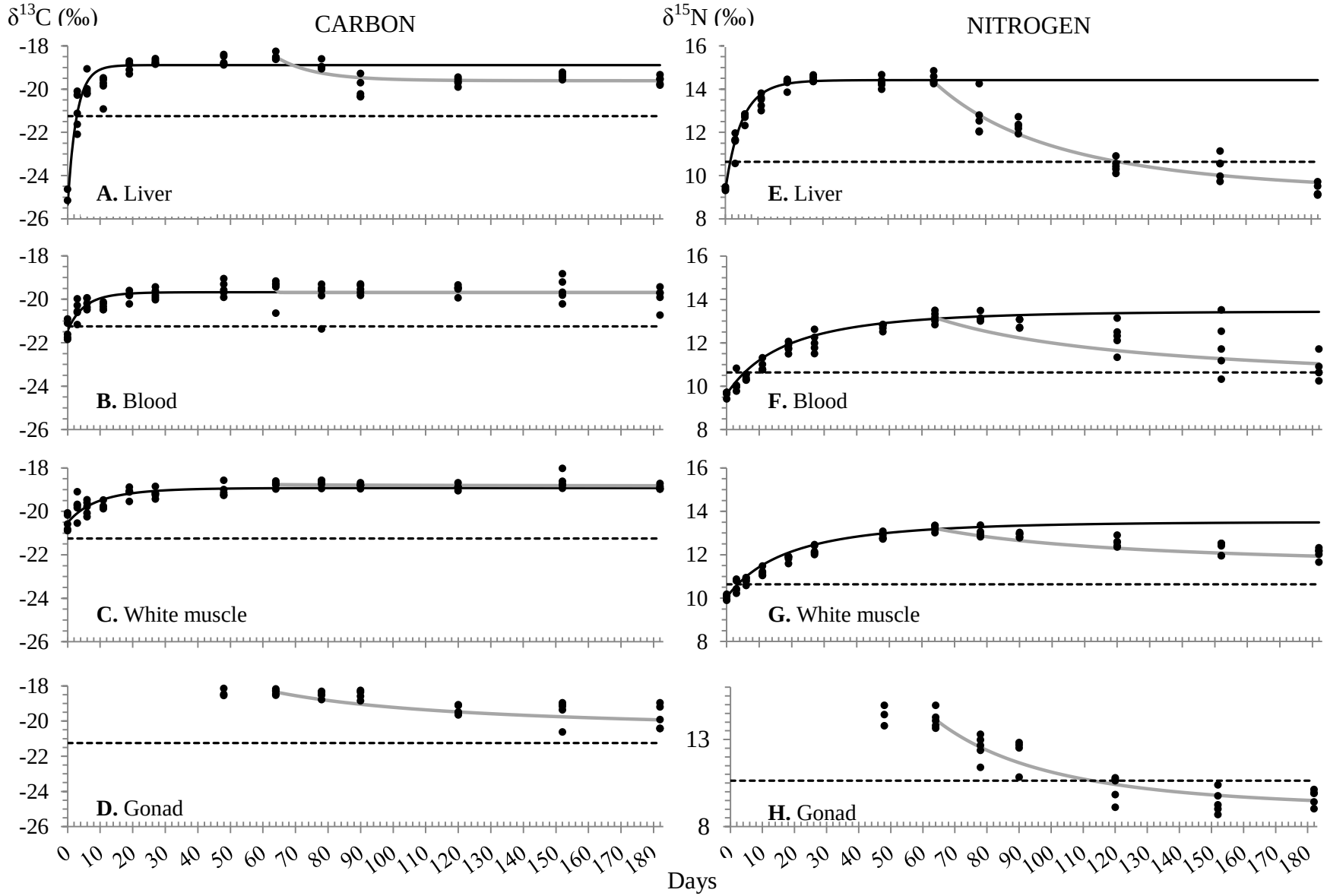


Figure 37: Temporal changes in values of δ13C (‰) in liver (A), blood (B), white muscle (C) and gonads (D) and of δ15N (‰) in liver (E), blood (F), white muscle (G) and gonads (H) of S. pilchardus *over the experiment. The raw data (replicate sample) are presented using black circle. In both stable isotopes, a first fitted model, represented in black line is applied between 0 and 64 days during immature status (juvenile) and a second fitted model, represented in grey line is applied between 64 and 182 days during the mature status (adult). Over the 64rd day, the first model is developed in order to check the expected evolution of isotopic ratios. Concerning gonad tissue, only the second model (between 64 and 182) is applied.*

Table 14 : A. Trophic discrimination factor (TDF ± SD, ‰) of $\delta^{13}C$ (‰) and $\delta^{15}N$ (‰) in liver, blood, white muscle and gonads of Sardina pilchardus *over the experiment. When asymptotic values were not reached percentage (%) of the asymptotic values is presented (♠) B. Estimates of alpha parameter (α ± SD) of $\delta^{13}C$ (‰) and $\delta^{15}N$ (‰) in liver, blood, white muscle and gonads of* S. pilchardus *over the experiment. Results are presented for the two fitted models (juveniles versus adult stages of S. pilchardus). Code (***) was used to represented p-values <0.0001.*

A

		Model 0 – 64 days (juvenile stage)			Model 64 – 182 days (adult stage)		
		R^2	TDF ± SD (‰)	Days to reach the asymptot	R^2	TDF ± SD (‰)	p-value
$\delta^{13}C$							
	Liver	0.90	2.35 ± 0.07	16	0.58	1.63 ± 0.03	***
	Blood	0.70	1.57 ± 0.05	20	NS	1.55 ± 0.03	NS
	White muscle	0.70	2.32 ± 0.07	36	0.01	2.34 ± 0.37	NS
	Gonads	NA	1.83 ± NA	NA	0.63	-0.9 ± 0.89	Not tested
$\delta^{15}N$							
	Liver	0.95	2.80 ± 0.16	42	0.91	-1.44 ± 0.09	***
	Blood	0.95	2.80 ± 0.01	97.6% ♠	0.60	-2.71 ± 1.36	***
	White muscle	0.97	2.87 ± 0.12	97.7% ♠	0.82	-0.56 ± 0.40	***
	Gonads	NA	4.17 ± NA	NA?	0.87	-1.52 ± 0.11	Not tested

B

		Model 0 – 64 days (juvenile stage)	Model 64 – 182 days (adult stage)	
		α ± SD	α ± SD	p-value
$\delta^{13}C$				
	Liver	0.55 ± 0.06	0.15 ± 0.03	***
	Blood	0.28 ± 0.05	4.47 ± 93.18	NS
	White muscle	0.14 ± 0.02	0.003 ± 0.002	***
	Gonads	0.02 ± NA	0.004 ± 0.002	Not tested
$\delta^{15}N$				
	Liver	0.06 ± 0.01	0.03 ± 0.002	***
	Blood	0.29 ± 0.01	0.004 ± 0.002	***
	White muscle	0.05 ± 0.01	0.004 ±0.0001	***
	Gonads	0.004 ± NA	0.04 ± 0.003	Not tested

Table 15: Estimations of mean turnover rate (λ ± SD, day) and mean contributions (%) of the growth parameter (K_g) and the catabolic turnover parameter (K_d) in liver, blood, white muscle and gonads (only on model 64-182 days) in $\delta^{13}C$ (‰) and $\delta^{15}N$ (‰) of juveniles (model 0 – 64 days) and adults (model 64-182 days) of Sardina pilchardus *over the experiment. Carbon and nitrogen average retention time (τ, days) for each tissue and each stage.*

	Model 0 – 64 days (juvenile status)				Model 64 – 182 days (adult status)			
	τ (day)	λ (day^{-1})	K_d (%)	K_g (%)	τ (day)	λ (day^{-1})	K_d (%)	K_g (%)
$\delta^{13}C$								
Liver	3.57	0.28 ± 0.13	97.44 ± 0.04	2.56 ± 0.01	13.33	0.075 ± 0.03	94.18 ± 0.02	5.82 ± 0.01
Blood	6.75	0.14 ± 0.06	95.10 ± 0.04	4.89 ± 0.01	0.47	2.10 ± 1.04	99.79 ± 0.03	0.21 ± 5.0
White muscle	12.74	0.07 ± 0.03	90.75 ± 0.04	9.25 ± 0.03	162.86	0.01 ± 0.001	28.41 ± 0.01	71.59 ± 0.18
Gonads	/	/	/	/	158.73	0.01 ± 0.001	31.03 ±	68.96 ± 0.18
$\delta^{15}N$								
Liver	6.59	0.15 ± 0.06	95.21 ± 0.04	4.79 ± 0.01	157.97	0.02 ± 0.007	80.59 ± 0.02	19.41 ± 0.05
Blood	26.95	0.03 ± 0.01	79.83 ± 0.03	19.54 ± 0.07	158.52	0.01 ± 0.01	30.31 ± 0.01	69.69 ± 0.18
White muscle	27.77	0.03 ± 0.01	80.45 ± 0.04	20.16 ± 0.07	44.15	0.01 ± 0.001	30.56 ± 0.01	69.44 ± 0.18
Gonads	/	/	/	/	41.84	0.02 ± 0.007	81.63 ± 0.04	18.37 ± 0.02

Incorporation dynamic in adults (between 64 to 182 days of experiment)

Temporal changes of observed values of $\delta^{15}N$ presented decay from the 64th day in all tissues which was stronger in liver and gonads compared to blood and white muscle (Figure 37). This pattern was not observed in $\delta^{13}C$ where isotopic ratio in blood and white muscle remained constant between 64 and 182 days and a less marked slope was observed in liver and gonads. Concerning $\delta^{15}N$, TDF has become negative in liver (-1.44 ± 0.09 ‰), blood (-2.71 ± 1.36 ‰), white muscle (-0.56 ± 0.40 ‰) and gonads (-1.52 ± 0.11 ‰). Concerning $\delta^{13}C$, TDF was 1.63 ± 0.03 ‰ in the liver, 1.55 ± 0.03 in the blood, 2.34 ± 0.37 ‰ in the white muscle and -0.9 ± 0.89 ‰ in gonad. For liver, significant difference was founded between $\delta^{13}C$ -TDF of juveniles and $\delta^{13}C$ TDF of adults (Table 14). However, no differences appeared between $\delta^{13}C$ TDF of juveniles and $\delta^{13}C$ TDF of adults for blood and white muscle suggesting that only the carbon incorporation in the liver is affected by the maturity process. Comparatively, nitrogen-TDF was always significantly different between juveniles and adults whatever the tissues (Table 14). During this period, dynamics of carbon stable isotope incorporation was mainly driven by catabolic processes in liver and blood (as in juveniles) but by growth processes in white muscle and gonads (~70%, unlike juvenile's fish). For nitrogen incorporation, catabolic processes are mainly contributive in liver (81%) and in gonads (82%) and relative contribution of growth processes are in the same range for blood and white muscle (~70%, Table 15, Figure 37). Finally, a strong negative relationship between the GSI (%) and the $\delta^{15}N$ between 64 to 182 days is presented in Figure 38. When GSI increased the difference between the expected and observed values of $\delta^{15}N$ decreased ($R^2 = 0.80$).

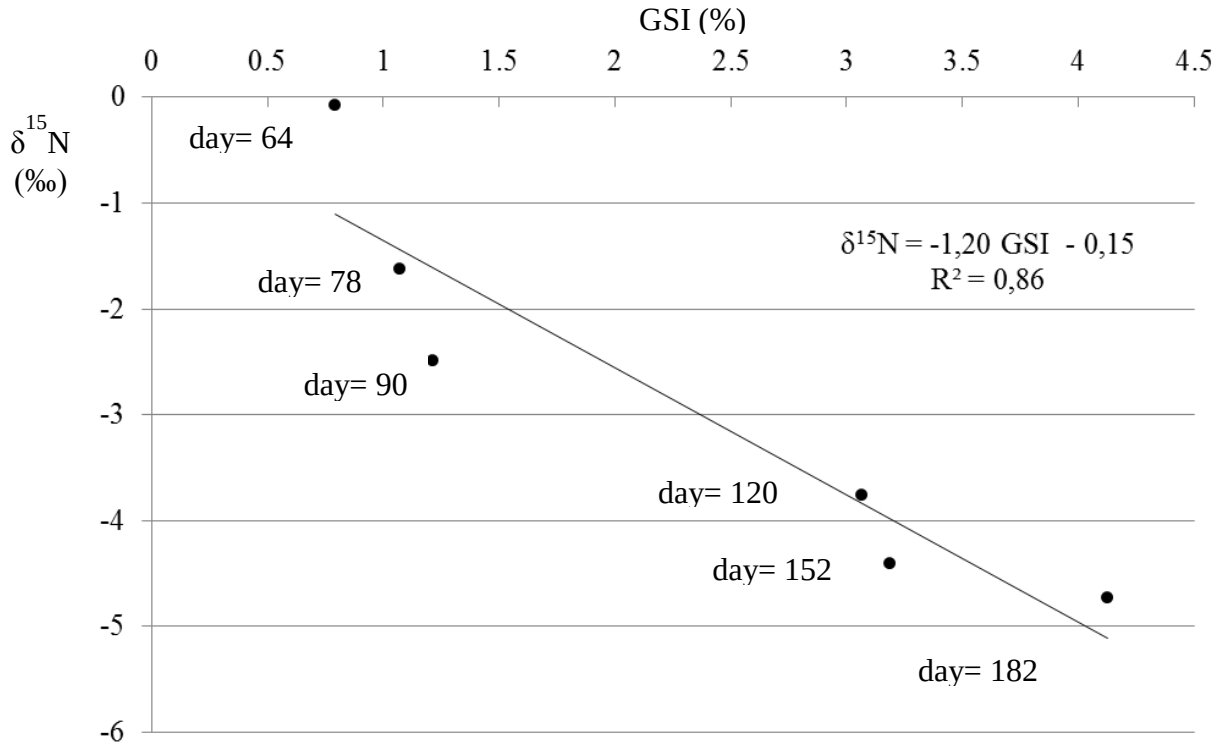


Figure 38: Identification of the negative relationship between the gonadosomatic index (GSI, %) and nitrogen isotopic ratio in the liver of adults Sardina pilchardus. *The y-axis represents the difference between the expected evolution (model fitted between 0 and 64 days in liver) and the observed pattern of δ15N (‰) in the liver at 6 sampling times (64, 78, 90, 120,152,182 days). The x-axis represents the mean GSI (n=5) at these same 6 sampling times.*

4. Discussion

For the first time, incorporation dynamics of carbon and nitrogen stable isotopes were monitored on *Sardina pilchardus*, a small pelagic fish of ecological and economical interest, in experimental conditions. These six months experiment allowed the fish to develop their reproductive system and thus allowed to investigate the dynamics of carbon and nitrogen stable isotope incorporation for juveniles and adults. Our isotopic clock study used four targeted tissues of interest in trophic ecology and in physiology studies: liver, white muscle, blood and gonads.

To the best of our knowledge, the only one other pelagic teleost considered as biological model in the same framework was Pacific and Atlantic Bluefin tunas (Madigan et al., 2012; Varela et al., 2011) but there is clearly a lack of experiment conducted with the small pelagic teleosts and this study is probably the first. However, a vast part of isotopic experiment is applied on brackish water fish.

A challenge with *Sardina pilchardus*

Sardines is a short life span species (Rochet, 2000) and this is compensated by a production of many eggs per organism, a multiple and batch spawning and an extent of their reproductive period (even if their pick of hatching take place at springtime in the Bay of Biscay) (Ganias et al., 2015, 3; ICES, 2010a). Birthdate determination, in December 2013 in the present study, is also reasonably considering the spawning frequency in their natural living environment. Birthdate can be considered as an essential step in fisheries management and still a labour and an expensive procedure limiting the number of studies on juvenile's growth. However, our estimates are in the range of age - total length relationship proposed in (Silva et al., 2015). Moreover, the linear growth rate determined in the present work appears to be the highest compared to linear growth rate based on total length (K_{VB}) previously estimated for juveniles of *S. pilchardus* (Alemany et al., 2006; Álvarez and Alemany, 1997; Meneses, 2003; Silva et al., 2015) and adults (Van Beveren et al., 2014). This confirms the strong growth rate due to both the natural health status of fish used favorited by experimental conditions (no predator, no competition, or no food limitation). In the present study, expected length at maturity was found slightly lower (10.46 ± 0.84 cm) than the measured total length for the considered area around 13 cm in the Bay of Biscay (Coiffec et al., 2006). It was about 12.5 cm in the Mediterranean Sea (Delaruelle and Ross, 2009), and 9.92 cm in the Aegen Sea (Nikolioudakis et al., 2014). Length at maturity depends on the energy intake during the juvenile phase and fish maturation is possible when the energy supply can support gonadal maturation (Van Der Lingen et al., 2006). This clearly suggests that an adequate supply of food (higher than in natural environment) was provided in the present experiment. The theoretical maximum length of 16.59 cm found in this study is probably underestimated but realistic: the largest specimen sampled in the Bay of Biscay measured 28 cm and the common size ranges between 15 and 25 cm (Coiffec et al., 2006).

In the present study, the single cohort lived their first sexual maturation and also the transition status from juvenile to mature. Generally, a growth rate slowdown is observed before spawning due to the use of food to growth consumed in juvenile phase (Feltrim and Ernst, 2010) but it is documented that biotic and abiotic patterns of the water column may impact recruitment through cohort mean length (Arcos et al., 1997). Moreover, two main growth phases were identified in sardine juvenile from the Alboran Sea relative to their birthdate later or earlier in the spawning season in response to environmental fluctuations (Alemany et al., 2006). It is also obvious that experimental condition avoids natural pressures

such as food limitation. Furthermore, organisms were maintained during 6 months at 17.1±0.8°C corresponding to a sea surface temperature of June in the Bay of Biscay (Costoya et al., 2015), which created a favorable context for metabolic activities affected by temperature.

Haematrocrit can be considered as an indicator of fish health because an increase of oxygen supply in fish possibly reflects a stress response over the experiment (Trenzado et al., 2009). Here, slight changes in haematrocrit seem to be an indicator of organism's growth more than stress response. Whereas the Fulton condition factor slowly increased before stabilization around the maturation period, a clear positive trend between the start and the end of the experiment was highlighted by Le Cren relative condition index, which might reflect a change in protein change through a protein consumption from muscle (Brosset et al., 2015). As Brosset et al. (2015) indicated a strong correlation between fatmeter and Fulton condition factor for fish with inactive gonads, Fulton index would be linked to fat reserves. During the experiment, adipose tissue was effectively observed until the the apparition of gonads but seemed to decrease after maturation (explaining the linear shape of Fulton index over the rest of the experiment). Sufficient energy/fat stores may have been consumed in order to allocate energy towards the maturation of gonads. In farmed fish, puberty (period comprising the transition from immature juvenile to mature adult), is controlled by many regulators (see review of Taranger et al., (2010)) among which reserves of protein and lipid are the most important ones. During puberty proteins being transferred to oocytes (Kamangar et al., 2006). In the present experiment, GSI was in the same range than previously recorded in several species (Mustać and Sinovčić, 2010): from 0.5 to 4.5% in Adriatic Sea; (Nunes et al., 2011): range: 0.5 to 10% in Atlantic sardines. Moreover, the temporal increase of GSI measured in the present experiment corresponds to the natural seasonal pattern of GSI for sardines (Nunes et al., 2011). The present results suggest that sardines deploy the "capital breeding" strategy with a capitalization of reserves accumulated during juvenile phase to, *in fine*, their egg production as supported in (Ganias, 2009).

Overall, it appeared that, during the 6 months of the present experiment, *S. pilchardus* were under favorable conditions to feeding, growing and for their maturing process reflectiong a strong metabolic activity.

Dynamics of carbon and nitrogen incorporation in juveniles

The present study proposed to determine a specific TDF for the small pelagic fish *S. pilchardus* potentially applicable to small pelagic fish in general. The objective was to study

the temporal incorporation of stable isotopes and to estimate the contribution of growth versus catabolic process in the white muscle, liver, blood and gonads. Because our study was a experimental approach, it implied certain limitations such as: (i) the duration of the experiment, (ii) the consideration of an allometric growth of sardines in modeling whereas their growth is isometric (Van Beveren et al., 2014) (but applied on juveniles we suppose that this difference is less developed) and, (iii) the model assumption involving that growth and catabolic activity act independently is a wrong hypothesis in organisms as developed for example in "dynamic energy budget" model (Emmery et al., 2011).

Catabolic and growth contribution to turnover rate

In the present study isotopic incorporation (carbon and nitrogen) in *S. pilchardus* appeared to be primarily driven by catabolic processes. However, in liver, blood and white muscle, this contribution, along the time, showed a slightly increase as growth passed. As observed, at the start of the experiment, growth contribution was able to reach nearly 40% (their maximum in blood considering nitrogen incorporation). This general pattern was observed in every tissue even if relative differences were observed. Buchheister and Latour, (2010) have proposed that contributions of catabolic processes versus growth to isotopic incorporation can be considered as the driving force between turnover rate differences between tissues and isotopes. Thus, a tissue with a higher catabolism activity shows a higher turnover rate. The turnover rate of stable isotope in tissue drives the rapidity to reach a stable level (Logan et al., 2006). As in many studies, our results showed that liver then blood and finally white muscle are organs/tissue with increasing turnover. Hepatic tissue, due to a vigorous metabolism, is always presented as an integrator of short term diet whereas white muscle reflects longer periods (Gaston and Suthers, 2004; Hesslein et al., 1993; Zuanon et al., 2007). Following the present experiment, our estimates for $\delta^{13}C$ half-lives were 16, 20 and 36 days for liver, blood and white muscle, respectively. Unfortunately, steady state of $\delta^{15}N$ was not really reached in blood and white muscle during the experiment but more than 97% of the asymptotic value was obtained for these tissues. In fish, the white muscle is mainly constituted of protein and the liver contains an important amount of carbohydrates. Moreover, in the consumer, the isotopic composition of tissue is affected by proteins, carbohydrates, glycogenic amino acids and lipids (Schwarcz, 1991). The variations in amino acid composition could explain the $\delta^{15}N$ (especially) and $\delta^{13}C$ level differences between white muscle and liver mainly (Vollaire et al., 2007). The fact that the turnover rate was higher in liver than in white muscle is linked to their function. Liver redistributes catabolized and

assimilated molecules whereas white muscle is used as a mechanic function reacting slowly in metabolic viewpoint (Carleton and del Rio, 2010; Peragón et al., 2001). Our results (fitted model between 0 and 64 days) support this previous rule because the relative contribution of catabolic processes was always higher in liver for both, carbon and nitrogen stable isotope. *S. pilchardus* is an ectotherm pelagic fish, but similar results were obtained in tuna, an endothermic pelagic fish (Madigan et al., 2012). Our study showed also that the faster integrator tissue in terms of both carbon and nitrogen was respectively the liver, the blood and the white muscle. This result confirms the choice for isotope ecologists to use one tissue rather than another (liver to understand the recent feeding ecology and white muscle to understand a larger (monthly) feeding ecology). However, it is interesting to note that the relative contribution of growth is always higher in $\delta^{15}N$ than $\delta^{13}C$. Samples were defatted with cyclohexane and it was also possible that remaining structural lipids (with carbohydrates mainly influence $\delta^{13}C$). Structural lipids have a lower turnover rate than proteins in organisms explaining possibly this difference for the relative contribution of growth. As proposed by Xia et al., (2013), the bioenergetic allocations seem to determine nitrogen incorporation. More recently, (Xia et al., 2015) have found, working on a sea cucumber, that non-significant differences of catabolic contribution have been observed face to fluctuation diets. They concluded that sea cucumber kept a "relative stable bioenergetic distribution strategy" despite the various diets. In the present study organisms were growing and preparing their first sexual maturation.

Trophic discrimination factor by tissues

Because it is fundamental for isotope ecologists, TDF is the Achille heel in the field. It is now well documented that TDF vary among species, tissues within species and among diet (Caut et al., 2009; Lafferty et al., 2008; McCutchan et al., 2003; Vanderklift and Ponsard, 2003; Vander Zanden et al., 2015). The present study aims to increase knowledge on TDF by providing quantitative data on a new species.

Our TDF values for carbon and nitrogen stable isotopes in white muscle and liver principally fit the range found in previous studies (Caut et al., 2009; Lafferty et al., 2008; McCutchan et al., 2003; Vanderklift and Ponsard, 2003; Vander Zanden et al., 2015). Indeed, the range of our TDF (plus their standard deviation) did not show an expanded pattern of values. Compared to the common values proposes by (Post, 2002), $\Delta^{13}C$: 0.4 ±1.3 ‰; $\Delta^{15}N$: 3.4 ± 1.0 ‰, and the more specialized values with fish support (and defatted samples)

proposed by (Sweeting et al., 2007a; Sweeting et al., 2007b), $\Delta^{13}C$: 1.7 ± 1.1, $\Delta^{15}N$: 3.2 ± 1.3, TDF of S. pilchardus were greater for $\Delta^{13}C$ and relatively lower for $\Delta^{15}N$.

As reviewed in Boecklen et al., (2011) the discrimination of isotopes animals tissues results from the combined factors as organism mass, temperature, and isotopic ratio of food. The main particularity of our study is the growing of fish during the experiment and also changes of body mass and length. This is why our model is growth and time-dependent. Temperature, which was constant during our experiment, influences metabolic rates (assimilation, dissipation, and growth). Temperature should only affect the rate of isotopic discrimination in oyster tissues, but not the Δ value itself (Boecklen et al., 2011). Food quality was largely explored in literature (Gaye-Siessegger et al., 2003; Robbins et al., 2010). In our study the diet was controlled and composed by fishmeal. Finally, it is also recognized that the isotopic signature of diet can explained the TDF (Caut et al., 2008) and explain possibly differences with other all previous cited studies.

What is possibly happening after puberty?

Previous study on incorporation dynamics of stable isotopes sought to determine the effects of temperature because biochemical reactions of poikilotherms are reduced at low temperatures (Boecklen et al., 2011). At our knowledge the present study is possibly the first to investigate the physiological transition from juveniles to mature conditions on a marine pelagic teleost from an isotopic viewpoint. As noted in the introduction, the physiological state of the studied consumer, as the reproductive state can condition the TDF with 'deep changes in C:N ratio but only weakly affected nitrogen TDF' based on data for an experiment on brittle star (Blanchet-Aurigny et al., 2012). The observed values revealed that fish maturation has an unexpected effect on nitrogen ratios. A decrease in $\delta^{15}N$ was stronger in liver, blood, white muscle and gonad. In many vertebrates, there is a catabolic trade-off between energy allocated to growth (somatic growth) and energy allocated to maturity/ reproduction (gonadal growth). The first hypothesis to explain the isotopic changes on mature fish is the energy reallocation hypothesis. A major energetic reallocation takes place during the production of eggs in animals and SIA can record this change (Boggs and Niitepõld, 2014; Vézina et al., 2006). In this case, organs who take an advantage of this reallocation should show enrichment in heavy stable isotopes. In view of our results, this hypothesis cannot be applied because carbon isotopic ratio in liver and white muscle was not affected during the period where fish was considered as mature. Thus, our second hypothesis is the specific routing face to alimentation during gonad production. Change in using some counpounds that

were catabolized before and anabilised now. Juvenile's fish could use amino acid to catabolism but adult's fish could use amino acid to anabolism. There would be more fractionation concerning protein (because nitrogen ratios were affected). As reviewed in (Wu, 2010), the functional amino acids defined 'those amino acids that regulate key metabolic pathways to improve health, survival, growth, lactation and reproduction of organisms'. Under the gonadotropin hormones, vertebrates produce or express more functional amino acids. For example melatonin, by changes in the genes system, affect negatively the gonadogenesis in seabass (Alvarado et al., 2015). In the same idea, in catfish (*Heteropneustes fossilis*) showed variations with levels increasing in the peak and the post-spawning phase

5. Conclusion

The main results of this work are to propose new TDF for various tissues/organs of small pelagic fishes, to determine also turnover specific rate, to quantify and to temporally show the relative contribution of catabolic processes (the main driver).

Naturally, the future step to this word would be to apply the present TDF proposed to compare their interpretation to others. Moreover, during this experiment, other tissues or organs were collected as skin, skeleton, fin, gills rakers supposing a future work step to investigate dynamics of nitrogen and carbon stable isotope by compartment of the whole fish. The present study reveal that during maturation step, $\delta^{15}N$ and also $\Delta^{15}N$ fluctuates calling to more laboratory experiment during physiological steps of life traits. It would be very methodologically interesting to know, for example, if this $\delta^{15}N$ pattern is repeatable at each maturation time and how quickly it returns to a "classic" situation.

Acknowledgements

We are especially very grateful to the wholeAquarium of La Rochelle team (special thanks to Jean-François, Romain, Olivier and Vincent) for their advice on animal collecting, maintenance techniques, interest and availability all along the experiment. We thank M. Durollet, J. Lucas, T. Lacoue-Labarthe and I. Percelay for their help in the fish dissections at the laboratory. We thank also G. Guillou from the spectometry isotopic plateform of LIENSs for his effectiveness in analyses. This research was supported through a PhD grant for A. Dessier from the Conseil Régional de Poitou-Charentes and by the European project REPRODUCE (Era Net-Marifish, FP7).

Conclusion

Cette approche mécaniste nous a permis de proposer, pour la première fois, un FDT et une vitesse d'incorporation des isotopes stables du carbone et de l'azote adaptés à *S. pilchardus* et cela, pour deux statuts physiologiques distincts ; juvénile et adulte. Ce FDT obtenu est le plus bas possible car les poissons ont été nourris à satiété. En revanche, la vitesse d'incorporation reportée dans ce chapitre est la plus forte possible. En effet, au cours de l'expérimentation, le métabolisme des organismes était élevé (*e.g.* forte croissance et taille à la maturité précoce).

Comme tous les FDT proposés dans la littérature celui-ci présente des limites (par exemple : la qualité et la quantité de la ressource alimentaire sont incomparables à celles des conditions naturelles). Les sardines utilisées lors des six mois d'expérimentation ont vécu leur première maturation sexuelle et sont passées du stade de juvénile à celui d'adulte. Cette phase de puberté chez les sardines nous a permis de mettre en évidence un effet de cette maturation sur les FDT pour l'azote essentiellement sur l'ensemble des tissus étudiés et donc sur leurs signatures isotopiques respectives. Les hypothèses proposées pour expliquer le schéma des réponses isotopiques dans les gonades et le foie des individus matures pourraient être abordées au travers d'une analyse portant sur des acides aminés ciblés (e.g. ceux impliqués dans le processus de fabrication des gonades). Ce travail permetterait d'identifier précisemment le phénomène observé. De plus, à ce jour, aucune étude ne démontre que ce schéma se reproduit à chaque nouvelle phase de reproduction au cours du cycle de vie d'une espèce. Ce point reste donc à vérifier. Par ailleurs, il est important de ne pas oublier que l'ensemble des études appliquant des modèles de mélange stationnaires sous entendent que les signatures isotopiques chez l'organisme (pour des tissus différents) sont en équilibre avec celles des proies assimilées. Cette hypothèse de travail implique concrètement que les proies doivent être stables en terme de diversité et de disponibilité ce qui est rarement le cas en conditions naturelles.

Dans un tout autre contexte, l'étude de la viabilité de cette espèce en pisciculture justifie certaines recherches scientifiques. A ce jour, cette étude est la première répertoriant une maturation sexuelle complète de la sardine en conditions contrôlées.

Logiquement, l'objectif suivant est de confronter ces TDF proposés aux valeurs de la littérature ce qui sera réalisé dans le chapitre 4 de ce travail de thèse.

IV. L’écologie alimentaire printanière de la sardine, *Sardina pilchardus* et de l’anchois, *Engraulis encrasicolus*, adultes dans le Golfe de Gascogne

Introduction

1. Des outils au service de l'écologie trophique marine

La meilleure façon d'étudier le régime alimentaire des organismes, d'étudier les réseaux trophiques et les flux d'énergie dans un écosystème est l'observation directe de l'activité alimentaire (*e.g.* comportement de chasse, recherche de nourriture etc.) Cette observation devient très compliquée, voire impossible, lorsque le site d'étude est le milieu aquatique. Ainsi, de façon empirique, en écologie alimentaire marine, les études des contenus stomacaux se sont très largement répandues. Cette méthodologie qualitative et quantitative est basée sur l'identification taxinomique de restes de proies consommées et souvent plus ou moins digérées. Elle requiert un coût « opérateur » important si l'on tient compte à la fois du niveau d'expertise de l'opérateur et du temps nécessaire à dépouiller le contenu stomacal. Cette méthodologie ne nous informe pas sur les proies ou la fraction de celles-ci qui vont réellement être utiles pour l'organisme (*e.g.* maintenance, croissance), à savoir la fraction assimilée. De plus, en considérant les résultats des contenus stomacaux, l'échelle d'intégration temporelle apportée par cette analyse est relativement courte et tend à freiner la conception dynamique des réseaux trophiques. Il apparaît donc difficile d'étudier un réseau trophique dans son ensemble sur la seule base de cette méthode. Cependant, il est important de reconnaitre qu'un arsenal efficace de mesures découlant de cette méthode s'est développé (*e.g.* coefficient de vacuité[2], indice de réplétion[3], indice de sélectivité d'Ivlev[4]). Aussi, il est possible d'utiliser l'ADN de ces contenus stomacaux pour identifier les espèces consommées (souvent, qui ne sont pas identifiables par les observations) si tant est que l'ensemble des proies potentielles soit génétiquement référencées. Il est également envisageable d'utiliser la couleur du contenu stomacal qui reste toutefois une source d'information essentiellement complémentaire à une étude qualitative et quantitative des contenus stomacaux (Cunha et al., 2005).

Ainsi, pour pallier aux inconvénients précédemment cités, l'écologie trophique marine utilise des paramètres biologiques ou chimiques indirects pour étudier l'écologie alimentaire des organismes marins. Dans la littérature, la dénomination de ces paramètres peut faire appel

[2] Le coefficient de vacuité correspond au rapport entre le nombre d'estomacs vides et le nombre total d'estomacs étudiés.
[3] L'indice de réplétion correspond à un rapport de masses : celle du contenu stomacal divisée par celle du poids total de l'animal.
[4] Voir l'étude de référence : (Ivlev and Scott, 1961).

à plusieurs termes : traceur, biomarqueur, proxy ou indicateur. Pour cette dernière partie de thèse c'est le terme de traceur qui sera communément employé dans les chapitres qui suivent. Ces traceurs représentent des indicateurs en eux-mêmes et c'est en ce sens que certaines études utilisent ce terme. L'utilisation de ces traceurs permet de décrire un ou plusieurs aspects de l'écologie alimentaire d'un organisme et d'apporter des éléments sur la structure et le fonctionnement d'un écosystème. Leur utilisation est fondée sur le postulat suivant : « nous sommes ce que nous mangeons ». Parmi ces traceurs indirects, on peut citer : les profils de lipides (*e.g.* acides gras), les ratios isotopiques des éléments légers (*e.g.* carbone et azote) ou lourds (*e.g.* plomb, mercure), les niveaux de contamination en éléments traces (*e.g.* cadmium, mercure) et la faune parasitaire. Au cours de ces travaux de thèse, les ratios isotopiques, les contaminants et la faune parasitaire ont été utilisés

L'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote, est un outil puissant et très répandu en écologie trophique marine. La présentation de ce traceur étant déjà réalisée dans l'introduction de la partie II de ce manuscrit, elle n'est pas donc pas proposée de nouveau pour cette section.

1.1.La contamination chimique par les éléments traces : le cas du mercure

La notion d'éléments traces définit les éléments chimiques constituant la croûte terrestre et dans laquelle la concentration de chacun d'eux est inférieure à 0,1%. Le cadmium, le chrome, le zinc, le plomb ou le cuivre sont des éléments traces métalliques et des éléments comme l'arsenic ou le sélénium sont des éléments traces non métalliques. Un certain nombre de ces éléments traces sont dits essentiels car inhérents aux processus biologiques comme le zinc (nécessaire à la croissance cellulaire et au métabolisme (Prasad, 1991)), le cuivre (impliqué dans des processus d'oxydo-réductions des enzymes) ou le chrome (participant par exemple à la régulation de la glycémie (Balk et al., 2007)). En revanche, des éléments traces tels que le cadmium, le plomb, le sélénium, ou le mercure (Hg) ne présentent aucun intérêt biologique et sont donc qualifiés d'éléments non essentiels. L'ensemble de ces éléments peuvent potentiellement tous être toxiques dès lors que leurs concentrations dans les organismes dépassent une valeur seuil. Cette toxicité est fonction à la fois des concentrations mesurées et des formes chimiques en présence (Yokel et al., 2006).

L'utilisation du Hg en tant que potentiel traceur trophique dans le milieu marin réside essentiellement dans les étapes qui structurent son cycle. Le Hg est émis au travers de sources naturelles (*e.g.* volcanisme) mais ses émissions se sont accrues en raison des activités anthropiques. En effet 70% de l'émission du Hg dans le milieu naturel provient d'activités humaines comme la combustion de matières fossiles, l'incinération des déchets et son exploitation minière pour la création entre autre de batteries (Fitzgerald and Lamborg, 2014). Sur ces 70%, 50% de cette émission anthropogénique va « remplir » le stock de Hg atmosphérique (Lindberg et al., 2007). Ainsi, dans le compartiment océanique, l'origine majeure de Hg est liée au dépôt atmosphérique (Soerensen et al., 2010), la seconde origine étant représentée par les apports fluviaux (Sunderland and Mason, 2007). Une fois dans ce compartiment, le cycle naturel du Hg est essentiellement régulé par deux processus : celui de la méthylation par les bactéries et de la déméthylation par l'action des UV (Monperrus et al., 2007). Du fait de ses propriétés physico-chimiques, le méthyl-mercure (MeHg) se bioaccumule dans les organismes et se bioamplifie au sein de l'ensemble du réseau trophique. Le transfert du Hg est principalement associé à la voie trophique et la bioamplification constitue un phénomène avéré pour le MeHg dans le milieu marin (Gray, 2002). En raison de cette bioamplication le long des niveaux trophiques, le Hg est un outil pertinent pour identifier la position trophique/isotopique d'un organisme (Gray, 2002).

Les éléments traces ne se biodégradent pas dans les organismes mais sont pris en charge par les mécanismes de détoxication mis en place par les organismes qui vont réguler leur présence et leur formes physico-chimiques. Par exemple, les métallothionéines représentent une famille de protéines capable de se lier par affinité à des ions métalliques comme le cadmium, le cuivre ou le Hg. Chez les poissons, les tissus rénaux et hépatiques, riches en métallothionéines, sont les sièges privilégiés de la détoxication (Eisler, 2010). Ces tissus présentent par conséquent des niveaux de contaminations plus élevés.

L'analyse des ratios isotopiques du carbone et de l'azote et l'étude des niveaux de contamination en Hg peuvent être réalisés sur différents tissus de l'organisme d'intérêt. De fait, grâce aux taux de renouvellement différents de la matière dans ces tissus et à la vitesse d'incorporation des molécules, ces deux traceurs vont refléter différentes « fenêtres temporelles ». Tout comme les hypothèses de travail propres aux analyses isotopiques, les concentrations en Hg mesurées dans un tissu de l'organisme reflète un équilibre. A la

différence des analyses isotopiques, pour le Hg, cet équilibre correspond à ce qui a été consommé par rapport à ce qui a été régulé par la détoxication.

Tout comme pour l'utilisation des profils d'acides gras et pour l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote, les niveaux de contamination en Hg peuvent apporter une dimension spatiale à l'analyse de l'écologie alimentaire d'une espèce et ainsi reflèter une zone d'alimentation ou d'habitat. Ainsi, en milieu marin, les espèces mésopélagiques accumulent relativement plus de Hg que les espèces épipélagiques (Monteiro et Furness 1995; Chouvelon et al. 2012; Choy et al., 2009). L'analyse des niveaux de contamination en Hg dans les tissus musculaire et hépatique de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* et dans leur proie mésozooplanctonique (définie selon des classes de taille) est présentée en Annexe 4 dans ce manuscrit, comme une perspective scientifique à ce projet de thèse.

1.2.La faune parasitaire

Les parasites représentent une part significative de la biodiversité terrestre et aquatique (plus de 50% des organismes), et il n'existe pas d'espèces libres indemnes d'infection parasitaire (Combes, 1995; Guégan et al., 2007) : les parasites sont des organismes ubiquistes dans l'environnement. Un écosystème riche de parasites (en diversité) est considéré comme un écosystème sain (Hudson et al., 2006). Le parasitisme est une interaction durable entre deux espèces différentes, le parasite et l'hôte, favorable au parasite qui exploite l'hôte au détriment de celui-ci (Combes, 1995). Bien que les parasites représentent une part importante de la biomasse dans divers écosystèmes aquatiques, des estuaires aux récifs coralliens, leur importance écologique est rarement reconnue. Ils peuvent pourtant être tout aussi communs que la plupart des consommateurs « libres » d'un système. L'expression la plus simple pour décrire cette faible considération en écologie définit les parasites comme « le tissu invisible de la nature » (Lafferty, 2013).

Jusqu'à présent, les parasites ont été utilisés avec succès comme traceurs biologiques dans diverses études, renseignant sur :

- des variations de leur environnement : modification de la température ou de sa dégradation telle que des pollutions (Lafferty, 2013; Sures, 2008) ;

- la biogéographie des hôtes (routes migratoires ou mouvement des poissons marins (Kennedy, 1978; Mosquera et al., 2000). Quand ces parasites sont restreints à une zone géographique particulière, ils peuvent être utilisés pour déterminer les habitats alimentaires des hôtes (Mosquera et al., 2003). Le taux de changements au sein d'une communauté d'hôtes entre deux zones (Poulin et al., 2011; Poulin et al., 2013) peut aussi être appréhendé par l'étude de la faune parasitaire. La similarité entre deux communautés décroit en effet de manière proportionnelle en fonction de la distance séparant les populations hôtes (Timi et al., 2010) ;

- le recrutement, l'identification et la discrimination des stocks/populations (MacKenzie and Abaunza, 1998; Rello et al., 2009) ;

- l'histoire évolutive de l'espèce d'hôte, l'hybridation entre espèces hôtes, la mise en évidence d'écotones (zone de transition entre deux écosystème), (Choudhury and Dick, 2001; Dupont and Crivelli, 1988; Karvonen et al., 2013).

Pour être utilisés comme des traceurs, les parasites doivent répondre à différents critères (Campbell, 2008) :

- avoir des prévalences distinctes dans les différentes zones du site étudié ;
- ne pas correspondre à des ectoparasites (parasites externes, facilement perdus lors de la capture de l'hôte) ;
- avoir une forte spécificité pour le microhabitat dans l'hôte pour limiter le temps de dissection ;
- être facilement détectables et identifiables ;
- avoir une durée de vie compatible avec la durée d'étude ;
- ne pas avoir d'effets pathogènes marqués ;
- avoir de faibles variations interannuelles et saisonnières de prévalence ;
- correspondre plutôt à des parasites dont le cycle de vie n'implique qu'un seul hôte. Dans ce cas, ils seront plus simples à utiliser que des parasites dont les cycles de vie impliquent plusieurs hôtes (cela nécessite de connaître la distribution et la nature de tous les hôtes potentiels pour interpréter les données).

L'écologie des communautés parasitaires de poissons est la plus étudiée, les poissons étant les hôtes de nombreuses espèces de parasites (Berland, 1961). Le passage en revue des études traitant des associations parasites-poissons, ne permet pas d'identifier des études qui utilisent spécifiquement les parasites pour renseigner le régime alimentaire de l'hôte. Il est cependant évident qu'un parasite transmis le long de la chaîne alimentaire jusqu'à son hôte définitif apporte une information sur les proies consommées. De fait, la diversité des parasites et de leur mode de transmission a longtemps été sous-estimée dans les études des réseaux trophiques (Hudson et al., 2006; Marcogliese, 2005; Timi et al., 2010). Les Helminthes sont les parasites les plus rencontrés pour décrire les populations d'hôtes dans les écosystèmes (pour revue: MacKenzie, 2002).

1.2.1. Faire connaissance avec la super-famille des Ascaridoidea :

Les organismes appartenant à la super-famille des *Ascaridoidea* (Helminthes) sont des Nématodes parasites très communs chez les téléostéens marins et notamment chez *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* (Marzoug et al., 2012; Piras et al., 2014; Reichenbach-Klinke, 1958). Afin de faciliter la lecture du chapitre 5, il est nécessaire de proposer quelques généralités sur les parasites.

Les Anisakidae représentent une famille d'*Ascaridoidea* dont les principaux genres sont *Anisakis, Pseudoterranova, Contraceacum/Phocascaris* et *Hysterothylacium*. Le cycle de vie de ces organismes est hétéroxène[5] et suit la chaîne alimentaire dans laquelle ils survivent (Figure 39). L'hôte définitif étant toujours un vertébré prédateur (poisson, oiseau ou mammifère marin selon les espèces), dans lequel la reproduction sexuée du nématode s'effectue dans l'intestin de celui-ci. Sur la base des critères morphologiques, le genre *Anisakis* (Sous-famille des Anisakidae) comprend 10 espèces réparties en 2 clades (Mattiucci et al., 2004; Mattiucci et al., 2005). Le clade I est constitué de 7 espèces dont *Anisakis simplex* sensu stricto (s.s.), *A. pegreffii* et *A. simplex C* formant le complexe d'espèces *A. simplex* sensu lato (s.l.) (Mattiucci and Nascetti, 2006). Le clade II est composé de 3 espèces : *A. physeteris, A. brevispiculata* et *A. paggiae.*

[5] D'après Combes (1995) :
Un cycle de vie « hétéroxène » correspond à un cycle comprenant plusieurs hôtes à la différence d'un cycle « holoxène », ne comprenant qu'un hôte.

Le cycle biologique des *Anisakis* est constitué de 3 phases (Figure 39). Les œufs sont rejetés dans les fèces des hôtes définitifs. Dans la colonne d'eau, la larve (L) va se développer jusqu'au stade L3, stade non infectant pour les crustacés planctoniques. Un crustacé, tel qu'un copépode ou un isopode va ingérer la larve L3 qui devient infectante (non représenté, des copépodes parasités peuvent être consommés par d'autres crustacés). Des mollusques peuvent aussi être parasités. Les larves peuvent infecter directement les mammifères filtreurs, ou bien passer par des hôtes paraténiques (non obligatoires physiologiquement mais obligatoire écologiquement dans la mesure où ils augmentent les chances du parasite d'être transmis à l'hôte définitif tels que des poissons planctonophages, piscivores ou des mammifères marins) qui finiront par être consommés par un mammifère, où la larve va se métamorphoser de nouveau et se reproduira sexuellement (Nieuwenhuizen et Lopata, 2013).

Le genre *Anisakis : A. simplex* ss a une large distribution dans l'hémisphère nord (de 35°N au cercle polaire arctique), au contraire d'*A. pegreffii* qui prolifère en Méditerranée et dans l'hémisphère sud depuis le 35°N jusqu'au 55°S (Mattiucci et Nascetti, 2006). Neuf espèces de cétacés sont reconnues comme hôtes définitifs d'*A. simplex* ss dont 5 sont présentes dans les eaux proches des côtes françaises *: Balaenoptera acutorostrata* (la baleine de Minke), *Delphinus delphis* (le dauphin commun à bec court), *Globicephala melaena* (le globicéphale commun) et *Lagenorhynchus albirostris* (le dauphin à nez blanc) (Mattuicci et Nascetti, 2006). Dans les eaux européennes, une seule espèce de cétacés, *D. delphis*, est parasitée par *A. pegreffii* (Mattiucci et Nascetti, 2006).

Le genre *Hysterothylacium* (Sous-famille des Raphidascaridinae) est cosmopolite et euryxène (large spécificité pour l'hôte) (González, 1998; Shamsi et al., 2013). Il est le parasite de nombreuses espèces de poissons tels que les clupéiformes et les gadiformes (Berland, 1984; Petter et al., 1995). Le cycle de vie comporte au moins deux hôtes (Figure 39) : i) un hôte intermédiaire, *e.g.* copépode (*e.g. Acartia tonsa*), amphipode, isopode ou mysidacés, ii) un téléostéen prédateur comme hôte définitif (*e.g.* Gadiformes) (Koie, 1993). A ces deux hôtes, s'ajoute généralement un hôte paraténique (*e.g.* petits pélagiques), non obligatoire physiologiquement, mais dont se nourrit plus communément l'hôte définitif.

Les téléostéens peuvent donc servir d'hôtes paraténiques (non obligatoires) ou d'hôtes définitifs selon la taille du stade infestant au moment de l'ingestion de l'hôte intermédiaire (Koie, 1993). Les larves de stade 3 (3ème stade larvaire = L3) de taille inférieure à 1 mm (ou plus généralement de taille inférieure à 2 mm) provenant des copépodes harpacticoïdes ne

survivent pas chez les poissons lorsqu'elles sont ingérées. Les L3 dont la taille est comprise entre 2 et 3 mm traversent, en revanche, la paroi de l'intestin et migrent dans la cavité générale où elles finissent par s'encapsuler et former des nodules. Le poisson sert alors d'hôte paraténique. Les larves L3 dont la taille est supérieure à 3 mm au moment de l'ingestion par des crustacés parasités (*e.g. Acartia tonsa*, mysidacés) se transforment en larves L4 puis en adultes dans la lumière de l'intestin. Le poisson sert alors d'hôte définitif (Koie, 1993).

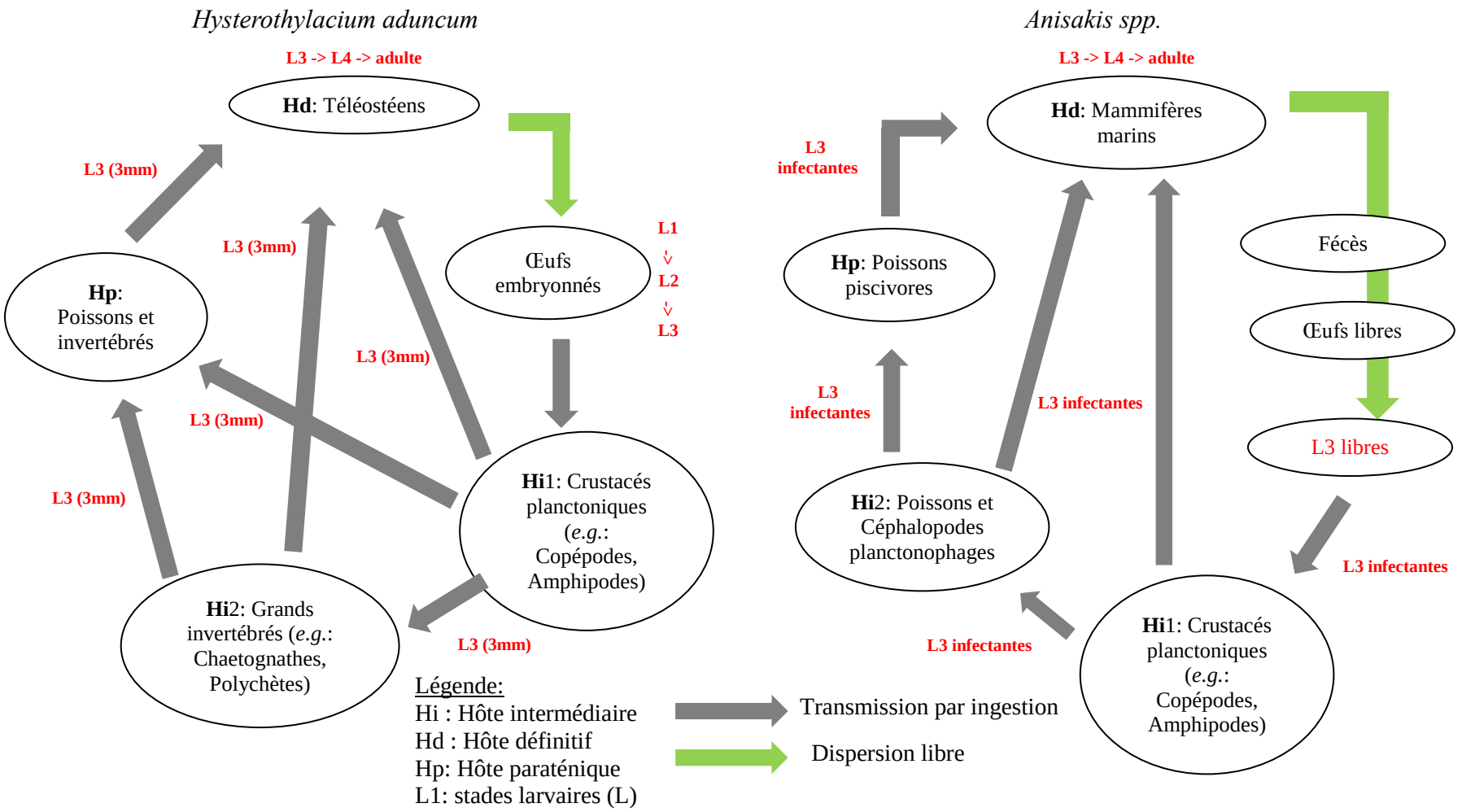


Figure 39: Cycle de vie hétéroxène des nématodes Hysterothylacium aduncum *(d'après Koie, 1993; Klimpel & Rückert, 2005) et* Anisakis *spp (d'après Nieuwenhuizen & Lopata, 2013). La sardine,* Sardina pilchardus*, et l'anchois,* Engraulis encrasicolus*, peuvent occuper les positions d'hôte paraténique (Hp) et/ou d'hôte intermédiaire 2 (Hi2).*

1.3.Qu'en est-il de l'utilisation de ces traceurs chez *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* ?

En se référant aux méthodologies choisies pour étudier l'écologie alimentaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* (études listées en Annexe 1), il apparaît que :

- la diversification de l'usage de différents traceurs trophiques appliqués à *S. pilchardus* et à *E. encrasicolus* est apparue au début des années 2000. Chronologiquement, la première étude portant sur l'écologie alimentaire de *S. pilchardus* (larves) et d'*E. encrasicolus* adultes date du début des années 1990. Depuis cette période, le nombre annuel de publications est en constante augmentation (Figure 40). ;
- les contenus stomacaux restent l'outil traditionnel privilégié (66 %, Figure 40). De plus, ces contenus stomacaux ont été, avec le temps, complétés et/ou confrontés à divers types d'indicateurs tels que des dosages liés à l'ingestion de producteurs primaires (phytoplancton). L'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote est le second traceur trophique le plus utilisé (10,6%). L'emploi seul des éléments traces n'a été exploité qu'une seule fois pour les deux modèles biologiques en mer Méditerranée. Finalement, la description de la faune parasitaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* n'a jamais été utilisée dans un contexte d'écologie trophique.

Ainsi, deux chapitres composent cette dernière partie de manuscrit :

Chapitre 4: Etude de l'écologie trophique printanière de la sardine, *Sardina pilchardus,* et de l'anchois, *Engraulis encrasicolus,* adultes dans le Golfe de Gascogne par suivi des rapports isotopiques du carbone et de l'azote.

Chapitre 5: Low diversity of helminth parasites in *Sardina pilchardus* and *Engraulis encrasicolus* (Clupeidae) from the Bay of Biscay

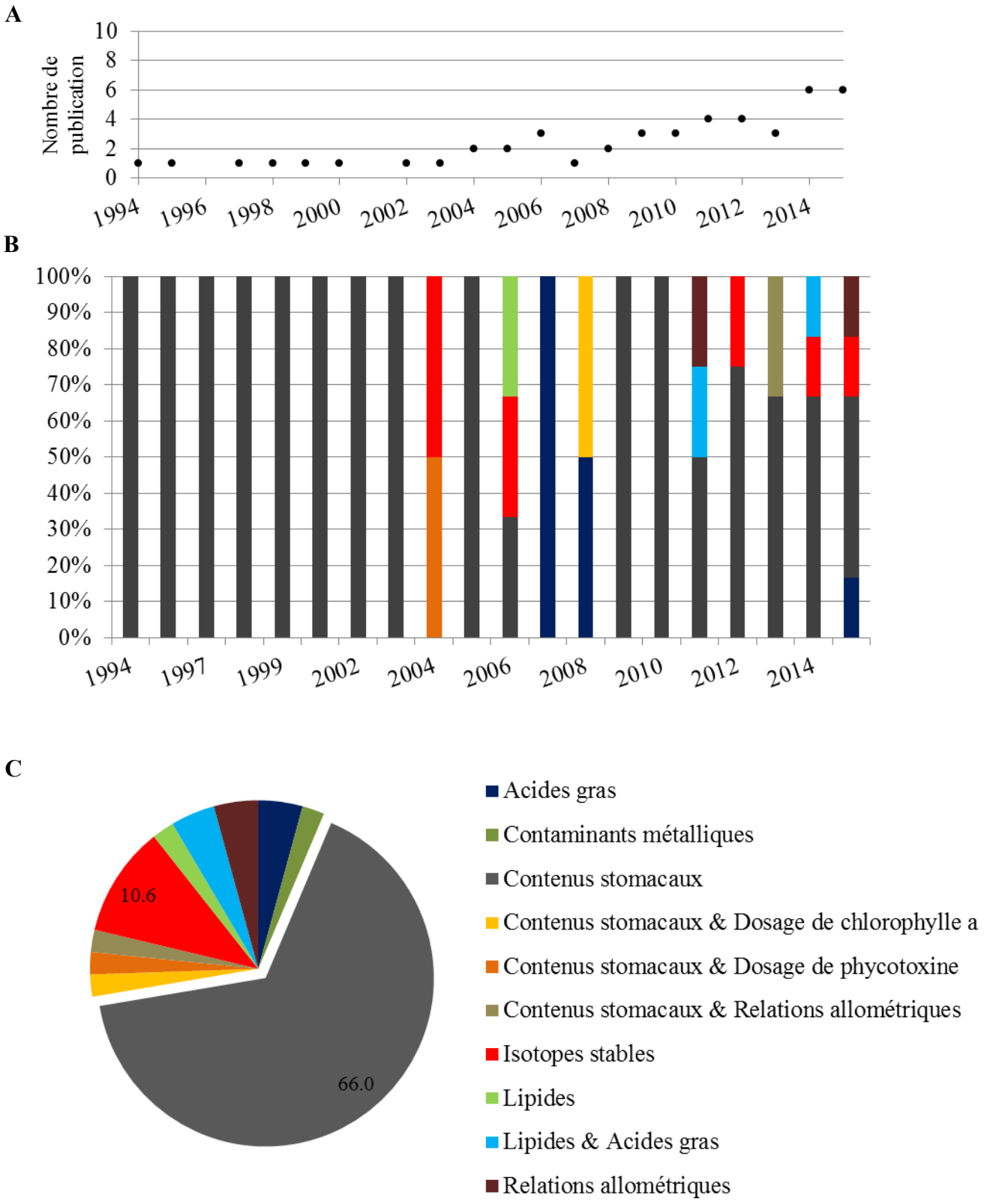


*Figure 40: Evolution annuelle du nombre de publications identifiant la composition taxonomique du régime alimentaire de la sardine (*Sardina pilchardus*) et de l'anchois (*Engraulis encrasicolus*) (A), ratios annuels des contributions de chaque traceur trophique (B) et, présentation synthétique de la participation de ces mêmes traceurs trophiques (C) entre 1994 et 2015. Ces graphiques sont issus de l'analyse de la table bibliographique présentée dans l'Annexe 1.*

Chapitre 4. Etude de l'écologie trophique printanière de la sardine, *Sardina pilchardus,* et de l'anchois, *Engraulis encrasicolus*, adultes dans le Golfe de Gascogne par suivi des rapports isotopiques du carbone et de l'azote

Aurélie Dessier[1], Tiphaine Chouvelon[2], Christine Dupuy[1], Françoise Mornet[3], Anne de La Porte[1], Gaël Guillou[1], Martine Bréret[1], Paco Bustamante[1]

[1]Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266 CNRS – Université de La Rochelle, 2 rue Olympe de Gouges, F-17000 La Rochelle Cedex 01, France

[2]IFREMER, Unité Biogéochimie et Écotoxicologie (BE), Laboratoire de Biogéochimie des Contaminants Métalliques (LBCM), Rue de l'Ile d'Yeu, BP 21105, F-44311 Nantes Cedex 03, France

[3]IFREMER, Unité Halieutique Gascogne Sud (HGS), Station de La Rochelle, Place Gaby Coll, F-17087 L'Houmeau, France

Ce chapitre prendra part au numéro spécial portant sur les campagnes PELGAS prévu pour soumission en juillet 2016 dans Progress in Oceanography.

1. Introduction

Les plus récents travaux de recherche portant sur l'écologie trophique printanière de la sardine *Sardina pilchardus,* et de l'anchois, *Engraulis encrasicolus*, dans le Golfe de Gascogne et utilisant les isotopes stables du carbone et de l'azote ont permis de mettre en évidence deux éléments majeurs : (i) une ségrégation trophique entre les deux espèces qui se caractérise par une absence probable de compétition trophique entre les espèces et, (ii) une plasticité trophique plus importante chez l'*E. encrasicolus* comparativement à la sardine, à la fois en termes de zones d'alimentation et de taille de proies préférentielles (Chouvelon et al., 2014a; Chouvelon et al., 2015). En effet, au printemps, la sardine se limiterait aux eaux côtières du Golfe de Gascogne et à des proies mésozooplanctoniques de petites et moyennes tailles, tandis que l'*E. encrasicolus* exploiterait l'ensemble du plateau continental et des proies mésozooplanctoniques plus grandes. Ces conclusions sont issues de l'analyse de poissons adultes prélevés dans le Golfe de Gascogne aux printemps 2010 et 2011 (Chouvelon et al., 2014a; Chouvelon et al., 2015).

Si l'on ajoute les mêmes analyses issues des printemps 2012, 2013 et 2014 à ces précédentes études, ces conclusions restent-elles identiques ? Pour le savoir, deux grandes questions écologiques structurent ce chapitre :

Question n°1 : Est-ce que la position isotopique de chaque espèce est la même à chaque printemps de 2010 à 2014 ? Est-ce que la ségrégation trophique entre la sardine et l'anchois perdure d'année en année dans le Golfe de Gascogne ?

Question n°2 : Est-ce que les proies préférentielles et les zones d'alimentation pour chacune des espèces sont identiques d'année en année, de 2010 à 2014, dans le Golfe de Gascogne?

2. Matériels et méthodes

Collecte des échantillons

Les échantillons de poissons et de mésozooplancton ont été collectés au cours des printemps 2010 à 2014 (entre le 25 avril et le 5 juin de chaque année) dans le Golfe de Gascogne lors des campagnes océanographiques PELGAS organisées par l'Institut Français pour l'Exploitation de la MER (IFREMER). Tout comme la méthodologie mise en place, les

signatures isotopiques des échantillons obtenus lors des campagnes 2010 et 2011 ont été présentées dans (Chouvelon et al., 2014a; Chouvelon et al., 2015).

Les échantillons de mésozooplancton ont été collectés verticalement à l'aide d'un WP2 de vide de maille de 200 µm (diamètre d'ouverture 0,25 m²) en intégrant une profondeur maximale de 100 m pour les stations aux abords du talus continental. Selon les années, 13 à 15 stations ont été échantillonnées (Figure 41), réparties sur 5 transects côte-large (transect n°1 : face à l'estuaire de la Loire, transect n°3 face à l'estuaire de la Gironde et transect n°5 face à Capbreton) couvrant la partie Nord et Sud du Golfe de Gascogne (au total : 71 stations ont été prospectées). A chaque station, les échantillons ont été conditionnés à la fois dans du formol (4%, concentration finale) en vue de l'identification taxonomique des organismes et dans l'alcool (70 %, concentration finale) en vue de leur prélèvement pour les analyses des isotopes stables du carbone et de l'azote. Seuls les genres ou espèces abondants/dominants à plus de 10 % ont été prélevés en vue de cette dernière analyse. La conservation dans l'alcool à 70% impacte les signatures isotopiques du carbone et de l'azote du mésozooplancton (Chouvelon et al., 2014b). Ainsi, les effets de la conservation dans l'alcool des échantillons de mésozooplancton (et de l'absence de délipidation pour les signatures en carbone en particulier) ont été corrigées grâce à la méthode proposée dans Chouvelon et al. (2014b). Finalement, sur l'ensemble des quatre printemps, 274 couples 'station-espèce' ont été échantillonnés représentant 25 taxons (au sens large) prospectés dans le Golfe de Gascogne (Table 16: liste et tailles moyennes par taxon).

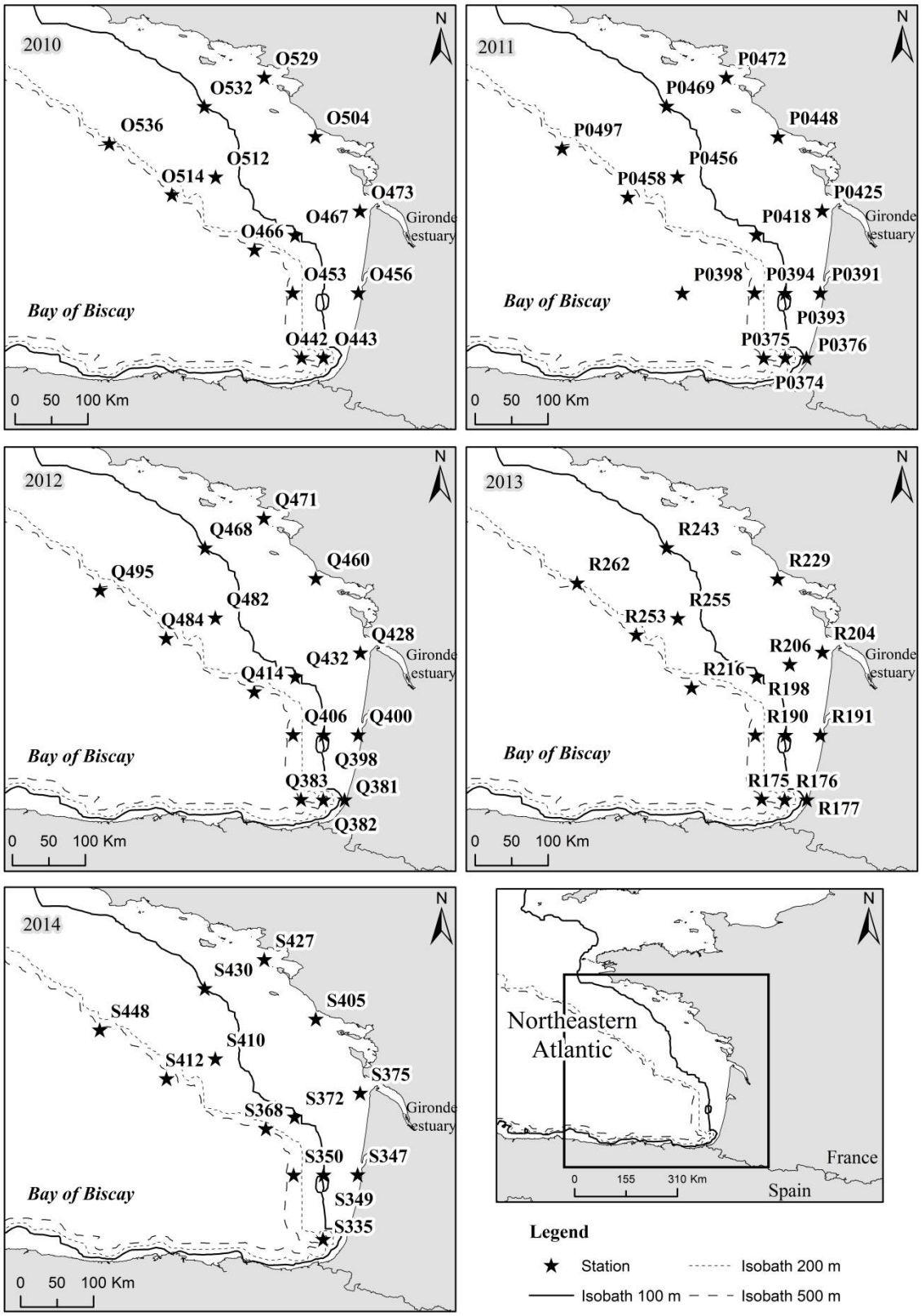


Figure 41: Localisation des stations de pêches verticales (WP2, vide de maille : 200 µm) du mésozooplancton aux printemps 2010 à 2014 (25 avril au 5 juin de chaque année) dans le Golfe de Gascogne.

Table 16: Tailles moyennes et classes de taille utilisées pour les organismes mésozooplanctoniques identifiés et utilisés dans les modèles de mélange isotopique appliqués aux printemps de 2010 à 2014.

Classe de taille	Taxon (au sens large)	Taille moyenne (mm)[a]
Petits organismes	Nauplii de copépodes	0,2
	Ostracodes	0,5
	Copépodites	0,5
	Larves bivalves	0,5
	Larves gastéropodes	0,5
	Euterpina sp.	0,6
	Oithona sp.	0,7
	Oncaea sp.	0,7
	Corycaeus sp.	0,9
	Appendiculaires	0,9
	Evadne / *Podon* sp.	0,9
	Paracalanus parvus	0,9
	Acartia sp.	1,0
	Larves de cirripèdes	1,0
	Petits calanoïdes non identifiés (incluant copépodites pour 2010 et 2011)	1,1
Organismes de taille moyenne	*Temora* sp.	1,4
	Pseudocalus elongatus	1,4
	Centropages sp.	1,5
	Mysidacés	1,5
	Calanoïdes non identifiés de taille moyenne	1,9
	Metridia sp.	2,0
	Siphonophores	1,5
Grands organismes	*Calanus helgolandicus*	2,9
	Larves de décapodes	3,5

[a] La taille moyenne correspond à une moyenne de tailles (tailles totales) reportées pour les espèces incluses dans le taxon (*e.g.* résolution taxonomique correspondant principalement au genre) et pouvant être retrouvées dans le Golfe de Gascogne et/ou en Atlantique Nord-Est. Références principales pour les espèces retrouvées : Plounevez et Champalbert (1999) ; Isla et al. (2004) ; Valdés et al. (2007) ; Cabal et al. (2008). Références principales pour la taille moyenne des organismes (notamment les copépodes) : Rose (1993) et Richardson et al. (2006).

Les prédateurs, *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* adultes ont été prélevés grâce à des chalutages pélagiques lors de ces mêmes campagnes PELGAS (chalut : 76 × 70 avec une ouverture verticale d'environ ~25 m ou chalut : 57 × 52 avec une ouverture verticale 15–20 m). Pour chaque campagne, 5 individus adultes de chaque espèce ont été collectés dans 5 à 8 chaluts par année (*Figure 42*). Les individus de ces chaluts ont été sélectionnés selon la combinaison de deux critères : une emprise spatiale permettant de couvrir les gradients longitudinaux et latitudinaux du Golfe de Gascogne et une relative homogénéité dans les classes de taille des individus à chaque printemps (Table 17). Cette étude se base ainsi sur 25 à 40 individus par espèce et par printemps soit 317 individus adultes au total analysés.

Les organismes ont été congelés à -20 °C jusqu'à leur analyse en laboratoire. Deux types de tissus ont été sélectionnés; le muscle blanc et le tissu hépatique. Le premier apporte une vision à moyen terme, mensuelle, de l'écologie trophique de l'individu tandis que le second une vision à plus court terme, hebdomadaire (Bosley et al., 2002; Buchheister and Latour, 2010; Tieszen et al., 1983). Ces échantillons prélevés après dissection ont de nouveau été congelés à -20°C avant d'être lyophilisés (en 2010, seul le tissu musculaire a été prélevé sur les poissons). Les lipides ont une signature appauvrie en $\delta^{13}C$, ce qui peut présenter un biais lors de l'interprétation des rapports isotopiques du carbone (De Niro and Epstein, 1977). Les échantillons ont donc été délipidés avec du cyclohexane comme décrit dans Chouvelon et al. (2011) avant d'être séchés (48h à 45°C) pour être emballés dans des capsules en étain pour l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote. Pour cette étude, les larves véligères de bivalves et de gastéropodes (organismes à coquille calcaire) n'ont pas été décarbonatées. Etant donné le faible nombre d'échantillons présentant une abondance supérieure à 5 % de larves véligères de bivalves et de gastéropodes (soit 3 échantillons), la difficulté d'obtenir et de décarbonater avec succès les petites quantités de matière obtenues, nous avons fait le choix de ne pas décarbonater ces larves véligères de bivalves et de gastéropodes dans notre étude.

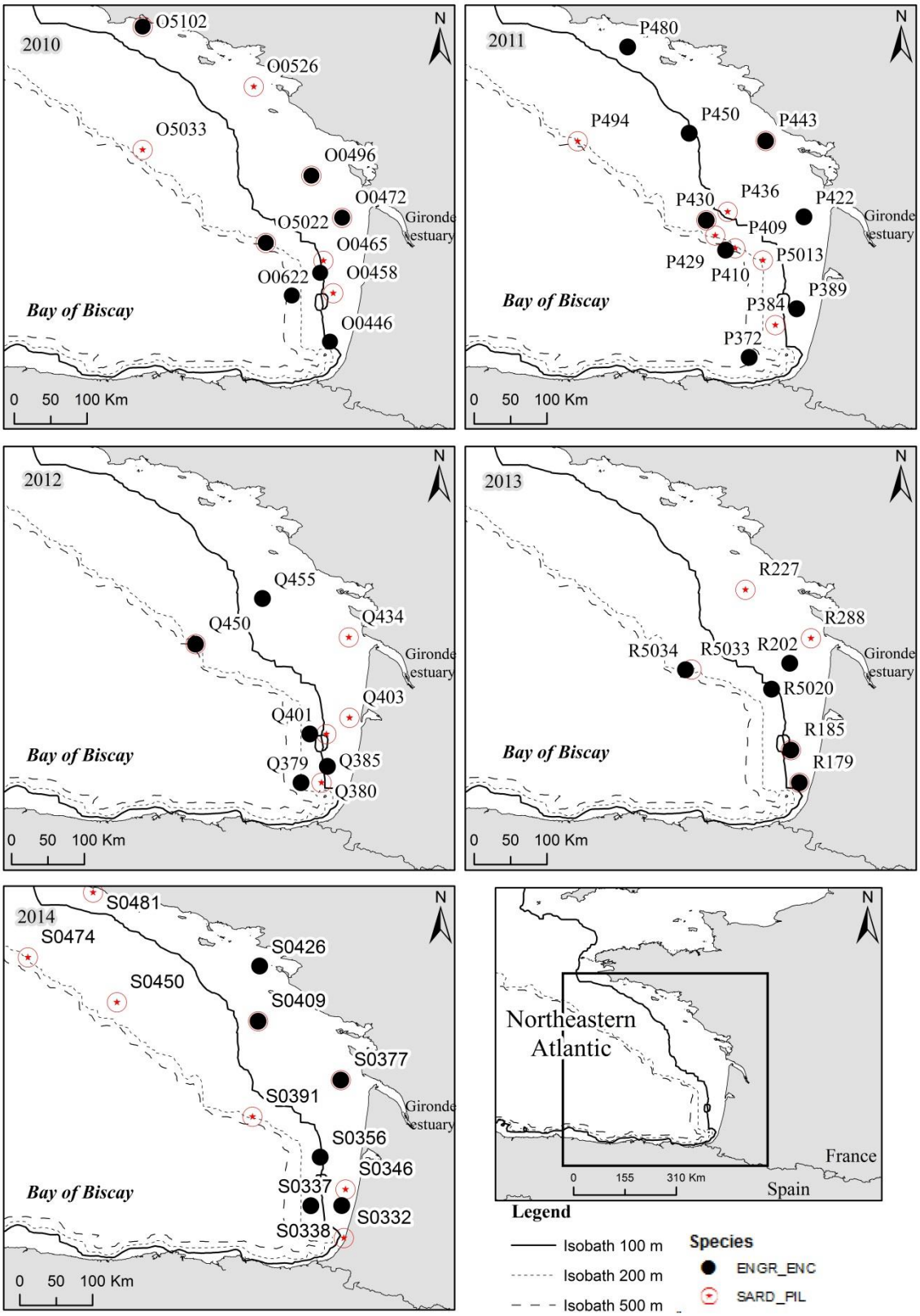


*Figure 42: Localisation des chalutages effectués pour les prélèvements de sardines (*Sardina pilchardus*, SARD_PIL) et d'anchois (*Engraulis encrasicolus*, ENGR_ENC) aux printemps 2010 à 2014 (25 avril au 5 juin de chaque année) dans le Golfe de Gascogne.*

*Table 17: Moyennes des longueurs totales (± ET, cm) des sardines (*Sardina pilchardus*) et anchois (*Engraulis encrasicolus*) échantillonnés au printemps de 2010 à 2014.*

Année	*S. pilchardus*	*E. encrasicolus*
2010	17,3 ± 2,6	14,6 ± 1,8
2011	18,6 ± 0,7	13,3 ± 1,1
2012	21,3 ± 1,1	16,4 ± 3,1
2013	20,6 ± 1,9	14,2 ± 0,8
2014	20,8 ± 2,3	15,9 ± 1,9
2015	19,4 ± 2,4	14,8 ± 2,2

Analyses isotopiques

L'abondance des isotopes stables du carbone et de l'azote des organismes mésozooplanctoniques et de leurs prédateurs a été mesurée grâce à un spectromètre de masse (Thermo Scientific Delta V Advantage) couplé à un analyseur élémentaire (Thermo Scientific Flash EA1112). Les résultats sont exprimés sous forme de ratios isotopiques : δX (‰) en accord avec les standards internationaux ('Pee Dee Belemnite' pour le carbone et N_2 atmosphérique de l'azote) suivant la formule :

$$\delta X = \left[\left(\frac{R_{sample}}{R_{standard}} \right) - 1 \right] \times \ 100$$

où X = ^{13}C ou ^{15}N et R= $\frac{13_C}{12_C}$ ou $\frac{15_N}{14_N}$ (Peterson and Fry, 1987). Les réplicats de mesures internes à la plateforme de spectrométrie isotopique du laboratoire indiquent une précision de 0,15‰ pour le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$.

Traitement des données

Toutes les analyses statistiques ont été menées avec le logiciel R (R Core Team, 2014). La normalité des données a été testée avec le test de Shapiro et l'homoscédasticité des variances avec le test de Barlett. Pour comparer les signatures isotopiques entre les printemps

au sein de chaque espèce de prédateur, une ANOVA suivie du test *a posteriori* de Tukey (en condition paramétrique), ou un test de Kruskal-Wallis suivi par un test de comparaison multiple associé à une méthode d'ajustement de Holm (en condition non paramétrique), ont été appliqués. Pour comparer les signatures isotopiques entre les espèces de prédateurs pour un printemps donné, un test de Student (condition paramétrique) ou de Mann-Whitney-Wilcoxon (condition non paramétrique) a été appliqué. Enfin, une classification ascendante hiérarchique (CAH ; (Müllner, 2015)), a permis d'établir des regroupements des couples 'prédateur-printemps' similaires sur la base de leurs ratios isotopiques du carbone et de l'azote (Figure 48).

Des modèles de mélange isotopique (statistique bayésienne) ont été utilisés pour estimer les contributions des différentes proies aux régimes alimentaires de deux prédateurs (package 'SIAR' ; (Parnell and Jackson, 2013)). Pour réduire le nombre de sources potentielles et favoriser la prise en compte de groupes de proies (*e.g.* sources) avec des signatures distinctes dans les modèles, des groupes de proies ont été constitués, pour chaque printemps, grâce à une classification ascendante hiérarchique (CAH ; (Müllner, 2015)) selon la même méthode que celle décrite dans Chouvelon et al. (2014b, 2015). Dans les CAH, la taille moyenne des organismes (Table 16), les signatures isotopiques ainsi que les coordonnées géographiques des couples « station-espèce » ont été utilisées (voir pour exemple la Figure 43).

En plus des données isotopiques correspondant aux prédateurs (données individuelles), et des données isotopiques correspondant aux proies potentielles (moyennes ± ET des différents groupes de proies définis par CAH), les modèles de mélange sont paramétrés avec le Facteur de Discrimination Trophique (FDT) correspondant à une différence théorique en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ existant entre un consommateur et sa ressource alimentaire. Les résultats issus des modèles de mélange et les interprétations écologiques portant sur le régime alimentaire de S. pilchardus et *E. encrasicolus* peuvent varier en fonction des FDT utilisés. Dans cette étude, nous avons choisi de comparer les résultats issus de l'utilisation de deux FDT distincts : données issues de la littérature *versus* données obtenues par expérimentation (voir partie II, chapitre 3) réalisée dans ce travail de thèse. L'étude de Chouvelon et al. (2015) a testé quatre FDTs provenant de Post (2002), (Sweeting et al., 2007a; Sweeting et al., 2007b), (Pinnegar and Polunin, 1999) et Trueman et al. (2005). D'après les résultats obtenus dans cette précédente étude, il apparaît que le FDT de Sweeting et al. (2007a et 2007b) permet d'obtenir

des résultats qui se rapprochent le plus de la moyenne des quatre FDTs préalablement cités. Pour cette raison, les FDTs de Sweeting et al. (2007a et 2007b) mis au point sur le muscle blanc et le tissu hépatique du bar européen, sera confronté aux FDTs obtenu grâce au volet expérimental de ce travail de thèse appliqué à *S. pilchardus*. En effet, à ce jour, très peu de FDTs sont disponibles et adaptés à des modèles biologiques correspondant à des petits poissons strictement pélagiques. A notre connaissance, seuls Madigan et al. (2012) ont réalisé une étude sur le thon, un grand poisson pélagique dont le cycle de vie (y compris son régime alimentaire) est très différent de celui des deux petits poissons pélagiques considérés dans cette étude (Goñi, 2014). Plus précisément, les FDTs retenus grâce au volet expérimental de ce travail de thèse correspondent à ceux qui ont été mesurés sur de jeunes individus (du fait que de la stabilisation de la signature isotopique du $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ n'ait été réellement atteinte, dans le muscle blanc et le tissu hépatique seulement chez ces juvéniles). Ainsi, respectivement pour le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$, les FDTs de Sweeting et al. (2007a, 2007b) correspondent à un enrichissement de 1,7 ± 1,1 ‰ et 3,2 ± 1,3‰ dans le muscle blanc et de 0,9 ± 1,3 ‰ et 2,3 ± 0,9 ‰ dans le foie. Les FDTs issus de l'expérimental correspondent à un enrichissement de 2,32 ± 0,07 et 2,87 ± 0,12 dans le muscle et de 2,35 ± 0,07 et 2,80 ± 0,16 ‰ dans le foie.

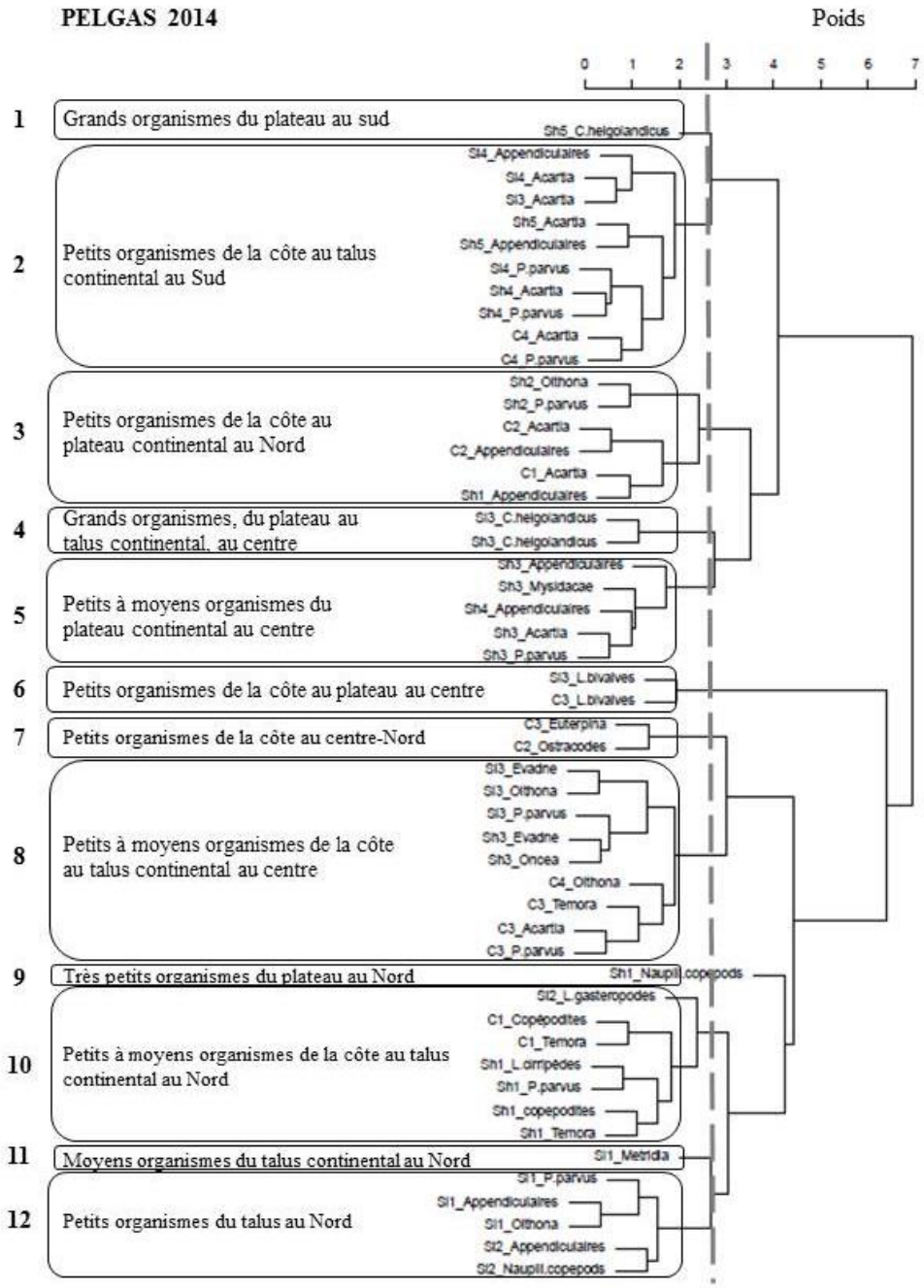


Figure 43: Exemple de classification ascendante hiérarchique (CAH) réalisée sur les proies mésozooplanctoniques dominantes (abondance > 10%) rencontrées au printemps 2014 dans le Golfe de Gascogne. La définition des groupes par CAH considérait trois critères : la position géographique des couples « station-espèce », leurs signatures isotopiques en carbone et azote, et la taille moyenne de l'espèce mésozooplanctonique considérée dans le couple « station-espèce ». Lors du printemps 2014, 12 groupes ont pu être ainsi déterminés et inclus dans le modèle de mélange. « Sh » : Shelf pour les stations sur le plateau continental, « C » : Coastal pour les stations côtières, « Sl » : Slope pour les stations sur le talus continental, « 1 » pour les stations situées sur la radiale 1 (la plus au nord dans le Golfe de Gascogne) à « 5 » pour les stations situées sur la radiale 5 (la plus au sud).

3. Question n°1 : Est-ce que la position isotopique de chaque espèce est la même à chaque printemps de 2010 à 2014 ? Est-ce que la ségrégation trophique entre *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* perdure d'année en année dans le Golfe de Gascogne ?

Considérant les cinq printemps étudiés (de 2010 à 2014), les signatures isotopiques moyennes de la sardine et de l'anchois dans le Golfe de Gascogne présentent une variabilité interannuelle importante, à la fois au regard des valeurs obtenues dans les deux tissus prospectés et des mesures obtenues pour les deux éléments (carbone et azote) analysés. Pour les deux espèces de prédateurs, seules les signatures isotopiques dans le foie en $\delta^{15}N$ sont similaires entre les printemps 2011, 2012, 2013 et 2014 et entre les printemps 2012 et 2013 en considérant le $\delta^{13}C$ (Figure 44, Table 18). Chez *S. pilchardus*, dans le muscle blanc, trois groupes de printemps se distinguent par rapport aux valeurs de $\delta^{13}C$, tandis que deux groupes d'années sont observés selon les valeurs de $\delta^{15}N$. Chez *E. encrasicolus*, trois groupes d'années sont mis en évidence en considérant aussi bien le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$. Les variations interannuelles en $\delta^{15}N$ dans le muscle blanc semblent montrer une évolution temporelle avec des différences significatives entre les printemps 2010-2011 (groupe a), 2012 (groupe b) puis 2013-2014 (groupe c), et des signatures isotopiques moyennes augmentant de printemps en printemps (Figure 44, Table 18).

Considérant le muscle blanc, au cours des printemps 2010, 2011, 2012 et 2014, des différences significatives en termes de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$ sont observées entre *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*. Le muscle blanc d'*E. encrasicolus* présente des valeurs de $\delta^{13}C$ systématiquement plus faibles que le muscle blanc de la *S. pilchardus*. De 2010 à 2012, le muscle blanc d'*E. encrasicolus* présente également des valeurs de $\delta^{15}N$ significativement plus faibles que le muscle blanc de *S. pilchardus*, cependant en 2014 la tendance s'inverse (*S. pilchardus* < *E. encrasicolus*) (Figure 44, Table 18). Concernant les signatures en $\delta^{15}N$ dans le foie, aucune différence n'est observée entre *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* et ce pour les 4 printemps étudiés. En revanche, des différences significatives sont mises en évidence entre les deux espèces pour le $\delta^{13}C$ dans le foie pour les printemps 2011 et 2014 (Figure 44, Table 18).

D'une façon générale, les signatures isotopiques moyennes dans le muscle blanc de *S. pilchardus :*

- diminuent en $\delta^{13}C$ avec un glissement d'environ 1 ‰ entre les printemps 2010 et 2014 (-17,8‰ ± 0,3‰ en 2010 à -18,2‰ ± 0,3‰ en 2014, Figure 44, Table 18).
- restent stable en $\delta^{15}N$: 10,9‰ ± 0,5‰ en 2010 à 10,4‰ ± 0,4‰ en 2014 (Figure 44, Table 18).

Pour *E. encrasicolus*, les signatures isotopiques moyennes dans le muscle blanc :

- restent stable en $\delta^{13}C$: -18,4‰ ± 0,3‰ en 2010 à -18,0‰ ± 0,4‰ en 2014 (Figure 44, Table 18).
- augmente en $\delta^{15}N$ avec un glissement d'environ 1 ‰ en $\delta^{15}N$ entre les printemps 2010 et 2014 (9,7‰ ± 0,6‰ en 2010 à 10,6‰ ± 0,4‰ en 2014, Figure 44, Table 18).

Ces observations ne s'appliquent cependant pas si l'on analyse les signatures isotopiques moyennes dans le tissu hépatique mettant en évidence une forte variabilité.

En 2013, les rapports isotopiques moyens du carbone et de l'azote mesurés dans le muscle et le foie de *S. pilchardus* et de *E. encrasicolus* sont identiques (Figure 7 et Figure 45, Table 18). Considérant les rapports isotopiques du muscle blanc, les années 2010 et 2011 semblent plus isolées comparées aux autres années (Figure 7 et Figure 45). En revanche, en 2012 la position isotopiques d'*E. encrasicolus* semble plus proche de celle de *S. pilchardus* échantillonnées en 2014 tandis qu'en 2012 la position isotopique de *S. pilchardus* est plus proche de celle d'*E. encrasicolus* échantillonés en 2014 (Figure 45).

Les rapports isotopiques moyens mesurés dans le muscle blanc permettent de discriminer trois groupes également :

1) *E. encrasicolus* 2010, 2011,

2) *E. encrasicolus* 2014, et *S. pilchardus* 2010, 2011, 2012

3) *E. encrasicolus* 2012, 2013 et *S. pilchardus* 2013, 2014 (Figure 48).

Les rapports isotopiques moyens mesurés dans le foie définissent trois groupes:

1) *E. encrasicolus* 2013, 2011 et *S. pilchardus* 2013,

2) *E. encrasicolus* 2014, et *S. pilchardus* 2011, 2012 et,

3) *E. encrasicolus* 2012 et *S. pilchardus* 2014 (Figure 48).

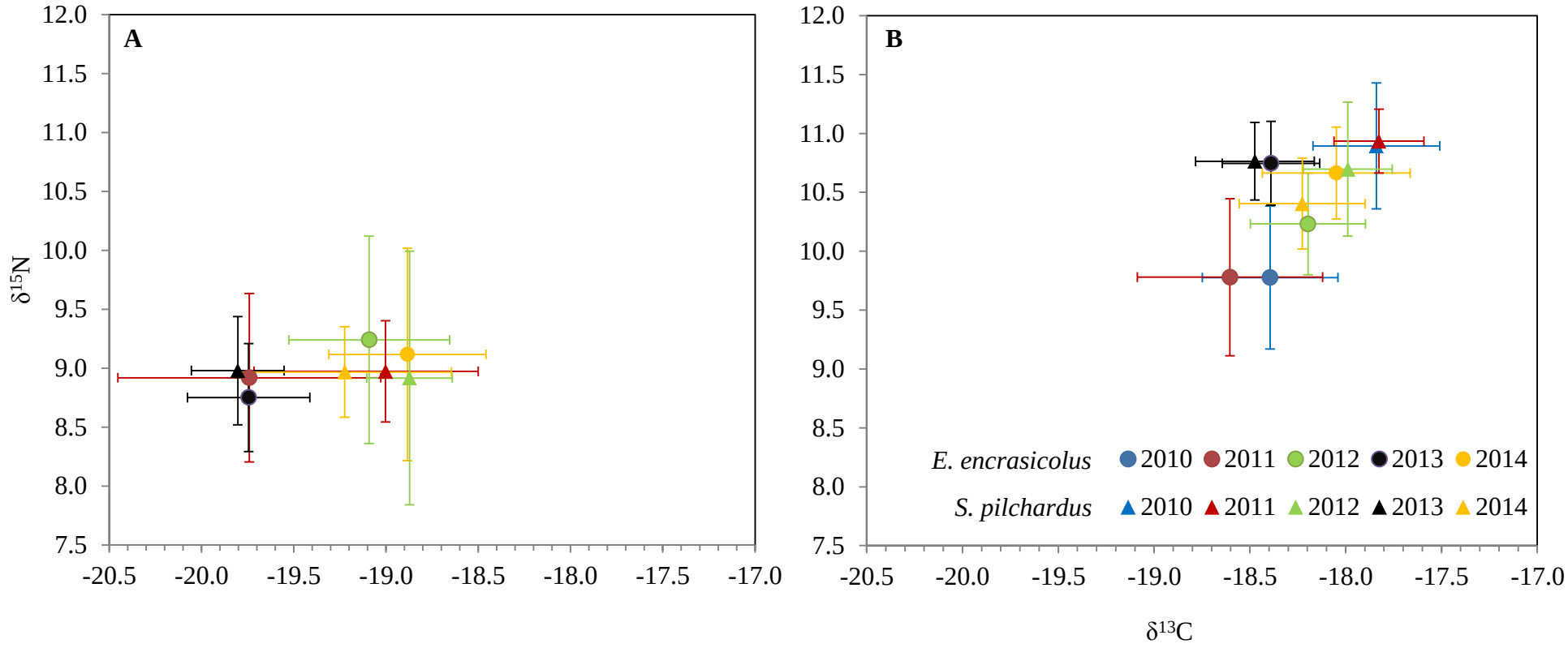


*Figure 44: Valeurs en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (moyenne ± ET, en ‰) pour la sardine (*S. pilchardus*) (○) et l'anchois* (E. encrasicolus) *(Δ) européens sur les 5 printemps de 2010 à 2014 mesurées dans le foie (A, sauf au printemps 2010) et dans le muscle blanc (B).*

Table 18: Résultats des tests statistiques pour les différences significatives en $\delta^{13}C$ (‰) ou $\delta^{15}N$ (‰) entre années ou entre espèces. Pour les différences entre années, au sein d'une espèce, pour un tissu donné et un élément à la fois (carbone ou azote), les barres verticales (|) indiquent les moyennes qui ne diffèrent pas significativement d'après les tests effectués (test post-hoc de Tukey après une Anova, lorsque les données respectaient les conditions d'application de ce test paramétrique ; test de comparaison multiple avec méthode d'ajustement de Holm après un test de Kruskal-Wallis, lorsque que ce test non paramétrique a dû être utilisé). Pour les différences entre espèces, au sein d'une année, pour un tissu donné et un élément à la fois (carbone ou azote), un test t de Student ou un test de Mann-Whitney-Wilcoxon a été effectué (en fonction du respect des conditions pour application d'un test paramétrique ou non), et les p-values associées sont donc indiquées. Les p-values significatives (< 0.05) sont en gras, les p-values non significatives sont identifiées en bleu. N = nombre d'individus.

		$\delta^{13}C$											$\delta^{15}N$										
		Sardina pilchardus					***Engraulis encrasicolus***						***Sardina pilchardus***				***Engraulis encrasicolus***						
				Groupes d'années ne présentant pas de différence significative				**Groupes d'années ne présentant pas de différence significative**			**p-values des différences significatives (ou non) entre espèces, pour une année donnée**				**Groupes d'années ne présentant pas de différence significative**			**Groupes d'années ne présentant pas de différence significative**			**p-values des différences significatives (ou non) entre espèces, pour une année donnée**
Tissu	**Année**	***N***	**Moy.** ± ET	**a**	**b**	**c**	***N***	**Moy.** ± ET	**a**	**b**	**c**		***N***	**Moy.** ± ET	**a**	**b**	***N***	**Moy.** ± ET	**a**	**b**	**c**	
Muscle	2010	40	-17.8 ± 0.3	|			34	-18.4 ± 0.3	|		|	**p < 0.001**	40	10.9 ± 0.5		|	34	9.7 ± 0.6	|			**p < 0.001**
	2011	38	-17.8 ± 0.3	|			37	-18.6 ± 0.5	|		|	**p < 0.001**	38	10.9 ± 0.2		|	37	9.7 ± 0.6	|			**p < 0.001**
	2012	24	-17.9 ± 0.2	|			24	-18.2 ± 0.3	|	|		**p < 0.01**	24	10.7 ± 0.5	|	|	24	10.2 ± 0.4		|		**p < 0.01**
	2013	25	-18.4 ± 0.3		|		25	-18.4 ± 0.2	|		|	p = 0.176	25	10.7 ± 0.3		|	25	10.7 ± 0.2			|	p = 0.862
	2014	40	-18.2 ± 0.3		|		40	-18.0 ± 0.4		|		**p < 0.01**	40	10.4 ± 0.4	|		40	10.6 ± 0.4			|	**p < 0.001**
Foie	2010	—					—						—				—					
	2011	38	-19.0 ± 0.5	|		|	37	-19.7 ± 0.7	|			**p < 0.001**	38	9.0 ± 0.4	|		37	8.9 ± 0.7	|			p = 0.696
	2012	24	-18.8 ± 0.4	|			24	-19.1 ± 0.4		|		p = 0.084	24	8.9 ± 1.1	|		24	9.2 ± 0.8	|			p = 0.253
	2013	25	-19.8 ± 0.2		|		25	-19.7 ± 0.3	|			p = 0.478	25	8.9 ± 0.4	|		25	8.7 ± 0.4	|			p = 0.085
	2014	40	-19.2 ± 0.5			|	40	-18.8 ± 0.4		|		**p < 0.01**	40	8.9 ± 0.6	|		40	9.1 ± 0.9	|			p = 0.533

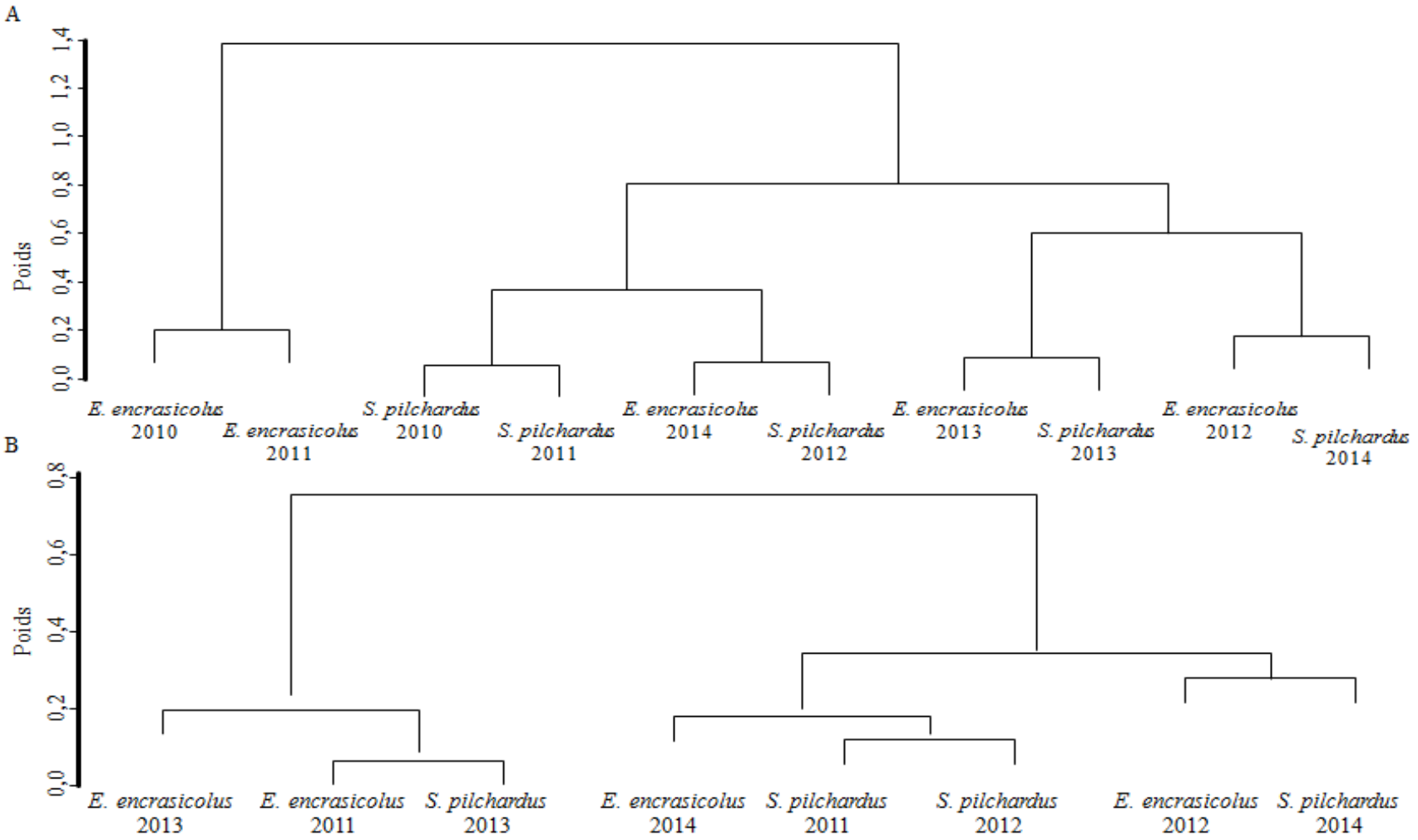


*Figure 45: Classification ascendante hiérarchique (CAH) réalisée sur les moyennes printanières des signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) mesurées dans le muscle blanc (A) et dans le tissu hépatique (B) des sardines (*S. pilchardus*) et des anchois (*E. encrasicolus*) dans le Golfe de Gascogne. La définition des groupes par CAH considérait deux critères : la moyenne du $\delta^{13}C$ et du $\delta^{15}N$.*

La position isotopique moyenne de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* n'est donc finalement pas la même au cours du temps, entre les printemps de 2010 à 2014 ; il existe une variabilité interannuelle des signatures isotopiques. Cependant ces résultats n'indiquent pas que la *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* ont changé de niveau trophique. Deux hypothèses majeures pourraient expliquer ce 'léger glissement isotopique' :

Hypothèse 1 : Pourrait-il y avoir un effet du plan d'échantillonnage ou, est-ce que la position géographique des chaluts (adaptés à notre échantillonnage) peut impacter les précédentes conclusions ?

Les données isotopiques analysées ci-dessus sont des moyennes printanières de tous les poissons à l'échelle entière du Golfe de Gascogne et ne nous renseignent pas sur la variabilité spatiale. Cependant, Chouvelon et al. (2012b) ont montré dans le Golfe de Gascogne que quel que soit le taxon considéré, les signatures isotopique en $\delta^{15}N$ (mais aussi en $\delta^{13}C$) des espèces très côtières et relativement peu mobiles sont plus élevées que pour les espèces davantage inféodées au talus continental et relativement plus mobiles (*e.g.* gradient décroissant côte-large). En 2013, tous les chaluts adaptés à notre plan d'échantillonnage se trouvaient essentiellement dans la partie Sud du Golfe de Gascogne, là où le plateau continental est relativement étroit. Cette année-là, la position isotopique de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* était la même (d'après les signatures isotopiques moyennes). Cependant, le fait qu'une position isotopique soit identique entre au moins deux prédateurs, n'implique pas nécessairement que la composition du régime alimentaire soit identique (élément qui sera vérifié dans la question écologique n°2). Ainsi, ce n'est pas parce que les poissons ont été échantillonnés dans la même zone en 2013 que cela doit impliquer des ressemblances de positions isotopiques relatives et moyennes.

Si les signatures isotopiques sont moyennées par année selon leur localisation géographique, les chaluts du Sud, du centre (face à la Gironde) et les chaluts Nord (Figure 46et Figure 47) comme dans (Chouvelon et al., 2014b) il n'existe pas de gradient isotopique du Nord au Sud évident car les poissons sont probablement très mobiles. L'effet de l'échantillonnage et donc l'effet « chalut » n'apparaît pas de façon évidente, à l'échelle de notre plan d'échantillonnage (Figure 46 et Figure 47). Pour preuve, en 2010, 2011 et 2014, l'emprise spatiale de l'échantillonnage est sensiblement la même tout comme pour les années 2013 et 2012 (avec très peu de chaluts au Nord du Golfe de Gascogne) et pourtant les

positions trophiques (*e.g.* signatures isotopiques) de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* ne sont pas similaires au cours de ces années. Considérant des espèces mobiles telles que *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*, à notre échelle d'étude et dans le Golfe de Gascogne, il ne semble pas que l'échantillonnage impacte les signatures isotopiques moyennes.

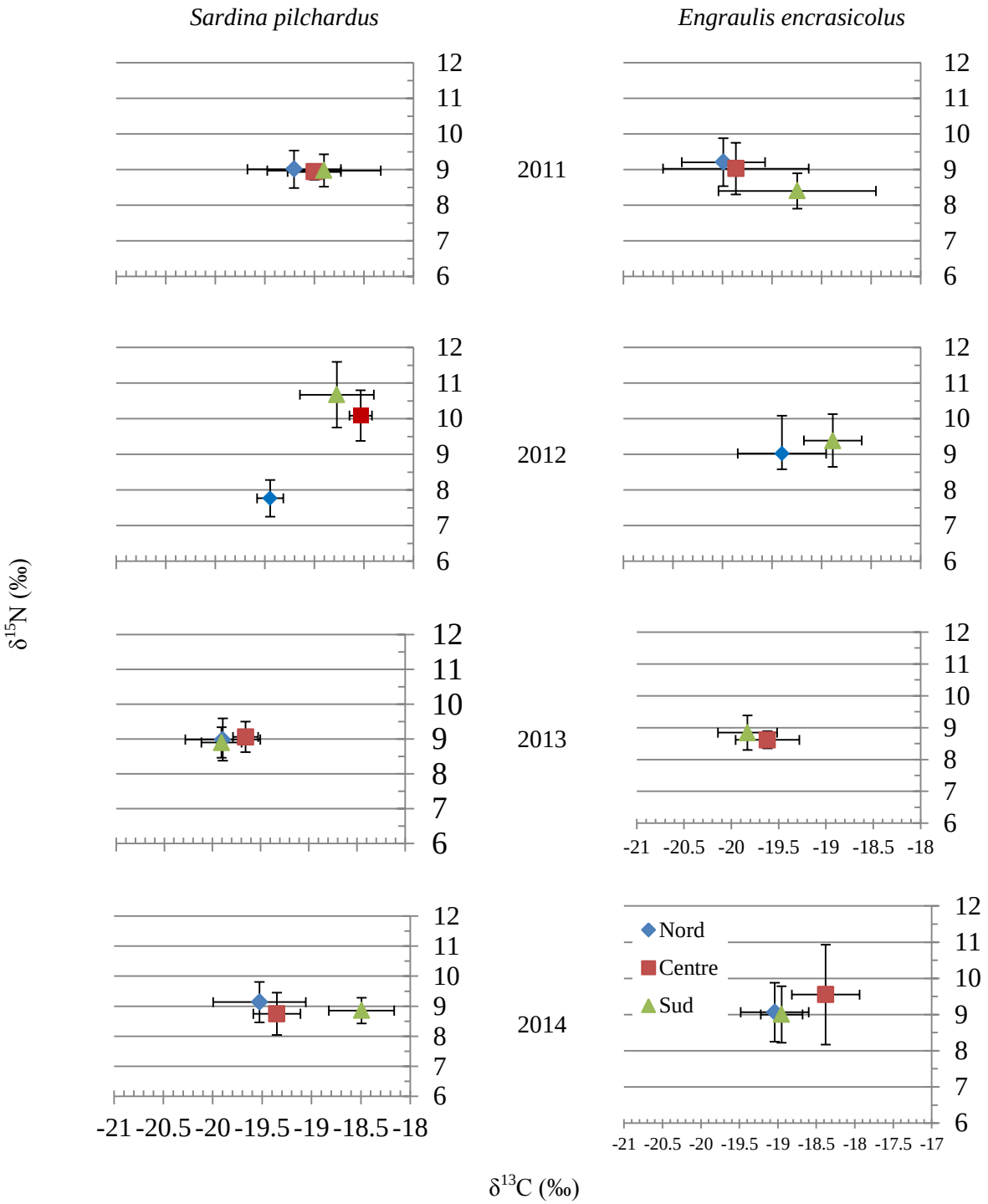


Figure 46: Signatures isotopiques moyennes ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ ‰) par localisation géographique (Nord: bleu, Centre: rouge et Sud: vert) issues des mesures obtenues dans le tissu hépatique de S. pilchardus *et d'*E. encrasicolus *dans le Golfe de Gascogne au cours des printemps 2011 à 2014.*

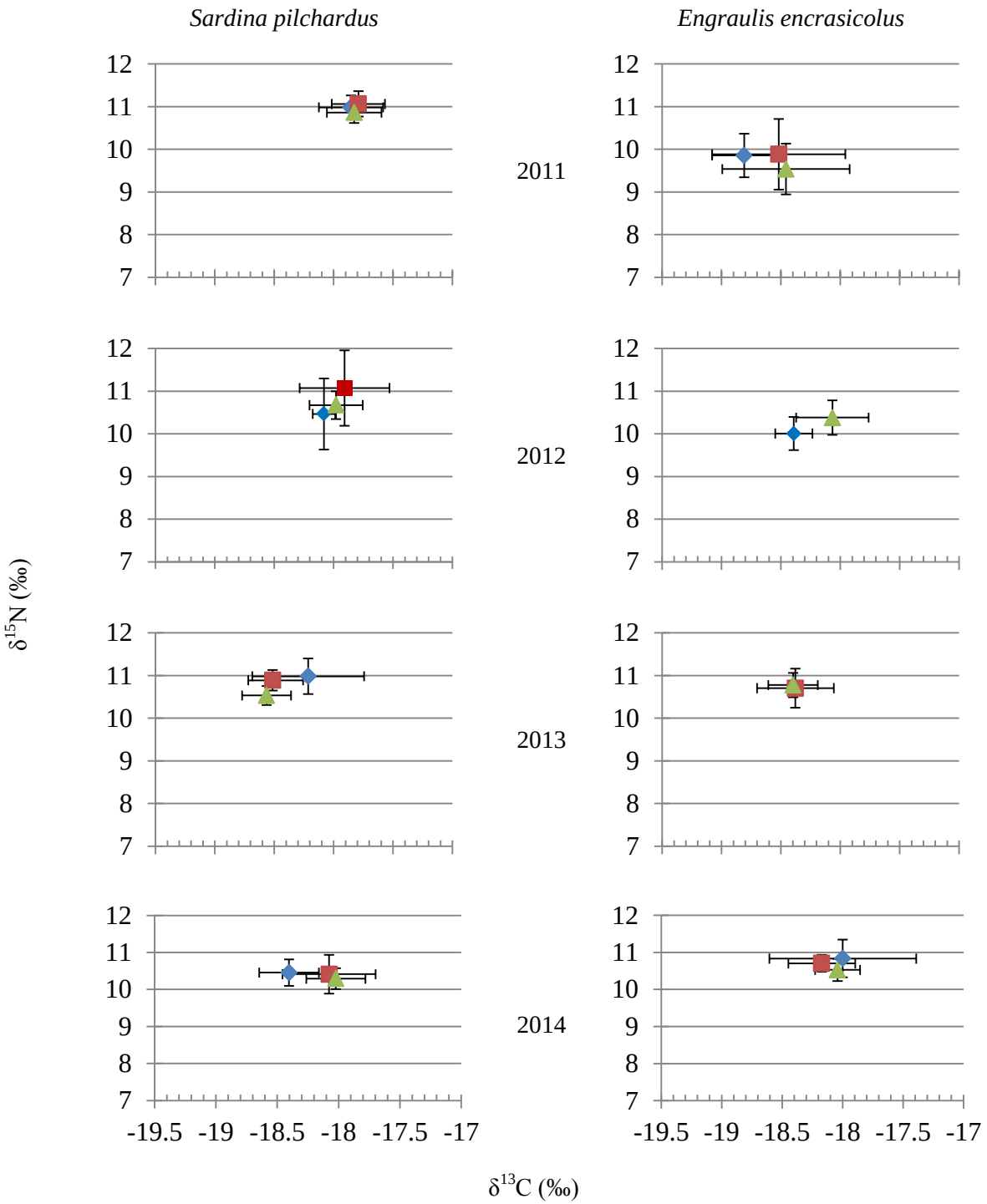


Figure 47: Signatures isotopiques moyennes ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ ‰) par localisation géographique (Nord: bleu, Centre: rouge et Sud: vert) issues des mesures obtenues dans le muscle blanc de S. pilchardus *et d'*E. encrasicolus *dans le Golfe de Gascogne au cours des printemps 2011 à 2014.*

Hypothèse 2 : Pourrait-il y avoir eu une modification de la « ligne de base » isotopique entre les printemps 2010 et 2014 ?

Dans les écosystèmes côtiers, la « ligne de base » isotopique est sous l'influence directe des apports continentaux. Par exemple, les rejets azotés agricoles de type fertilisants possèdent plutôt une signature en azote faible (ils sont appauvris en ^{15}N), alors que les rejets azotés (sièges d'une forte activité microbienne) issus de stations d'épuration par exemple ou de déjections animales vont avoir une signature en azote élevée (ils sont enrichis en ^{15}N). Ces différentes sources d'azote inorganique (aux signatures plus ou moins élevées) vont être incorporées dans le réseau trophique par le phytoplancton (Fry, 1988; Montoya, 2008; Vizzini and Mazzola, 2004). L'écosystème côtier est donc davantage soumis à des apports anthropiques (*e.g.* rejets azotés pouvant être à l'origine d'une certaines eutrophisation des eaux côtières) que les eaux du talus continental, et par conséquent, les organismes qui sont situés dans ces différentes masses d'eaux sont différemment exposés également. Par ailleurs, au large et/ou dans les eaux oligotrophes, la fixation possible de N_2 par des organismes diazotrophes (comme des cyanobactéries) peut également contribuer à abaisser la signature en ^{15}N des nitrates en présence (alors qu'ils s'ajoutent au pool océanique d'azote inorganique dissous disponible pour les autres autotrophes), et des signatures isotopiques relativement plus faibles en $\delta^{15}N$ chez les organismes océaniques par rapport ceux de la côte sont ainsi généralement retrouvées (Chouvelon et al., 2012b). Les différences de « lignes de bases » dans les différents milieux (dues aux apports en azote inorganique par exemple, ou encore aux différents organismes autotrophes en présence comme évoqué ci-dessus) se reflètent donc dans les échelons trophiques supérieurs inféodés à ces milieux. Ici, nous pouvons donc faire l'hypothèse que la « ligne de base » ait pu changer entre les printemps 2010 et 2014 (sous l'influence des apports continentaux par exemple, pouvant varier d'année en année), pour expliquer les variations de signatures isotopiques des prédateurs. De plus, nous pouvons faire l'hypothèse que, l'avancement ou le « retard » et la localisation du bloom printanier pourrait logiquement moduler cette « ligne de base » d'une année sur l'autre.

En résumé :

Ainsi, les conclusions de Chouvelon et al. (2014a) ; Chouvelon et al. (2015) (*e.g.* ségrégation trophique entre les deux espèces qui semblaient perdurer d'année en année, du moins à l'échelle des deux années étudiées) doivent nécessairement être modulées à la vue des résultats obtenus ici sur 5 ans.

Au cours des cinq printemps étudiés, les positions trophiques de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* varient d'année en année, et par conséquent la ségrégation trophique potentielle (plus ou moins importante) entre ces deux espèces. Au cours du printemps 2013 en particulier, aucune différence significative des signatures isotopiques relative (notamment dans le muscle) de *S. pilchardus* et celle *d'E. encrasicolus* n'a été révélée. Ce premier résultat n'implique cependant pas nécessairement que la composition du régime alimentaire soit identique entre les deux espèces en 2013 (voir question écologique 2). En isotopie, des mélanges de sources (ou proies) différentes peuvent effectivement mener à des signatures similaires mesurées chez un (des) consommateur(s). En revanche, les signatures isotopiques différentes comme celles observées entre *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* au cours des printemps 2010, 2011, 2012 et 2014 tendent à indiquer une ségrégation trophique (*e.g.* sources trophiques différentes) entre les deux prédateurs lors de ces quatre années. Par ailleurs, cette ségrégation s'atténue voire s'inverse dans le temps (glissement isotopique relatif temporel). Les ratios isotopiques du carbone peuvent renseigner sur la zone d'alimentation (et/ou habitat) d'un organisme, alors que ceux de l'azote sont davantage utilisés comme un indicateur du niveau trophique relatif de ce même organisme. Dans le Golfe de Gascogne, des signatures plus élevées en $\delta^{13}C$ (‰) (voire en $\delta^{15}N$ pour ce cas particulier) peuvent, mais ce n'est pas le cas pour toutes les espèces, suggérer une zone d'alimentation plus côtière par exemple (Chouvelon et al., 2012b). A ce stade de l'étude, on peut donc présumer que le site d'alimentation / l'habitat privilégié en 2010 et 2011 serait plus côtier pour *S. pilchardus* comparativement à *E. encrasicolus*. Ces années-là, *E. encrasicolus* semblait plus généraliste et *S. pilchardus* plus spécialiste. Cette idée a été déjà été développée dans les deux publications de Chouvelon et al. (2014b, 2015) et étayée par des arguments morphologiques comme le ratio de l'ouverture buccale sur la longueur totale du poisson (Bachiller and Irigoien, 2013). Elle a également été corroborée par d'autres travaux de modélisation comme ceux de Lassalle et al. (2011) ou d'autres études basées sur l'analyse de contenus stomacaux (Raab et al., 2011; Bachiller et al., 2013). Cependant, ce raisonnement ne reste valable que pour les printemps 2010 et 2011. L'inversion en 2014 de la position isotopique relative de *S. pilchardus* par rapport à *E. encrasicolus* suggère une situation inverse

et donc qu'*E. encrasicolus* serait plus spécialiste que *S. pilcharchus,* plus généraliste, en 2014. Si l'on change le niveau d'intégration temporelle et que l'on raisonne avec les signatures isotopiques du foie (*e.g.* à l'échelle de la semaine), il semble que les signatures isotopiques entre *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* ne sont pas différentes. En revanche, la zone d'alimentation privilégiée ou l'habitat utilisé constitue une source de variation majeure étant à l'origine des différences de signatures entre les espèces, même si ce schéma n'est pas respecté toutes les années (comme en 2011 et 2014, Figure 44, Table 18). L'ensemble de ces éléments restent cependant à confirmer ou à infirmer grâce aux modèles de mélange permettant de proposer la composition taxinomique du régime alimentaire de *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*.

4. Question n°2 : Est-ce que les proies préférentielles et les zones d'alimentation pour chacune des espèces sont identiques d'année en année dans le Golfe de Gascogne?

Selon les années, la CAH contrainte selon trois critères choisis (la position géographique, les signatures isotopiques des proies et la taille moyenne de l'espèce mésozooplanctonique considéré) a défini entre 8 (printemps 2010) et 12 (printemps 2014) groupes de proies mésozooplanctoniques (Table 19). Les rapports isotopiques en carbone et azote de chacun de ces groupes présentent des signatures relativement distinctes entre eux. A titre d'exemple, pour l'année 2014, les $\delta^{15}N$ varient entre 3,52 ± 0,09 ‰ (groupe 7 représenté par des petits organismes de la côte rencontrés au Nord et au centre du Golfe de Gascogne) et 7,40 ± 0,63 ‰ (groupe 5 représenté par des petits à moyens organismes du plateau continental, au centre et au Sud du Golfe de Gascogne). Cette même année, la valeur moyenne en $\delta^{13}C$ la plus basse est de -21,76 ± 0,39 ‰ pour le groupe 2 et la plus élevée de -17,07 ± 0,88 ‰ pour le groupe 6 (correspondant à des larves véligères de bivalves – non décarbonatés). En règle générale, et considérant toutes les années, les groupes composés de grands organismes (*e.g. C. helgolandicus*) présentent un ratio isotopique en azote plus élevé que celui des plus petits organismes (*e.g. Euterpina* sp. ou *Acartia* sp.). Le constat est le même lorsque cette répartition en classe de taille est faite selon un gradient côte-large : les organismes identifiés en zone côtière présentent généralement une valeur de $\delta^{15}N$ plus élevée que ceux identifiées dans des eaux plus néritiques ou océaniques, et cela même si relativement

peu de groupes sont composés seulement par des organismes trouvés en zone côtière exclusivement (données non mises en forme dans ce manuscrit).

Modèles de mélange appliqués au muscle des petits poissons pélagiques

En 2010, 2 groupes de proies « majoritaires » (*e.g.* contribuant à plus de 10% dans les deux modèles testés) ont été identifiés pour *S. pilchardus* et pour *E. encrasicolus* (Table 19). Ces groupes (4 et 8) correspondent à des organismes petits à moyens de la côte et du plateau du Nord et du Sud. Trois groupes « secondaires » (*e.g.* contribuant à plus de 10% dans un seul des deux modèles testés), les groupes 5, 6 et 7 correspondant à des grands organismes rencontrés au talus du nord au sud du Golfe de Gascogne, sont également identifiés comme contribuant de façon non négligeable au régime alimentaire d'*E. encrasicolus.* Pour *S. pilchardus* seul le groupe 5 (>10% dans un des deux modèles), correspondant à des grands organismes identifiés du plateau au talus au nord du golfe de Gascogne, pourrait contribuer à son régime alimentaire (Table 20, Figure 48).

D'après les résultats des modèles de mélange, la zone d'alimentation couverte par *E. encrasicolus* semble donc plus vaste que celle couverte par *S. pilchardus* (*e.g.* davantage de groupes de proies secondaires qui apparaissent et correspondent à différentes zones) : *E. encrasicolus* est plus plastique pour sa zone d'alimentation. De même, la variété des proies préférentielles (*e.g.* la gamme de tailles de proies prédatées) apparaît également plus diversifiée pour *E. encrasicolus* que pour *S. pilchardus*: *E. encrasicolus* est donc également plus plastique que *S. pilchardus* en termes de proies privilégiées.

Ce même raisonnement a été appliqué aux printemps 2011, 2012, 2013 et 2014 nous a permis de construire la Table 20, un résumé de l'analyse de la plasticité relative de *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*, selon la considération de la zone d'alimentation ou des proies préférentiellement assimilées. Ainsi, les modèles de mélange appliqués au muscle blanc confirment le glissement relatif des signatures isotopiques de *S. pilchardus* par rapport à *E. encrasicolus* (observé dans la question n°1) en termes de zone d'alimentation et de proies préférentielles. L'intérêt des modèles de mélange réside dans l'analyse plus fine de la composition spécifique du régime alimentaire (par rapport à une moyenne simple des valeurs individuelles mesurées chez les prédateurs). En 2013 et 2014, les proies préférentiellement assimilées apparaissent être les mêmes entre *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*. Toutefois, en 2013, le régime alimentaire, commun entre les 2 espèces de poissons, semble principalement

composé de *Temora* sp., *Oithona* sp., *Oncaea* sp., appendiculaires, siphonophores, *Acartia* sp., ce qui est relativement plus diversifié comparé à 2014 (régime composé d'appendiculaires, de mysidacés, *d'Acartia* sp., de larves de bivalves et de *C. helgolandicus*). L'inversion de position isotopique relative (comprise entre ~0,5 ‰ et ~1 ‰ – Figure 44) entre *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* en 2014, comparé aux autres printemps (sauf 2013), n'est donc pas confirmé pas les résultats des modèles de mélange et ne semble donc pas refléter une différence de régime alimentaire. Ce résultat n'implique pas nécessairement une compétition entre les espèces, puisqu'à cette saison les abondances de proies sont parmi les plus fortes au cours d'une année (Marquis, 2007). Parmi les proies présentes au cours de ces printemps, les genres de copépodes *Acartia* sp., *Oithona* sp., *Temora* sp., *P. parvus*, sont les plus intégrés constitutivement par ces deux petits poissons pélagiques. En référence au chapitre 1 de ces travaux de thèse, ces genres ou espèces sont également les plus abondants au printemps. Ce résultat est quelque peu logique dans le sens où le choix des proies mésozooplanctoniques à analyser est basé sur la sélection des organismes les plus abondants dans la communauté. Par ailleurs, il est important de ne pas mettre de côté les espèces plus minoritairement consommées car dans certains cas, elles permettent de différencier la plasticité trophique de *S. pilchardus* de celle d'*E. encrasicolus*. C'est le cas en 2010 et 2012 avec la présence de groupes secondaires dans le régime alimentaire d'*E. encrasicolus*. Comme le propose les modèles, ces groupes secondaires montrent la présence du copépode *C. helgolandicus* (de taille relativement grande et plutôt retrouvé dans les stations du large) dans le régime alimentaire d'*E. encrasicolus*.

Modèles de mélange appliqués au tissu hépatique des petits poissons pélagiques

Les modèles de mélange appliqués au tissu hépatique ne montrent aucune différence dans la composition spécifique et la zone d'alimentation privilégiée entre *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* (Table 21). Ainsi si le foie permet de préciser que sur une échelle de temps courte (de l'ordre de la semaine), *S. pilchardus* et *E. encrascolus* adultes se nourrissent des mêmes espèces dans le Golfe de Gascogne (sauf en 2011). Les groupes majoritaires ou minoritaires qui apparaissent via les modèles de mélange appliqués au muscle blanc sont sensiblement les mêmes.

Ici, les résultats du muscle sont davantage discutés que ceux du foie. Le tissu musculaire présente effectivement l'avantage (bien que cela dépende de la question écologique que l'on se pose) d'intégrer la signature d'une espèce proie sur un temps pour long que celui du foie. Le muscle est ainsi plus approprié pour avoir une image intégrée des

différences de régime alimentaire et de plasticité trophique entre les deux espèces d'une année sur l'autre. Dans le foie, les différences sont nettement moins marquées, et les signatures mesurées dans le foie reflètent davantage les proies assimilées à très court terme, et donc un régime alimentaire des poissons/des espèces probablement plus proche à l'échelle de la semaine précédant leur capture (*e.g.* suite à un bloom planctonique particulier, les prédateurs ont probablement accès aux mêmes proies dans une zone géographique restreinte).

L'utilisation de ces modèles de mélange au cours de 5 printemps consécutifs nous a finalement permis de mettre en évidence qu'au sein d'une année/à un printemps donné, l'anchois ne présente pas toujours une écologie trophique « plastique » (en termes de zones d'alimentation et/ou de tailles de proies privilégiées). D'après les résultats dans le muscle en particulier, il apparaît effectivement que certaines années, de nombreux groupes de proies différents peuvent contribuer significativement à son régime alimentaire, alors que pour d'autres années, très peu de groupes contribuent significativement (comme pour la *S. pilchardus*). En revanche, à l'échelle de plusieurs années considérées, son écologie trophique pourrait être qualifiée de « plastique » avec des années où les groupes contribuant significativement sont nombreux et diversifiés, et d'autres années où *E. encrasicolus* semble aussi « spécialisé » que *S. pilchardus* sur quelques groupes de proies seulement. D'année en année, *S. pilchardus* reste effectivement toujours « spécialisée » sur quelques groupes seulement.

E. encrasicolus s'adapterait-il donc davantage aux variations de la communauté mésozooplanctonique ?

> Si l'on se réfère au chapitre 1 de ce travail de thèse, les années 2010 à 2013 sont des années relativement moyennes en termes d'abondance et de diversité spécifique comparées à la série temporelle 2003-2013. Cet élément ne semble pas être probant pour étayer cette hypothèse. Il faut rappeler qu'*E. encrasicolus* est morphologiquement avantagé par une ouverture buccale plus grande lui permettant de couvrir une plus large gamme de taille de proies. Au cours du temps (*e.g.* sur les 5 années étudiées), l'anchois semble tout de même devenir moins plastique (Table 20).

Est-ce lié à la taille des poissons prélevés ?

Des changements ontogéniques de l'écologie trophique ont déjà été mis en évidence entre le stade larve et adulte d'*E. encrasicolus* et *S. pilchardus*, et ce sont des organismes à croissance continue (la croissance ralentie à l'état adulte mais elle perdure). D'après nos résultats (Table 16), les classes de taille échantillonnées pendant ces 5 printemps sont cependant sensiblement identiques et surtout tous les organismes sont adultes, ce qui permet d'exclure en grande partie cette hypothèse de différences d'écologie trophique liée à des changements ontogénétiques du régime alimentaire d'année en année (*e.g.* liés à la taille des poissons échantillonnés pouvant légèrement différer). L'hypothèse qui devra être considérée pour la suite de cette analyse est celle de l'effet du sexe sur le régime alimentaire *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*. En phase de reproduction, le tissu gonadique des femelles est plus important (en masse) que celui des mâles. Cette différence suggère une demande énergétique différente entre les sexes. L'effet sexe sur la diversité taxinomique des proies potentiellement ingérées par ces espèces est une perspective à envisager.

Comparaison des FDTs dans les modèles de mélange

De façon préliminaire pour ces travaux de thèse, considérant les deux prédateurs, en fréquence, il apparaît que l'utilisation du FDT de Sweeting et al. (2007 a & b) présente plus souvent des contributions de groupes de proies plus fortes que celle de notre approche expérimentale, à groupe de proies identiques. Toutefois, pour les cas des groupes majoritaires, le FDT de notre volet expérimental semble exacerber les contributions déduites à partir du FDT de Sweeting et al. (2007 a & b), même si des exceptions peuvent être identifiées (voir détails dans les Annexe 5 et Annexe 6). Les profils des boxplots (Figure 48 et Figure 49) montrent des similitudes fortes pour les années 2013 et 2014 par exemple (et cela pour les deux tissus) alors qu'en 2011 des différences de contributions sont plus facilement observables. La contribution déterminée par le modèle de mélange est sous l'effet du FDT appliqué aux signatures isotopiques des proies. La comparaison des effets induits par l'utilisation de différents FDTs revient finalement à une comparaison des méthodologies expérimentales mises en œuvre pour obtenir ces FDTs. Comme le montre la Figure 32 (du chapitre 3), le FDT est sous l'emprise de facteurs endogènes (propre à la croissance, le stade physiologique de l'espèce choisie) et exogènes (choix de l'expérimentateur : température, qualité, quantité de la nourriture etc.). Plus généralement la véritable comparaison des FDTs pourrait faire l'objet d'une seule étude. Si l'on considère tous les paramètres indiqués dans les travaux de Sweeting et al (2007 a & b), il serait intéressant de déterminer, avec une partition

de variance, quel paramètre influence le plus le FDT ; mais, cela nécessite de comparer des variables communes entre les expérimentations, ce qui n'est pas réellement le cas si l'on s'arrête au fait que deux espèces pélagiques très différentes ont été sélectionnées par les expérimentateurs. Il est toutefois fondamental de proposer des FDTs adaptés à différents modèles biologiques, même s'ils ne sont pas comparables à tous niveaux, pour ouvrir le champ des possibilités aux futurs expérimentateurs.

Table 19 : Valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (moyenne ± écart-type (ET), en ‰) des groupes de proies mésozooplanctoniques définis par classification ascendante hiérarchique (CAH) et utilisés dans les modèles de mélange isotopiques. Les valeurs présentées sont les valeurs corrigées de l'effet de la conservation (pour $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) et/ou de la délipidation (pour $\delta^{13}C$ seulement ; selon (Chouvelon et al., 2014a), pour cohérence de traitement entre les proies et les prédateurs (e.g. poissons conservés congelés et délipidés par traitement au cyclohexane, proies conservés dans l'éthanol à 70% et non délipidés ; voir matériel et méthodes). Références principales pour la taille moyenne des organismes (notamment les copépodes) : (Rose, 1933) et (Richardson et al., 2006). C = « Coastal » (Côte) ; Sh = « Shelf » (Plateau) ; Sl = « Slope » (Talus). Les groupes de proies effectués pour les printemps 2011 et 2010 ne sont pas répertoriées ici, les informations sont disponibles dans Chouvelon et al. (2014a; 2015).

Année	Groupe de proies	Taille relative des organismes	Rang de tailles (mm)	Zone Côte/Plateau/Talus	Zone Nord/Sud	Taxon (principalement jusqu'au genre) et stations associées	$\delta^{13}C$ Moyenne ± ET	$\delta^{15}N$ Moyenne ± ET
2014	**1**	Grands	2,9	Plateau	Sud	*C. helgolandicus* (Sh5)	-21,43 ± 0,15	5,4 ± 0,15
	2	Petits	0,9 – 1,0	Côte au talus	Sud	Appendiculaires (Sh5, Sl4)	-21,76 ± 0,39	5,91 ± 0,52
						P. parvus (C4, Sh4, Sl4)		
						Acartia sp. (C4, Sh4, Sh5, Sl3, Sl4)		
	3	Petits	0,7 – 1,0	Côte et plateau	Nord	*Oithona* sp. (Sh2)	-21,45 ± 0,64	6,26 ± 0,38
						Appendiculaires (C2, Sh1)		
						P. parvus (Sh2)		
						Acartia sp. (C1, C2)		
	4	Grand	2.9	Plateau et Talus	Centre	*C. helgolandicus* (Sl3, Sh3)	-21,56 ± 0,08	7,22 ± 0,76
	5	Petits et moyens	0,9 à 1,5	Plateau	Centre-Sud	Appendiculaires (Sh3, Sh3)	-21,25 ± 0.35	7,40 ± 0,63
						Mysidacés (Sh3)		
						Acartia sp. (Sh3)		
						P. parvus (Sh3)		
	6	Petits	0,5	Talus et Plateau	Centre	Larves de bivalves (Sl3, C3)	-17,07 ± 0,88	4,29 ± 0,59
	7	Petits	0,5 à 0,6	Côte	Centre et Nord	*Euterpina* sp. (C3)	-20,13 ± 0,56	3,52 ± 0,09
						Ostracodes (C2)		

	8	Petits à moyens	0,5 à 1,4	Côte au Talus	Centre-Nord	*Evadne* sp. (Sl3 ?Sh3) *Oithona* sp. (Sl3, C4) *P. parvus* (Sl3, C3) *Oncaea* sp. (Sh3) *Temora* sp. (C3) *Acartia* sp. (C3)	-21,24 ± 0,03	5,13 ± 0,58
	9	Petits	0,5	Plateau	Nord	Nauplii de copépodes	-21,17 ± 0,15	1,90 ± 0,15
	10	Petits à moyens	0,5 à 1,4	Côte au Talus	Nord	Larves de gastéropodes (Sl2) Copépodites (C1, Sh1) *Temora sp.* (C1, Sh1) Larves de cirripèdes (Sh1) *P. parvus* (Sh1)		
	11	Moyens	2,0	Talus	Nord	*Metridia* sp. (Sl1)	-20,95 ± 0,15	3,82 ± 0,15
	12	Petits	0,2 à 0,9	Talus	Nord	*P. parvus* (Sl1) Appendiculaires (Sl1, Sl2) Nauplii de copépodes (Sl2)	-21,73 ± 0,45	5,21 ± 0,46
2013	**1**	Petits	0,5 à 0,6	Côte	Centre	Larves de bivalves (C3) *Euterpina* sp. (C3)	-17,45 ± 1,62	3,99 ± 0,27
	2	Grands	2.9	Talus	Nord	*C. helgolandicus* (Sl2)	-20,39 ± 0,15	5,16 ± 0,15
	3	Petits	0.5	Talus	Nord	Larves de gastéropodes (Sl2)	-17,83 ± 0,15	4,77 ± 0,15
	4	Petits	0,2 à 0,9	Talus	Centre et Nord	Appendiculaires (Sl2) *Oithona* sp. (Sl2, Sl3) *Evadne* sp (Sl3) Nauplii de copépodes (Sl3)	-19,61 ± 0,49	4,22 ± 0,53
	5	Petits	0,7 à 0,9	Côte et Plateau	Nord	*Oithona* sp. (Sh , C2) *Oncaea* sp. (Sh1) Appendiculaires (C2) *Acartia* sp. (C2)	-20,78 ± 0,42	6,61 ± 0,55
	6	Grand	2,9	Plateau	Centre	*C. helgolandicus* (Sh3)	-20,09 ± 0,15	6,71 ± 0,15

7	Petits à moyens	0,7 à 1,4	Côte à Talus	Centre-Sud	*Temora* sp. (C4) *Acartia* sp. (C4, Sh3 , Sl4, Sh4) *Oithona* sp. (C4, Sh3, Sh4, Sl4) Siphonophores (Sl4, Sh3) *P. parvus* (Sh4) *Oncaea* sp. (Sh3, Sl4, Sh4)	-20,29 ± 0,42	7,28 ± 0,55
8	Petits	0,5 à 1,0	Talus et Plateau	Nord	Copépodites (Sl2, Sh2) *Oithona* sp. (Sl 2, Sh2) *Podon* sp. (Sl2) *Acartia* sp. (Sl2) Appendiculaires (Sl2) *Oncaea* sp. (Sh2)	-20,11 ± 0,32	5,80 ± 0,51
9	Petits à moyens	0,5 à 1,4	Côte et Plateau	Centre	*Temora* sp. (Sh3, C3) Larves de cirripèdes (C2) *P. elongatus* (C3) *Acartia* sp. (C3, Sh3) *P. parvus* (Sh3) Appendiculaires (Sh3) *Oithona* sp. (Sh3, C3) Copépodites (C3)	-20,14 ± 0,35	5,30 ± 0,49
10	Petits	0,9	Talus	Sud	Appendiculaires (Sl5) *P. parvus* (Sl5)	-21,32 ± 0,02	4,81 ± 0,83
11	Petits à moyens	0,6 à 1,4	Côte, Plateau, Talus	Sud	*Oithona* sp. (Sh5, C5) *Euterpina* sp. (C5) *P. parvus* (Sh5, C5) *Acartia* sp. (Sh5, Sl5, C5) Siphonophores (Sh5) *Temora* sp. (C5) Appendiculaires (C5)	-20,68 ± 0,60	6,42 ± 0,57

2012	**1**	Grands	2,9	Plateau	Nord	*C. helgolandicus* (Sh1, Sh2)	-21,33 ± 0,04	8,55 ± 1,31
	2	Petits à moyens		Côte et Plateau	Nord	*Oithona* sp. (Sh1)	-20,04 ± 0,04	8,24 ± 0,83
						Temora sp. (C1, C2)		
						Oncaea sp. (Sh1)		
						P. elongatus (Sh1)		
						Appendiculaires (C2)		
						Larves de cirripèdes (C2)		
						Acartia sp. (C2, C1, Sh1)		
	3	Petits	0,7 à 0,9	Côte et Plateau	Sud	*Oithona* sp. (Sh5, C5)	-20,53 ± -0,35	4,51 ± 0,43
						P. parvus (Sh5)		
	4	Petits à moyens	0,2 à 1,4	Côte, Plateau et Talus	Centre –Sud	*Oncaea* sp. (C3, Sh3)	-19,90 ± 0,61	6,04 ± 0,77
						Oithona sp. (Sl4, Sh4, Sh3, C3, C4)		
						P. parvus (Sh4, Sh3)		
						Temora sp. (Sh3)		
						Copépodites (Sl4)		
						Acartia sp. (Sl4, Sh4, C3, C5, Sh5)		
						Euterpina sp. (C5)		
						Nauplii de copépodes (Sl4, C4)		
	5	Petits	0,7 à 0,9	Talus	Nord et Centre	Appendiculaires (Sl3)	-21,36 ± 0,22	2,91 ± 0,79
						Oithona sp. (Sl1)		
	6	Grand	2.9	Talus	Nord	*C. helgolandicus* (Sl2)	-20,40 ± 0,15	5,55 ± 0,15
	7	Petits	0,2 à 0,9	Talus	Nord et Centre	*Oithona* sp. (Sh2, Sl3, Sl2)	-19,85 ± 0,56	4,17 ± 0,63
						Nauplii de copépodes (Sl3, Sl1)		
						Evadne sp. (Sl2)		
						Appendiculaires (Sl1, Sl2)		
						Copépodites (Sl1)		
	8	Petits	0,5	Talus et Plateau	Sud	Larves de gastéropodes (Sh5, Sl4)	-15,92 ± 0,48	4,45 ± 0,04
	9	Petits	0,5	Côte	Nord	Larves de gastéropodes (C1)	-16,64 ± 1,15	7,36 ± 0,04

					Larves de bivalves (C2)		
10	Petits	0,7 à 1,0	Talus	Sud	*Acartia* sp. (Sl5)	-19,04 ± 0,25	8,95 ± 0,13
					Oithona sp. (Sl5)		
11	Petits à moyens	1,0 à 2,0	Côte et Plateau	Centre et Sud	*Temora* sp. (C4, C3)	-19,34 ± 0,70	7,02 ± 0,70
					Metridia sp. (Sh3)		
					Acartia sp. (C4, C3)		

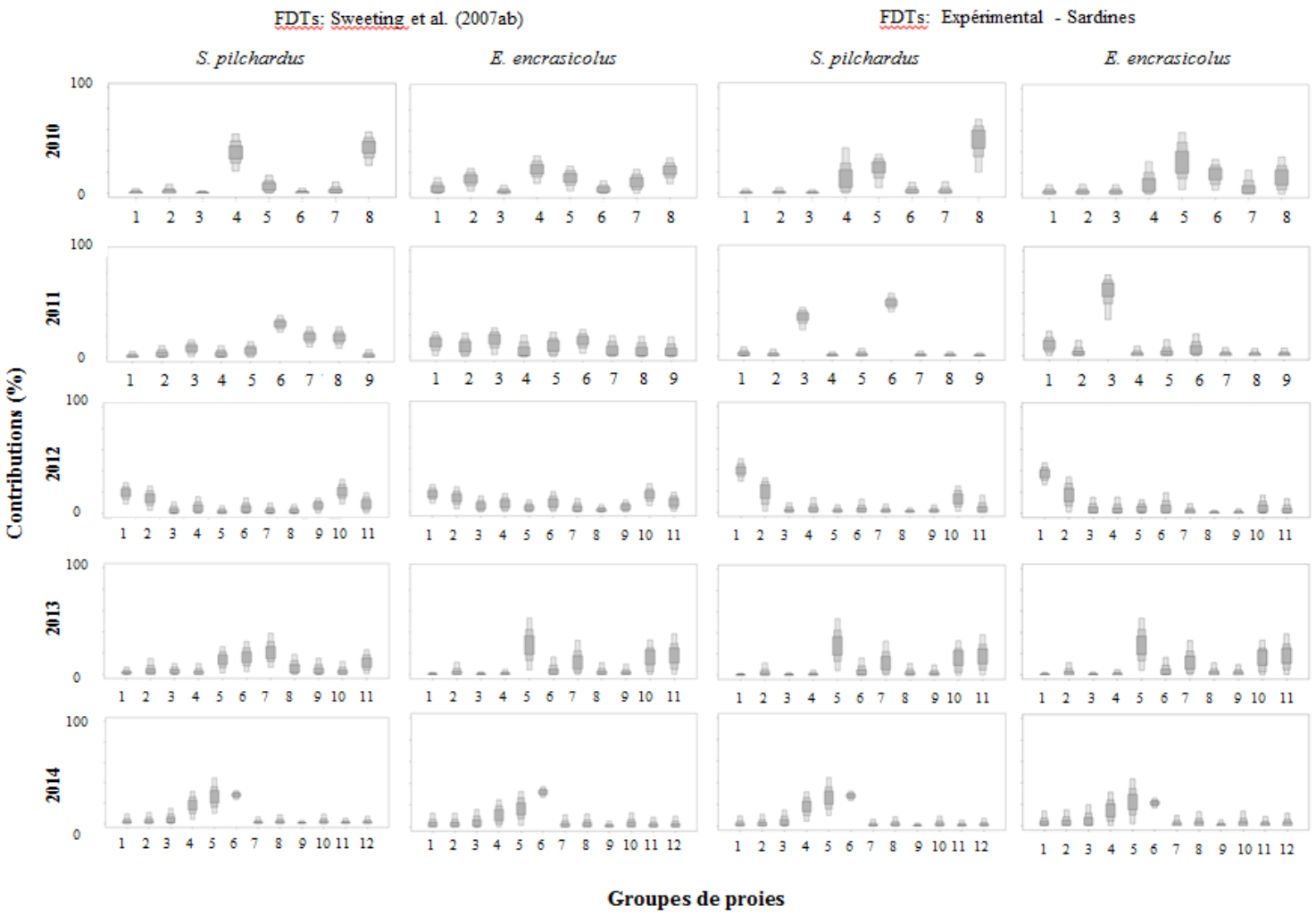


Figure 48: Boxplot des contributions (%) printanières (2010 à 2014) des groupes de proies mésozooplanctoniques au régime alimentaire de la sardine, Sardina pilchardus, et de l'anchois, Engraulis encrasicolus, dans le Golfe de Gascogne sur la base des rapports isotopiques du carbone et de l'azote mesurés dans le muscle blanc et pour deux FDTs. La composition des groupes est présentée dans la Table 19. Les détails des contribuons sont présentés dans l'Annexes 3 et 4.

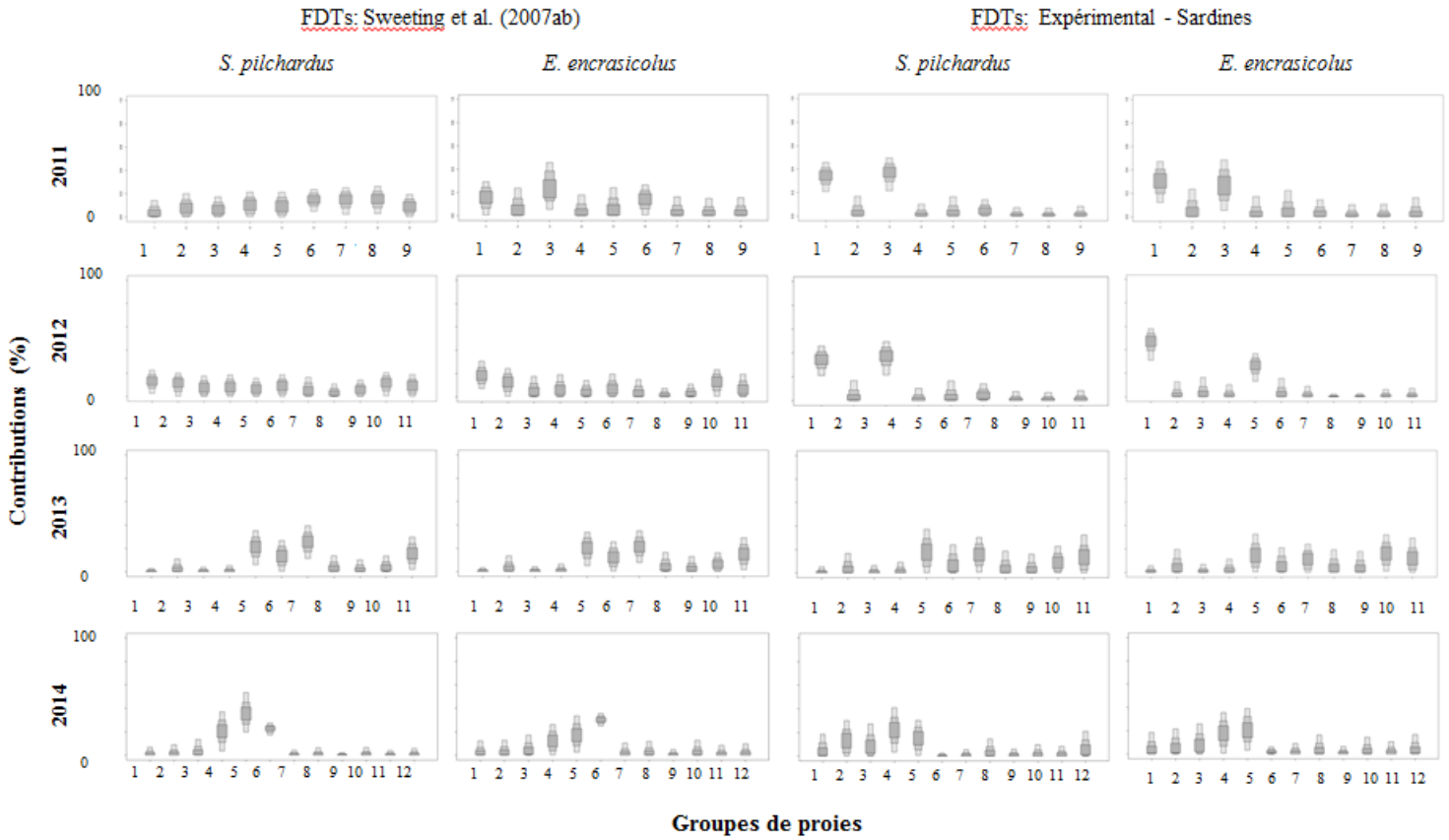


Figure 49: Boxplot des contributions (%) printanières (2010 à 2014) des groupes de proies mésozooplanctoniques au régime alimentaire de la sardine Sardina pilchardus *et de l'anchois* Engraulis encrasicolus *dans le Golfe de Gascogne sur la base des valeurs en isotopes stables du carbone et de l'azote mesurées dans le tissu hépatique et pour deux FDT. La composition des groupes est présentée dans la Table 19. Les détails des contribuons sont présentés dans les Annexes 3 et 4.*

Table 20: Interprétations écologiques extraites de l'analyse des Annexes 3 et 4 présentant les contributions de chaque groupe de proies mésozooplanctoniques au régime alimentaire de la sardine (S, Sardina pilchardus*) et de l'anchois (E,* Engraulis encrasicolus*) au cours des printemps 2010 à 2014 dans le Golfe de Gascogne vues au travers de l'analyse de leur muscle blanc. Pour chaque espèce et au cours de chaque printemps, la composition des groupes « majoritaires » de proies mésozooplanctoniques (contribuant à plus de 10% dans les deux modèles utilisés) et « secondaires » (contribuant à plus de 10% dans un seul des deux modèles utilisés) est rappelé et une comparaison de la plasticité relative (avec les symboles : >, < ou =) de chacun des prédateurs est proposées selon deux critères : la zone d'alimentation et le type de proies préférentielles (correspondant d'une façon générale à une certaine gamme de tailles de proies, voir Table 16). *En 2014, la position isotopique relative de la sardine et de l'anchois est inversée comparativement à leurs positions respectives au cours des printemps précédents (sauf 2013), cela est confirmé grâce à la Figure 44.*

Année	*S. pilchardus* (S)	*E. encrasicolus* (E)	Plasticité de la zone d'alimentation	Plasticité des proies préférentielles
2010	● **Groupes majoritaires** : n°4 et 8 Petits à moyens organismes de la côte et du plateau du Nord et du Sud ● **Groupe secondaire** : n°5 Grands organismes du plateau au talus au Nord	● **Groupes majoritaires** : n°4 et 8 Petits à moyens organismes de la côte et du plateau du Nord et du Sud ● **Groupes secondaires** : n°5, 6, 7 Grands organismes du plateau au talus du centre au Nord au Sud	E > S	E > S
2011	● **Groupe majoritaire** : n°6 Petits à moyens organismes de la côte au Nord ● **Groupe secondaire** : /	● **Groupes majoritaires** : n°1 et 3 Petits à grands organismes du plateau au talus au Nord ● **Groupes secondaires** : n°2, 5 ,6 Petits à moyens organismes de la côte au talus	E > S	E > S
2012	● **Groupes majoritaires** : n°*1, 2, 10* Petits à moyens organismes de la côte au talus, du Nord au Sud ● **Groupe secondaire** : /	● **Groupes majoritaires** : n°1 et 2 Petits à grands organismes de la côte au plateau, au Nord ● **Groupe secondaire** : n°10 Petits organismes du talus au Sud	E < S	E ~ S
2013	● **Groupes majoritaires** : n°5, 7, 11 Petits à moyens organismes de la côte au talus, du Sud au Nord ● **Groupes secondaires** : n°6 et 7 Petits à moyens organismes de la côte au talus, du Nord au Sud	● **Groupes majoritaires** : n°5, 7, 11 Petits à moyens organismes de la côte au talus, du Sud au Nord ● **Groupes secondaires** : n°6 et 7 Petits à moyens organismes de la côte au talus, du Nord au Sud	E = S	E = S
2014	● **Groupes majoritaires** : n° 4, 5, 6 Petits à grands organismes de la côte au talus, du Nord au Sud ● **Groupe secondaire** : /	● **Groupes majoritaires** : n° 4, 5, 6 Petits à grands organismes de la côte au talus, du Nord au Sud ● **Groupe secondaire** : /	E ~ S*	E ~ S*

Table 21: Interprétations écologiques extraites de l'analyse des Annexes 3 et 4 présentant les contributions de chaque groupe de proies mésozooplanctoniques au régime alimentaire de la sardine (S, Sardina pilchardus*) et de l'anchois (E,* Engraulis encrasicolus*) au cours des printemps 2010 à 2014 dans le Golfe de Gascogne vues au travers de l'analyse de leur tissu hépatique. Pour chaque espèce et au cours de chaque printemps, la composition des groupes « majoritaires » de proies mésozooplanctoniques (contribuant à plus de 10% dans les deux modèles utilisés) et « secondaires » (contribuant à plus de 10% dans un seuls des deux modèles utilisés) est rappelé et une comparaison de la plasticité relative (avec les symboles : >, < ou =) de chacun des prédateurs est proposées selon deux critères : la zone d'alimentation et le type de proies préférentielles(correspondant d'une façon générale à une certaine gamme de tailles de proies, voir Table 16).*

Année	*S. pilchardus* (S)	*E. encrasicolus* (E)	Plasticité de la zone d'alimentation	Plasticité des proies préférentielles
2011	● **Groupe majoritaire** : / ● **Groupes secondaires** : n°1, 3, 4, 5, 6, 7, 8 Petits à grands organismes, de la côte au talus, du Nord au Sud	● **Groupes majoritaires** : n° 1 et 3 Petits à grands organismes au talus au Nord ● **Groupes secondaires** : n°2, 5, 6 Petits et moyens organismes, de la côte au talus, du Nord au Sud	E < S	E ~ S
2012	● **Groupe majoritaire** : n°1 Grand organismes du plateau Nord ● **Groupes secondaires** : n°2, 5, 7 Petits à moyens organismes du plateau au talus du Nord au Sud	● **Groupe majoritaire** : n°1 Grand organismes du plateau Nord ● **Groupes secondaires** : n°2, 5, 7 Petits à moyens organismes du plateau au talus du Nord au Sud	E = S	E = S
2013	● **Groupes majoritaires** : n°5, 6, 7, 11 Grands organismes du plateau Nord ● **Groupe secondaire** : n°10 Petits organismes du talus au Sud	● **Groupes majoritaires** : n°5, 6, 7, 11 Grands organismes du plateau Nord ● **Groupes secondaires** : n°10 et 6 Petits et grands organismes du plateau au talus du centre au Sud	E = S	E = S
2014	● **Groupes majoritaires** : n°4 et 5 Petits à grands organismes du plateau du centre au Sud ● **Groupes secondaires** : n°2, 3, 6 Petits organismes de la côte au talus, du Nord au Sud	● **Groupes majoritaires** : n°4 et 5 Petits à grands organismes du plateau du centre au Sud ● **Groupes secondaires** : n°2, 3, 6 Petits organismes de la côte au talus, du Nord au Sud	E = S	E = S

Conclusion

Contrairement à ce que l'on pouvait attendre sur la base des travaux de Chouvelon et al. (2014a; 2015) sur deux années consécutives, l'écologie alimentaire printanière relative de la *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* présente de la variabilité au cours de chaque printemps, lorsque cinq années sont considérées. Un seul modèle de mélange appliqué sur les cinq printemps n'aurait ainsi pas de sens ici, car il masquerait la variabilité écologique qui nous intéresse. La position isotopique des espèces ne semble pas tout à fait identique à chaque printemps. La ségrégation trophique printanière de *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* ne perdure pas d'année en année dans le Golfe de Gascogne (tout du moins, elle n'est pas toujours aussi nette que ce qui avait pu être observé en 2010 et 2011, initialement), et *E. encrasicolus* n'apparaît pas toujours plus « plastique » que *S. pilchardus*. Ainsi, à chaque printemps, les zones d'alimentation et les types de proies préférentiellement assimilées ne sont pas tout à fait identiques. Toutefois, à l'échelle de notre suivi, *E. encrasicolus* peut être globalement qualifié de « plastique » car d'année en année, *S. pilchardus* reste toujours plus « spécialisée » au printemps dans le Golfe de Gascogne. Spatiallement, l'analyse des ratios isotopiques chez ces consommateurs a révélé une homogénéité pour cette zone d'étude.

Cette étude fait écho à l'hypothèse de « dissimilarité trophique » proposée par Van Der Lingen et al. (2006). Cette hypothèse propose que des changements observés de dominance entre deux espèces sympatriques telles que *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* peuvent être contrôlées par leur écologie alimentaire. En effet, si les deux prédateurs se nourrissent sur des proies bien distinctes alors des changements intervenant dans la communauté planctonique (et favorisant l'un ou l'autre type de proies) pourraient favoriser en conséquence l'un ou l'autre consommateur. De plus, cette écologie alimentaire est elle-même sous l'influence des variations environnementales. Lorsque les proies potentielles sont considérées comme d'excellents bio-indicateurs des modulations climatiques et environnementales, dans un champ disciplinaire voisin, cette hypothèse prend toute son ampleur. L'analyse de l'écologie alimentaire doit donc être au cœur des objectifs de recherche et de gestion écosystémique des pêcheries commerciales.

Compte tenu des précédents éléments développés, cette étude justifie pleinement l'intérêt écologique d'un suivi isotopique pluriannuel dans un contexte d'étude de l'écologie trophique d'une espèce. L'utilisation des modèles SIAR doit nécessairement impliquer :

- ✓ la comparaison de différents facteurs d'enrichissement trophiques ;

- ✓ la construction de groupes de proies à parties de critères 'solides'.

Cette étude se focalise sur le stade adulte de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus*. Elle implique également une seule saison d'étude (le printemps) ce qui ouvre de vastes perspectives de travail. L'analyse des ratios isotopiques du carbone et de l'azote est une méthode robuste très répandue en écologie alimentaire. Comme chaque traceur, elle possède certaines limites. Ici, les limites se révèlent être des limites portant sur la stratégie d'échantillonage (elle-même dépendante des objectifs de la campagne PELGAS et du compartiment pélagique) et des limites méthodologiques. Nous avons essayé de restreindre cette dernière limite, en partie, en utilisant un FDT adapté au modèle biologique « petits pélagiques ». Les critères de décision pour la création de groupes de proies, étape inhérente à l'utilisation des modèles de mélange, pourraient aussi être redéfinis et/ou améliorés. En effet, ce traitement implique 12 sources potentielles de proies ce qui nous permettera toujours d'obtenir une solution mathématique mais nous confrontera, dans le même temps, à des critiques portant sur les choix des critères impliqués dans nos classifications hiérarchiques ascendante. L'utilisation des modèles SIAR est ici justifiée puisqu'elle est dans la continuité des travaux précédents de Chouvelon et al. (2014a & 2015), ce qui nous offre une opportunité de comparaison inégalable. Toutefois, ces mêmes modèles ne peuvent pas toutjours représenter un aboutissement analytique pertinent. Ainsi, une des pistes analytique à envisager pour éclairer au mieux la question de la niche isotopique relative de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* pourra être d'appliquer les métriques de Layman (2007) sur les données individuelles receuillies dans ce projet. De plus, les connaissances sur la biologie des espèces mésozooplanctoniques, mais aussi sur le comportement de ces espèces en réponse à d'autres traceurs trophiques sont effectivement des perspectives de travail qui doivent être développées à méso-échelle. Par exemple, nous pourrions envisager de construire de modèles de mélange et donc de faire des groupes de proies potentielles sur des critères supplémentaires que ceux de l'abondance et de la taille des organismes. Ces critères doivent cependant nécessairement permettre de discriminer les groupes de proies entrés dans les modèles.

Chapitre 5. Low diversity of heminth parasites in *Sardina pilchardus* and *Engraulis encrasicolus* (Clupeidae) from the Bay of Biscay

Aurélie Dessier[A], Christine Dupuy[A], Thomas Trancart[B], Alexandre Audras[A], Paco Bustamante[A] and Claudia Gérard[C,D]

[A]Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs), UMR 7266, CNRS-Université de La Rochelle, 2 rue Olympe de Gouges, F-17042 La Rochelle Cedex 01, France.

[B]Biologie des Organismes Aquatiques et Ecosystèmes (BOREA), UMR 7208,
Centre de Recherche et d'Enseignement sur les Systèmes Côtiers, Muséum National d'Histoire Naturelle, 38 rue du Port Blanc, F-35800 Dinard, France.

[C]Ecosystèmes, Biodiversité, Evolution (ECOBIO), UMR 6553 CNRS-Université de Rennes, 52 Avenue du Général Leclerc, F-35042 Rennes, France.

[D]Corresponding author. Email: claudia.gerard@univ-rennes1

Published as a short communication 15 June 2015 in Marine and Freshwater Research (DOI: 10.1071/MF15147)

Abstract

Parasitological data are increasingly used to provide information on host populations, trophic interactions and free-living biodiversity. In the present study, we investigated parasitic helminths in *Sardina pilchardus* and *Engraulis encrasicolus* from the Bay of Biscay (north-east Atlantic). In addition, helminths infecting *E. encrasicolus* were reviewed. Surprisingly, the field study revealed the occurrence of only three species of *Ascaridoidea* (*Anisakis simplex s.s.*, *Anisakis pegreffi* and *Hysterothylacium aduncum*) in both fish species despite the high diversity of helminth parasites (mostly heteroxenous trophically transmitted) recorded throughout their distribution range (*e.g.* 39 and 15 taxa for *S. pilchardus* and *E. encrasicolus* respectively, with 12 shared taxa among them). This low diversity of helminth parasites in the Bay of Biscay may be indicative of a low free-living biodiversity. Moreover, similarities in the helminth parasites of *S. pilchardus* and *E. encrasicolus*, recorded both in the present field study and across their entire geographic distribution, suggest ecological and feeding similarities between these two planktivorous fish. However, the higher prevalence and mean intensity of *Ascaridoidea* in *E. encrasicolus* (*vs. S. pilchardus*) in the Bay of Biscay also highlighted differences that were considered the result of its higher trophic plasticity.

Additional keywords: anchovy, *Ascaridoidea*, feeding ecology, low biodiversity, sardine, small pelagic fish.

1. Introduction

Small pelagic fish, such as *Sardina pilchardus* and *Engraulis encrasicolus*, contribute up to 50% of the total landing of marine species worldwide and play a considerable role in connecting the lower and upper trophic levels (for reviews Fréon et al. (2005); Palomera et al. (2007); Morello and Arneri (2009)). First, they are both suspension and raptorial feeders, and their flexible, dual planktivorous diet includes diverse taxa, such as crustaceans of various sizes (copepods, cladocerans, euphausiids, amphipods and decapods), appendicularians and fish eggs and larvae, depending on the season and fish size (Bacha and Amara (2009); Morello and Arneri (2009), Petitgas et al. (2010); Atkinson et al. (2014);Chouvelon et al., (2014a), Chouvelon et al., (2015)). Second, they are preyed on by many predator species, such as planktonic chaetognaths (as larval fish), demersal and medium-to-large pelagic fish, marine mammals and seabirds (Morello and Arneri (2009), Petitgas et al. (2010), Certain et al. (2011). Consequently, *S. pilchardus* is the host for a great number of parasites, including 39 helminth taxa, most of which are trophically transmitted (for a review, see Marzoug et al. (2012). In the same way, parasites of *E. encrasicolus* are probably highly diverse.

Helminth parasites are increasingly used to provide information on host populations, potentially helping manage fish stocks, free-living biodiversity and changes in ecosystem structure and functioning (for reviews, see (MacKenzie, 2002); (Marcogliese, 2004)).

In the present study, helminth parasites were investigated in adults of *S. pilchardus* and *E. encrasicolus* sampled in different sites across the Bay of Biscay (north-east Atlantic). In addition, helminth parasites of *E. encrasicolus* have been reviewed across their entire geographic distribution. The results are discussed in relation to the potential role of helminth parasites as indicators of food webs, free-living biodiversity and ecosystem stress.

2. Materials and methods

Study site and samplings

PELGAS (PELagique GAScogne) is an annual pelagic acoustic spring survey that has been led by the French Research Institute for Exploitation of the Sea (IFREMER) since 2000 in the Bay of Biscay. It aims to monitor the abundance of small pelagic fish in order to help conserve fish stocks. In spring 2012, PELGAS provided 49 *S. pilchardus* and 52 *E. encrasicolus* collected by pelagic trawling (for 30 - 45 min) at various locations and depths in the survey area (43°30'- 49°00'N, 1°10' - 6°00'W; Figure 50; Table 22). All fish were at an adult stage according to their age determined by otolithometry (International Council for the

Exploration of the Sea, (ICES, 2005; ICES, 2009); mean (± C.L.) age 1.76 ± 0.06 years for *S. pilchardus* and 1.92 ± 0.04 years for *E. encrasicolus*).

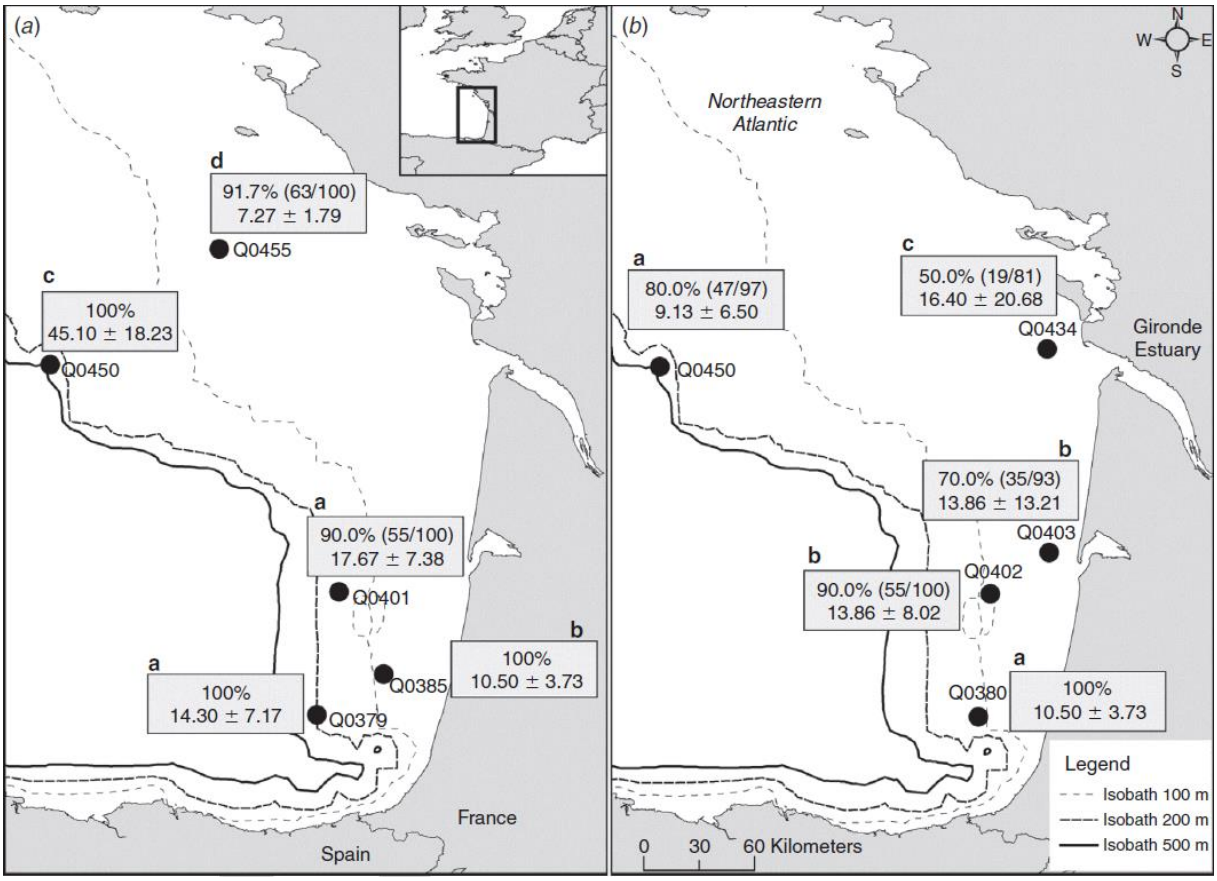


*Figure 50: Percentage prevalence (±95% confidence limit) and mean intensity (±95% CL) of Ascaridoidea in (*a*)* Engraulis encrasicolus *and (*b*)* Sardina pilchardus *sampled in spring 2012 across the Bay of Biscay. Inter-site differences in the prevalence for each fish species were not significant (*P *> 0.05). Significant differences in mean intensities among sites for each fish species are indicated by different letters (a, b, c, d).*

Table 22: Geographical position (latitude and longitude in degrees, minutes, seconds) and water depth of trawls, and the number and mean total length (TL±95% CL, in cm) of Sardina pilchardus *and* Engraulis encrasicolus *sampled in spring 2012 across the Bay of Biscay (CL, confidence limit).*

	Trawls	Latitude	Longitude	Depth (m)	Number sampled	TL ± 95% CL (cm)
S. pilchardus (*n* = 49)	Q0380	43°52"12 **N**	1°44"24 **W**	119.2	9	20.62 ± 0.61
	Q0402	44°28"12 **N**	1°40"48 **W**	108.7	10	21.05 ± 0.48
	Q0403	40°10"12 **N**	1°23"60 **W**	45.5	10	21.65 ± 0.56
	Q0434	45°39"36 **N**	1°24"36 **W**	23.3	10	21.25 ± 0.82
	Q0450	45°34"12 **N**	3°17"60 **W**	157.2	10	21.40 ± 0.53
E. encrasicolus (*n* = 52)	Q0379	43°51"36 **N**	1°59"24 **W**	140.5	10	16.40 ± 0.82
	Q0385	44°04"12 **N**	1°40"12 **W**	112.7	10	15.76 ± 0.49
	Q0401	44°28"12 **N**	1°53"24 **W**	129.6	10	18.22 ± 1.99
	Q0450	44°34"12 **N**	3°17"60 **W**	157.2	10	17.05 ± 0.27
	Q0455	46°07"48 **N**	2°28"12 **W**	79.3	12	12.27 ± 0.67

Parasitological research

All fish were measured (cm) and frozen before complete examination of helminth parasites, as in previous studies (Gérard et al., 2013; Gérard et al., 2015). All organs and tissues (skin, muscles, eyes, brain, gills, heart, body cavity, digestive system, gonads and swim bladder) were meticulously dissected under a binocular stereomicroscope. All helminth parasites found were numbered. The identification of the nematodes (*e.g. Ascaridoidea*) was based first on morphological criteria according to Fagerholm (1991) and Anderson et al. (2009), demonstrating the occurrence of two genera (*e.g. Anisakis* and *Hysterothylacium*). Second, all *Anisakis* (n = 75) and some *Hysterothylacium* (n = 10) specimens preserved in alcohol (70%) were subjected to molecular identification at the species level via DNA sequencing (cytochrome oxidase subunit 2 (*cox2*)). Total DNA of parasites was extracted from all individual nematode tissues using the ChargeSwitch Forensic DNA Purification Kit (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA). A 530-bp fragment of the *cox2* gene was amplified in collaboration with the French National Research Agency (ANR) Fish-Parasites project (Eduardo D.C., unpubl. data). Automated DNA sequencing was performed by Genoscreen (Lille, France) and sequences were then analysed using BioEdit software (Hall, 1999) and compared with nucleotide sequences from GenBank (National Center for Biotechnology Information) using BLAST.

The parasite descriptors used were: (1) prevalence, calculated as the number of hosts infected with a particular parasite taxon divided by the number of hosts examined; and (2) mean intensity, which is the total number of parasites of a particular species found in a sample divided by the number of hosts infected with that parasite (Bush et al., 1997).

Statistical analyses

Statistical analyses were made using R-Cran project free software (R Development Core Team 2014). Differences were considered significant at two-tailed $P < 0.05$. Data are reported as the mean ± 95% confidence limits (CL).

General linear models (GLMs; (McCullagh, 1984) followed by analysis of variance (ANOVA; Chi-Square test) were used to check the significance of differences between *S. pilchardus* and *E. encrasicolus* in terms of the prevalence (binomial model) and mean intensity (Poisson model) of parasites (Hastie and Pregibon, 1992). Then, inter-site comparisons were made by successively modifying the reference site in the GLMs.

3. Results

Helminth parasites of S. pilchardus and E. encrasicolus in the Bay of Biscay

All parasites recovered were nematodes belonging to the super family *Ascaridoidea* (*Anisakis* and *Hysterothylacium* genera) at the third larval stage (L3) in the body cavity or adults in the digestive system. No helminth parasites were detected in other organs. The overall prevalence of helminth parasites was 77.6% (95% CL 64–88) for *S. pilchardus* (*n* = 49) and 96.2% (95% CL 87–100) for *E. encrasicolus* (*n* = 52), with a mean intensity of 11.92 ± 4.21 and 18.76 ± 5.61 respectively. According to the DNA sequences (*cox2*) and their comparison with sequences present in the GenBank nucleotide database, three parasite species were unambiguously identified in both fish species: *Anisakis simplex s.s.* (Anisakidae), *Anisakis pegreffi* (Anisakidae) and *Hysterothylacium aduncum* (Raphidascarididae). Of the 466 nematodes found in *S. pilchardus*, 99.4% were *H. aduncum*, 0.4% were *A. simplex s.s.* and 0.2% were *A. pegreffii*. Of the 982 nematodes found in *E. encrasicolus*, 92.3% were *H. aduncum*, 5.7% were *A. simplex* s.s. and 1.7% were *A. pegreffii*.

The overall prevalence and mean intensity of *Ascaridoidea* were significantly higher in *E. encrasicolus* than *S. pilchardus* ($P = 0.01$ and $P = 2 \times 10^{-15}$ respectively). In the site common to the two fish species (Q450), the mean intensity was also significantly higher for *E. encrasicolus* than *S. pilchardus* ($P = 5 \times 10^{-16}$), but prevalence did not differ significantly (Figure 50). Inter-site differences in the prevalence of *Ascaridoidea* were not significant for either fish species Figure 50). However, significant differences occurred between some sites in the mean intensity of parasites for both *S. pilchardus* and *E. encrasicolus* Figure 50).

Checklist of helminth parasites recorded in E. encrasicolus

Only two complete parasitological investigations of *E. encrasicolus* were found in the literature, namely the study of Reichenbach-Klinke (1958) on 100 individuals from the western Mediterranean (Italy) and that of Shukhgalter (2002) on 290 individuals from the north-eastern Atlantic (north-western coast of Africa (Morocco and Sahara)). In all, 15 helminth taxa were recorded in *E. encrasicolus* (Table 2), including the *Ascaridoidea* species found in the present field study. All the taxa (except monogenean *Pseudoanthocotyle* sp.) were heteroxenous and trophically transmitted, with at least three hosts in their life cycle, including invertebrates and vertebrates. Twelve of the 15 helminth taxa listed in *E. encrasicolus* also infected *S. pilchardus* (Table 23).

Table 23: Checklist of the helminth parasite taxa (n515) recorded in Engraulis encrasicolus BS, Baltic Sea; NEA, north-east Atlantic; WM, west Mediterranean

Parasites	Area	References
Monogenea		
Family Mazocraeidae		
Pseudoanthocotyle sp.	NEA	Shukhgalter (2002)
Digenea		
Family Acanthocolpidae		
Stephanostomum sp. (metacercariae)[A]	NEA	Shukhgalter (2002)
Family Bucephalidae		
Bucephalus sp. (metacercariae)[A]	WM	Reichenbach-Klinke (1958)
Family Faustulidae		
Bacciger bacciger[A]	NEA	Shukhgalter (2002)
Pseudobacciger harengulae[A]	BS	(Dimitrov et al., 1999)
Family Hemiuridae		
Aphanurus stossichii[A]	NEA, WM	Reichenbach-Klinke (1958), Shukhgalter (2002)
Aphanurus virgula[A]	BS	(Kostadinova et al., 2004)
Family Lecithasteridae		
Aponurus lagunculus	WM	Reichenbach-Klinke (1958)
Lecithaster confusus[A]	NEA	Shukhgalter (2002)
Cestoda		
Family Lacistorhynchidae		
Lacistorhynchus sp. (plerocercoid)	NEA	Shukhgalter (2002)
Family Tetraphyllidae		
Scolex pleuronectis (plerocercoid)[A]	NEA, WM	Reichenbach-Klinke (1958), Shukhgalter (2002)
Nematoda		
Family Anisakidae		
Anisakis simplex s.l. (larvae) [A]	NEA	Shukhgalter (2002)
Anisakis pegreffi (larvae)[A]	WM	(Piras et al., 2014)
Family Raphidascarididae		
Hysterothylacium aduncum[A]	NEA, WM	Reichenbach-Klinke (1958), Shukhgalter (2002)
Acanthocephala		
Family Rhadinorhynchidae		
Rhadinorhynchus sp.[A]	NEA	Shukhgalter (2002)

[A]Taxa (n = 12) also recorded in *Sardina pilchardus* (Marzoug et al., 2012).

4. Discussion

Similarities in the helminth parasites of *S. pilchardus* and *E. encrasicolus* recorded in both the present field study (three species of *Ascaridoidea* in the Bay of Biscay) and across their entire geographic distribution (12 trophically transmitted taxa in common among Digenea, Cestoda, Nematoda and Acanthocephala) highlight feeding similarities. Such similarities have been demonstrated previously between these two small planktivorous pelagics using analyses of stomach contents and stable isotopes despite a greater trophic plasticity for *E. encrasicolus* (for reviews, see Morello and Arneri (2009); Chouvelon et al. (2014a ; 2015)). In the Bay of Biscay, *S. pilchardus* and *E. encrasicolus* mainly feed with small- to medium-sized copepods (*e.g. Acartia* sp. and *Temora* sp.; Chouvelon et al. (2014a ; 2015)). These copepods probably act as intermediate hosts for the *Ascaridoidea* recorded

herein, with *S. pilchardus* and *E. encrasicolus* serving as trophic links in the life cycles of both *Anisakis* and *Hysterothylacium* (Køie (1989); Mattiucci and Nascetti (2008); Kijewska et al. (2009)). More precisely, these small pelagic fish are paratenic hosts for *A. simplex s.s.* and *A. pegreffi*, harbouring L3 in their body cavity (Mattiucci and Nascetti, 2008), and both paratenic hosts (L3 in the body cavity) and definitive hosts (adults in the digestive system) for *H. aduncum* (Køie, 1989). The higher prevalence and mean intensity of *Ascaridoidea* in *E. encrasicolus* than *S. pilchardus* in the Bay of Biscay (overall and in the common site Q450) can be explained, in part, by the greater trophic plasticity of *E. encrasicolus* foraging on a wider range of prey sizes compared with the diet of *S. pilchardus*, which is more limited to mesozooplanktonic species and potentially includes phytoplankton Chouvelon et al. (2014a ; 2015). Inter-site differences in the mean intensity of *Ascaridoidea* recorded for each fish species may also suggest local variations in the already described feeding strategies and trophic resources used depending on depth and food availability, as shown through analyses of stomach contents and stable isotopes (for reviews, see Morello and Arneri (2009); Chouvelon et al. (2014a;2015). One can expect that spatial and temporal variations in resource availability and in the foraging strategy of small pelagic fish induce variations in their patterns of trophically transmitted parasites.

The low diversity of helminth parasites found in both fish species studied from the Bay of Biscay (three species of *Ascaridoidea*) is surprising compared with the 39 taxa for *S. pilchardus* and the 15 taxa for *E. encrasicolus* recorded across their distribution range ((Marzoug et al., 2012); Table 23). For example, 10 and eight taxa of helminth parasites were found in *S. pilchardus* and *E. encrasicolus* respectively from the north-eastern Atlantic (north-western coast of Africa) by Shukhgalter (2002). Because the diversity of helminth parasites is positively correlated with host diversity, it is increasingly considered to reflect an ecosystem's health and the potential degradation of environmental conditions (*e.g.* Hechinger et al. (2007) ; Hudson et al. (2006) ; Marcogliese (2004); Marcogliese (2005); Thieltges et al. (2011)). In the Bay of Biscay, long-term investigations have shown that marine ecosystems are increasingly constrained by the effects of anthropogenic activities (*e.g.* pollution and overfishing) and oceanoclimatic changes (*e.g.* water warming and increased stratification) that could threaten the biodiversity in both coastal and pelagic systems (Blanchard et al. (2006); Hemery et al. (2008); Chust et al. (2011)). Indeed, changes in fish assemblages linked to interacting fishing and climatic factors result in the increasing abundance of subtropical fish species (Blanchard et al., 2006). Overall, boreal species of vertebrates (fish, seabirds and

marine mammals) with affinities for cold temperate waters declined significantly or even disappeared totally, whereas meridional vertebrates with affinities for hotter waters increased in population size (Hemery et al., 2008).

Thus, the low diversity of helminth parasites in *S. pilchardus* and *E. encrasicolus* in the Bay of Biscay may be indicative of changes in free-living diversity with a loss of host diversity. Further extensive investigations on both parasite and free-living diversity in the Bay of Biscay are needed to assess the potential use of helminth parasites as indicators of changes in biocenosis and of stressed marine ecosystems.

Acknowledgements

The authors gratefully acknowledge V. Briand for her help tracking down references. This study was supported by a Ph.D. grant for A. Dessier from the Conseil Régional de Poitou-Charentes and by the European project REPRODUCE (Era Net-Marifish, FP7). The authors are very grateful to E. Duhamel, P. Petitgas, M. Doray, M. Huret and PELGAS scientific and ship teams (IFREMER – GENAVIR) for facilitating sampling in the Bay of Biscay. Authors would like to thank "Molecular Biology Plateform" of LIENSs laboratory and V. Verrez-Bagnis (Fish-Parasites project - ANR 10 ALIA 004) for their support.

5. Perspectives du chapitre 5

La réalisation d'un état des lieux de la faune parasitaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* adultes dans le Golfe de Gascogne a eu pour but d'estimer si la faune parasitaire de ces espèces pouvait être utilisée pour décrire leur écologie trophique. Ainsi, quatre points majeurs ont pu être mis en évidence dans notre étude : (i) seulement trois espèces d'helminthes parasites à cycle hétéroxène (Figure 39) ont été identifiées chez *S. pilchardus* et chez *E. encrasicolus* dans le Golfe de Gascogne: ce sont des Nématodes de la super famille des *Ascaridoidea (*Figure 52*), (ii) S. pilchardus et E. encrasicolus* hébergent toujours le parasite à l'état larvaire et jouent le rôle d'hôte intermédiaire ou d'hôte paraténique (*Figure 39*), (iii) l'infestation parasitaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* a toujours une origine trophique (ingestion de proies parasitées*), (iv)* les mêmes espèces de parasites sont trouvées chez *S. pilchardus* et chez *E. encrasicolus*. D'après les travaux de Chouvelon et al. (2014a et 2015) et les conclusions du chapitre précédent, *E. encrasicolus* présente une alimentation plus généraliste que *S. pilchardus*. Ainsi, les différences de prévalence ou d'intensité parasitaire entre *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* qui ont été montrées dans ce chapitre pourraient bien être le reflet de cette différence de plasticité trophique.

La description de la faune parasitaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* adultes du Golfe de Gascogne s'est poursuivie lors de la campagne printanière PELGAS 2013. Ces travaux ont pour but d'évaluer la variabilité spatiale et temporelle des parasites de ces deux petits poissons pélagiques avec comme objectif l'utilisation des parasites comme traceurs de l'écologie alimentaire chez *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*. La même méthodologie a été réalisée sur ces prélèvements de 2013. En complément des 101 poissons disséqués en 2012, 160 l'ont été en 2013 (80 sardines et 80 anchois à raison de 16 poissons disséqués par chalut). Les résultats de l'analyse des ratios isotopiques du carbone et de l'azote sur le tissu musculaire chez *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* (chapitre 4) ont montré que l'année 2013 constitue une année « singulière » au cours de laquelle position isotopique de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* ne présente absolument aucune différence. Il est important de noter dès maintenant que les poissons échantillonnés en 2012 et 2013 ont été utilisés à la fois pour les analyses des isotopes stables et de la faune parasitaire, ce qui permet une comparaison fiable de ces deux méthodes d'investigation de l'écologie alimentaire.

Seuls les premiers résultats sur l'évolution temporelle entre 2012 et 2013 sont présentés ici (Table 24) et laissent apparaître les points essentiels suivants.

→ En 2012 tout comme en 2013, les trois mêmes espèces d'*Ascaridoidea sont présentes chez* S. pilchardus *et* E. encrasicolus, *H. aduncum* étant toujours l'espèce dominante, suivie par *A. simplex* puis *A. pegreffi.*

→ Deux nouvelles espèces d'helminthes parasites sont identifiées en 2013 : le Trématode *Hemiurus appendiculatus* uniquement chez *S. pilchardus* (prévalence de 13,75 ± 0,15%) (Figure 53) et l'Acanthocéphale *Rhadinorhynchus* sp. uniquement chez *E. encrasicolus* (prévalence de 1,20 ± 0,02%) (Figure 54). *H. appendiculatus* et *Rhadinorhynchus* sp. ont déjà été enregistrées respectivement chez *S. pilchardus* par Marzoug et al. (2012) et chez *E. encrasicolus* par Shukhgalter (2002). Ces deux parasites sont présents à l'état adulte dans le tube digestif des poissons (hôte définitif) qui s'infestent par voie trophique. Le cycle d'*H. appendiculatus* comporte 3 hôtes successifs : le premier hôte intermédiaire est un gastéropode marin (où a lieu la production de cercaires), le deuxième hôte intermédiaire est un copépode (e.g. *Acartia*), un chaetognathe (e.g. *Sagitta*) ou un poisson (qui héberge les métacercaires), et l'hôte définitif est un poisson prédateur (consommateur du deuxième hôte intermédiaire, Gibson and Bray (1986)). De la même façon, *Rhadinorhynchus* sp. a un cycle hétéroxène et est transmis le long de la chaîne alimentaire (Gregori et al., 2013). L'hôte définitif est un téléostéen marin qui s'infeste en mangeant l'hôte intermédiaire parasité par les cystacanthes (larves infestantes) : un crustacé planctonique / krill (e.g. Euphausiacées) (Gregori et al., 2013).

→ Des changements sont donc enregistrés d'une année à l'autre dans la structure des communautés d'helminthes chez les deux espèces de poissons qui sont analysés et comparés dans le paragraphe suivant.

Chez *S. pilchardus*

La comparaison interannuelle de la faune parasitaire chez *S. pilchardus* entre 2012 et 2013 (Table 24) montre une stabilité des deux espèces d'*Anisakis* qui restent rares (prévalence < 5% avec un seul organisme parasité en 2012 et 2013). Cette observation suggère que les hôtes intermédiaires d'*Anisakis* [*e.g.* crustacés planctoniques, céphalopodes et poissons planctonophages (Nieuwenhuizen and Lopata, 2013)] (Figure 39) sont toujours aussi rarement consommés par *S. pilchardus* entre 2012 et 2013. En revanche, deux changements importants sont à souligner en 2013. D'une part, l'espèce dominante *H. aduncum* présente une augmentation de la prévalence (77,6% → 97,5%) et de l'intensité moyenne (12,2% → 33,2

parasites par poisson) qui reflète une augmentation de la consommation de proies parasitées servant d'hôtes intermédiaires, *e.g.* potentiellement, une grande diversité d'invertébrés (copépodes, amphipodes, isopodes, crevettes, chaetognathes, polychètes, ophiures) (Koie 1993; Klimpel and Rückert 2005). Toutefois, dans nootre cas, il est impossible que l'on sache qui parmi ces espèces transmet le parasite à *S. pilchardus*. D'autre part, une nouvelle espèce de parasite, *H. appendiculatus*, est présente en 2013 dont la prévalence, non négligeable, de 13,75% prouve la consommation d'hôtes intermédiaires tels que des copépodes (*e.g. Acartia* sp.) et des chaetognathes (*e.g. Sagitta* sp.) (Gibson and Bray, 1986). Ces espèces figurent également parmi les hôtes intermédiaires d'*H. aduncum* (Klimpel and Rückert, 2005; Koie, 1993) et pourraient donc avoir un rôle clé dans la transmission parasitaire trophique chez *S. pilchardus*.

Chez *E. encrasicolus*

Les rapports de dominance des trois espèces d'*Ascaridoidea* observés en 2012 sont conservés en 2013 avec toujours une très forte prévalence d'*H. aduncum* (Table 3). Cela suppose une stabilité du régime alimentaire d'*E. encrasicolus*, dans lequel prédominent les hôtes intermédiaires d'*H. aduncum*, et dans une moindre mesure, ceux d'*Anisakis* sp.. Cependant, les prévalences et intensités moyennes des trois Nématodes sont toujours plus élevées en 2013 qu'en 2012, ce qui montre qu'*E. encrasicolus* a consommé une plus grande quantité de proies parasitées en 2013. Deux hypothèses peuvent être formulées : i) les prévalences et intensités moyennes des proies (hôtes intermédiaires d'*Ascaridoidea*) ont augmenté en 2013 sans qu'il y ait eu de modification du régime alimentaire d'*E. encrasicolus*, ii) les prévalences et intensités moyennes des proies sont restées stables et *E. encrasicolus* a modifié son régime alimentaire quantitativement et/ou qualitativement. L'enregistrement d'une nouvelle espèce de parasite en 2013, *Rhadinorhynchus* sp., bien qu'anecdotique au vu des très faibles prévalence et intensité (1,25%, un seul poisson sur 80 parasité par un seul acanthocéphale), confirme la présence de crustacés planctoniques (*e.g.* Euphausiacées) dans le régime alimentaire d'*E. encrasicolus*. Dans la mesure où ces hôtes intermédiaires transmettent également *A. simplex* et *A. pegreffi*, dont les prévalences et intensités moyennes sont en augmentation en 2013, on peut supposer que *Rhadinorhynchus* sp. est probablement une espèce rare, et ceci quelles que soient les espèces d'hôtes considérées (intermédiaires ou définitifs).

Table 24: Communauté d'helminthes parasites de la sardine, Sardina pilchardus, *et de l'anchois,* Engraulis encrasicolus, *aux printemps 2012 et 2013 dans le Golfe de Gascogne : prévalence (± écart-standard (ES), %) et intensité moyenne (± ES, nombre de parasites par poisson dans l'ensemble des poissons parasités). En 2012, 49 sardines ont été disséquées contre 80 en 2013 tandis que 52 anchois l'ont été en 2012 contre 80 en 2013.*

	Sardina pilchardus				*Engraulis encrasicolus*			
	Prévalence ± ES		Intensité ± ES		Prévalence ± ES		Intensité ± ES	
	2012	2013	2012	2013	2012	2013	2012	2013
Trematoda								
Hemiurus appendiculatus	/	13,75 ± 0,15	/	2,63 ± 1,36	/	/	/	/
Nematoda								
Anisakis pegreffi	2,04 ± 0,04	1,25 ± 0,02	1,00	3,00	19,23 ± 0,30	42,50 ± 0,31	1,40 ± 0,20	1,90 ± 1,40
Anisakis simplex	4,10 ± 0,08	3,75 ± 0,05	1,00 ± 0,00	2,30 ± 1,30	50,00 ± 0,49	76,25 ± 0,23	2,10 ± 0,20	4,60 ± 0,50
Hysterothylacium aduncum	77,55 ± 0,36	97,50 ± 0,03	12,20 ± 2,20	33,20 ± 5,30	84,61 ± 0,26	100,00 ± 0,00	16,70 ± 3,60	26,0 ± 2,20
Acanthocephala								
Rhadinorhynchus sp	/	/	/	/	/	1,25 ± 0,02	/	1,00
Total	77,55 ± 0,36	97,50 ± 0,03	12,30 ± 2,20	34,20 ± 5,40	88,46 ± 0,20	100,00 ± 0,00	20,30 ± 3,50	34,70 ± 2,70

Comparaison entre *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*

La comparaison des communautés d'helminthes parasites de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* met en évidence à la fois des ressemblances et des différences qualitatives et quantitatives, aussi bien en 2012 qu'en 2013, qui reflètent celles de leur régime alimentaire dans le Golfe de Gascogne (Figure 51).

Les ressemblances résident dans l'omniprésence d'*H. aduncum,* espèce dominante caractérisée par des prévalences très élevées (78-98% chez *S. pilchardus* et 85-100% chez *E. encrasicolus*) et des intensités moyennes du même ordre chez les deux espèces (12-33 Nématodes par *S. pilchardus* et 17-26 Nématodes par *E. encrasicolus*). Ces résultats suggèrent qu'une partie au moins de la niche alimentaire reste commune à *S. pilchardus* et à *E. encrasicolus,* ce qui rejoint les interprétations écologiques basées sur les analyses des ratios isotopiques du carbone et de l'azote réalisées en 2013 uniquement. Cependant, compte tenu de l'importante diversité des hôtes intermédiaires d'*H. aduncum,* il est difficile de déterminer quelle est la voie trophique majeure de contamination des petits pélagiques. *H. aduncum* est une espèce extrêmement généraliste qui constitue un traceur trophique difficile d'utilisation sans l'apport connaissances supplémentaires sur le cycle de vie de cette espèce de parasite.

Les différences s'expriment essentiellement lorsqu'on considère les espèces d'*Anisakis* spp., très rares chez *S. pilchardus* (< 5%) et très communes chez *E. encrasicolus* (50-76% pour *A. simplex* et 19-43% pour *A. pegreffi*). Ces résultats montrent que les hôtes intermédiaires d'*Anisakis* spp. [*e.g.* crustacés planctoniques, céphalopodes et poissons planctonophages (Nieuwenhuizen and Lopata, 2013)] constituent une part importante de la niche alimentaire d'*E. encrasicolus* (avec un renforcement en 2013 par rapport à 2012), ce qui n'est pas le cas de *S. pilchardus*. La présence exclusive d'*H. appendiculatus* chez *S. pilchardus* en 2013 renforce l'idée que *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* ne consomment pas exactement les mêmes proies (Figure 51).

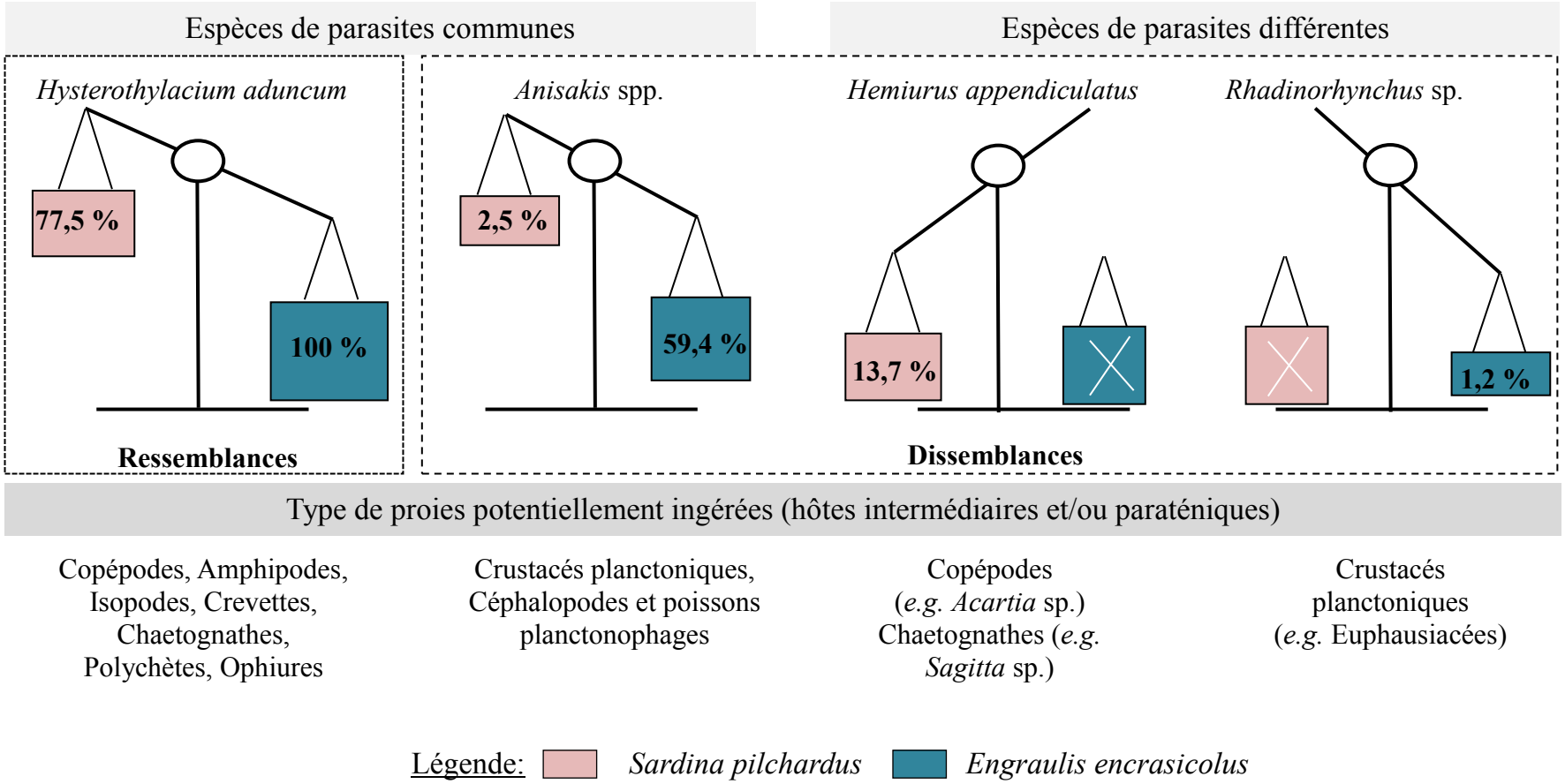


Figure 51: Ressemblances et dissemblances de la faune parasitaire rencontrées chez la sardine, Sardina pilchardus*, et chez l'anchois,* E. encrasicolus*, adultes au printemps 2013, dans le Golfe de Gascogne et implications en termes de proies ingérées. Les prévalences parasitaires sont indiquées pour chaque espèce d'hôte ; pour les* Anisakis *spp., il s'agit de la moyenne des prévalences déterminées avec* Anisakis simplex *et* A. pegreffi *(voir pour le détail la Table 24).*

Pour aller plus loin dans l'interprétation des résultats sur la faune parasitaire, et pour déterminer précisément quelles espèces sont impliquées dans les transmissions trophiques des parasites, il est nécessaire de disposer de plus d'informations sur la faune et les interactions biotiques (parasitisme, prédation) en milieu naturel.

La recherche systématique d'helminthes parasites dans toute la faune invertébrée, et plus particulièrement chez les taxons impliqués dans le cycle de vie des espèces de parasites en présence (Figure 51) devrait permettre de mieux définir la niche alimentaire de *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*. La technique du bar coding peut par exemple être réalisée sur le mésozooplancton. Cette recherche devrait contribuer à éclaircir certaines zones d'ombre sur l'identité des hôtes intermédiaires et le fonctionnement des cycles de vie hétéroxènes des parasites marins et de compléter les connaissances empiriques sur cette « boîte noire » souvent délaissée que représentent les parasites dans les réseaux trophiques (Thompson et al., 2005 ; Dunne et al., 2013 ; Poulin et al., 2013). Cette perspective de travail est primordiale et implique également l'utilisation des méthodes classiques d'écologie trophique (analyse de contenus stomacaux et isotopique).

Notre base de données spatio-temporelles sur la faune parasitaire de *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* peut également permettre d'estimer l'impact du parasitisme sur la condition corporelle de l'hôte (divers indices calculés à partir du poids et taille ; *e.g.* Le Cren, Fulton K), mesure de fitness fréquemment utilisée chez les poissons (Froese, 2006)). Compte tenu des fortes prévalences et intensités parasitaires (en particulier du nématode *H. aduncum*) rencontrées aussi bien chez *S. pilchardus* que chez *E. encrasicolus*, il est important de vérifier si les parasites peuvent affecter significativement la fitness de leurs hôtes. La mise en évidence d'un impact négatif pourrait éventuellement permettre d'expliquer en partie les fluctuations importantes de la dynamique de populations de ces poissons. Cette même base de données spatio-temporelles devrait également nous permettre ultérieurement de conforter ou non les observations portant sur l'efficacité de la faune parasitaire en tant que traceur spatial de l'écologie alimentaire de *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* adultes dans le Golfe de Gascogne. Par ailleurs, la présence de larves d'*Ascaridoidea* chez *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* met en relief les risques potentiels pour l'Homme de contracter l'anisakiase. Cette maladie survient après consommation de fruits de mer crus ou mal cuits parasités par les larves L3 et se manifeste par des symptômes potentiellement graves (*e.g.* troubles gastro-intestinaux, allergies) (Chai et al., 2005). Selon ces auteurs, l'anisakiase a fortement augmenté dans le monde au cours des trente dernières années. Ainsi, en contribuant à définir des risques

sanitaires via l'ingestion de poissons, notre travail permet également d'ouvrir des perspectives sociétales, en plus de ce qu'il implique en écologie trophique marine.

En conclusion, ce travail montre que la faune parasitaire offre une vision complémentaire de celle fournie par les outils classiquement utilisés en écologie trophique marine (contenus stomacaux, isotopes stables), même si un approfondissement majeur de l'utilisation des parasites est nécessaire pour une application systématique en milieu naturel. Nos travaux s'intègrent parfaitement dans la dynamique de recherche initiée au cours des dix dernières années, qui montre l'importance de prendre en compte les parasites en écologie (Dunne et al., 2013; Hatcher et al., 2012; Hechinger et al., 2011; Johnson et al., 2015; Poulin et al., 2013; Thompson et al., 2005).

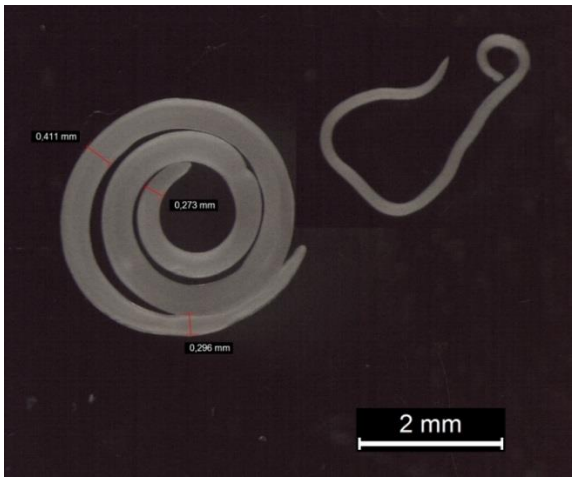


*Figure 52 : Larves L3 d'*Anisakis *spp. (en bas à gauche) et d'*Hysterothylacium aduncum *(en haut à droite) (*Nématodes *Ascaridoidea) observées à la loupe binoculaire.*

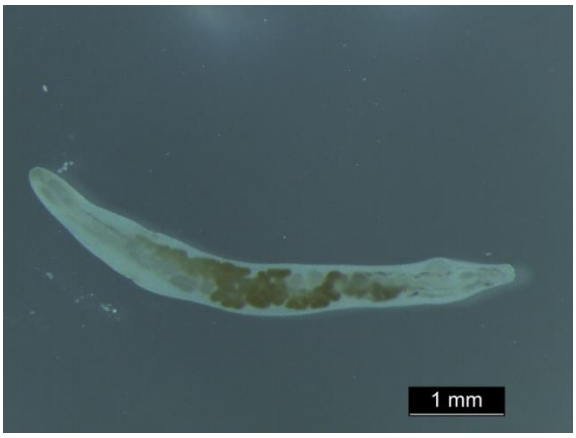


Figure 53 : Hemiurus appendiculatus *adulte (Trématode) chez* Sardina pilchardus *observé au microscope inversé.*

Figure 54: Rhadinorhynchus *sp. adulte (Acanthocéphale) chez* Engraulis encrasicolus *observé à la loupe binoculaire.*

Conclusion

Au cours de cette dernière partie, l'écologie trophique de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* adultes dans le Golfe de Gascogne a été étudiée, au printemps entre 2010 et 2014, au travers de deux traceurs trophiques distincts. Lorsque les traceurs sont comparés, il ressort que :

- l'analyse des ratios isotopiques du carbone et de l'azote est la plus robuste ;
- l'analyse de la faune parasitaire est la plus novatrice.

Au-delà du fait que *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* sont des espèces zooplanctonophages, plusieurs éléments de discussion sont apportés par cette dernière partie.

1. Comparaison entre traceurs écologiques

L'étude des ratios isotopiques du carbone et de l'azote a été réalisée conjointement sur les prédateurs (*S. pilchardus* et *E. encrasicolus*) et leurs proies (organismes mésozooplanctoniques) tandis que l'analyse de la faune parasitaire a été uniquement réalisée sur les prédateurs. Ces deux outils nous permettent de véritablement lister la nature des proies (potentiellement) ingérées par *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* adultes au printemps. Ainsi, à cette saison, dans le Golfe de Gascogne, les espèces clés qui composent leur régime alimentaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* sont présentées dans la Table 25. Cependant, la composition de la faune parasitaire est un traceur ne permettant pas d'indiquer précisément, ou alors rarement, le type de proies ingérées. Les termes de copépodes, crustacés planctoniques ou de krill utilisés en discussion du chapitre 5 reflètent cette observation. Seul le genre de copépode *Acartia* sp. a été identifié conjointement dans les études menées dans les chapitres 4 et 5. La parasitologie permet plus librement, c'est à dire sans contraintes sauf celle relative à l'état des connaissances des cycles parasitaires, de proposer des proies potentielles différentes de celles proposées via l'étude des isotopes stables du carbone et de l'azote. En effet, des proies telles que les ophiures, les isopodes, les amphipodes, ou les chaetognathes ne sont pas envisagées dans notre étude portant sur l'analyse des ratios isotopiques du carbone et de l'azote alors qu'elles le sont via l'étude de la faune parasitaire. L'analyse de la faune parasitaire montre donc que le bol alimentaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* peut être composé de proies plus rares. Le protocole de prélèvement pour l'analyse isotopique des organismes mésozooplanctoniques s'est « limité » aux taxons (au sens large) abondants à plus de 5% à chaque station échantillonnée, ce qui contraint nécessairement les conclusions sur l'écologie alimentaire des deux prédateurs. Certains taxons, plus rares, peuvent donc avoir été

manqués via notre analyse isotopique. L'utilisation de la faune parasitaire et l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote apparaissent ainsi comme des méthodes complémentaires.

Table 25: Comparaisons des proies potentielles composant le régime alimentaire printanier de S. pilchardus *et* E. encrasicolus *adultes dans le Golfe de Gascogne selon l'étude des ratios isotopiques du carbone et de l'azote et de la faune parasitaire.*

Liste des taxons (au sens large) cités	Isotopie	Parasitologie
Nauplii de copépodes	✓	
Ostracodes	✓	
Copépodites	✓	
Larves bivalves	✓	
Larves gastéropodes	✓	
Euterpina sp.	✓	
Oithona sp.	✓	
Oncaea sp.	✓	
Corycaeus sp.	✓	
Appendiculaires	✓	
Evadne / *Podon* sp. (Cladocères)	✓	
Paracalanus parvus	✓	
Acartia sp.	✓	✓
Larves de cirripèdes	✓	
Petits calanoïdes non identifiés	✓	
Temora sp.	✓	
Pseudocalus elongatus	✓	
Centropages sp.	✓	
Mysidacés	✓	
Calanoïdes non identifiés de taille moyenne	✓	
Metridia sp.	✓	
Siphonophores	✓	
Calanus helgolandicus	✓	
Larves de décapodes	✓	
Copépodes / Crustacés planctoniques	✓	✓
Chaetognathes		✓
Krill / Crevettes / Euphausiacées		✓
Amphipodes		✓
Isopodes		✓
Ophiures		✓
Céphalopodes		✓

Tout comme l'étude de la faune parasitaire, l'analyse des ratios isotopiques nous permet donc de conclure sur une relative plasticité trophique d'*E. encrasicolus* par rapport à *S. pilchardus*.

Par ailleurs, l'analyse de la variabilité interannuelle de la relation proie-prédateur a été étudiée :

- au cours de cinq printemps successifs, de 2010 à 2014, par l'analyse de ratios isotopiques du carbone et de l'azote,
- au cours de deux printemps successifs par l'utilisation de la faune parasitaire (2012 et 2013).

L'objectif de travail de thèse était, en partie, de décrire la variabilité interannuelle et spatiale de l'écologie alimentaire printanière de *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* adultes dans le Golfe de Gascogne au travers de ces deux traceurs.

2. Qu'apporte l'utilisation de ces deux traceurs sur l'identification des habitats alimentaires utilisés par *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* adultes dans le Golfe de Gascogne au printemps ?

L'analyse spatiale de l'écologie alimentaire de *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* n'a finalement pas pu être réalisée en considérant leurs analyses en isotopes stables, la description de leurs faunes parasitaires.. En effet, ces analyses n'ont pas permis de dégager des patrons spatiaux, au sein de l'emprise géographique de notre étude. Ce résultat est, dans notre cas, très probablement une conséquence des cycles de vie de *S. pilchardus* et *d'E. encrasicolus*. La phase de ponte de *S. pilchardus* s'étend de février à novembre avec une intensité maximale en juin tandis que celle d'*E. encrasicolus* s'étend de mars à aout avec une intensité maximale en mai-juin. La saison de notre étude correspond donc à la période de ponte de ces espèces. Comme l'illustre la figure ci-dessous (Figure 55:), dans le Golfe de Gascogne, la ponte de *S. pilchardus* est restreinte au plateau continental entre 10 et 150 m de profondeur (Bernal et al., 2007). L'une des plus importantes zone de ponte pour *E. encrasicolus* dans l'Atlantique Nord-Est est le Golfe de Gascogne (Petitgas et al., 2013; Planque et al., 2011) et le réchauffement de ses masses d'eau active la ponte chez cette espèce (Motos, 1996). Dans le Golfe de Gascogne, deux zones sont privilégiées pour la ponte par *E. encrasicolus*, l'une aux panaches de l'estuaire de la Gironde et de l'Adour, et l'autre, plus occasionnellement, au large des côtes (Koutsikopoulos and Le Cann, 1996). L'occupation de ces habitats de pontes est régit chez *E.*

encrasicolus par les classes d'âges en présence. Les organismes âgés d' *E. encrasicolus* (de plus d'un an) occupent préférentiellement les eaux océaniques du plateau continental pour pondre (Uriarte et al., 1996; Vaz and Petitgas, 2002).

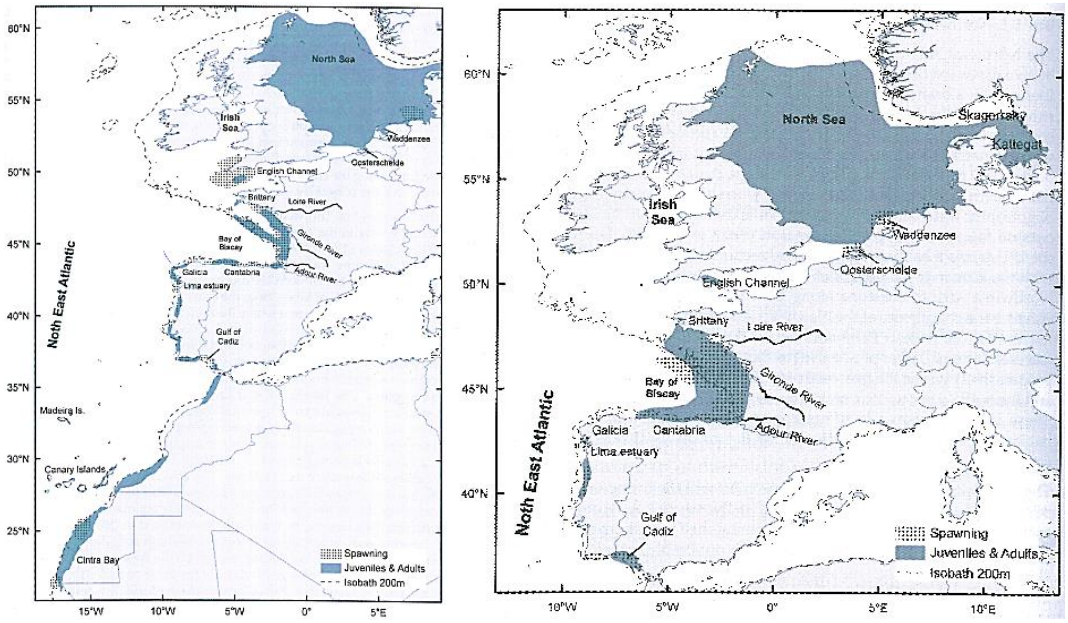


*Figure 55: Cartes représentant les zones de ponte et de nurseries (en bleu) utilisés par la sardine (*Sardina pilchardus*) à gauche et l'anchois (*Engraulis encrasicolus*) à droite dans eaux de l'Océan Atlantique Nord-Est. Ces cartes sont extraites de Giannoulaki et al. (2015).*

Ainsi, au printemps, *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* effectuent des migrations dans le Golfe de Gascogne. Ce mouvement des organismes ne rend pas forcément adapté l'utilisation de ces traceurs trophiques pour discriminer des schémas spatiaux des habitats alimentaires utilisés. Cet élément pose la question de l'existence de schémas spatiaux probablement inexistants pour notre échelle d'intégration temporelle. Le Golfe de Gascogne est un écosystème vaste et hétérogène soumis à nombreux forçages ce qui complexifie notre tentative de dégager une tendance sur les habitats alimentaires utilisés (Table 20 & Table 21).

3. L'utilisation de ces deux traceurs permet-elle d'obtenir une discrimination de l'écologie alimentaire relative de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* au printemps ?

La position isotopique relative de ces deux espèces a montré des variations bien que *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* n'aient pas changé de niveau trophique. Que l'on considère deux ou cinq années et les résultats de chacun des traceurs, l'écologie alimentaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* a montré des variations temporelles allant jusqu'à mettre en

évidence l'absence de différence entre les deux espèces (comme en 2013, année singulière). Chronologiquement, la composition du régime alimentaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* apparaît comme tantôt plastique pour l'anchois ou spécialiste pour *S. pilchardus* comme en 2010 et 2011 (d'après les résultats isotopiques). En 2012, un léger déplacement relatif de la position isotopique et une différenciation de la composition de la faune parasitaire des deux poissons permettent d'observer une nouvelle fois que l'écologie alimentaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* présente toujours ces mêmes différences. En 2013 (année commune aux deux traceurs), alors que les analyses isotopiques montrent que la position trophique ne présente plus aucune différence entre les deux espèces de poissons, l'analyse de la faune parasitaire suppose que la composition qualitative de l'alimentation (type de proies ingérées) de *S. pilchardus* semble avoir relativement plus évoluée que celles d'*E. encrasicolus*. La description de la faune parasitaire montre des ressemblances mais aussi des dissemblances entre la composition du bol alimentaire des hôtes. Il est important, à ce stade, de se rappeler que les niveaux d'intégrations temporels des deux traceurs ne sont pas les mêmes. En effet, la dynamique temporelle de la faune parasitaire dans son hôte peut refléter une ingestion bien plus ancienne, et surtout cumulée au cours de la vie de l'hôte, au regard de celle issue de l'analyse du tissu musculaire des deux hôtes (par isotopie). En 2013, nous pouvons donc faire l'hypothèse que la plasticité trophique est similaire entre *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* et que, les différences observées via l'étude de la faune parasitaire reflètent probablement une ingestion plus ancienne des proies par *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*. En 2014, la position isotopique relative de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* s'est inversée par rapport aux années 2010, 2011 et 2012.

De plus en plus d'études couplent les traceurs trophiques et c'est une des perspectives que ce dernier volet de thèse devra envisager pour continuer de valoriser les données acquises. Dans notre cas, nous pourrions envisager de réaliser l'analyse des ratios isotopiques du carbone et de l'azote sur les parasites extraits de *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*. Une signature isotopique proche de celle du prédateur pourrait marquer une ingestion lointaine du parasite alors qu'une signature différente pourrait indiquer une ingestion plus récente. Ces éléments pourraient préciser la fenêtre temporelle que l'on peut attribuer à ce traceur « parasites » et possiblement rendre plus dynamique son analyse. En effet, on peut aisément penser que tous les parasites contenus dans nos poissons ne proviennent pas d'une contamination unique dans le temps. Etant donné que ces organismes restent à l'état larvaire dans *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* (hôtes paraténiques ou intermédiaires), le métabolisme

de ces parasites ne doit pas être à son niveau le plus élevé pendant cette phase de latence physiologique. Bien que les parasites drainent/dissipent l'énergie de leur hôte, l'accumulation de matière indispensable à leur survie pourrait être progressive, ce qui offrirait un panel de fenêtres temporelles pouvant éventuellement préciser la dynamique temporelle de l'assimilation des proies par *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*.

4. Finalement, un traceur trophique idéal existe-t-il ?

Le premier élément de réponse est fonction des objectifs précis de l'étude : veut-on identifier taxinomiquement (si oui : à quel niveau taxinomique) les proies ingérées ou assimilées? Veut-on identifier spatialement le régime alimentaire (et finalement est-ce vraiment possible sur des espèces aussi mobiles) ? Les notions de temps et d'espace en écologie trophique sont très difficiles à appréhender et sont fonction, encore une fois, des questions écologiques ciblées. Toutefois pour cibler une question écologique et donc l'utilisation d'une méthode plutôt qu'une autre, il apparaît fondamental de maitriser un maximum de connaissances sur le cycle de vie des organismes biologiques ciblés et les avantages ou inconvénients de chaque traceur trophique. Cette étape nécessite obligatoirement des « allers-retours » entre les avancées méthodologiques et l'écologie et la biologie des espèces d'intérêts.

Le meilleur traceur est celui qui reste inchangé tout au long des interactions proies prédateurs ou tout du moins dont on peut prévoir le changement. Il doit aussi permettre de discriminer l'origine de la matière et la position relative des consommateurs mais si, comme dans l'analyse des tissus hépatiques le signal est très variable, alors l'interprétation écologique est difficile. Le traceur idéal permettrait également à la fois de déterminer qualitativement et quantitativement les proies ingérées. Tout comme un trait fonctionnel, ce traceur idéal doit être générique dans le sens où il doit pouvoir s'appliquer sur un grand nombre d'écosystèmes et d'espèces biologiques (des prélèvements à l'analyse en passant par son extraction et donc sa mesure). Finalement, le dernier niveau de lecture de cette problématique revient à envisager la réunion de plusieurs traceurs. Plus que tout, les modèles de mélange devront être utilisés pour synthétiser l'ensemble des données acquises depuis plusieurs traceurs trophiques appliqués à des espèces mobiles évoluant dans un écosystème aussi hétérogène que l'est le Golfe de Gascogne.

V. Conclusions générales et perspectives

Les activités alimentaires (au sens large) permettent aux organismes d'acquérir de l'énergie pour assurer leur croissance, leur reproduction, et leur survie. L'étude de l'écologie alimentaire d'une espèce est donc une clé de la compréhension de sa biologie et de son fonctionnement dans un écosystème. À une échelle écosystémique, les interactions proies-prédateurs sont une des voies qui structurent et déterminent les dynamiques des différentes populations formant un réseau trophique.

L'écosystème côtier est à une zone de transition soumise à la fois à des forçages naturels et anthropiques. À l'échelle de l'Océan Atlantique Nord-Est, le Golfe de Gascogne est le siège historique d'une intense activité de pêches commerciales pour lesquelles les principales espèces de petits poissons pélagiques ciblées sont la sardine, *S. pilchardus*, et l'anchois, *E. encrasicolus*. Au-delà de cet intérêt économique, ces deux espèces, sont l'épicentre des écosystèmes dits en « taille de guêpe » dans lesquels elles représentent un maillon intermédiaire de contrôle sur l'ensemble de l'écosystème.

Malgré cette importance, l'étude de l'écologie alimentaire printanière de ces organismes au stade adulte dans le Golfe de Gascogne reste relativement sporadique (Plounevez & Champalbert, 1999; Chouvelon et al., 2014, 2015; Bachiller & Irigoien, 2015). L'objectif général de ces travaux de thèse était d'apporter des connaissances nouvelles ou confortées sur cette thématique. Pour y répondre, deux volets ont été développés. Le premier, correspondant à un volet planctonique, avait pour objectif de décrire l'habitat alimentaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus*. Le second volet en conditions expérimentales et naturelles avait pour objectif final d'identifier les proies préférentiellement consommées, les habitats alimentaires préférentiellement utilisés par *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* adultes, et les variations inter-annuelles de l'écologie alimentaire printanière relative de ces poissons dans le Golfe de Gascogne.

1. Les résultats majeurs

Grâce à la description de l'habitat alimentaire printanier (Chapitres 1 & 2) de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* dans le Golfe de Gascogne, nous avons pu :

✓ **proposer des cartes** de température, de salinité, de biomasses de pico-, nano- et micro-phytoplancton de surface et d'abondances des copépodes entre 2003 et 2013 pour l'ensemble du site étudié. Ces cartes (Chapitre 1) représentent essentiellement un choix réalisé dans le cadre de cette thèse pour la formalisation des données acquises au travers des

campagnes PELGAS. L'analyse de ces cartes nous a permis de dégager l'évolution de la structure spatiale de ces paramètres et de conforter une observation empirique pour notre système. En effet, le Golfe de Gascogne présente une forte structuration spatiale en termes hydrologiques et planctoniques avec un gradient spatial majeur structuré par les apports de la Gironde et de l'Adour. Il est de plus soumis à de fortes variations interannuelles qui modèrent les schémas spatiaux observés (*e.g.* années chaudes *versus* années froides ou relative étendue du panache des fleuves comme la Gironde). De plus, l'évolution des abondances printanières de copépodes, entre 2003 et 2013, nous a permis d'éliminer l'hypothèse d'une relation entre celle-ci et l'estimation des stocks de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus,* au printemps et pour ces mêmes années. Ce dernier résultat est conforté par celui d'Irigoien et al. (2009) qui avait montré une corrélation négative entre la biomasse de mésozooplancton et l'estimation des stocks d'*E. encrasicolus,* évalués tous les deux au cours des printemps 1998 à 2006 dans le Golfe de Gascogne. Ces résultats nous ont finalement amenés à soutenir une hypothèse relativement naissante s'attachant à considérer l'impact de la prédation intraguilde au sein de la communauté des petits pélagiques dans le Golfe de Gascogne (*e.g.* prédation des œufs d'*E. encrasicolus* par *S. pilchardus*) pour expliquer les variations de stocks et donc de recrutement de nos deux petits pélagiques.

✓ **mettre en évidence l'importance du microphytoplancton** comme un compartiment structurant la dynamique du mésozooplancton. Ce résultat (Chapitre 1) avait déjà été démontré par les travaux de thèse d'Elise Marquis (2007) précisant le rôle intermédiaire du microzooplancton dans le réseau trophique pélagique du Golfe de Gascogne au printemps. Le microphytoplancton est soumis à la pression de broutage du microzooplancton lui-même consommé par le mésozooplancton. Par ailleurs, les travaux de modélisation de Lassalle et al. (2014) et de Daewel et al. (2014) ont aussi démontré ce contrôle « bottom-up » au printemps pour l'écosystème pélagique du Golfe de Gascogne. L'intérêt de ce résultat réside dans l'emprise spatiale et temporelle bien plus importantes dans notre étude. Ce travail a permis aussi de quantifier le contrôle relatif des variables abiotiques que sont la température et la salinité sur la communauté des copépodes, à cette saison.

✓ **observer pour la première fois à l'échelle du Golfe de Gascogne un déclin abrupt des abondances du mésozooplancton (entre les printemps 2006 et 2007)**. Ce résultat (Chapitre 1) fait écho à un ensemble de travaux relativement récents portant sur la réponse non linéaire des communautés biologiques (essentiellement celle des copépodes) face

aux forçages climatiques. Dans l'estuaire de la Gironde, élément structurant fortement par ses apports la dynamique pélagique du Golfe de Gascogne, deux états de changements des compartiments biologiques (des copépodes aux poissons) ont été répertoriés grâce aux travaux de thèse d'Aurélie Chaalali (2013). Le premier en 1980 et le second au début des années 2000. Dans le présent travail de thèse, nous proposons l'hypothèse d'un possible effet de la résilience[6] du Golfe de Gascogne face au forçage climatique. Cette hypothèse met également en lumière l'importance des suivis à long terme des descripteurs biologiques d'un habitat, dont les suivis sont encore sous-représentés au regard de ceux s'intéressant aux paramètres physico-chimiques.

✓ **quantifier pour la première fois la valeur énergétique du mésozooplancton dans le Golfe de Gascogne**. Cette étude (Chapitre 2) nous a permis de conclure que l'utilisation du critère de taille pour aborder la question de l'énergie-densité du mésozooplancton n'est pas forcément l'approche à retenir. En revanche, la description de l'énergie densité au travers de la diversité taxinomique nous a permis de mettre en évidence une hétérogénéité de la valeur de la ressource alimentaire (*e.g.* toutes les espèces de copépodes ne se valent pas énergétiquement). Ce résultat nous a permis de proposer une hypothèse supplémentaire à celles existantes dans la bibliographie pour expliquer les variations de stocks de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* dans le Golfe de Gascogne. Cette hétérogénéité de la ressource pourrait en effet être un facteur limitant agissant localement sur les conditions nutritionnelles des poissons.

Finalement les deux premiers chapitres de ces travaux de thèse, complétés par les connaissances acquises par la communauté scientifique sur le mésozooplancton au printemps dans le Golfe de Gascogne, nous ont permis de proposer **un gradient de profitabilité de l'habitat alimentaire pour les petits poissons pélagique**s que sont *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*.

La seconde partie de ces travaux de thèse s'est focalisée sur l'utilisation de trois traceurs trophiques pour identifier les proies préférentiellement consommées et les habitats

[6] La résilience définit « la capacité d'un écosystème à se remettre d'une perturbation sans se dégrader lentement ou basculer de manière abrupte vers un autre état instable et un fonctionnement différent » (Hughes et al., 2005).

alimentaires préférentiellement utilisés par *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*. Ces trois traceurs ont été : les isotopes stables du carbone et de l'azote, la description de la faune parasitaire et les niveaux de contamination en mercure total. Grâce à ce volet nous avons pu :

✓ **proposer pour la première fois un facteur de discrimination trophique et une vitesse d'incorporation des isotopes stables du carbone et de l'azote dans le foie, le sang, le muscle blanc et les gonades de *S. pilchardus*** maintenue durant 6 mois en conditions expérimentales. Jusqu'alors aucune étude en écologie trophique marine utilisant les analyses des isotopes stables du carbone et de l'azote ne proposait ces valeurs pour un modèle de poisson « petit pélagique ». C'est ce verrou méthodologique qui été levé dans le Chapitre 3.

✓ **montrer, grâce au suivi des isotopes stables du carbone et de l'azote entre les printemps 2010 et 2014, que l'écologie alimentaire relative de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* présente de la variabilité interanuelle**. Les travaux de post-doctorat de Tiphaine Chouvelon avait démontré une stabilité de leur position isotopique relative ce que cette étude (Chapitre 4) a modulé. Ainsi, en considérant une série temporelle plus longue, il apparaît qu'*E. encrasicolus* reste relativement plus plastique que *S. pilchardus* au stade adulte et au printemps dans le Golfe de Gascogne.Toutefois, cette plasticité relative est dynamique dans le temps.

✓ **considérer pour la première fois la faune parasitaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* comme un traceur de leur écologie alimentaire.** Cette étude (Chapitre 5) a révélé que la faune parasitaire de ces deux espèces était uniquement composée d'espèces endogènes transmis par voir trophique. Ce travail a montré une relative pauvreté de cette communauté parasitaire au regard de la faune parasitaire attendue suite à notre étude bibliographique préalable. Ce résultat nous a amené à faire l'hypothèse d'une relative pauvre diversité de la faune parasitaire libre dans le Golfe de Gascogne. Chez *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*, la faune parasitaire est composée d'espèces de Nématodes de la famille des *Ascaridoidea* : *Anisakis simplex s.s.*, *Anisakis pegreffi* et *Hysterothylacium aduncum*. Les prévalences et intensités de chez ces deux poissons ont montré des dissemblances et des ressemblances nous amenant à penser qu'une partie des proies consommées par ces deux espèces leur est commune. En revanche les dissemblances ont permis de mettre en évidence qu'*E. encrasicolus* se nourrit de proies potentiellement plus diversifiées taxinomiquement que *S. pilchardus*.

Finalement l'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote s'est révélé être l'approche la plus **robuste** et celle de la faune parasitaire la plus **novatrice.** Ce volet nous a permis de mettre en évidence des **frontières méthodologiques** liées à l'utilisation de ces traceurs dans le Golfe de Gascogne pour des espèces mobiles comme le sont *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*.

2. Des limites inhérentes aux choix réalisés

La première limite qui est à considérer au regard de ces résultats majeurs correspond à l'échantillonnage des compartiments biologiques et surtout à celui permettant de recueillir les poissons. L'accès aux zones d'échantillonnage a été rendu possible grâce à la campagne océanographique d'évaluation halieutique des petits poissons pélagiques au printemps dans le Golfe de Gascogne, la campagne PELGAS. Les caractéristiques d'échantillonnage de cette campagne (*e.g.* choix de chaluter, strate bathymétrique prospectée ou durée du trait du chalutage) ont nécessairement agi comme un premier niveau de conditionnement à notre travail. Durant ces travaux de thèse, et pour être dans la continuité des travaux précédents, notre échantillonnage de poissons était un compromis entre : couvrir autant que faire se peut la côte, le plateau et le talus du nord au sud du Golfe de Gascogne (par souci de représentation de différents systèmes) tout en échantillonnant, au maximum, les individus les plus grands (les plus âgés, pour assurer notre étude sur la faune parasitaire). Ces deux filtres (échantillonnage des campagnes et échantillonnage de thèse) ont nécessairement apporté un biais aux données obtenues. Par ailleurs, le printemps est une saison déterminante et atypique à la fois pour le réseau trophique planctonique mais aussi pour *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* qui sont tous deux en période de ponte à ce moment de l'année. Toute généralisation des résultats obtenus doit donc être réalisée avec précaution. La distribution verticale n'a pas ailleurs pas été abordée dans ce travail. Les pêches de mésozooplancton correspondant à une intégration verticale des communautés en présence, aucun lien ne peut être fait entre les distributions des données acoustiques identifiant les bancs de poissons et la répartition, en profondeur, de cette ressource alimentaire.

Ces travaux de thèse se sont basés sur la comparaison relative des résultats obtenus pour *S. pilchardus* par rapport à *E. encrasicolus* mais ils existent des différences entre ces espèces qui doivent être rappelées. Bien qu'il existe des ressemblances dans l'écologie de ces espèces (*e.g.* petits pélagiques grégaires zooplanctonophages), l'une, *S. pilchardus*, à une durée de vie deux fois importante que l'autre (*E. encrasicolus*). Cette différence implique nécessairement un métabolisme différent entre ces espèces. Pour atténuer cet aspect et rendre possible les comparaisons, nous avons travaillé, dans notre approche multi-traceurs le tissu musculaire qui est intégrateur d'une fenêtre temporelle longue et moins variable à court terme à l'échelle d'un organisme. Toutefois, le métabolisme de ces deux espèces reste différent. De plus, toutes les espèces de petits poissons pélagiques du Golfe de Gascogne (la bogue, le sprat, le chinchard ou encore le maquereau) n'ont pas été étudiées. Ces travaux de thèse fournissent donc un seul point de vue sur le niveau trophique intermédiaire que représentent ces poissons dans le Golfe de Gascogne. Ce travail ne permet pas de généraliser nos résultats à l'ensemble de la communauté des petits poissons pélagiques dans le Golfe de Gascogne.

Enfin, nous avons fait le choix, pour étudier l'écologie alimentaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus*, de mettre en place des traceurs trophiques indirects. Aucun des traceurs sélectionnés ne permet de quantifier les proies ingérées et de discerner très finement leur écologie alimentaire. L'analyse des données isotopiques impliquent la mise en place de modèles de mélange conditionnés par des paramètres sélectionnés. Nécessairement les choix de paramétrisation de ce(s) modèle(s) implique(nt) une simplification du réel. Cette quantification apparaît seulement possible grâce à l'utilisation des contenus stomacaux. Ces travaux de thèse sont donc complémentaires à ceux proposés par Eneko Bachiller (2012) entièrement basés sur des descripteurs associés à cette méthode traditionelle.

3. Perspectives

Bien que des perspectives de travail aient pu être proposées dans les différentes conclusions de chaque partie, on peut distinguer quatres grands types de perspectives pour donner suite à ce travail.

(1) Dans la continuité directe de ces travaux de thèse en utilisant les données présentées dans ce manuscrit

La série spatio-temporelle de la description de la communauté mésozooplanctonnique dans le Golfe de Gascogne représente une donnée très précieuse. Bien que la précision taxinomique de l'identification ne soit pas à son niveau le plus fin, les données acquises pourraient être valorisées selon deux voies majeures. L'intérêt du zooplancton comme bioindicateur n'étant plus réellement discuté, une évaluation du 'bon état écologique' du Golfe de Gascogne pourrait être donc être menée grâce à ces données. De plus, l'évaluation de tendances à long terme sur certaines espèces ou taxons pourra être envisagée afin de développer de nouveaux indices à l'usage des gestionnaires. Aussi, l'étude des enveloppes environnementales définissant la présence d'une espèce ou d'un taxon pourraient être définies à partir des données acquises sur la caractérisation des masses d'eau dans le Golfe de Gascogne. Ce travail de modélisation pourrait permettre de décrire la niche écologique réalisée, les capacités d'adaptation et potentiellement la plasticité des espèces ou taxons d'intérêts, mais aussi d'en prévoir la répartition à des fins de gestion. Il pourrait éventuellement permettre de travailler sur les notions de synchronisme entre le compartiment des proies et le compartiment des consommateurs, en d'autres termes d'explorer la théorie « match / mismatch » de Cushing (1969). Par ailleurs, une étude pourrait être consacrée au déclin des abondances de mésozoooplancton observée entre 2006 et 2007 dans le Golfe de Gascogne. Cette évolution non-linéaire traduit probablement des changements intervenus à l'échelle de l'écosystème. L'identification de ces réponses en seuil des compartiments biologiques permet en effet de révéler des modifications subtiles de l'environnement (comme l'évolution de température graduelle) (de Young et al., 2008).

Le suivi isotopique mené, sur cinq années dans le Golfe de Gascogne, sur le compartiment mésozooplanctonique constitue un jeu de données connexe utilisé, dans ce manuscrit, pour la paramétrisation des modèles de mélange. Toutefois, il pourrait à lui seul

l'objet d'une étude complémentaire. En effet, la répartition des taxons présents pourrait être corrélée à celles de leur signature isotopique afin de mettre en évidence une possible structuration isotopique de la communauté mésozooplanctonique au printemps.

Finalement, l'année 2013 est l'année commune aux trois traceurs trophiques qui ont été choisis pour ces travaux de thèse. Nous avons de plus fait le choix d'appliquer ces trois traceurs sur les mêmes individus. Une des suites à envisager est donc de produire une étude couplant nos trois traceurs sur les individus échantillonnés au printemps 2013.

(2) Dans la continuité directe de ces travaux de thèse en utilisant les données non présentées dans ce manuscrit

Comme annoncé dans l'avant-propos de ce manuscrit, le compartiment microphytoplanctonique a également été échantillonné lors de ces deux dernières années pendant les campagnes PELGAS. L'objectif de cet échantillonnage était de ne pas écarter le phytoplancton comme une proie potentielle contribuant au régime alimentaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus*. Par ailleurs, depuis les travaux de thèse d'Elise Marquis, cette communauté a été étudiée à l'échelle spécifique depuis 2003 dans le Golfe de Gascogne. La prise en compte du compartiment microphytoplanctonique sera réalisée pour écrire un article en vue du numéro spécial de la revue Progress in Oceanography sur les campagnes PELGAS.

Une autre catégorie de données n'a pas été présentée dans ce travail de thèse. En effet, lors de notre approche expérimentale menée sur *S. pilchardus* tous les tissus de chacun des individus sacrifiés pour notre étude ont été collectés. Ainsi la définition d'un facteur trophique et d'une vitesse d'assimilation pour différents types d'organes pourront être une voie de valorisation à poursuivre. Parmi les tissus échantillonnés : le cerveau, les écailles, la peau, le squelette, les branchies, les yeux, les nageoires, etc.

Finalement, des analyses sur les isotopes stables du carbone et de l'azote ont été réalisées sur *S. pilchardus* et *E. encrasciolus* et leurs proies mésozooplanctoniques lors de la campagne automnale d'EValuation Halieutique de l'Ouest Européen' (EVHOE) en 2013 et 2014. Ces données permettront d'étudier la variabilité saisonnière de l'écologie alimentaire relative de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus*.

(3) Vers de nouveaux objectifs opérationnels pour décrire l'écologie alimentaire des petits poissons pélagiques lors des campagnes PELGAS ?

A l'issue de ces travaux de thèse trois éléments majeurs permettant d'appréhender au mieux l'écologie alimentaire des petits poissons pélagiques dans le Golfe de Gascogne pourraient être mis en place au travers d'objectifs opérationnels lors des campagnes PELGAS.

Il existe un manque d'information dans le Golfe de Gascogne sur la diversité et la distribution du macrozooplancton ce qui pourrait avoir légèrement restreint nos interprétations écologiques sur le régime alimentaire de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus*. De plus, le micronecton, correspondant majoritairement aux larves de poissons, est retrouvé dans les contenus stomacaux des travaux de thèse d'Eneko Bachiller (2012). Les connaissances sur la distribution de ce compartiment devraient également apporter des éléments nous permettant de mieux apprécier les contours de l'écosystème trophique pélagique. Par ailleurs, il est apparu, lors des campagnes PELGAS 2013 et 2014, une augmentation de la présence de plancton gélatineux épipélagique dans le Golfe de Gascogne. Cette observation pourrait être explorée au travers d'échantillonnage systématique de ce compartiment possiblement en émergence en réponse au réchauffement des masses d'eau (entre autres).

L'étude des ratios isotopiques du carbone et de l'azote chez *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* a montré un possible déplacement trophique relatif de ces deux espèces dans le Golfe de Gascogne entre 2010 et 2014. De l'échantillonnage au traitement des données, l'analyse des ratios isotopiques se révèle être un outil rapide, efficace, peu onéreux (donc opérationnel) pouvant permettre de dégager l'évolution de grands schémas du réseau trophique pélagique. Il serait tout à fait pertinent de proposer ce type de suivi en routine lors des campagnes océanographiques.

Grâce à ce projet et pour la première fois dans le Golfe de Gascogne, des mesures de densité énergétique sur le compartiment mésozooplanctonique ont été réalisées. Grâce à cela, il apparait clairement que ce type d'analyse doit être un nouvel objectif à installer de façon routinière lors de la campagne PELGAS. Le chapitre 2 a clairement démontré qu'un suivi sur le copépode *C. helgolandicus* est, d'un point de vue pratique, entièrement réalisable. Pourquoi d'ailleurs ne pas poursuivre l'analyse des densités énergétiques sur les classes de taille ?

(4) Vers un changement d'échelle, en se libérant du contexte même de ce travail pour aller au-delà

Evidemment, si les perspectives à venir ont pour but d'identifier des patrons spatiaux en utilisant les modèles biologiques et les outils testés dans ce travail, la zone d'étude doit nécéssairement être agrandie et les prospections se mener dans des mers voisines ou sur des facades océaniques différentes. Ces études devront par ailleurs être très au clair avec les notions de stocks de petits poissons pélagiques : existe t-il des échanges entre ces stocks des différentes mers ? Quelles problématiques trophiques sont en jeu et quelles espèces sont à cibler ? En effet, S. pilchardus et E. encrasicolus ne sont pas les seuls petits poissons pélagiques de nos côtes européennes. Qu'aurait été ce travail si nous avions inclus la notion de compétition intra-guilde en étudiant de la même manière, le chinchard, le sprat ou encore le maquereau ? Nécéssairement ces perspectives d'ouverture amènent également à la notion de temps. Que choisir comme échelle temporelle, celle liée au cycle de vie du poisson, celle liée aux variations environnementales ou aux grandes oscillations climatiques ? Quelles structuration, quel fontionnement du ou des réseaux trophiques pélagiques pourront être observés dans les années à venir ?

Bibliographie

Abrahams, M. V., Mangel, M. and Hedges, K. (2007). Predator-prey interactions and changing environments: Who benefits? *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **362**, 2095–2104.

Acevedo-Gutiérrez, A., Croll, D. A. and Tershy, B. R. (2002). High feeding costs limit dive time in the largest whales. *J. Exp. Biol.* **205**, 1747–1753.

Albaina, A. and Irigoien, X. (2004). Relationships between frontal structures and zooplankton communities along a cross-shelf transect in the Bay of Biscay(1995 to 2003). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **284**,.

Albaina, A. and Irigoien, X. (2007). Fine scale zooplankton distribution in the Bay of Biscay in spring 2004. *J. Plankton Res.* **29**, 851–870.

Albaina, A., Irigoien, X., Aldalur, U., Cotano, U., Santos, M., Boyra, G. and Estonba, A. (2015a). A real-time PCR assay to estimate invertebrate and fish predation on anchovy eggs in the Bay of Biscay. *Prog. Oceanogr.* **131**, 82–99.

Albaina, A., Irigoien, X., Aldalur, U., Boyra, G., Santos, M. and Estonba, A. (2015b). Macrozooplankton predation impact on anchovy (Engraulis encrasicolus) eggs mortality at the Bay of Biscay shelf break spawning centre. *ICES J. Mar. Sci.* **72**, 1370–1379.

Alemany, F., Álvarez, I., García, A., Cortés, D., Ramírez, T., Quintanilla, J., Álvarez, F. and Rodríguez, J. M. (2006). Postflexion larvae and juvenile daily growth patterns of the Alborán Sea sardine (Sardina pilchardus Walb.): Influence of wind. *Sci. Mar.* **70**, 93–104.

Alexandra Curtis, K. (2004). Fine scale spatial pattern of Pacific sardine (Sardinops sagax) and northern anchovy (Engraulis mordax) eggs. *Fish. Oceanogr.* **13**, 239–254.

Allan, J. D. (1976). Life History Patterns in Zooplankton. *Am. Nat.* **110**, 165–180.

Alvarado, M. V., Carrillo, M. and Felip, A. (2015). Melatonin-induced changes in kiss/gnrh gene expression patterns in the brain of male sea bass during spermatogenesis. *Comp. Biochem. Physiol. -Part Mol. Integr. Physiol.* **185**, 69–79.

Álvarez, F. and Alemany, F. (1997). Birthdate analysis and its application to the study of recruitment of the Atlanto-Iberian sardine Sardina pilchardus. *Fish. Bull.* **95**, 187–194.

Alvarez, P., Motos, L., Uriarte, A. and Egaña, J. (2001). Spatial and temporal distribution of European hake, Merluccius merluccius (L.), eggs and larvae in relation to hydrographical conditions in the Bay of Biscay. *Fish. Res.* **50**, 111–128.

Alvarez, I., Gomez-Gesteira, M., deCastro, M. and Carvalho, D. (2014). Comparison of different wind products and buoy wind data with seasonality and interannual climate variability in the southern Bay of Biscay (2000-2009). *Deep-Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **106**, 38–48.

Aminot, A. and Kérouel, R. (2005). *Hydrologie des écosystèmes marins. Paramètres et analyses.* Ifremer.

Anderson, R. C., Chabaud, A. G. and Willmott, S. (2009). *Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates*. CABI: New-York.

Andreu, B. (1969). Las branquispinas en la caracterizacion de las poblaciones de Sardina pilchardus (Walb.). *Fish. Res.* **33**, 425–607.

Anker-Nilssen, T., Borges, F., Brander, K., Duplisea, D., Frederiksen, M., Gallego, A., Gislason, A., Van Hal, R., Heath, M. and Hofstedte, R. T. (2008). The effect of climate change on the distribution and abundance of marine species in the OSPAR Maritime Area.

Ankjaero, T., Christensen, J. T. and Gronkjaer, P. (2012). Tissue-specific turnover rates and trophic enrichment of stable N and C isotopes in juvenile Atlantic cod Gadus morhua fed three different diets. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **461**, 197–209.

Arcos, D., Cubillos, L. and Núñez, S. (1997). Efectos de El Niño 1997-1998 sobre las principales pesquerías pelágicas de la zona centro-sur de Chile. *El Niño- Niña* **2000**, 153–177.

Arnaud, J., Brunet, M. and Mazza, J. (1980). Structure et ultrastructure comparées de l'intestin chez plusieurs espèces de Copépodes Calanoides (Crustacea). *Zoomorphologie* **95**, 213–233.

Arts, M. T., Brett, M. T. and Kainz, M. (2009). *Lipids in Aquatic Ecosystems*. Springer.

Atkinson, A., Hill, S. L., Barange, M., Pakhomov, E. A., Raubenheimer, D., Schmidt, K., Simpson, S. J. and Reiss, C. (2014). Sardine cycles, krill declines, and locust plagues: revisiting "wasp-waist" food webs. *Trends Ecol. Evol.* **29**, 309–316.

Ayata, S.-D., Stolba, R., Comtet, T. and Thiébaut, É. (2011). Meroplankton distribution and its relationship to coastal mesoscale hydrological structure in the northern Bay of Biscay (NE Atlantic). *J. Plankton Res.* **33**, 1193–1211.

Azam, F. (1998). Microbial control of oceanic carbon flux: The plot thickens. *Science* **280**, 694–696.

Bacha, M. and Amara, R. (2009). Spatial, temporal and ontogenetic variation in diet of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) on the Algerian coast (SW Mediterranean). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **85**, 257–264.

Bacha, M. and Amara, R. (2012). Inter-cohort differences in growth, condition and feeding of juvenile anchovy (Engraulis encrasicolus) in the Gulf of Béjaia (Algerian coast, SW Mediterranean): Implications for recruitment success. *Fish. Res.* **129-130**, 73–81.

Bacha, M., Moali, A., Benmansour, N.-E., Brylinski, J.-M., Mahé, K. and Amara, R. (2010). Relationships between age, growth, diet and environmental parameters for anchovy (Engraulis encrasicolus L.) in the Bay of Bénisaf (SW Mediterranean, west Algerian coast). *Cybium* **34**, 47–57.

Bachiller, E. and Irigoien, X. (2013). Allometric relations and consequences for feeding in small pelagic fish in the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.* **70**, 232–243.

Bachiller, E. and Irigoien, X. (2015). Trophodynamics and diet overlap of small pelagic fish species in the bay of biscay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **534**, 179–198.

Bachiller, E., Cotano, U., Boyra, G. and Irigoien, X. (2013). Spatial distribution of the stomach weights of juvenile anchovy (Engraulis encrasicolus L.) in the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.* **70**, 362–378.

Bachiller, E., Cotano, U., Ibaibarriaga, L., Santos, M. and Irigoien, X. (2015). Intraguild predation between small pelagic fish in the Bay of Biscay: impact on anchovy (Engraulis encrasicolus L.) egg mortality. *Mar. Biol.*

Bailly, N. (2015a). < i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758). *Froese R Pauly Ed. 2015 FishBase*.

Bailly, N. (2015b). < i>Sardina pilchardus</i> (Walbaum, 1792). *Froese R Pauly Ed. 2015 FishBase*.

Bakun, A. (2006). Wasp-waist populations and marine ecosystem dynamics: Navigating the "predator pit" topographies. *Prog. Oceanogr.* **68**, 271–288.

Balbotin, F., Garreton, M. and Mureira, J. (1979). Estudio experimental sobre selleccion de alimento y comportamiento alimentario en anchoveta y sardina de Chile (Pisces, Clupeiformes). *Rev Biol Mar* **16**, 211–220.

Balk, E. M., Tatsioni, A., Lichtenstein, A. H., Lau, J. and Pittas, A. G. (2007). Effect of Chromium Supplementation on Glucose Metabolism and Lipids: A systematic review of randomized controlled trials. *Diabetes Care* **30**, 2154–2163.

Ballantyne IV, F. (2004). The relative importance of herbivory and carnivory on the distribution of energy in a stochastic tri-trophic food web. *J. Theor. Biol.* **226**, 349–357.

Barnes, C., Sweeting, C. J., Jennings, S., Barry, J. T. and Polunin, N. V. C. (2007). Effect of temperature and ration size on carbon and nitrogen stable isotope trophic fractionation. *Funct. Ecol.* **21**, 356–362.

Batchelder, H. P., Mackas, D. L. and O'Brien, T. D. (2012). Spatial–temporal scales of synchrony in marine zooplankton biomass and abundance patterns: A world-wide comparison. *Glob. Comp. Zooplankton Time Ser.* **97–100**, 15–30.

Bax, N., Williamson, A., Aguero, M., Gonzalez, E. and Geeves, W. (2003). Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Mar. Policy* **27**, 313–323.

Bearhop, S., Waldron, S., Votier, S. C. and Furness, R. W. (2002). Factors that influence assimilation Rates and Fractionation of nitrogen an carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiol. Biochem. Zool.* **75**, 451–458.

Beaugrand, G. (2004). The North Sea regime shift: evidence, causes, mechanisms and consequences. *Prog. Oceanogr.* **60**, 245–262.

Beaugrand, G. (2009). Decadal changes in climate and ecosystems in the North Atlantic Ocean and adjacent seas. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **56**, 656–673.

Beaugrand, G. and Reid, P. C. (2003). Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Glob. Change Biol.* **9**, 801–817.

Beaugrand, G. and Reid, P. C. (2012). Relationships between North Atlantic salmon, plankton, and hydroclimatic change in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* **69**, 1549–1562.

Beaugrand, G., Reid, P. C., Ibanez, F., Lindley, J. A. and Edwards, M. (2002a). Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* **296**, 1692–1694.

Beaugrand, G., Ibañez, F., Lindley, J. A. and Reid, P. C. (2002b). Diversity of calanoid copepods in the North Atlantic and adjacent seas: Species associations and biogeography. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **232**, 179–195.

Beaugrand, G., Brander, K. M., Lindley, J. A., Souissi, S. and Reid, P. C. (2003). Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* **426**, 661–664.

Benoit-Bird, K. J. (2004). Prey caloric value and predator energy needs: Foraging predictions for wild spinner dolphins. *Mar. Biol.* **145**, 435–444.

Berland, B. (1961). Nematodes from some Norwegian marine fishes. *Sarsia* **2**, 1–50.

Berland, B. (1984). Basic techniques involved in helminth preservation. *Syst. Parasitol.* **6**, 242–245.

Bernal, M., Stratoudakis, Y., Coombs, S., Angelico, M. M., de Lanzós, A. L., Porteiro, C., Sagarminaga, Y., Santos, M., Uriarte, A., Cunha, E., et al. (2007). Sardine spawning off the European Atlantic coast: Characterization of and spatio-temporal variability in spawning habitat. *Ecol. Funct. Iber. Seas Synth. GLOBEC Res. Spain Port.* **74**, 210–227.

Bernal, A., Olivar, M. P., Maynou, F. and Fernández de Puelles, M. L. (2015). Diet and feeding strategies of mesopelagic fishes in the western Mediterranean. *Prog. Oceanogr.* **135**, 1–17.

Bertrand, A., Gerlotto, F., Bertrand, S., Gutiérrez, M., Alza, L., Chipollini, A., Díaz, E., Espinoza, P., Ledesma, J., Quesquén, R., et al. (2008). Schooling behaviour and environmental forcing in relation to anchoveta distribution: An analysis across multiple spatial scales. *North. Humboldt Curr. Syst. Ocean Dyn. Ecosyst. Process. Fish.* **79**, 264–277.

Bilandžić, N., Đokić, M. and Sedak, M. (2011). Metal content determination in four fish species from the Adriatic Sea. *Food Chem.* **124**, 1005–1010.

Blanchard, F., Thebaud, O., Guyader, O., Lorance, P., Boucher, J. and Chevaillier, P. (2006). *Effet de la pêche et du réchauffement climatique sur la coexistence spatiale des espèces de poissons du golfe de Gascogne. Conséquences pour les pêcheries.*

Blanchet-Aurigny, A., Guillou, M., Pernet, F., Gaffet, J.-D. and Dubois, S. F. (2012). Tissue-diet discrimination factors of isotopic ratios (Δδ13C and Δδ15N) in two brittle star species: Effect of reproductive state, diet and tissue composition. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **426–427**, 68–77.

Blaxter, J. (1969). Experimental rearing of pilchard larvae, Sardina pilchardus. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **49**, 557–&.

Blaxter, J. H. S. and Hunter, J. R. (1982). The Biology of the Clupeoid Fishes. In *Advances in Marine Biology* (ed. J.H.S. Blaxter, F. S. R. and M. Y.), pp. 1–223. Academic Press.

Bode, A., Carrera, P. and Lens, S. (2003). The pelagic foodweb in the upwelling ecosystem of Galicia (NW Spain) during spring: natural abundance of stable carbon and nitrogen isotopes. *Ices J. Mar. Sci.* **60**, 11–22.

Bode, A., Alvarez-Ossorio, M. T., Carrera, P. and Lorenzo, J. (2004). Reconstruction of trophic pathways between plankton and the North Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) using stable isotopes. *Sci. Mar.* **68**, 165–178.

Bode, A., Carrera, P. and Porteiro, C. (2006). *Stable nitrogen isotopes reveal weak dependence of trophic position of planktivorous fish on individual size: A consequence of omnivorism and mobility*.

Bode, A., Alvarez-Ossorio, M. T., Cunha, M. E., Garrido, S., Peleteiro, J. B., Porteiro, C., Valdés, L. and Varela, M. (2007). Stable nitrogen isotope studies of the pelagic food web on the Atlantic shelf of the Iberian Peninsula. *Ecol. Funct. Iber. Seas Synth. GLOBEC Res. Spain Port.* **74**, 115–131.

Bode, A., Alvarez-Ossorio, M. T., Miranda, A., López-Urrutia, A. and Valdés, L. (2012). Comparing copepod time-series in the north of Spain: Spatial autocorrelation of community composition. *Prog. Oceanogr.* **97-100**, 108–119.

Bode, A., Álvarez-Ossorio, M. T., Miranda, A. and Ruiz-Villarreal, M. (2013). Shifts between gelatinous and crustacean plankton in a coastal upwelling region. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **70**, 934–942.

Boecklen, W. J., Yarnes, C. T., Cook, B. A. and James, A. C. (2011). On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. In *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, Vol 42* (ed. Futuyma, D. J.), Shaffer, H. B.), and Simberloff, D.), pp. 411–440.

Boero, F., Bouillon, J., Gravili, C., Miglietta, M. P., Parsons, T. and Piraino, S. (2008). Gelatinous plankton: irregularities rule the world (sometimes). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **356**, 299–310.

Boggs, C. L. and Niitepõld, K. (2014). Insights from stable isotopic tracers on reproductive allocation under stress. *Integr. Comp. Biol.* **54**, 880–889.

Bonnet, D., Richardson, A., Harris, R., Hirst, A., Beaugrand, G. and Edwards, M. (2005). An overview of Calanus helgolandicus ecology in European waters. *Prog. Oceanogr.* **65**, 1 – 53.

Borcard, D., Legendre, P. and Drapeau, P. (1992). Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology* **73**, 1045–1055.

Borges, M. F., Santos, A. M. P., Crato, N., Mendes, H. and Mota, B. (2003). Sardine regime shifts off Portugal: A time series analysis of catches and wind conditions. *Sci. Mar.* **67**, 235–244.

Borja, A., Fontán, A., Sáenz, J. and Valencia, V. (2008). Climate, oceanography, and recruitment: The case of the Bay of Biscay anchovy (Engraulis encrasicolus). *Fish. Oceanogr*. **17**, 477–493.

Borja, Á., Galparsoro, I., Irigoien, X., Iriondo, A., Menchaca, I., Muxika, I., Pascual, M., Quincoces, I., Revilla, M., Germán Rodríguez, J., et al. (2011). Implementation of the European Marine Strategy Framework Directive: A methodological approach for the assessment of environmental status, from the Basque Country (Bay of Biscay). *Mar. Pollut. Bull.* **62**, 889–904.

Borme, D., Tirelli, V., Brandt, S., Fonda Umani, S. and Arneri, E. (2009). Diet of Engraulis encrasicolus in the northern Adriatic Sea (Mediterranean): ontogenetic changes and feeding selectivity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **392**, 193–209.

Borme, D., Tirelli, V. and Palomera, I. (2013). Feeding habits of European pilchard late larvae in a nursery area in the Adriatic Sea. *J. Sea Res.* **78**, 8–17.

Bosley, K. L., Witting, D. A., Chambers, R. C. and Wainright, S. C. (2002). Estimating turnover rates of carbon and nitrogen in recently metamorphosed winter flounder Pseudopleuronectes americanus with stable isotopes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **236**, 233–240.

Boyer, J. N., Kelble, C. R., Ortner, P. B. and Rudnick, D. T. (2009). Phytoplankton bloom status: Chlorophyll a biomass as an indicator of water quality condition in the southern estuaries of Florida, USA. *Ecol. Indic.* **9**, S56–S67.

Brandt, S. B. and Hartman, K. J. (1993). Innovative approaches with bioenergetics models : Future applications to fish ecology and management. *Trans. Am. Fish. Soc.* **122**, 731–735.

Breteler, W. M. K., Gonzalez, S. R. and Schogt, N. (1995). Development of Pseudocalanus elongatus (Copepoda, Calanoida) cultured at different. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **119**, 99–110.

Brose, U., Ehnes, R. B., Rall, B. C., Vucic-Pestic, O., Berlow, E. L. and Scheu, S. (2008). Foraging theory predicts predator-prey energy fluxes. *J. Anim. Ecol.* **77**, 1072–1078.

Brosset, P., Fromentin, J.-M., Ménard, F., Pernet, F., Bourdeix, J.-H., Bigot, J.-L., Van Beveren, E., Pérez Roda, M. A., Choy, S. and Saraux, C. (2015). Measurement and analysis of small pelagic fish condition: A suitable method for rapid evaluation in the field. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **462**, 90–97.

Brylinsky, J. M., Antajan, E., Raud, T. and Vincent, D. (2012). First record of the Asian copepod Pseudiaptomus marinus Sato, 1913 (Copepoda:Calanoida:Pseudiaptomidae) in the southern bight of the North Sea along the coast of France. **7**,.

Buchheister, A. and Latour, R. J. (2010). Turnover and fractionation of carbon and nitrogen stable isotopes in tissues of a migratory coastal predator, summer flounder (Paralichthys dentatus). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **67**, 445–461.

Bulgakova, Y. V. (1996). Feeding in the Black Sea anchovy: diet composition, feeding behaviour, feeding periodicity and daily rations. *Sci. Mar.* **60**, 283–284.

Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M. and Shostak, A. W. (1997). Parasitology meets ecology on its terms: Margolis et al revisited. *J Parasitol* **84**, 575–583.

Bustamante, P., Lahaye, V., Durnez, C., Churlaud, C. and Caurant, F. (2006). Total and organic Hg concentrations in cephalopods from the North Eastern Atlantic waters: Influence of geographical origin and feeding ecology. *Sci. Total Environ.* **368**, 585–596.

Cabal, J., González-Nuevo, G. and Nogueira, E. (2008). Mesozooplankton species distribution in the NW and N Iberian shelf during spring 2004: Relationship with frontal structures. *J. Mar. Syst.* **72**, 282–297.

Caldeira, C., Santos, A. M. P., Ré, P., Peck, M. A., Saiz, E. and Garrido, S. (2014). Effects of prey concentration on ingestion rates of European sardine *Sardina pilchardus* larvae in the laboratory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **517**, 217–228.

Calvo-Díaz, A., Morán, X. A. G. and Suárez, L. Á. (2008). Seasonality of picophytoplankton chlorophyll a and biomass in the central Cantabrian Sea, southern Bay of Biscay. *J. Mar. Syst.* **72**, 271–281.

Campbell, N. (2008). Population studies of horse mackerel (Trachurus trachurus (L.)) and herring (Clupea harengus L.) using parasites as biological tags.

Canli, M. and Atli, G. (2003). The relationships between heavy metal (Cd, Cr, Cu, Fe, Pb, Zn) levels and the size of six Mediterranean fish species. *Environ. Pollut.* **121**, 129–136.

Carleton, S. A. and del Rio, C. M. (2005). The effect of cold-induced increased metabolic rate on the rate of (13)C and (15)N incorporation in house sparrows (Passer domesticus). *Oecologia* **144**, 226–232.

Carleton, S. A. and del Rio, C. M. (2010). Growth and catabolism in isotopic incorporation: A new formulation and experimental data. *Funct. Ecol.* **24**, 805–812.

Carpenter, S. R., Kitchell, J. F. and Hodgson, J. R. (1985). Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 634–639.

Castège, I. and Hémery, G. (2009). *Oiseaux marins et cétacés du golfe de Gascogne. Répartition, évolution des populations et éléments pour la définition des aires marines protégées.*

Castel, J. and Lasserre, P. (1982). Régulation biologique du meiobenthos d'un écosystème lagunaire par un alevinage expérimental en soles (Solea vulgaris). *Oceanol. Acta* **4**, 243–251.

Castellani, C., Irigoien, X., Harris, R. P. and Lampitt, R. S. (2005). Feeding and egg production of Oithona similis in the North Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **288**, 173–182.

Castro, N., Costa, J. L., Domingos, I. and Angélico, M. M. (2013). Trophic ecology of a coastal fish assemblage in Portuguese waters. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **93**, 1151–1161.

Catalán, I. A., Folkvord, A., Palomera, I., Quílez-Badía, G., Kallianoti, F., Tselepides, A. and Kallianotis, A. (2010). Growth and feeding patterns of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) early life stages in the Aegean Sea (NE Mediterranean). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **86**, 299–312.

Caut, S., Angulo, E. and Courchamp, F. (2008). Discrimination factors (Δ15N and Δ13C) in an omnivorous consumer: effect of diet isotopic ratio. *Funct. Ecol.* **22**, 255–263.

Caut, S., Angulo, E. and Courchamp, F. (2009). Variation in discrimination factors (Delta N-15 and Delta C-13): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *J. Appl. Ecol.* **46**, 443–453.

Certain, G., Masse, J., Van Canneyt, O., Petitgas, P., Doremus, G., Santos, M. B. and Ridoux, V. (2011). Investigating the coupling between small pelagic fish and marine top predators using data collected from ecosystem-based surveys. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **422**,.

Chaalali, A., Beaugrand, G., Boët, P. and Sautour, B. (2013a). Climate-Caused Abrupt Shifts in a European Macrotidal Estuary. *Estuaries Coasts* **36**, 1193–1205.

Chaalali, A., Chevillot, X., Beaugrand, G., David, V., Luczak, C., Boët, P., Sottolichio, A. and Sautour, B. (2013b). Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: A warming and marinisation consequence? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **134**, 150–161.

Chahid, A., Hilali, M., Benlhachimi, A. and Bouzid, T. (2014). Contents of cadmium, mercury and lead in fish from the Atlantic sea (Morocco) determined by atomic absorption spectrometry. *Food Chem.* **147**, 357–360.

Chai, J. Y., Murrel, K. D. and Lymberry, A. J. (2005). Fish-borne parasitic zoonoses: Status and issues. *Int. J. Parasitol.* **35**,.

Charnov, E. L. (1976). Optimal Foraging: Attack Strategy of a Mantid. *Am. Nat.* **110**, 141–151.

Chavez, F. P., Ryan, J., Lluch-Cota, S. E. and Ñiquen, M. (2003). From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *science* **299**, 217–221.

Checkley, D. M., Alheit, J., Oozeki, Y. and Roy, C. (2009). *Climate change and small pelagic fish*.

Chiba, S., Aita, M. N., Tadokoro, K., Saino, T., Sugisaki, H. and Nakata, K. (2008). From climate regime shifts to lower-trophic level phenology: Synthesis of recent progress in retrospective studies of the western North Pacific. *Clim. Var. Ecosyst. Impacts North Pac. Basin-Scale Synth.* **77**, 112–126.

Childs, C. (2004). Interpolating Surfaces in ArcGIS Spatal Analyst - interpolating.pdf. *ESRI Educ. Serv. ArcUser*.

Choudhury, A. and Dick, T. A. (2001). Sturgeons (Chondrostei: Acipenseridae) and their metazoan parasites: patterns and processes in historical biogeography. *J. Biogeogr.* **28**, 1411–1439.

Chouvelon, T., Spitz, J., Cherel, Y., Caurant, F., Sirmel, R., Mèndez-Fernandez, P. and Bustamante, P. (2011). Inter-specific and ontogenic differences in δ 13C and δ 15N values and Hg and Cd concentrations in cephalopods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **433**, 107–120.

Chouvelon, T., Spitz, J., Caurant, F., Mèndez-Fernandez, P., Autier, J., Lassus-Débat, A., Chappuis, A. and Bustamante, P. (2012a). Enhanced bioaccumulation of mercury in

deep-sea fauna from the Bay of Biscay (north-east Atlantic) in relation to trophic positions identified by analysis of carbon and nitrogen stable isotopes. *Deep-Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* **65**, 113–124.

Chouvelon, T., Spitz, J., Caurant, F., Mèndez-Fernandez, P., Chappuis, A., Laugier, F., Le Goff, E. and Bustamante, P. (2012b). Revisiting the use of δ 15N in meso-scale studies of marine food webs by considering spatio-temporal variations in stable isotopic signatures - The case of an open ecosystem: The Bay of Biscay (North-East Atlantic). *Prog. Oceanogr.* **101**, 92–105.

Chouvelon, T., Spitz, J., Caurant, F., Mèndez-Fernandez, P., Autier, J., Lassus-Débat, A., Chappuis, A. and Bustamante, P. (2012c). Enhanced bioaccumulation of mercury in deep-sea fauna from the Bay of Biscay (north-east Atlantic) in relation to trophic positions identified by analysis of carbon and nitrogen stable isotopes. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* **65**, 113–124.

Chouvelon, T., Chappuis, A., Bustamante, P., Lefebvre, S., Mornet, F., Guillou, G., Violamer, L. and Dupuy, C. (2014a). Trophic ecology of European sardine *Sardina pilchardus* and European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Bay of Biscay (north-east Atlantic) inferred from δ13C and δ15N values of fish and identified mesozooplanktonic organisms. *J. Sea Res.* 277–291.

Chouvelon, T., Caurant, F., Cherel, Y., Simon-Bouhet, B., Spitz, J. and Bustamante, P. (2014b). Species- and size-related patterns in stable isotopes and mercury concentrations in fish help refine marine ecosystem indicators and provide evidence for distinct management units for hake in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **71**, 1073–1087.

Chouvelon, T., Violamer, L., Dessier, A., Bustamante, P., Mornet, F., Pignon-Mussaud, C. and Dupuy, C. (2015). Small pelagic fish feeding patterns in relation to food resource variability: an isotopic investigation for Sardina pilchardus and Engraulis encrasicolus from the Bay of Biscay (north-east Atlantic). *Mar. Biol.* **162**, 15–37.

Choy, C. A., Popp, B. N., Kaneko, J. J. and Drazen, J. C. (2009). The influence of depth on mercury levels in pelagic fishes and their prey. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **106**, 13865–13869.

Chust, G., Borja, A., Caballero, A., Irigoien, X., Sáenz, J., Moncho, R., Marcos, M., Liria, P., Hidalgo, J., Valle, M., et al. (2011). Climate change impacts on coastal and pelagic environments in the southeastern Bay of Biscay. *Clim. Res.* **48**, 307–332.

Cloern, J. E. and Dufford, R. (2005). Phytoplankton community ecology: principles applied in San Francisco Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **285**, 11–28.

Coiffec, G., Duhamel, E., Bizeau, A. and Danzart, M. (2006). *Analyse de la pecherie des petits pelagiques, sardine et anchois dans le golfe de Gascogne.*

Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram, F., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C. N., Corbera, J., Dailianis, T., et al. (2010). The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. *PLoS ONE* **5**, e11842.

Combes, C. (1995). Interactions durables. Ecologie et évolution du parasitisme.p. 576.

Conway, D. V. P., Coombs, S. H., Fernandez De Puelles, M. L. and Tranter, P. R. G. (1994). Feeding of larval sardine, Sardina pilchardus (Walbaum), off the north coast of Spain. *Boletin - Inst. Espanol Oceanogr.* **10**, 165–175.

Conway, D. V. P., Coombs, S. H. and Smith, C. (1998). Feeding of anchovy Engraulis encrasicolus larvae in the northwestern Adriatic Sea in response to changing hydrobiological conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **175**, 35–49.

Costa, P. R. and Garrido, S. (2004). Domoic acid accumulation in the sardine Sardina pilchardus and its relationship to Pseudo-nitzschia diatom ingestion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **284**, 261–268.

Costalago, D., Tecchio, S., Palomera, I., Alvarez-Calleja, I., Ospina-Alvarez, A. and Raicevich, S. (2011). Ecological understanding for fishery management: Condition and growth of anchovy late larvae during different seasons in the northwestern mediterranean. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **93**, 350–358.

Costalago, D., Navarro, J., Álvarez-Calleja, I. and Palomera, I. (2012). Ontogenetic and seasonal changes in the feeding habits and trophic levels of two small pelagic fish species.

Costalago, D., Garrido, S. and Palomera, I. (2015). Comparison of the feeding apparatus and diet of European sardines Sardina pilchardus of Atlantic and Mediterranean waters: Ecological implications. *J. Fish Biol.* **86**, 1348–1362.

Costanza, R., dArge, R., deGroot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., ONeill, R. V., Paruelo, J., et al. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**, 253–260.

Costoya, X., deCastro, M., Gómez-Gesteira, M. and Santos, F. (2015). Changes in sea surface temperature seasonality in the Bay of Biscay over the last decades (1982-2014). *J. Mar. Syst.* **150**, 91–101.

Cresson, P., Fabri, M. C., Bouchoucha, M., Brach Papa, C., Chavanon, F., Jadaud, A., Knoery, J., Miralles, F. and Cossa, D. (2014). Mercury in organisms from the Northwestern Mediterranean slope: Importance of food sources. *Sci. Total Environ.* **497–498**, 229–238.

Cunha, M. E., Garrido, S. and Pissarra, J. (2005). The use of stomach fullness and colour indices to assess Sardina pilchardus feeding. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **85**, 425–431.

Daewel, U., Hjøllo, S. S., Huret, M., Ji, R., Maar, M., Niiranen, S., Travers-Trolet, M., Peck, M. A. and van de Wolfshaar, K. E. (2014). Predation control of zooplankton dynamics: a review of observations and models. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **71**, 254–271.

Daskalov, G. ., Boyer, D. . and Roux, J. . (2003). Relating sardine Sardinops sagax abundance to environmental indices in northern Benguela. *Prog. Oceanogr.* **59**, 257–274.

Daskalov, G. M., Grishin, A. N., Rodionov, S. and Mihneva, V. (2007). Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **104**, 10518–10523.

David, V., Sautour, B., Chardy, P. and Leconte, M. (2005). Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: the Gironde estuary (France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **64**, 171–184.

David, V., Sautour, B. and Chardy, P. (2007). Successful colonization of the calanoid copepod Acartia tonsa in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary (SW France) – Natural or anthropogenic forcing? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **71**, 429–442.

Davies, K. T. A., Ryan, A. and Taggart, C. T. (2012). Measured and inferred gross energy content in diapausing Calanus spp. in a Scotian shelf basin. *J. Plankton Res.* **34**, 614–625.

Delaruelle, G. and Ross, D. (2009). *Biologie de la reproduction de deux petits pélagiques, l'anchois (Engraulis encrasicolus) et la sardine (Sardina pilchardus), dans le golfe du Lion et première approche de la variabilité spatiale de leurs distributions.* Sète: IFREMER.

De Marco, S. G., Botté, S. E. and Marcovecchio, J. E. (2006). Mercury distribution in abiotic and biological compartments within several estuarine systems from Argentina: 1980-2005 period. *Chemosphere* **65**, 213–223.

De Niro, M. J. and Epstein, S. (1977). Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* 261–263.

Deniro, M. J. and Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim Cosmochim Ac* **45**, 341 – 351.

Dessier, A., Chaalali, A., Beaugrand, G., Pauliac, G., Boët, P. and Sautour, B. Changes in copepod diversity in an estuarine polyhaline area at a decadal scale (Gironde estuary). *Prep*.

Dimitrov, G. I., Bray, R. A. and Gibson, D. I. (1999). A redescription of Pseudobacciger harengulae (Yamaguti, 1938)(*Digenea: Faustulidae*) from *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) and *Engraulis encrasicholus ponticus* Alexandrov off the Bulgarian Black Sea coast, with a review of the genus *Pseudobacciger*Nahhas & Cable, 1964. *Syst. Parasitol.* **43**, 133–146.

Doray, M., Masse, J., Duhamel, E., Huret, M., Doremus, G. and Petitgas, P. (2014). Manual of fisheries survey protocols. PELGAS surveys (PELagiques GAScogne).

Doyle, T. K., Houghton, J. D. R., McDevitt, R., Davenport, J. and Hays, G. C. (2007). The energy density of jellyfish: Estimates from bomb-calorimetry and proximate-composition. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **343**, 239–252.

Dray, S., Dufour, A.-B. and others (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *J. Stat. Softw.* **22**, 1–20.

Dray, S., Legendre, P. and Blanchet, F. G. (2013). packfor: Forward selection with permutation (Canoco p.46). R package version 0.0-8/r109.

Dunne, J. A., Lafferty, K. D., Dobson, A. P., Hechinger, R. F., Kuris, A. M., Martinez, N. D., McLaughlin, J. P., Mouritsen, K. N., Poulin, R., Reise, K., et al. (2013). Parasites

Affect Food Web Structure Primarily through Increased Diversity and Complexity. *Plos BIOL* **11**, e1001579.

Dupont, F. and Crivelli, A. J. (1988). Do parasites confer a disavantage to hybrids? A case study of Alburnus alburnus x Rutilus rubilio, a natural hydrbid of Lake Mikri Prespa, Northern Greece. *Oecologia* 587–592.

Dupuy, C., Talarmin, A., Hartmann, H. J., Delmas, D., Courties, C. and Marquis, E. (2011). Community structure and grazing of the nano-microzooplankton on the continental shelf of the Bay of Biscay. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **95**, 1–13.

Durrieu de Madron, X., Guieu, C., Sempéré, R., Conan, P., Cossa, D., D'Ortenzio, F., Estournel, C., Gazeau, F., Rabouille, C., Stemmann, L., et al. (2011). Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Prog. Oceanogr.* **91**, 97–166.

Edwards, M. and Richardson, A. J. (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 881–884.

Eggers, D. M. (1977). The Nature of Prey Selection by Planktivorous Fish. *Ecology* **58**, 46–59.

Eisler, R. (1987). *Mercury hazards to fish, wildlife, and invertebrates: a synoptic review*. US.

Eisler, R. (2010). *Compendium of Trace Metals and Marine Biota*.

Emlen, J. M. (1966). The Role of Time and Energy in Food Preference. *Am. Nat.* **100**, 611–617.

Emmery, A., Lefebvre, S., Alunno-Bruscia, M. and Kooijman, S. A. L. M. (2011). Understanding the dynamics of δ13C and δ15N in soft tissues of the bivalve Crassostrea gigas facing environmental fluctuations in the context of Dynamic Energy Budgets (DEB). *J. Sea Res.* **66**, 361–371.

Evjemo, J. O., Tokle, N., Vadstein, O. and Olsen, Y. (2008). Effect of essential dietary fatty acids on egg production and hatching success of the marine copepod Temora longicornis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **365**, 31–37.

Fagerholm, H. P. (1991). Systematic implications of male caudal morphology in ascaridoid nematode parasites. *Syst. Parasitol.* **19**, 215–229.

Feltrim, M. and Ernst, B. (2010). Inter-cohort growth variability and its implication for fishery management of the common sardine (Strangomera bentincki) stock off the coast of south-central Chile. *Fish. Res.* **106**, 368–377.

Fitzgerald, W. F. and Lamborg, C. H. (2014). 11.4 - Geochemistry of Mercury in the Environment. In *Treatise on Geochemistry (Second Edition)* (ed. Turekian, H. D. H. K.), pp. 91–129. Oxford: Elsevier.

Fitzhugh, G. R., Shertzer, K. W., Kellison, G. T. and Wyanski, D. M. (2012). Review of size-and age-dependence in batch spawning: implications for stock assessment of fish species exhibiting indeterminate fecundity. *S. C. State Doc. Depos.*

Florin, S. T., Felicetti, L. A. and Robbins, C. T. (2011). The biological basis for understanding and predicting dietary-induced variation in nitrogen and sulphur isotope ratio discrimination. *Funct. Ecol.* **25**, 519–526.

Fontán, A., Valencia, V., Borja, Á. and Goikoetxea, N. (2008). Oceano-meteorological conditions and coupling in the southeastern Bay of Biscay, for the period 2001–2005: A comparison with the past two decades. *Oceanogr. Bay Biscay* **72**, 167–177.

Frank, K. T., Petrie, B. and Shackell, N. L. (2007). The ups and downs of trophic control in continental shelf ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* **22**, 236–242.

Fréon, P., Cury, P., Shannon, L. and Roy, C. (2005). Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes: a review. *Bull. Mar. Sci.* **76**, 385–462.

Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: History, meta-analysis and recommendations. *J. Appl. Ichthyol.* **22**, 241–253.

Fry, B. (1988). Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnol. Oceanogr.* **33**, 1182–1190.

Gailhard-Rocher, I., Huret, M., Lazure, P., Vandermeirsch, F., Gatti, J., Garreau, P. and Gohin, F. (2012). Identification de «paysages hydrologiques» dans les eaux marines sous juridiction française (France métropolitaine).

Gamboa-Delgado, J., Rojas-Casas, M. G., Nieto-López, M. G. and Cruz-Suárez, L. E. (2013). Simultaneous estimation of the nutritional contribution of fish meal, soy protein isolate and corn gluten to the growth of Pacific white shrimp (Litopenaeus vannamei) using dual stable isotope analysis. *Aquaculture* **380-383**, 33–40.

Gamito, R., Teixeira, C. M., Costa, M. J. and Cabral, H. N. (2015). Are regional fisheries' catches changing with climate? *Fish. Res.* **161**, 207–216.

Ganias, K. (2009). Linking sardine spawning dynamics to environmental variability. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **84**, 402–408.

Ganias, K., Somarakis, S., Machias, A. and Theodorou, A. J. (2003). Evaluation of spawning frequency in a Mediterranean sardine population (Sardina pilchardus sardina). *Mar. Biol.* **142**, 1169–1179.

Ganias, K., Somarakis, S., Koutsikopoulos, C. and Machias, A. (2007). Factors affecting the spawning period of sardine in two highly oligotrophic Seas. *Mar. Biol.* **151**, 1559–1569.

Ganias, K., Somarakis, S. and Nunes, C. (2015). Chapter 3: Reproductive potential. In *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*, pp. 79–121.

Gannes, L. Z., O'Brien, D. M. and del Rio, C. M. (1997). Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology* **78**, 1271–1276.

Garrido, S. and Van Der Lingen, C. D. (2015). Chapter 4: Feeding biology and ecology. In *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*, pp. 122–190. Greece.

Garrido, S., Mar\ccalo, A., Zwolinski, J. and Van der Lingen, C. D. (2007). Laboratory investigations on the effect of prey size and concentration on the feeding behaviour of *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **330**, 189–199.

Garrido, S., Ben-Hamadou, R., Oliveira, P. B., Cunha, M. E., Chícharo, M. A. and Van Der Lingen, C. D. (2008a). Diet and feeding intensity of sardine Sardina pilchardus: Correlation with satellite-derived chlorophyll data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **354**, 245–256.

Garrido, S., Rosa, R., Ben-Hamadou, R., Cunha, M. E., Chícharo, M. A. and Van Der Lingen, C. D. (2008b). Spatio-temporal variability in fatty acid trophic biomarkers in stomach contents and muscle of Iberian sardine (Sardina pilchardus) and its relationship with spawning. *Mar. Biol.* **154**, 1053–1065.

Gaston, T. F. and Suthers, I. M. (2004). Spatial variation in δ13C and δ15N of liver, muscle and bone in a rocky reef planktivorous fish: The relative contribution of sewage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **304**, 17–33.

Gaudy, R. (1984). Biological Cycle of Centropages typicus in the North-Western Mediterranean Neritic Waters. *Crustac. Suppl.* 200–213.

Gaye-Siessegger, J., Focken, U., Abel, H.-J. and Becker, K. (2003). Feeding level and diet quality influence trophic shift of C and N isotopes in Nile Tilapia (Oreochromis niloticus (L.)). *Isotopes Environ. Health Stud.* **39**, 125–134.

Gaye-Siessegger, J., Focken, U., Abel, H. and Becker, K. (2004). Dietary lipid content influences the activity of lipogenic enzymes in the liver and on whole body δ13C values of nile tilapia, Oreochromis niloticus (L.). *Isotopes Environ. Health Stud.* **40**, 181–190.

Genner, M. J., Halliday, N. C., Simpson, S. D., Southward, A. J., Hawkins, S. J. and Sims, D. W. (2010). Temperature-driven phenological changes within a marine larval fish assemblage. *J. Plankton Res.* **32**, 699–708.

Gérard, C., Trancart, T., Amilhat, E., Faliex, E., Virag, L., Feunten, E. and Acou, A. (2013). Influence of introduced vs. native parasites on the body condition of migrant silver eels. *Parasites* **20**,.

Gérard, C., Verrez-Bagnis, V., Jérôme, M. and Lasne, E. (2015). Petromyzon marinus (Petromyzontidae), an unusual host for helminth parasites in western Europe. *Dis. Aquat. Organ.* **113**, 263–267.

Giannoulaki, M., Schismenou, E., Pyrounaki, M. M. and Tsagarakis, K. (2015). Chapter 5: Habitat characterization and migrations. In *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*, pp. 190–241. Greece.

Gibson, D. I. and Bray, R. A. (1986). *The Hemiuridae Digenea of Fishes from the North-East Atlantic : Bulletin of the British Museum of Natural History*.

Glippa, O., Souissi, S., Denis, L. and Lesourd, S. (2011). Calanoid copepod resting egg abundance and hatching success in the sediment of the Seine estuary (France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **92**, 255–262.

Goberville, E., Beaugrand, G. and Edwards, M. (2014). Synchronous response of marine plankton ecosystems to climate in the Northeast Atlantic and the North Sea. *J. Mar. Syst.* **129**, 189–202.

Goetz, S., Santos, M. B., Vingada, J., Costas, D. C., Villanueva, A. G. and Pierce, G. J. (2015). Do pingers cause stress in fish? An experimental tank study with European sardine, Sardina pilchardus (Walbaum, 1792) (Actinopterygii, Clupeidae), exposed to a 70 kHz dolphin pinger. *Hydrobiologia* **749**, 83–96.

Goikoetxea, N., Borja, Á., Fontán, A., González, M. and Valencia, V. (2009). Trends and anomalies in sea-surface temperature, observed over the last 60 years, within the southeastern Bay of Biscay. *100 Years Res. Bay Biscay XI Int. Symp. Oceanogr. Bay Biscay* **29**, 1060–1069.

Goñi, N. (2014). Habitat et écologie trophique du germon (Thunnus alalunga) dans l'Atlantique Nord-Est : variabilité, implications sur la dynamique de la population.

González, L. (1998). The life cycle of Hysterothylacium aduncum (Nematoda: Anisakidae) in Chilean marine farms. *Aquaculture* **162**, 173–186.

Gonzalez, H. E. and Smetacek, V. (1994). The possible role of the cyclopoid copepod Oithona in retarding vertical flux of zooplankton faecal material. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Oldendorf* **113**, 233–246.

González, M., Fontán, A., Esnaola, G. and Collins, M. (2013). Abrupt changes, multidecadal variability and long-term trends in sea surface temperature and sea level datasets within the southeastern Bay of Biscay. *XII Int. Symp. Oceanogr. Bay Biscay* **109–110, Supplement**, S144–S152.

Gonzalez-Gil, R., Gonzalez Taboada, F., Hoeffer, J. and Anadon, R. (2015). Winter mixing and coastal upwelling drive long-term changes in zooplankton in the Bay of Biscay (1993-2010). *J. Plankton Res.* **37**, 337–351.

Goutte, A., Cherel, Y., Churlaud, C., Ponthus, J.-P., Massé, G. and Bustamante, P. (2015). Trace elements in Antarctic fish species and the influence of foraging habitats and dietary habits on mercury levels. *Sci. Total Environ.* **538**, 743–749.

Graeve, M., Hagen, W. and Kattner, G. (1994). Herbivorous or omnivorous? On the significance of lipid compositions as trophic markers in Antarctic copepods. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* **41**, 915–924.

Gray, J. S. (2002). Biomagnification in marine systems: The perspective of an ecologist. *Mar. Pollut. Bull.* **45**, 46–52.

Gregori, M., Aznar, F. J., Abollo, E., Roura, A., González, A. F. and Pascual, S. (2013). Nyctiphanes couchii as intermediate host for Rhadinorhynchus sp. (Acanthocephala, Echinorhynchidae) from NW Iberian Peninsula waters. *Dis. Aquat. Organ.* **105**, 9–20.

Guégan, J. F., Renaud, F. and Thomas, F. (2007). *Ecologie et évolution des systèmes parasités*. de Boeck.

Guénette, S. and Gascuel, D. (2012). Shifting baselines in European fisheries: The case of the Celtic Sea and Bay of Biscay. *Spec. Issue Fish. Policy Reform EU* **70**, 10–21.

Guillaume, J., Pourinet, L. and Letg-Nantes Géolittomer (2012). Atlas permanent de la mer et du Littoral, fascicule n°6: Le Golfe de Gascogne. 1–48.

Guillemot, N., Chabanet, P., Kulbicki, M., Vigliola, L., Léopold, M., Jollit, I. and Le Pape, O. (2014). Effects of fishing on fish assemblages in a coral reef ecosystem: From functional response to potential indicators. *Ecol. Indic.* **43**, 227–235.

Guisande, C., Cabanas, J. M., Vergara, A. R. and Riveiro, I. (2001). Effect of climate on recruitment success of Atlantic Iberian sardine Sardina pilchardus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **223**, 243–250.

Gushchin, A. V. and Corten, A. (2015). Feeding of pelagic fish in waters of Mauritania: 1. European anchovy Engraulis encrasicolus, European sardine Sardina pilchardus, round sardinella Sardinella aurita, and flat sardinella S. maderensis. *J. Ichthyol.* **55**, 77–85.

Hagen, W. and Auel, H. (2001). Seasonal adaptations and the role of lipids in oceanic zooplankton. *Zoology* 313–326.

Hall, T. A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98 NT. *Nucleic Acids Symp.* **41**, 95–98.

Harris, R. (2000). *ICES Zooplankton Methodology Manual*. (ed. Huntley, R. H. W. L. R. S.) London: Academic Press.

Harris, V., Olhede, S. C. and Edwards, M. (2015). Multidecadal spatial reorganisation of plankton communities in the North East Atlantic. *J. Mar. Syst.* **142**, 16–24.

Hastie, T. J. and Pregibon, D. (1992). Generalized Linear Models. In *Statistical Models*, pp. 195–247. Wadsworth and Brooks/Cole: Pacific Grove, CA, USA.

Hatcher, M. J., Dick, J. T. A. and Dunn, A. M. (2012). Diverse effects of parasites in ecosystems: Linking interdependent processes. *Front. Ecol. Environ.* **10**, 186–194.

Hays, G. C. (2003). A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia* **503**, 163–170.

Hays, G. C., Richardson, A. J. and Robinson, C. (2005). Climate change and marine plankton. *Trends Ecol. Evol.* **20**, 337–344.

Hechinger, R. F., Lafferty, K. D., Huspeni, T. C., Brooks, A. J. and Kuris, A. M. (2007). Can parasites indicate free-living diversity? Relationships between the species richness and abundance of larval trematodes with that of local benthos and fishes. *Oecologia* **151**,.

Hechinger, R. F., Lafferty, K. D., Dobson, A. P., Brown, J. H. and Kuris, A. M. (2011). A common scaling rule for abundance, energetics, and production of parasitic and free-living species. *Science* **333**, 445–448.

Hemery, G., D'amico, F., Castege, I., Dupont, B., D'elbee, J., Lalanne, Y. and Mouches, C. (2008). Detecting the impact of oceano-climatic changes on marine ecosystems using a multivariate index: The case of the Bay of Biscay (North Atlantic-European Ocean). *Glob. Change Biol.* **14**, 27–38.

Herbland, A., Delmas, D., Laborde, P., Sautour, B. and Artigas, F. (1998). Phytoplankton spring bloom of the Gironde plume waters in the Bay of Biscay: early phosphorus limitation and food-web consequences. *Oceanol. Acta* **21**, 279–291.

Hernández Fariñas, T., Bacher, C., Soudant, D., Belin, C. and Barillé, L. (2015). Assessing phytoplankton realized niches using a French national phytoplankton monitoring network. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **159**, 15–27.

Hesslein, R., Hallard, K. and Ramlal, P. (1993). Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (coregonus-nasus) in response to a change in diet traced by delta-S-34, delta-C-13 and delta-N-15. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**, 2071–2076.

Hinder, S. L., Gravenor, M. B., Edwards, M., Ostle, C., Bodger, O. G., Lee, P. L. M., Walne, A. W. and Hays, G. C. (2014). Multi-decadal range changes vs. thermal adaptation for north east Atlantic oceanic copepods in the face of climate change. *Glob. Change Biol.* **20**, 140–146.

Hobson, K. A. and Welch, H. E. (1992). Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using δ13C and δ15N analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **84**, 9–18.

Hoegh-Guldberg, O. and Bruno, J. F. (2010). The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science* **328**, 1523–1528.

Holste, L. and Peck, M. (2006). The effects of temperature and salinity on egg production and hatching success of Baltic Acartia tonsa (Copepoda: Calanoida): a laboratory investigation. *Mar. Biol.* **148**, 1061–1070.

Holt, J., Hughes, S., Hopkins, J., Wakelin, S. L., Penny Holliday, N., Dye, S., González-Pola, C., Hjøllo, S. S., Mork, K. A., Nolan, G., et al. (2012). Multi-decadal variability and trends in the temperature of the northwest European continental shelf: A model-data synthesis. *Prog. Oceanogr.* **106**, 96–117.

Hudson, P. J., Dobson, A. P. and Lafferty, K. D. (2006). Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends Ecol. Evol.* **21**, 381–385.

Huntington, H. P., Daniel, R., Hartsig, A., Harun, K., Heiman, M., Meehan, R., Noongwook, G., Pearson, L., Prior-Parks, M., Robards, M., et al. (2015). Vessels, risks, and rules: Planning for safe shipping in Bering Strait. *Mar. Policy* **51**, 119–127.

Huret, M., Garnier, V., Grellier, P., Petitgas, P. and Sourisseau, M. ((submitted for publication)). A full life cycle bioenergetics model of anchovy in the Bay of Biscay calibrated with seasonal information on energy and spatial distribution. *Ecol Model*.

Huret, M., Sourisseau, M., Petitgas, P., Struski, C., Léger, F. and Lazure, P. (2013). A multi-decadal hindcast of a physical–biogeochemical model and derived oceanographic indices in the Bay of Biscay. *XII Int. Symp. Oceanogr. Bay Biscay* **109–110, Supplement**, S77–S94.

Husson, F., Josse, J., Le, S. and Mazet, J. (2010). FactomineR package: Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining.

Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals ? *Am. Nat.* **93**, 145–159.

Hyslop, E. J. and others (1980). Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* **17**, 411–429.

Ianora, A. and Santella, L. (1991). Diapause embryos in the neustonic copepodAnomalocera patersoni. *Mar. Biol.* **108**, 387–394.

ICES (2010b). Report of the Working Group on Anchovy and Sardine (WGANSA). **CM 2010/ACOM:16**, 290.

ICES (2010a). Life-cycle spatial patterns of small pelagic fish in the Northeast Atlantic. *ICES Coop. Res. Rep.* **306**, 290.

ICES (2005). *Report of the Workshop on sardine otolith age reading and biology*. Lisbon, Portugal.

ICES (2007). *Report of the Working Group on Acoutic and Egg Surveys for Sardine and Anchovy in ICES Areas VIII and IX (WGACEGG).*

ICES (2009). *Report of the Workshop on Age reading of European anchov (WKARA)*. Sicily, Italy.

ICES (2013). *Workshop on micro increment daily growth in European Anchovy and Sardine (WKMIAS)*. Mazara del Vallo, Sicily.

Iglésias, P. S. (2014). *Handbook of marine fishes of Europe and adjacent waters (A natural classification based on collection speciments, with DNA barcodes and standardized photographs).* Provisional version.

Iglesias, J. and Fuentes, L. (2014). Culture viability of *Sardina pilchardus*(fish, Teleost): Preliminary results of growth in captivity up to 18 months. *Sci. Mar.* **78**, 371–375.

IPCC Intergovernmental Panel on Climate Change (2007). Climate Change 2007: Synthesis Report-Summary for Policymakers. *Intergov. Panel Clim. Change Fourth Assess. Rep.* 23.

Irigoien, X., Head, R. N., Harris, R. P., Cummings, D., Harbour, D. and Meyer-Harms, B. (2000). Feeding selectivity and egg production of Calanus helgolandicus in the English Channel. *Limnol. Oceanogr.* **45**, 44–54.

Irigoien, X., Fernandes, J. A., Grosjean, P., Denis, K., Albaina, A. and Santos, M. (2009). Spring zooplankton distribution in the Bay of Biscay from 1998 to 2006 in relation with anchovy recruitment. *J. Plankton Res.* **31**, 1–17.

Irigoien, X., Chust, G., Fernandes, J. A., Albaina, A. and Zarauz, L. (2011). Factors determining the distribution and betadiversity of mesozooplankton species in shelf and coastal waters of the Bay of Biscay. *J. Plankton Res.* **33**, 1182–1192.

Ivlev, V. S. and Scott, D. (1961). Experimental ecology of thefeeding of fishes. *Copeia* 234–236.

James, A. G. and Findlay, K. P. (1989). Effect of particle size and concentration on feeding beahaviour, selctivity and rates of food ingestion by the Cape anchovy *Engraulis capensis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **50**, 275–294.

Jari Oksanen, F. G. B., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H. and Wagner, H. (2013). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-10.

Jemaa, S., Dussene, M., Cuvilier, P., Bacha, M. and Amara, R. (2015). Comparasion du régime alimentaire de l'anchois Engraulis encrasicolus et de la sardine Sardina pilchardus en Atlantique et en Méditerranée. *Leban. Sci. J.* **16**, 7–22.

Johnson, B. M., Lepak, J. M. and Wolff, B. A. (2015). Effects of prey assemblage on mercury bioaccumulation in a piscivorous sport fish. *Sci. Total Environ.* **506**, 330–337.

Johnston, K., Ver Hoef, J. M., Krivoruchko, K. and Lucas, N. (2001). *Using ArcGIS Geostatistical Analyst*. Redlands, CA.

Juntunen, T., Vanhatalo, J., Peltonen, H. and Mäntyniemi, S. (2012). Bayesian spatial multispecies modelling to assess pelagic fish stocks from acoustic- and trawl-survey data. *ICES J. Mar. Sci.* **69**, 95–104.

Kadin, M., Österblom, H., Hentati-Sundberg, J. and Olsson, O. (2012). Contrasting effects of food quality and quantity on a marine top predator. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **444**, 239–249.

Kamangar, B. B., Gabillard, J.-C. and Bobe, J. (2006). Insulin-like growth factor-binding protein (IGFBP)-1, -2, -3, -4, -5, and -6 and IGFBP-related protein 1 during rainbow trout postvitellogenesis and oocyte maturation: Molecular characterization, expression profiles, and hormonal regulation. *Endocrinology* **147**, 2399–2410.

Karachle, P. K. and Stergiou, K. I. (2011). Mouth allometry and feeding habits of some Mediterranean fishes. *Acta Ichthyol. Piscat.* **41**, 265–275.

Karachle, P. K. and Stergiou, K. I. (2014). Feeding and ecomorphology of three clupeoids in the North Aegean Sea. *Mediterr. Mar. Sci.* **15**, 9–26.

Karvonen, A., Lundsgaard-Hansen, B., Jokela, J. and Seehausen, O. (2013). Differentiation in parasitism among ecotypes of whitefish segregating along depth gradients. *Oikos* **122**, 122–128.

Katajisto, T., Viitasalo, M. and Koski, M. (1998). Seasonal occurrence and hatching of calanoid eggs in sediments of the northern Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **163**, 133–143.

Kelly, B., Dempson, J. B. and Power, M. (2006). The effects of preservation on fish tissue stable isotope signatures. *J. Fish Biol.* **69**, 1595–1611.

Kennedy, C. R. (1978). The biology, specificity and habitat of the species of Eubothrium (Cestoda: Pseudophyllidea), with reference to their use as biological tags: a review. *J. Fish Biol.* **12**, 393–410.

Kerambrun, P. and Champalbert, G. (1995). Diel variations of gut fluorescence in the pontellid copepod Anomalocera patersoni. *Comp. Biochem. Physiol. A Physiol.* **111**, 237–239.

Kijewska, A., Dzido, J., Shukhgalter, O. and Rokicki, J. (2009). Anisakid Parasites of Fishes Caught on the African Shelf. *J. Parasitol.* **95**, 639–645.

Kitaysky, A. S., Kitaiskaia, E. V., Wingfield, J. C. and Piatt, J. F. (2001). Dietary restriction causes chronic elevation of corticosterone and enhances stress response in red-legged kittiwake chicks. *J. Comp. Physiol. - B Biochem. Syst. Environ. Physiol.* **171**, 701–709.

Klimpel, S. and Rückert, S. (2005). Life cycle strategy of *Hysterothylacium aduncum* to become the most abundant anisakid fish nematode in the North Sea. *Parasitol. Res.* **97**, 141–149.

Køie, M. (1989). On the morphology and life history ofLecithaster gibbosus (Rudolphi, 1802) Lühe, 1901 (Digenea, Hemiuroidea). *Parasitol. Res.* **75**, 361–367.

Koie, M. (1993). Aspects of the life cycle and morphology of Hysterothylacium aduncum (Rudolphi, 1802) (Nematoda, *Ascaridoidea*, Anisakidae). *Can. J. Zool.* **71**, 1289–1296.

Kostadinova, A., Gibson, D. I., Balbuena, J. A., Power, A. M., Montero, F. E., Aydogdu, A. and Raga, J. A. (2004). Redescription of *Aphanurus stoichii* (Monticelli, 1891) and *A. virgula* Looss; 1907 (Digenea:Hemiuridae). *Syst. Parasitol.* 175–184.

Koutsikopoulos, C. and Le Cann, B. (1996). Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. *Sci. Mar.* **60**, 9–19.

Kouwenberg, J. H. M. (1994). Copepod Distribution in relation to seasonal hydrographics and spatial structure in the North-western Mediterranean (Golfe du Lion). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 69–90.

Kovalev, A. V., Mazzocchi, M. G., Kideys, A. E. and Skryabin, V. A. (2006). Neritization of the plankton fauna in the Mediterranean basin.

Labry, C., Herbland, A., Delmas, D., Laborde, P., Lazure, P., Froidefond, J. M., Jegou, A. M. and Sautour, B. (2001). Initiation of winter phytoplankton blooms within the Gironde plume waters in the Bay of Biscay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **212**, 117–130.

Lafferty, K. D. (2013). Parasites in Marine Food Webs. *Bull. Mar. Sci.* **89**, 123–134.

Lafferty, K. D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C. J., De Leo, G., Dobson, A. P., Dunne, J. A., Johnson, P. T. J., Kuris, A. M., Marcogliese, D. J., et al. (2008). Parasites in food webs: the ultimate missing links: Parasites in food webs. *Ecol. Lett.* **11**, 533–546.

Lambert, Y., Yaragina, N. A., Kraus, G., Marteinsdottir, G. and Wright, P. J. (2003). Using environmental and biological indices as proxies for egg and larval production of marine fish. *J Northw Atl Fish Sci* **33**, 159.

Lamiri, V., Sautour, B., Chaalali, A., Dessier, A., Beaugrand, G. and Luczak, C. Climatic forcing incidence on copepods community in coastal zones: a study case of Gironde estuary and Arcachon Bay. *Prep*.

Lassalle, G., Lobry, J., Le Loc'h, F., Bustamante, P., Certain, G., Delmas, D., Dupuy, C., Hily, C., Labry, C., Le Pape, O., et al. (2011). Lower trophic levels and detrital biomass control the Bay of Biscay continental shelf food web: Implications for ecosystem management. *Prog. Oceanogr.* **91**, 561–575.

Lassalle, G., Chouvelon, T., Bustamante, P. and Niquil, N. (2014). An assessment of the trophic structure of the Bay of Biscay continental shelf food web: Comparing estimates derived from an ecosystem model and isotopic data. *Prog. Oceanogr.* **120**, 205–215.

Lavoué, S., Konstantinidis, P. and Chen, W. J. (2014). Progress in Clupeiform Systematics. In *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*, pp. 3–42. Greece: CRC Press.

Layman, C. A., Araujo, M. S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C. M., Harrison, E., Jud, Z. R., Matich, P., Rosenblatt, A. E., Vaudo, J. J., Yeager, L. A., et al. (2012). Applying stable isotopes to examine food-web structure: An overview of analytical tools. *Biol. Rev.* **87**, 545–562.

Lazure, P. and Jegou, A.-M. (1998). 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. *Int. Conf. Oceanogr. Bay Biscay* **21**, 165–177.

Le Boyer, A., Charria, G., Le Cann, B., Lazure, P. and Marié, L. (2013). Circulation on the shelf and the upper slope of the Bay of Biscay. *Cont. Shelf Res.* **55**, 97–107.

Le Cann, B. and Serpette, A. (2009). Intense warm and saline upper ocean inflow in the southern Bay of Biscay in autumn–winter 2006–2007. *100 Years Res. Bay Biscay XI Int. Symp. Oceanogr. Bay Biscay* **29**, 1014–1025.

Le Cren, E. D. (1951). The Length-Weight Relationship and Seasonal Cycle in Gonad Weight and Condition in the Perch (Perca fluviatilis). *J. Anim. Ecol.* **20**, 201–219.

Lee, R. F., Nevenzel, J. C. and Paffenhöfer, G.-A. (1971). Importance of wax esters and other lipids in the marine food chain: Phytoplankton and copepods. *Mar. Biol.* **9**, 99–108.

Lee, R., Hagen, W. and Kattner, G. (2006). Lipid storage in marine zooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **307**, 273–306.

Legendre, L. and Le Fèvre, J. (1991). From Individual Plankton Cells To Pelagic Marine Ecosystems And To Global Biogeochemical Cycles. In *Particle Analysis in Oceanography* (ed. Demers, S.), pp. 261–300. Springer Berlin Heidelberg.

Legendre, P. and Legendre, P. (1998). *Numerical ecology*. Elsevier. Amsterdam.

Legendre, L. and Rassoulzadegan, F. (1995). Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia* **41**, 153–172.

Lindberg, S., Bullock, R., Ebinghaus, R., Engstrom, D., Feng, X., Fitzgerald, W., Pirrone, N., Prestbo, E. and Seigneur, C. (2007). A synthesis of progress and uncertainties in attributing the sources of mercury in deposition. *Ambio* **36**, 19–32.

Lindeman, R. L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. **23**, 399–418.

Lindley, J. A. (1986). Dormant eggs of calanoid copepods in sea-bed sediments of the English Channel and southern North Sea. *J. Plankton Res.* **8**, 399–400.

Lindley, J. A. (1990). Distribution of overwintering calanoid copepod eggs in sea-bed sediments around southern Britain. *Mar. Biol.* **104**, 209–217.

Lluch-Belda, D., Crawford, R. J. M., Kawasaki, T., MacCall, A. D., Parrish, R. H., Schwartzlose, R. A. and Smith, P. E. (1989). World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. *South Afr. J. Mar. Sci.* **8**, 195–205.

Lo, W.-T., Purcell, J. E., Hung, J.-J., Su, H.-M. and Hsu, P.-K. (2008). Enhancement of jellyfish (Aurelia aurita) populations by extensive aquaculture rafts in a coastal lagoon in Taiwan. *Ices J. Mar. Sci.* **65**, 453–461.

Logan, J., Haas, H., Deegan, L. and Gaines, E. (2006). Turnover rates of nitrogen stable isotopes in the salt marsh mummichog, Fundulus heteroclitus, following a laboratory diet switch. *Oecologia* **147**, 391–395.

Lorenzen, C. J. (1967). Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* **12**, 343–346.

Loyer, S., Lampert, L., Menesguen, A., Cann, P. and Labasque, T. (2006). Seasonal evolution of the nutrient pattern on Biscay Bay continental shelf over the years 1999-2000. *Sci. Mar.* **70**, 31–46.

MacAvoy, S. E., Arneson, L. S. and Bassett, E. (2006). Correlation of metabolism with tissue carbon and nitrogen turnover rate in small mammals. *Oecologia* **150**, 190 – 201.

Mackas, D. L., Greve, W., Edwards, M., Chiba, S., Tadokoro, K., Eloire, D., Mazzocchi, M. G., Batten, S., Richardson, A. J., Johnson, C., et al. (2012). Changing zooplankton

seasonality in a changing ocean: Comparing time series of zooplankton phenology. *Prog. Oceanogr*. **97-100**, 31–62.

MacKenzie, K. (2002). Parasites as biological tags in population studies of marine organisms: an update. *Parasitology* **124**, S153–S163.

MacKenzie, K. and Abaunza, P. (1998). Parasites as biological tags for stock discrimination of marine fish: a guide to procedures and methods. *Fish. Res.* **38**, 45–56.

Madigan, D. J., Litvin, S. Y., Popp, B. N., Carlisle, A. B., Farwell, C. J. and Block, B. A. (2012). Tissue Turnover Rates and Isotopic Trophic Discrimination Factors in the Endothermic Teleost, Pacific Bluefin Tuna (Thunnus orientalis). *PLoS ONE* **7**, e49220.

Maechler, P., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M., Hornik, K., Studer, M. and Roudier, P. (2014). Cluster Analysis Extended Rousseeuw et *al*. 79pp.

Marçalo, A., Pousão-Ferreira, P., Mateus, L., Duarte Correia, J. H. and Stratoudakis, Y. (2008). Sardine early survival, physical condition and stress after introduction to captivity. *J. Fish Biol.* **72**, 103–120.

Marçalo, A., Araújo, J., Pousão-Ferreira, P., Pierce, G. J., Stratoudakis, Y. and Erzini, K. (2013). Behavioural responses of sardines Sardina pilchardus to simulated purse-seine capture and slipping. *J. Fish Biol.* **83**, 480–500.

Marcogliese, D. J. (2004). Parasites: Small Players with Crucial Roles in the Ecological Theater. *EcoHealth* **1**, 151–164.

Marcogliese, D. J. (2005). Parasites of the superorganism: Are they indicators of ecosystem health? *Annu. Sci. Meet. Aust. Soc. Parasitol. Free. Esplanade Hotel 2004 Highlights* **35**, 705–716.

Marquis, E., Niquil, N., Delmas, D., Hartmann, H. J., Bonnet, D., Carlotti, F., Herbland, A., Labry, C., Sautour, B., Laborde, P., et al. (2007). Inverse analysis of the planktonic food web dynamics related to phytoplankton bloom development on the continental shelf of the Bay of Biscay, French coast. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **73**, 223–235.

Marquis, E., Niquil, N. and Dupuy, C. (2011). Does the study of microzooplankton community size structure effectively define their dynamics? Investigation in the Bay of Biscay (France). *J. Plankton Res.* **33**, 1104–1118.

Martínez Del Rio, C. and Anderson-Sprecher, R. (2008). Beyond the reaction progress variable: The meaning and significance of isotopic incorporation data. *Oecologia* **156**, 765–772.

Martinez del Rio, C. and Wolf, B. O. (2005). Mass-balance models for animal isotopic ecology. In *Physical and ecological adaptations to feeding in vertebrates (Starck, J.M., Wang, T. Eds)*, Enfield, N.H.; Plymouth: Science ; Plymbridge.

Martinez del Rio, C., Wolf, N., Carleton, S. A. and Gannes, L. Z. (2009). Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biol. Rev.* **84**, 91–111.

Martynova, D. M., Graeve, M. and Bathmann, U. V. (2009). Adaptation strategies of copepods (superfamily Centropagoidea) in the White Sea (66°N). *Polar Biol.* **32**, 133–146.

Marzoug, D., Boutiba, Z., Gibson, D. I., Pérez-del-Olmo, A. and Kostadinova, A. (2012). Descriptions of digeneans from *Sardina pilchardus* (Walbaum) (Clupeidae) off the Algerian coast of the western Mediterranean, with a complete list of its helminth parasites. *Syst. Parasitol.* **81**, 169–186.

Mattiucci, S. and Nascetti, G. (2006). Molecular systematics, phylogeny and ecology of anisakid nematodes of the genus *Anisakis* Dujardin, 1845: an update. *Parasite* **13**, 99–113.

Mattiucci, S. and Nascetti, G. (2008). Chapter 2 Advances and Trends in the Molecular Systematics of Anisakid Nematodes, with Implications for their Evolutionary Ecology and Host—Parasite Co-evolutionary Processes. In *Advances in Parasitology* (ed. D. Rollinson and S.I. Hay, pp. 47–148. Academic Press.

Mattiucci, S., Abaunza, P. and Ramadori, L. (2004). Genetic identification of Anisakis larvae in European hake from Atlantic and Mediterranean waters for stock recognition. *J. Fish Biol.* **65**, 495–510.

Mattiucci, S., Nascetti, G., Dailey, M., Webb, S. C., Barros, N. B., Cianchi, R. and Bullini, L. (2005). Evidence for a new species of Anisakis Dujardin, 1845: morphological description and genetic relationships between congeners (Nematoda: Anisakidae). *Syst. Parasitol.* **61**, 157–171.

Mauchline, J. (1998). The biology of calanoid copepods. *Adv. Mar. Biol.* **33**, Academic Press, 710pp.

Mayzaud, P. and Pakhomov, E. A. (2014). The role of zooplankton communities in carbon recycling in the Ocean: The case of the Southern Ocean. *J. Plankton Res.* **36**, 1543–1556.

McCullagh, P. (1984). Chapter 6: Generalized linear models. *Eur. J. Oper. Res.* **16**, 195–247.

McCutchan, J. H., Lewis, W. M., Kendall, C. and McGrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* **102**, 378–390.

McKinstry, C. A. E., Westgate, A. J. and Koopman, H. N. (2013). Annual variation in the nutritional value of stage V Calanus finmarchicus: Implications for right whales and other copepod predators. *Endanger. Species Res.* **20**, 195–204.

Meneses, I. (2003). Estimação de factores que Condicionam a Variabilidade do Recrutamento de Peixes na Costa Atlântica da Península Ibérica.

Merino, G., Barange, M. and Mullon, C. (2014). Chapter 7: Role of Anchovies and Sardines as reduction fisheries in the world fish meal production. In *Biology and Ecology of Sardines and Anchovies*, pp. 285–334. Konstantinos Ganias.

Michaud, J. and Taggart, C. T. (2007). Lipid and gross energy content of North Atlantic right whale food, Calanus finmarchicus, in the Bay of Fundy. *Endanger. Species Res.* **3**, 77–94.

Michener, R. H. and Kaufman, L. (2008). Stable Isotope Ratios as Tracers in Marine Food Webs: An Update. In *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science: Second Edition*, pp. 238–282.

Millán, M. (1999). Reproductive characteristics and condition status of anchovy Engraulis encrasicolus L. from the Bay of Cadiz (SW Spain). *Fish. Res.* **41**, 73–86.

Minagawa, M. and Wada, E. (1984). Stepwise enrichment of 15N along food chains: Further evidence and the relation between δ15N and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta* **48**, 1135–1140.

Miranda, A., Cal, M. R. and Iglesias, J. (1990). Effetc of temperature on the development of eggs and larvae of sardine <i>Sardina pilchardus <i>Walbaum in captivity. *J Exp Mar Biol Ecol* **140**, 69–77.

Monperrus, M., Tessier, E., Amouroux, D., Leynaert, A., Huonnic, P. and Donard, O. F. X. (2007). Mercury methylation, demethylation and reduction rates in coastal and marine surface waters of the Mediterranean Sea. *Mar. Chem.* **107**, 49–63.

Monteiro, L. R., Costa, V., Furness, R. W. and Santos, R. S. (1996). Mercury concentrations in prey fish indicate enhanced bioaccumulation in mesopelagic environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **141**, 21–25.

Montoya, J. P. (2008). Natural Abundance of 15N in Marine Planktonic Ecosystems. In *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science: Second Edition*, pp. 176–201.

Morello, E. B. and Arneri, E. (2009). *Anchovy and sardine in the adriatic sea-an ecological review*.

Morote, E., Pilar Olivar, M., Villate, F. and Uriarte, I. (2010). A comparison of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) larvae feeding in the Northwest Mediterranean: influence of prey availability and ontogeny. *ICES J. Mar. Sci.* **67**, 897–908.

Mosquera, J., Gomez-Gesteira, M. and Perez-Villar, V. (2000). Using parasites as biological tags of fish populations: A dynamical model. *Bull. Math. Biol.* **62**, 87–99.

Mosquera, J., de Castro, M. and G& x 000 F 3 mez-Gesteira, M. (2003). Parasites as biological tags of fish populations: Advantages and limitations. *Comments® Theor. Biol.* **8**, 69–91.

Motos, L. (1996). Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus* L.). *Sci. Mar.* **60**, 195–207.

Moyano, M., Garrido, S., Teodósio, M. A. and Peck, M. A. (2014). Standard metabolism and growth dynamics of laboratory-reared larvae of Sardina pilchardus. *J. Fish Biol.* **84**, 1247–1255.

Müllner, D. (2015). Package "fastcluster."

Munuera Fernández, I. and González-Quirós, R. (2006). Analysis of feeding of Sardina pilchardus (Walbaum, 1792) larval stages in the central Cantabrian Sea. *Sci. Mar.* **70**, 131–139.

Mustać, B. and Sinovčić, G. (2010). Reproduction, length-weight relationship and condition of sardine, Sardina pilchardus (Walbaum, 1792), in the eastern Middle Adriatic Sea (Croatia). *Period. Biol.* **112**, 133–138.

Namba, T., Tanabe, K. and Maeda, N. (2008). Omnivory and stability of food webs. *Curr. Food-Web Theory* **5**, 73–85.

Nash, R. D. M., Valencia, A. H. and Geffen, A. J. (2006). The origin of Fulton's condition factor - Setting the record straight. *Fisheries* **31**, 236–238.

Nelson, J. S. (2006). *Fishes of the World.* 4th ed. Hoboken (New Jersey, USA): John Wiley & Sons.

Nesbo, C. L., Rueness, E. K., Iversen, S. A., Skagen, D. W. and Jakobsen, K. S. (2000). Phylogeography and population history of Atlantic mackerel (Scomber scombrus L.): A genealogical approach reveals genetic structuring among the eastern Atlantic stocks. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **267**, 281–292.

Newsome, S. D., Del Rio, C. M., Bearhop, S. and Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.* **5**, 429–436.

Nicolas, D., Chaalali, A., Drouineau, H., Lobry, J., Uriarte, A., Borja, A. and Boët, P. (2011). Impact of global warming on European tidal estuaries: some evidence of northward migration of estuarine fish species. *Reg. Environ. Change* **11**, 639–649.

Niehoff, B., Kreibich, T., Saborowski, R. and Hagen, W. (2015). Feeding history can influence physiological responses of copepods: an experimental study comparing different cohorts of Temora longicornis from the Southern North Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **469**, 143–149.

Nieuwenhuizen, N. E. and Lopata, A. L. (2013). Anisakis – A food-borne parasite that triggers allergic host defences. *Int. J. Parasitol.* **43**, 1047–1057.

Nikolioudakis, N., Palomera, I., Machias, A. and Somarakis, S. (2011). Diel feeding intensity and daily ration of the sardine *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **437**, 215–228.

Nikolioudakis, N., Isari, S., Pitta, P. and Somarakis, S. (2012). Diet of sardine *Sardina pilchardus*: An'end-to-end'field study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **453**, 173.

Nikolioudakis, N., Isari, S. and Somarakis, S. (2014). Trophodynamics of anchovy in a non-upwelling system: Direct comparison with sardine. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **500**, 215–229.

Nunes, C., Silva, A., Soares, E. and Ganias, K. (2011). The Use of Hepatic and Somatic Indices and Histological Information to Characterize the Reproductive Dynamics of Atlantic Sardine *Sardina pilchardus* from the Portuguese Coast. *Mar. Coast. Fish.* **3**, 127–144.

Obaidat, M. M., Massadeh, A. M., Al-Athamneh, A. M. and Jaradat, Q. M. (2015). Heavy metals in fish from the Red Sea, Arabian Sea, and Indian Ocean: effect of origin, fish species and size and correlation among the metals. *Environ. Monit. Assess.* **187**,.

Olmedo, M., Iglesias, J., Peleteiro, J., Forés, R. and Miranda, A. (1990). Acclimatization and induced spawning of sardine <i>Sardina pilchardus<i> Walbaum in captivity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **140**, 61–67.

OSPAR Commission (2000). *Quality Status Report 2000 Region IV Bay of Biscay and Iberian Coast*. London.

Österblom, H., Olsson, O., Blenckner, T. and Furness, R. W. (2008). Junk-food in marine ecosystems. *Oikos* **117**, 967–977.

Özden, Ö. (2013). Monitoring programme on toxic metal in bluefish (Pomatomus saltatrix), anchovy (Engraulis encrasicolus) and sardine (Sardina pilchardus) from Istanbul, Turkey: Levels and estimated weekly intake. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* **90**, 542–551.

Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R. and Kitchell, J. F. (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* **14**, 483–488.

Palomera, I., Olivar, M. P., Salat, J., Sabatés, A., Coll, M., García, A. and Morales-Nin, B. (2007). Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review. *Prog. Oceanogr.* **74**, 377–396.

Papiol, V., Cartes, J. E., Fanelli, E. and Rumolo, P. (2013). Food web structure and seasonality of slope megafauna in the NW Mediterranean elucidated by stable isotopes: Relationship with available food sources. *J. Sea Res.* **77**, 53–69.

Parnell, A. and Jackson, A. (2013). Stable Isotope Analysis in R - Package "siar." 34pp.

Parrish, R. H., Nelson, C. S. and Bakun, A. (1981). Transport Mechanisms and Reproductive Success of Fishes in the California Current. *Biol. Oceanogr.* **1**, 175–203.

Parrish, R. H., Serra, R. and Grant, W. S. (1989). The monotupic sardines, *Sardina* and *Sardinops*: their taxonomy, distribution, stock structure, and zoogeography. *Can J Fish Aquat Sci* **46**, 2019–2036.

Pasquaud, S., Béguer, M., Larsen, M. H., Chaalali, A., Cabral, H. and Lobry, J. (2012). Increase of marine juvenile fish abundances in the middle Gironde estuary related to warmer and more saline waters, due to global changes. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*

Peleteiro, B., Marçalo, A., Olmedo, M., Pousao-Ferreira, P., Garrido, S. and Stratoudakis, Y. (2004). Sardinie tagging off the Iberian Peninsula: laboratory experiments and operations at sea. *ICES ASC CM 2004Q20*.

Peragón, J., Barroso, J. B., García-Salguero, L., De La Higuera, M. and Lupiáñez, J. A. (2001). Growth, protein-turnover rates and nucleic-acid concentrations in the white muscle of rainbow trout during development. *Int. J. Biochem. Cell Biol.* **33**, 1227–1238.

Pereira, M. E., Abreu, S., Pato, P., Coelho, J. P., Azeiteiro, U. M., Pardal, M. A. and Duarte, A. C. (2007). Seasonal mercury concentrations in plankton-net material from a contaminated coastal lagoon (Ria de Aveiro, Portugal). *Fresenius Environ. Bull.* **16**, 1442–1450.

Pérez, N., Figueiredo, I. and Macewicz, J. (1992). The spawing frequency of sardine, Sardina pilchardus (Walb.), off the Atlantic Iberian coast. *Bul Inst Esp Ocean.* **8**, 175–189.

Perkins, M. J., McDonald, R. A., van Veen, F. J. F., Kelly, S. D., Rees, G. and Bearhop, S. (2014). Application of Nitrogen and Carbon Stable Isotopes (delta N-15 and delta C-13) to Quantify Food Chain Length and Trophic Structure. *Plos One* **9**, e93281.

Perry, R. I., Batchelder, H. P., Mackas, D. L., Chiba, S., Durbin, E., Greve, W. and Verheye, H. M. (2004). Identifying global synchronies in marine zooplankton populations: Issues and opportunities. *ICES J. Mar. Sci.* **61**, 445–456.

Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R. and Reynolds, J. D. (2005). Climate change and distribution shifts in marine fishes. *science* **308**, 1912–1915.

Peterson, B. J. and Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst. Vol 18* 293–320.

Pethybridge, H., Bodin, N., Arsenault-Pernet, E.-J., Bourdeix, J.-H., Brisset, B., Bigot, J.-L., Roos, D. and Peter, M. (2014). Temporal and inter-specific variations in forage fish feeding conditions in the NW Mediterranean: Lipid content and fatty acid compositional changes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **512**, 39–54.

Petitgas, P., Goarant, A., Massé, J. and Bourriau, P. (2009). Combining acoustic and CUFES data for the quality control of fish-stock survey estimates. *ICES J. Mar. Sci.* **66**, 1384–1390.

Petitgas, P., Alheit, J., Beare, D., Bernal, M., Casini, M., Clarke, M., Cotano, U., Dickey-Collas, M., Dransfeld, L., Harma, C., et al. (2010). *Life-cycle spatial patterns of small pelagic fish in the Northeast Atlantic*. Alheit J.: International Council for the Exploration of the Sea Research Report 306.

Petitgas, P., Doray, M., Massé, J. and Grellier, P. (2011). Spatially explicit estimation of fish length histograms, with application to anchovy habitats in the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **68**, 2086–2095.

Petitgas, P., Rijnsdorp, A. D., Dickey-Collas, M., Engelhard, G. H., Peck, M. A., Pinnegar, J. K., Drinkwater, K., Huret, M. and Nash, R. D. M. (2013). Impacts of climate change on the complex life cycles of fish. *Fish. Oceanogr.* **22**, 121–139.

Petter, A. J., Cabaret, J. and Tcheprakoff, R. (1995). Ascaridoid nematodes of teleostean fishes from the eastern north Atlantic and seas of the north of Europe. *Parasite* **2**, 217–230.

Phillips, D. L. (2001). Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: A critique. *Oecologia* **127**, 166–170.

Pinnegar, J. K. and Polunin, N. V. C. (1999). Differential fractionation of delta C-13 and delta N-15 among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Funct. Ecol.* **13**, 225–231.

Piras, M. C., Tedde, T., Garippa, G., Virgilio, S., Sanna, D., Farjallah, S. and Merella, P. (2014). Molecular and epidemiological data on Anisakis spp. (Nematoda: Anisakidae) in commercial fish caught off northern Sardinia (western Mediterranean Sea). *Vet. Parasitol.* **203**, 237–240.

Planque, B., Bellier, E., Jégou, A. M., Lazure, P. and Puillat, I. (2003). Large scale hydroclimatic variability in the Bay of Biscay. The 1990s in the context of interdecadal changes. *ICES Mar. Sci. Symp.* **219**, 61–70.

Planque, B., Lazure, P. and Jégou, A.-M. (2004). Detecting hydrological landscapes over the Bay of Biscay continental shelf in spring. *Clim. Res.* **28**, 41–52.

Planque, B., Loots, C., Petitgas, P., Lindstrøm, U. and Vaz, S. (2011). Understanding what controls the spatial distribution of fish populations using a multi-model approach. *Fish. Oceanogr.* **20**, 1–17.

Plounevez, S. and Champalbert, G. (1999). Feeding behaviour and trophic environment of Engraulis encrasicolus (L.) in the Bay of Biscay. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **49**, 177–191.

Plounevez, S. and Champalbert, G. (2000). Diet, feeding behaviour and trophic activity of the anchovy (Engraulis encrasicolus L.) in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). *Oceanol. Acta* **23**, 175–192.

Polis, G. A., Sears, A. L. ., Huxel, G. R., Strong, D. R. and Maron, J. (2000). When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends Ecol. Evol.* **15**, 473–475.

Politikos, D. V., Huret, M. and Petitgas, P. (2015). A coupled movement and bioenergetics model to explore the spawning migration of anchovy in the Bay of Biscay. *Ecol. Model.* **313**, 212–222.

Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology* **83**, 703 – 718.

Poste, A. E., Muir, D. C. G., Mbabazi, D. and Hecky, R. E. (2012). Food web structure and mercury trophodynamics in two contrasting embayments in northern Lake Victoria. *J. Gt. Lakes Res.* **38**, 699–707.

Poulet, S. A., Laabir, M. and Chaudron, Y. (1996). Characteristic features of zooplankton in the Bay of Biscay. *Sci. Mar.* **60**, 79–95.

Poulin, R., Blanar, C. A., Thieltges, D. W. and Marcogliese, D. J. (2011). The biogeography of parasitism in sticklebacks: distance, habitat differences and the similarity in parasite occurrence and abundance. *Ecography* **34**, 540–551.

Poulin, R., Krasnov, B. R., Pilosof, S. and Thieltges, D. W. (2013). Phylogeny determines the role of helminth parasites in intertidal food webs. *J. Anim. Ecol.* **82**, 1265–1275.

Power, M. E. (1992). Top-Down and Bottom-Up Forces in Food Webs: Do Plants Have Primacy. *Ecology* **73**, 733.

Power, M. E., Tilman, D., Estes, J., Menge, B., Bond, W., Mills, L. S., Castilla, J. C., Lubchenco, J. and Paine, R. T. (1996). Challenges in the quest for keystones. *BioScience* **46**, 609–620.

Prasad, A. (1991). Discovery of human zinc deficiency and studies in an experimental human model. *Am. J. Clin. Nutr.* **53**, 403–412.

Puillat, I., Lazure, P., Jégou, A., Planque, B. and Lampert, L. (2003). Mesoscale, interannual, and Seasonal hydrological variability over the French continental shelf of the Bay of Biscay during the 1990s. *ICES Mar. Sci. Symp.* **219**, 333–336.

Puillat, I., Lazure, P., Jégou, A. ., Lampert, L. and Miller, P. . (2004). Hydrographical variability on the French continental shelf in the Bay of Biscay, during the 1990s. *Cont. Shelf Res.* **24**, 1143–1163.

Pulliam, H. R. (1974). On the Theory of Optimal Diets. *Am. Nat.* **108**, 59–74.

Purcell, J. E., Breitburg, D. L., Decker, M. B., Graham, W. M., Youngbluth, M. J. and Raskoff, K. A. (2001). Pelagic cnidarians and ctenophores in low dissolved oxygen environments: A review. In *Coastal and Estuarine Sciences, Vol 58: Coastal Hypoxia: Consequences for Living Resources and Ecosystems* (ed. Rabalais, N. N.), pp. 77–100.

Pusch, C., Schiel, S., Mizdalski, E. and von Westernhagen, H. (2004). Feeding of three myctophid species at Great Meteor Seamount (NE Atlantic). *Arch. Fish. Mar. Res.* **51**, 251–271.

Raab, K., Nagelkerke, L. A. J., Boerée, C., Rijnsdorp, A. D., Temming, A. and Dickey-Collas, M. (2011). Anchovy *Engraulis encrasicolus* diet in the North and Baltic Seas. *J. Sea Res.* **65**, 131–140.

Raab, K., Nagelkerke, L. A. J., Boerée, C., Rijnsdorp, A. D., Temming, A. and Dickey-Collas, M. (2012). Dietary overlap between the potential competitors herring, sprat and anchovy in the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **470**, 101–111.

Raven, J. A., Johnston, A. M., Newman, J. R. and Scrimgeour, C. M. (1994). Inorganic carbon acquisition by aquatic photolithotrophs of the Dighty Burn, Angus, UK: Uses and limitations of natural abundance measurements of carbon isotopes. *New Phytol.* **127**, 271–286.

R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. *R Found. Stat. Comput. Vienna Austria*.

Reichenbach-Klinke, H.-H. (1958). Les parasites de la sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) et de l'anchois (*Engraulis encrasicolus* Rond.). *Comm. Int. Explor. Sci. En Mer Mediterranée* 351–353.

Rello, F. J., Adroher, F. J., Benítez, R. and Valero, A. (2009). The fishing area as a possible indicator of the infection by anisakids in anchovies (*Engraulis encrasicolus*) from southwestern Europe. *Int. J. Food Microbiol.* **129**, 277–281.

Ribera d'Alcalà, M., Conversano, F., Corato, F., Licandro, P., Mangoni, O., Marino, D., Mazzacchi, M. G., Modigh, M., Montresor, M., Nardella, M., et al. (2004). Seasonal patterns in plankton communities in a pluriannual time series at a coastal Mediterranean site (Gulf of Naples): an attempt to discern recurrences and trends. *Sci. Mar.* **68**, 65–83.

Richardson, A. J. (2008). In hot water: zooplankton and climate change. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **65**, 279–295.

Richardson, A. J., Walne, A. W., John, A. W. G., Jonas, T. D., Lindley, J. A., Sims, D. W., Stevens, D. and Witt, M. (2006). Using continuous plankton recorder data. *Prog. Oceanogr.* **68**, 27–74.

Robbins, C. T., Felicetti, L. A. and Florin, S. T. (2010). The impact of protein quality on stable nitrogen isotope ratio discrimination and assimilated diet estimation. *Oecologia* **162**, 571–9.

Rochet, M.-J. (2000). A comparative approach to life-history strategies and tactics among four orders of teleost fish. *ICES J. Mar. Sci.* **57**, 228–239.

ROE, J. (1981). The spawning energetics of female northern anchovy, Engraulis mordax. *Fish. Bull.* **79**,.

Romano, G., Ianora, A. and Miralto, A. (1996). Respiratory physiology in summer diapause embryos of the neustonic copepod Anomalocera patersoni. *Mar. Biol.* **127**, 229–234.

Rose, M. (1933). *Faune de France - Copépodes Pélagiques*.

Rosen, D. A. S. and Trites, A. W. (2000). Pollock and the decline of Steller sea lions: Testing the junk-food hypothesis. *Can. J. Zool.* **78**, 1243–1250.

Rossi, S., Sabatés, A., Latasa, M. and Reyes, E. (2006). Lipid biomarkers and trophic linkages between phytoplankton, zooplankton and anchovy (Engraulis encrasicolus) larvae in the NW Mediterranean. *J. Plankton Res.* **28**, 551–562.

Roth, J. D. and Hobson, K. A. (2000). Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissue of captive red fox: implications for dietary reconstruction. *Can. J. Zool.-Rev. Can. Zool.* **78**, 848–852.

Rubio, A., Fontán, A., Lazure, P., González, M., Valencia, V., Ferrer, L., Mader, J. and Hernández, C. (2013). Seasonal to tidal variability of currents and temperature in waters of the continental slope, southeastern Bay of Biscay. *XII Int. Symp. Oceanogr. Bay Biscay* **109–110, Supplement**, S121–S133.

Ruttenberg, K. C. (2003). The global phosphorus cycle. In *Treatise on geochemistry*, pp. 585–643. Schlesinger, W. H.

Sakshaug, E., Johnsen, G. H. and Kovacs, K. M. (2009). *Ecosystem Barents Sea*. Tapir Academic Press.

Sargent, J. R., Gatten, R. R. and Henderson, R. J. (1981). Lipid biochemistry of zooplankton from high latitudes. *Océanis* 623–632.

Sautour, B. and Castel, J. (1993). Distribution of zooplankton populations in Marennes-Oléron Bay (France), structure and grazing impact of copepod communities. *Oceanol. Acta* **16**, 279–290.

Sautour, B., Artigas, L. F., Delmas, D., Herbland, A. and Laborde, P. (2000). Grazing impact of micro- and mesozooplankton during a spring situation in coastal waters off the Gironde estuary. *J. Plankton Res.* **22**, 531–552.

Scharf, F. S., Buckel, J. A., Juanes, F. and Conover, D. O. (1998). Predation by juvenile piscivorous bluefish (Pomatomus saltatrix): The influence of prey to predator size ratio and prey type on predator capture success and prey profitability. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**, 1695–1703.

Schwarcz, H. P. (1991). Some theoretical aspects of isotope paleodiet studies. *J. Archaeol. Sci.* **18**, 261–275.

Seuront, L. and Lagadeuc, Y. (2001). Multiscale patchiness of the calanoid copepod Temora longicornis in a turbulent coastal sea. *J. Plankton Res.* **23**, 1137–1145.

Sever, T. M., Bayhan, B. and Taskavak, E. (2005). A preliminary study on the feeding regime of European pilchard (Sardina pilchardus Walbaum 1792) in Izmir Bay, Turkey, Eastern Aegean Sea. *NAGA WorldFish Cent. Q.* **28**, 41–48.

Shamsi, S., Gasser, R. and Beveridge, I. (2013). Description and genetic characterisation of Hysterothylacium (Nematoda: Raphidascarididae) larvae parasitic in Australian marine fishes. *Parasitol. Int.* **62**, 320–328.

Shoji, A., Owen, E., Bolton, M., Dean, B., Kirk, H., Fayet, A., Boyle, D., Freeman, R., Perrins, C., Aris-Brosou, S., et al. (2014). Flexible foraging strategies in a diving seabird with high flight cost. *Mar. Biol.* **161**, 2121–2129.

Shukhgalter, O. (2002). Ecological and faunistic analysis of *Sardina pilchardus* Walb. 1792 and *Engraulis encrasicolus* L. 1758 parasitofauna along the Northwest African coast. *Fish. Biol. Res. AtlantNIRO 2000-2001* **1**, 126–133.

Sieburth, J. M., Smetacek, V. and Lenz, J. (1978). Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* **23**, 1256–1263.

Silva, A., Carrera, P., Massé, J., Uriarte, A., Santos, M. B., Oliveira, P. B., Soares, E., Porteiro, C. and Stratoudakis, Y. (2008). Geographic variability of sardine growth across the northeastern Atlantic and the Mediterranean Sea. *Fish. Res.* **90**, 56–69.

Silva, L., Faria, A. M., Teodósio, M. A. and Garrido, S. (2014). Ontogeny of swimming behaviour in sardine Sardina pilchardus larvae and effect of larval nutritional condition on critical speed. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **504**, 287–300.

Silva, A. V., Meneses, I. and Silva, A. (2015). Predicting the age of sardine juveniles (Sardina pilchardus) from otolith and fish morphometric characteristics. *Sci. Mar.* **79**, 35–42.

Smythe-Wright, D., Daniel, A., Boswell, S., Purcell, D., Hartman, M., Hartman, S. and Hydes, D. (2014). Phytoplankton and pigment studies in the Bay of Biscay and English Channel. *Oceanogr. Bay Biscay* **106**, 76–86.

Soerensen, A. L., Sunderland, E. M., Holmes, C. D., Jacob, D. J., Yantosca, R. M., Skov, H., Christensen, J. H., Strode, S. A. and Mason, R. P. (2010). An improved global model for air-sea exchange of mercury: High concentrations over the North Atlantic. *Environ. Sci. Technol.* **44**, 8574–8580.

Somarakis, S., Schismenou, E., Siapatis, A., Giannoulaki, M., Kallianiotis, A. and Machias, A. (2012). High variability in the Daily Egg Production Method parameters of an eastern Mediterranean anchovy stock: Influence of environmental factors, fish condition and population density. *Egg Prod. Methods Mar. Fish.* **117–118**, 12–21.

Somavilla, R., González-Pola, C., Lavín, A. and Rodriguez, C. (2013). Temperature and salinity variability in the south-eastern corner of the Bay of Biscay (NE Atlantic). *XII Int. Symp. Oceanogr. Bay Biscay* **109–110, Supplement**, S105–S120.

Somero, G. N. (2010). The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine "winners" and "losers." *J. Exp. Biol.* **213**, 912–920.

Sommer, U. (2002). Competition and Coexistence in Plankton Communities. In *Competition and Coexistence*, pp. 79–108. Springer Berlin Heidelberg.

Sorbe, J. (1981). La macrofaune vagile de l'estuaire de la Gironde - Distribution et migration des espèces: modes de reproduction, régimes alimentaires. *Océanis* **6**, 579–592.

Sourisseau, M. and Carlotti, F. (2006). Spatial distribution of zooplankton size spectra on the French continental shelf of the Bay of Biscay during spring 2000 and 2001. *J. Geophys. Res. Oceans* **111**, 12.

Southward, A. J. (1995). The importance of long time-series in understanding the variability of natural systems. *Helgoländer Meeresunters.* **49**, 329–333.

Spitz, J. and Jouma'a, J. (2013). Variability in energy density of forage fishes from the Bay of Biscay (north-east Atlantic Ocean): Reliability of functional grouping based on prey quality. *J. Fish Biol.* **82**, 2147–2152.

Spitz, J., Mourocq, E., Schoen, V. and Ridoux, V. (2010a). 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., Mourocq, E., Leauté, J.-P., Quéro, J.-C. and Ridoux, V. (2010b). Prey selection by the common dolphin: Fulfilling high energy requirements with high quality food. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **390**, 73–77.

Spitz, J., Trites, A. W., Becquet, V., Brind'Amour, A., Cherel, Y., Galois, R. and Ridoux, V. (2012). Cost of Living Dictates what Whales, Dolphins and Porpoises Eat: The Importance of Prey Quality on Predator Foraging Strategies. *PLoS ONE* **7**,.

Stan Development Team (2013). Stan Modeling Language User's Guide and Reference Manual, Version 2.5.0.

Stenseth, N. C., Llope, M., Anadon, R., Ciannelli, L., Chan, K.-S., Hjermann, D. O., Bagoien, E. and Ottersen, G. (2006). Seasonal plankton dynamics along a cross-shelf gradient. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **273**, 2831–2838.

Storelli, M. M. (2008). Potential human health risks from metals (Hg, Cd, and Pb) and polychlorinated biphenyls (PCBs) via seafood consumption: Estimation of target hazard quotients (THQs) and toxic equivalents (TEQs). *Food Chem. Toxicol.* **46**, 2782–2788.

Strady, E., Harmelin-Vivien, M., Chiffoleau, J. F., Veron, A., Tronczynski, J. and Radakovitch, O. (2015). 210Po and 210Pb trophic transfer within the phytoplankton–zooplankton–anchovy/sardine food web: a case study from the Gulf of Lion (NW Mediterranean Sea). *J. Environ. Radioact.* **143**, 141–151.

Stratoudakis, Y., Coombs, S., de Lanzós, A., Halliday, N., Costas, G., Caneco, B., Franco, C., Conway, D., Santos, M. B., Silva, A., et al. (2007). Sardine (Sardina pilchardus) spawning seasonality in European waters of the northeast Atlantic. *Mar. Biol.* **152**, 201–212.

Sunderland, E. M. and Mason, R. P. (2007). Human impacts on open ocean mercury concentrations. *Glob. Biogeochem. Cycles* **21**,.

Sures, B. (2008). Environmental Parasitology. Interactions between parasites and pollutants in the aquatic environment. *Parasite* **15**, 434–438.

Suzuki, K. W., Kasai, A., Nakayama, K. and Takana, M. (2005). Differential isotopic enrichment and half-life among tissues in Japanese temperate bass (Lateolabrax japonicus) juveniles: implications for analyzing migration. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 671–678.

Sweeting, C. J., Polunin, N. V. C. and Jennings, S. (2006). Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **20**, 595–601.

Sweeting, C. J., Barry, J. T., Polunin, N. V. C. and Jennings, S. (2007a). Effects of body size and environment on diet-tissue δ13C fractionation in fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **352**, 165–176.

Sweeting, C. J., Barry, J., Barnes, C., Polunin, N. V. C. and Jennings, S. (2007b). Effects of body size and environment on diet-tissue δ15N fractionation in fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **340**, 1–10.

Taranger, G. L., Carrillo, M., Schulz, R. W., Fontaine, P., Zanuy, S., Felip, A., Weltzien, F.-A., Dufour, S., Karlsen, Ø., Norberg, B., et al. (2010). Control of puberty in farmed fish. *Fish Reprod.* **165**, 483–515.

Tarran, G. A., Heywood, J. L. and Zubkov, M. V. (2006). Latitudinal changes in the standing stocks of nano- and picoeukaryotic phytoplankton in the Atlantic Ocean. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **53**, 1516–1529.

Teffer, A. K., Staudinger, M. D., Taylor, D. L. and Juanes, F. (2014). Trophic influences on mercury accumulation in top pelagic predators from offshore New England waters of the northwest atlantic ocean. *Mar. Environ. Res.* **101**, 124–134.

Thieltges, D. W., Hof, C., Dehling, D. M., Brändle, M., Brandl, R. and Poulin, R. (2011). Host diversity and latitude drive trematode diversity patterns in the European freshwater fauna: Trematode diversity patterns. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **20**, 675–682.

Thompson, R. M., Mouritsen, K. N. and Poulin, R. (2005). Importance of parasites and their life cycle characteristics in determining the structure of a large marine food web. *J. Anim. Ecol.* **74**, 77–85.

Tibbets, T. M., Wheeless, L. A. and Del Rio, C. M. (2008). Isotopic enrichment without change in diet: An ontogenetic shift in δ15N during insect metamorphosis. *Funct. Ecol.* **22**, 109–113.

Tieszen, L. L., Boutton, T. W., Tesdahl, K. G. and Slade, N. A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal-tissues implications for delta-C-13 analysis of diet. *Oecologia* **57**, 32 – 37.

Timi, J. T., Luque, J. L. and Poulin, R. (2010). Host ontogeny and the temporal decay of similarity in parasite communities of marine fish. *Int. J. Parasitol.* **40**, 963–968.

Trenzado, C. E., Morales, A. E., Palma, J. M. and de la Higuera, M. (2009). Blood antioxidant defenses and hematological adjustments in crowded/uncrowded rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) fed on diets with different levels of antioxidant vitamins and HUFA. *Comp. Biochem. Physiol. - C Toxicol. Pharmacol.* **149**, 440–447.

Trites, A. W. and 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.

Trueman, C. N., McGill, R. A. R. and Guyard, P. H. (2005). The effect of growth rate on tissue-diet isotopic spacing in rapidly growing animals. An experimental study with Atlantic salmon (Salmo salar). *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **19**, 3239–3247.

Tsikliras, A. C. and Koutrakis, E. T. (2013). Growth and reproduction of European sardine, Sardina pilchardus (Pisces: Clupeidae), in northeastern Mediterranean. *Cah. Biol. Mar.* **54**, 365–374.

Tudela, S. and Palomera, I. (1995). Diel feeding intensity and daily ration in the anchovy Engraulis encrasicolus in the northwest Mediterranean Sea during the spawning period. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **129**, 55–61.

Tudela, S. and Palomera, I. (1997). Trophic ecology of the European anchovy Engraulis encrasicolus in the Catalan Sea (northwest Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **160**, 121–134.

Tudela, S., Palomera, I. and Quílez, G. (2002). Feeding of anchovy Engraulis encrasicolus larvae in the north-west Mediterranean. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **82**, 349–350.

Uriarte, A. and Lucio, P. (2001). Migration of adult mackerel along the Atlantic European shelf edge from a tagging experiment in the south of the Bay of Bisacy in 1994. *Fish. Res.* **50**, 129–239.

Uriarte, I. and Villate, F. (2004). Effects of pollution on zooplankton abundance and distribution in two estuaries of the Basque coast (Bay of Biscay). *Mar. Pollut. Bull.* **49**, 220–228.

Uriarte, A., Prouzet, P. and Villamor, B. (1996). Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. *Sci. Mar.* **60**, 237–255.

Uye, S. (1985). Resting egg production as a life history strategy of marine planktonic copepods. *Bull. Mar. Sci.* **37**, 440–449.

Valdés, L. and Moral, M. (1998). Time-series analysis of copepod diversity and species richness in the southern Bay of Biscay off Santander, Spain, in relation to environmental conditions. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* **55**, 783–792.

Valdés, L., López-Urrutia, A., Cabal, J., Alvarez-Ossorio, M., Bode, A., Miranda, A., Cabanas, M., Huskin, I., Anadón, R. and Alvarez-Marqués, F. (2007). A decade of sampling in the Bay of Biscay: What are the zooplankton time series telling us? *Prog. Oceanogr.* **74**, 98–114.

Van Beveren, E., Bonhommeau, S., Fromentin, J.-M., Bigot, J.-L., Bourdeix, J.-H., Brosset, P., Roos, D. and Saraux, C. (2014). Rapid changes in growth, condition, size and age of small pelagic fish in the Mediterranean. *Mar. Biol.* **161**, 1809–1822.

Vanderklift, M. A. and Ponsard, S. (2003). Sources of variation in consumer-diet d15N enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* **136**, 169–182.

Van Der Lingen, C. D., Hutchings, L. and Field, J. G. (2006). Comparative trophodynamics of anchovy Engraulis encrasicolus and sardine Sardinops sagax in the southern Benguela: Are species alternations between small pelagic fish trophodynamically mediated? *Afr. J. Mar. Sci.* **28**, 465–477.

Van der Lingen, C., Bertrand, A., Bode, A., Brodeur, R. and and others (2009). Trophic dynamics. In: Climate change and small pelagic fish. *Camb. Univ. Press Camb.* 497–1521.

Van der Lingen, C. D., Bertrand, A., Bode, A., Brodeur, R., Cubillos, L., Espinoza, P., Friedland, K., Garrido, S., Irigoien, X., Miller, T., et al. (2009). Trophic dynamics. In *Checkley Jr., D.M., Alheit, J., Oozeki, Y., Roy, C. (Eds.), Climate Change and Small Pelagic Fish*, pp. 112–1257 (Chapter 7). Cambridge University Press.

Vandermeer, J. (2006). Omnivory and the stability of food webs. *J. Theor. Biol.* **238**, 497–504.

Vander Zanden, M. J., Cabana, G. and Rasmussen, J. B. (1997). Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios (δ15N) and literature dietary data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**, 1142–1158.

Vander Zanden, M. J., Clayton, M. K., Moody, E. K., Solomon, C. T. and Weidel, B. C. (2015). Stable Isotope Turnover and Half-Life in Animal Tissues: A Literature Synthesis. *PLOS ONE* **10**, e0116182.

Vandromme, P., Nogueira, E., Huret, M., Lopez-Urrutia, Á., González-Nuevo González, G., Sourisseau, M. and Petitgas, P. (2014). Springtime zooplankton size structure over the continental shelf of the Bay of Biscay. *Ocean Sci.* **10**, 821–835.

Van Pelt, T., Piatt, J. F., Lance, B. K. and Roby, D. D. (1997). Proximate composition and energy density of some North Pacific forage fishes. *Comp Biochem Physiol* **118A**, 1393–1398.

Varela, J. L., Larrañaga, A. and Medina, A. (2011). Prey-muscle carbon and nitrogen stable-isotope discrimination factors in Atlantic bluefin tuna (Thunnus thynnus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **406**, 21–28.

Vargas, C. A. and Gonzalez, H. E. (2004). Plankton community structure and carbon cycling in a coastal upwelling system. II: Microheterotrophic pathway. *Aquat. Microb. Ecol.* **34**, 165–180.

Vaz, S. and Petitgas, P. (2002). Study of the Bay of Biscay anchovy population dynamics using spatialised age-specific matrix models. *ICES CM*.

Vézina, F., Speakman, J. R. and Williams, T. D. (2006). Individually variable energy management strategies in relation to energetic costs of egg production. *Ecology* **87**, 2447–2458.

Vieira, C., Morais, S., Ramos, S., Delerue-Matos, C. and Oliveira, M. B. P. P. (2011). Mercury, cadmium, lead and arsenic levels in three pelagic fish species from the Atlantic Ocean: Intra- and inter-specific variability and human health risks for consumption. *Food Chem. Toxicol.* **49**, 923–932.

Villate, F., Moral, M. and Valencia, V. (1997). Mesozooplankton community indicates climate changes in a shelf area of the inner Bay of Biscay throughout 1988 to 1990. *J. Plankton Res.* **19**, 1617–1636.

Villate, F., Uriarte, I., Olivar, M. P., Maynou, F., Emelianov, M. and Ameztoy, I. (2014). Mesoscale structure of microplankton and mesoplankton assemblages under contrasting oceanographic conditions in the Catalan Sea (NW Mediterranean). *J. Mar. Syst.* **139**, 9–26.

Vizzini, S. and Mazzola, A. (2004). Stable isotope evidence for the environmental impact of a land-based fish farm in the western Mediterranean. *Mar. Pollut. Bull.* **49**, 61–70.

Volis, S., Dorman, M., Blecher, M., Sapir, Y. and Burdeniy, L. (2011). Variation partitioning in canonical ordination revels no effect of soil but an affect of co-occuring species on translocation success in Iris atrofusca. *J. Appl. Ecol.* **48**, 265–273.

Vollaire, Y., Banas, D., Thomas, M. and Roche, H. (2007). Stable isotope variability in tissues of the Eurasian perch Perca fluviatilis. *Comp. Biochem. Physiol. - Mol. Integr. Physiol.* **148**, 504–509.

Voss, R., Dickmann, M. and Schmidt, J. O. (2009). Feeding ecology of sprat (Sprattus sprattus L.) and sardine (Sardina pilchardus W.) larvae in the German Bight, North Sea. *Oceanologia* **51**, 117–138.

Whitehead, P. J. P. (1985). Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies, and wolf-herrings. Part 1. Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. *FAO Fish Synop* 1–303.

Wieland, K. (2000). Changes in the timing of spawning of Baltic cod: possible causes and implications for recruitment. *ICES J. Mar. Sci.* **57**, 452–464.

Wikle, C. K. (2003). Hierarchical models in environmental science. *Int. Stat. Rev.* **71**, 181–199.

Wirtz, K. (2012). Who is eating whom? Morphology and feeding type determine the size relation between planktonic predators and their ideal prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **445**, 1–12.

Wolf, N., Carleton, S. A. and del Rio, C. M. (2009). Ten years of experimental animal isotopic ecology. *Funct. Ecol.* **23**, 17–26.

Wouters, N., Dakos, V., Edwards, M., Serafim, M. P., Valayer, P. J. and Cabral, H. N. (2015). Evidencing a regime shift in the North Sea using early-warning signals as indicators of critical transitions. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **152**, 65–72.

Wright, K. and Wright, M. K. (2015). Package "corrgram." *Analysis* 1–8.

Wu, G. (2010). Functional Amino Acids in Growth, Reproduction, and Health. *Adv. Nutr. Int. Rev. J.* **1**, 31–37.

Xia, B., Gao, Q.-F., Dong, S., Shin, P. K. S. and Wang, F. (2013). Uptake of farming wastes by silver carp Hypophthalmichthys molitrix in polyculture ponds of grass carp Ctenopharyngodon idella: Evidence from C and N stable isotopic analysis. *Aquaculture* **404–405**, 8–14.

Xia, B., Wang, J., Gao, Q.-F., Sun, Y., Zhang, L., Ma, J. and Liu, X. (2015). The nutritional contributions of dietary protein sources to tissue growth and metabolism of sea cucumber Apostichopus japonicus (Selenka): Evidence from nitrogen stable isotope analysis. *Aquaculture* **435**, 237–244.

Yokel, R. A., Lasley, S. M. and Dorman, D. C. (2006). The speciation of metals in mammals influences their toxicokinetics and toxicodynamics and therefore human health risk assessment. *J. Toxicol. Environ. Health - Part B Crit. Rev.* **9**, 63–85.

Yun, M. S., Lee, D. B., Kim, B. K., Kang, J. J., Lee, J. H., Yang, E. J., Park, W. G., Chung, K. H. and Lee, S. H. (2014). Comparison of phytoplankton macromolecular compositions and zooplankton proximate compositions in the northern Chukchi Sea.

Zarauz, L., Irigoien, X., Urtizberea, A. and Gonzalez, M. (2007). Mapping plankton distribution in the Bay of Biscay during three consecutive spring surveys. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **345**, 27–39.

Zarauz, L., Irigoien, X. and Fernandes, J. A. (2008). Modelling the influence of abiotic and biotic factors on plankton distribution in the Bay of Biscay, during three consecutive years (2004-06). *J. Plankton Res.* **30**, 857–872.

Zarraonaindia, I., Iriondo, M., Albaina, A., Pardo, M. A., Manzano, C., Grant, W. S., Irigoien, X. and Estonba, A. (2012). Multiple SNP Markers Reveal Fine-Scale Population and Deep Phylogeographic Structure in European Anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *PLoS ONE* **7**, e42201.

Zarubin, M., Farstey, V., Wold, A., Falk-Petersen, S. and Genin, A. (2014). Intraspecific differences in lipid content of calanoid copepods across fine-scale depth ranges within the photic layer. *PLoS ONE* **9**,.

Zlatanos, S. and Laskaridis, K. (2007). Seasonal variation in the fatty acid composition of three Mediterranean fish - sardine (Sardina pilchardus), anchovy (Engraulis encrasicholus) and picarel (Spicara smaris). *Food Chem.* **103**, 725–728.

Zuanon, J. A. S., Pezzato, A. C., Ducatti, C., Barros, M. M., Pezzato, L. E. and Passos, J. R. S. (2007). Muscle δ13C change in Nile tilapia (Oreochromis niloticus) fingerlings fed on C3-or C4-cycle plants grain-based diets. *Comp. Biochem. Physiol. - Mol. Integr. Physiol.* **147**, 761–765.

Annexes

Liste des annexes

Annexe 1 : Liste des publications scientifiques portant sur l'étude de l'écologie alimentaire de S. pilchardus et E. encrasicolus utilisée pour présenter les aspects contextuels de ces travaux de thèse. Pour chaque étude, ce tableau présente le modèle biologique considéré, le stade de vie étudié, le site de prélèvement, la saison et la méthode d'analyse employée. 273

Annexe 2 : Boxplot of gross energy estimates in dry mass of several organisms in the Bay of Biscay at springtime. The box and the line represent the lower quartile, median and upper quartile. The dotted line represents the mean energy density (23.78 ± 4.97 KJ/g in dry mass) content considering all measures. Outliers are represented by black circle. The number of each species is reporting using "n=". 275

Annexe 3: Illustrations de l'expérimentation menée sur la sardine (Sardina pilchardus). 276

Annexe 4 : Le mercure: un traceur de préférence alimentaire printanière chez la sardine Sardina pilchardus et l'anchois Engraulis encrasicolus adultes dans le golfe de Gascogne ?..... 279

Annexe 5 :Résumé des contributions estimées de chaque groupe des proies mésozooplanctoniques dans le régime alimentaire de la sardine européenne, Sardina pilchardus, résultant des différents modèles de mélange appliqués pour chaque année et chaque tissu, avec différents facteurs d'enrichissement trophiques (TDFs: $\Delta\delta^{13}C$ and $\Delta\delta^{15}N$) issus de la littérature (modèle 1) ou obtenus par expérimentation (modèle 2). Les valeurs des groupes de proies contribuant à plus de 10% dans les deux modèles sont considérées comme des groupes majoritaires à la différences des groupes de proies ne contribuant qu'à plus de 10% au régime alimentaire de la sardine que dans un seul des deux modèles qui sont définis comme des groupes secondaires. Les contributions des groupes majoritaires sont moyennées et présentées en gras..... 302

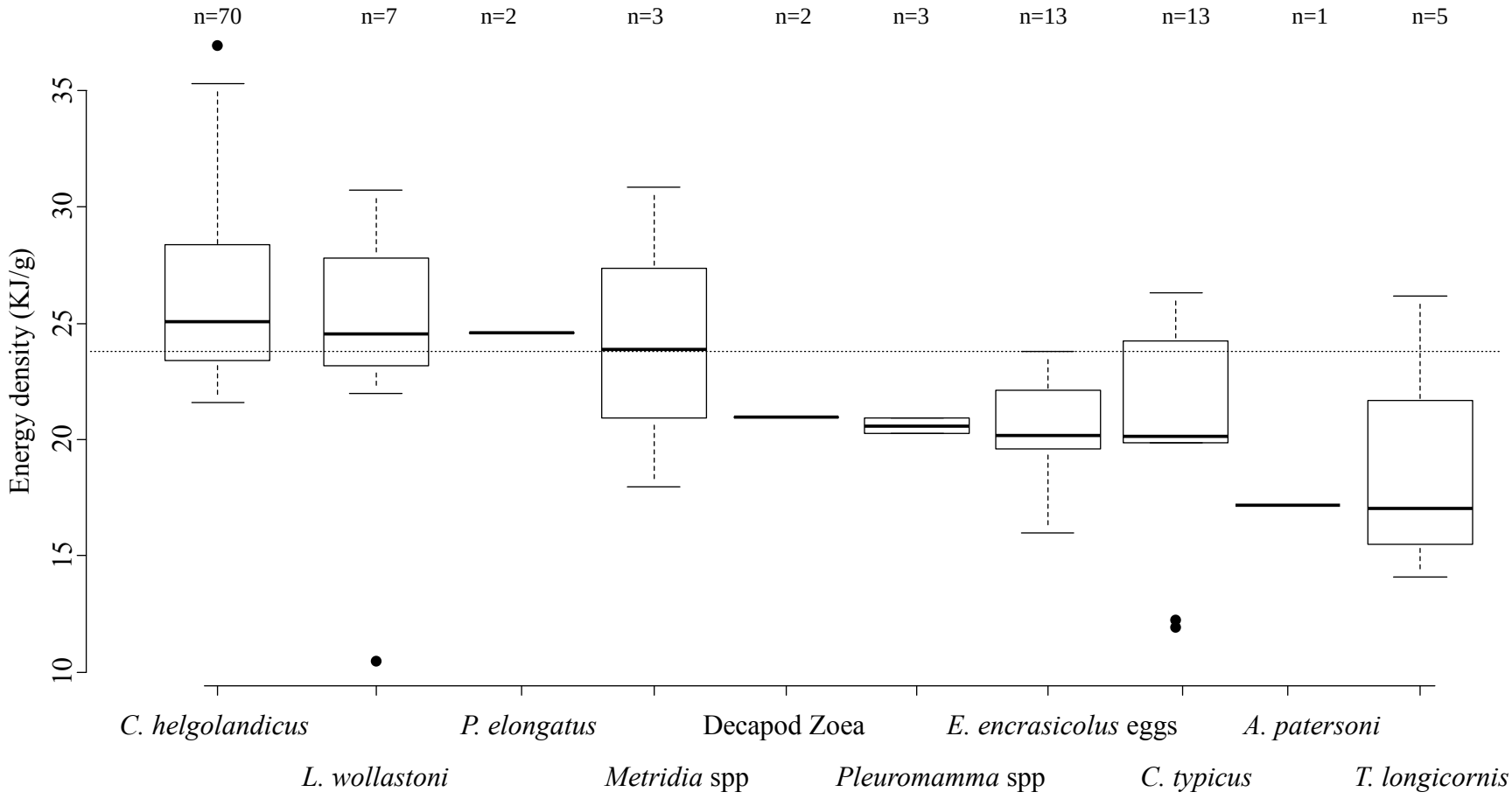
Annexe 6: Résumé des contributions estimées de chaque groupe de proies mésozooplanctoniques dans le régime alimentaire de l'anchois européen, Engraulis encrasicolus, résultant des différents modèles de mélange appliqués pour chaque année et chaque tissu, avec différents facteurs d'enrichissement trophiques (TEFs: $\Delta\delta^{13}C$ and $\Delta\delta^{15}N$) issus de la littérature (modèle 1) ou obtenus par expérimentation (modèle 2), Les valeurs des groupes de proies contribuant à plus de 10% dans les deux modèles sont considérées comme des groupes majoritaires à la différences des groupes de proies ne contribuant qu'à plus de 10% au régime alimentaire de la sardine que dans un seul des deux modèles qui sont définis comme des groupes secondaires. Les contributions des groupes majoritaires sont moyennées et présentées en gras..... 305

Annexe 1 : Liste des publications scientifiques portant sur l'étude de l'écologie alimentaire de S. pilchardus *et* E. encrasicolus *utilisée pour présenter les aspects contextuels de ces travaux de thèse. Pour chaque étude, ce tableau présente le modèle biologique considéré, le stade de vie étudié, le site de prélèvement, la saison et la méthode d'analyse employée.*

Premier auteur	Modèle biologique	Stade étudié	Site d'étude	Saison	Méthode
(Conway et al., 1994)	Sardines	Larves	Golfe de Gascogne	Printemps	Contenus stomacaux
(Tudela and Palomera, 1995)	Anchois	Adultes	Mer Méditerranée	Printemps	Contenus stomacaux
(Tudela and Palomera, 1997)	Anchois	Adultes	Mer Méditerranée	Printemps	Contenus stomacaux
(Conway et al., 1998)	Anchois	Larves	Mer Adriatique	Printemps	Contenus stomacaux
(Plounevez and Champalbert, 1999)	Anchois	Adultes	Golfe de Gascogne	Printemps	Contenus stomacaux
(Plounevez and Champalbert, 2000)	Anchois	Adultes	Golfe du Lion	Eté	Contenus stomacaux
(Tudela et al., 2002)	Anchois	Larves	Mer Méditerranée	Printemps	Contenus stomacaux
(Castro et al., 2013)	Anchois	Adultes	Côtes Portugaises	Printemps	Contenus stomacaux
(Bode et al., 2007)	Sardines	Juvéniles + Adultes	Péninsule Ibérique	Printemps	Isotopes stables
(Costa and Garrido, 2004)	Sardines	Adultes	Expérimental	Expérimental	Contenus stomacaux & Dosage de Phycotoxines
(Cunha et al., 2005)	Sardines	Adultes	Côtes Portugaises	Hiver + Printemps	Contenus stomacaux
(Sever et al., 2005)	Sardines	Juvéniles + Adultes	Mer Egée	Hiver	Contenus stomacaux
(Rossi et al., 2006)	Anchois	Larves	Golfe du Lion	Printemps	Lipides
(Bode et al., 2006)	Sardines	Juvéniles + Adultes	Péninsule Ibérique	Printemps	Isotopes stables
(Munuera Fernández and González-Quirós, 2006)	Sardines	Larves	Golfe de Gascogne	Printemps	Contenus stomacaux
(Zlatanos and Laskaridis, 2007)	Sardine+Anchois	NA	Mer Méditerranée	Eté + Automne + Hiver + Printemps	Acides gras
(Garrido et al., 2008b)	Sardines	Adultes	Côtes Portugaises	Hiver + Printemps	Acides gras
(Garrido et al., 2008a)	Sardines	Adultes	Côtes Portugaises	Hiver + Printemps	Contenus stomacaux & Dosage de chlorophylle a
(Bacha and Amara, 2009)	Anchois	Juvéniles + Adultes	Mer Méditerranée	Eté + Automne + Hiver + Printemps	Contenus stomacaux
(Borme et al., 2009)	Anchois	Juvéniles + Adultes	Mer Adriatique	Automne	Contenus stomacaux
(Voss et al., 2009)	Sardines	Larves	Mer du Nord	Printemps	Contenus stomacaux
(Bacha et al., 2010)	Anchois	Adultes	Mer Méditerranée	Eté + Automne	Contenus stomacaux
(Catalán et al., 2010)	Anchois	Larves	Mer Egée	Printemps + Eté	Contenus stomacaux
(Morote et al., 2010)	Sardine+Anchois	Larves	Mer Méditerranée	Eté + Automne	Contenus stomacaux

(Raab et al., 2011)	Anchois	Adultes	Mer du Nord et Mer Baltique	Eté + Automne	Contenus stomacaux
(Costalago et al., 2011)	Anchois	Larves	Golfe du Lion	Eté + Hiver	Lipides & Acides gras
(Karachle and Stergiou, 2011)	Sardine+Anchois	Juvéniles + Adultes	Mer Egée	Printemps + Été + Automne	Relations allométriques
(Nikolioudakis et al., 2011)	Sardines	Juvéniles	Mer Egée	Eté + Automne	Contenus stomacaux
(Raab et al., 2012)	Anchois	Adultes	Mer du Nord	Eté + Printemps	Contenus stomacaux
(Bacha and Amara, 2012)	Anchois	Juvéniles	Mer Méditerranée	Eté + Automne	Contenus stomacaux
(Costalago et al., 2012)	Sardine+Anchois	Larves + Juvéniles + Adultes	Golfe du Lion	Eté + Automne + Printemps	Isotopes stables
(Nikolioudakis et al., 2012)	Sardines	Juvéniles + Adultes	Mer Egée	Eté + Automne	Contenus stomacaux
(Bachiller et al., 2013)	Anchois	Juvéniles	Golfe de Gascogne	Eté	Contenus stomacaux
(Bachiller and Irigoien, 2013)	Sardine+Anchois	Adultes	Golfe de Gascogne	Printemps + Eté	Contenus stomacaux & Relations allométriques
(Borme et al., 2013)	Sardines	Larves	Mer Adriatique	Hiver	Contenus stomacaux
(Nikolioudakis et al., 2014)	Anchois	Juvéniles + Adultes	Mer Egée	Eté + Automne	Contenus stomacaux
(Chouvelon et al., 2014a)	Sardine+Anchois	Adultes	Golfe de Gascogne	Printemps	Isotopes stables
(Costalago et al., 2012)	Sardine+Anchois	Juvéniles	Golfe du Lion	Eté + Automne + Printemps	Contenus stomacaux
(Karachle and Stergiou, 2014)	Sardine+Anchois	Juvéniles + Adultes	Mer Egée	Printemps + Hiver	Contenus stomacaux
(Pethybridge et al., 2014)	Sardine+Anchois	Juvéniles + Adultes	Golfe du Lion	Printemps + Automne	Lipides & Acides gras
(Caldeira et al., 2014)	Sardines	Larves	Expérimental	Expérimental	Contenus stomacaux
(Bachiller and Irigoien, 2015)	Anchois	Adultes	Golfe de Gascogne	Printemps	Contenus stomacaux
(Chouvelon et al., 2015)	Sardine+Anchois	Adultes	Golfe de Gascogne	Printemps + Automne	Isotopes stables
(Strady et al., 2015)	Sardine+Anchois	Adultes	Golfe du Lion	Printemps + Hiver	Contaminants métalliques
(Jemaa et al., 2015)	Sardine+Anchois	Adultes	Mer Méditerranée + Atlantique	NA	Contenus stomacaux
(Gushchin and Corten, 2015)	Sardine+ Anchois	Juvéniles + Adultes	Mauritanie	Printemps	Contenus stomacaux
(Costalago et al., 2015)	Sardines	Larves + Juvéniles + Adultes	Golfe du Lion	Printemps + Hiver	Relations morphométriques

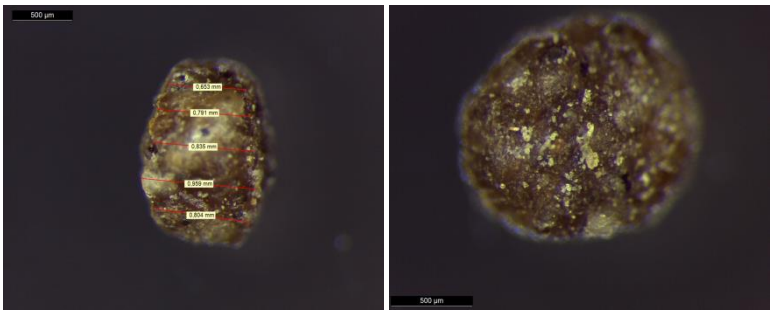
Annexe 2 : Boxplot of gross energy estimates in dry mass of several organisms in the Bay of Biscay at springtime. The box and the line represent the lower quartile, median and upper quartile. The dotted line represents the mean energy density (23.78 ± 4.97 KJ/g in dry mass) content considering all measures. Outliers are represented by black circle. The number of each species is reporting using "n=".



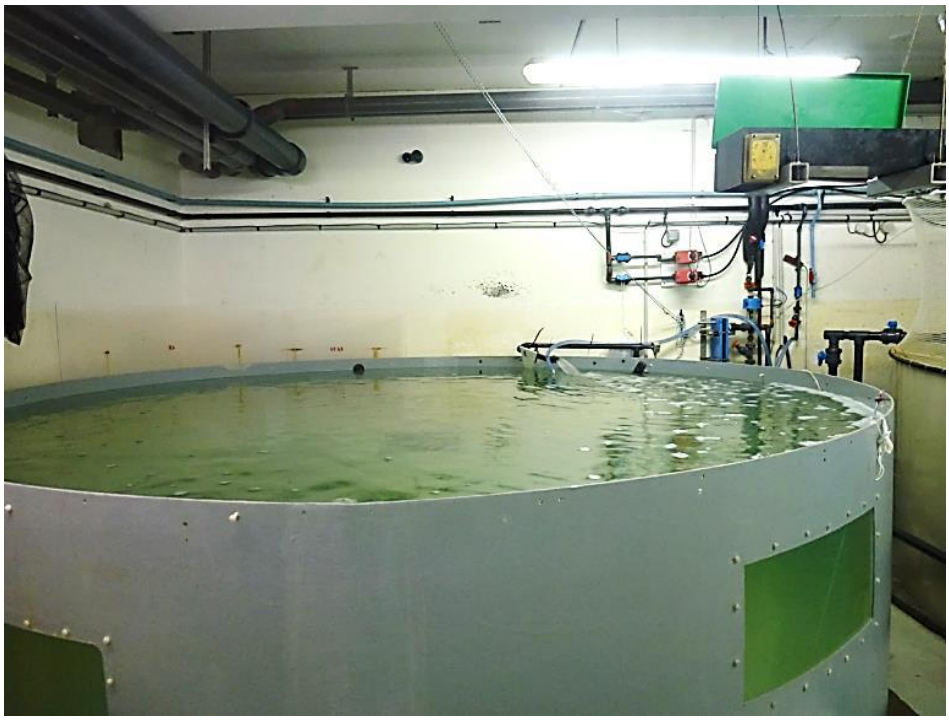
*Annexe 3: Illustrations de l'expérimentation menée sur la sardine (*Sardina pilchardus*).*

A

B



C

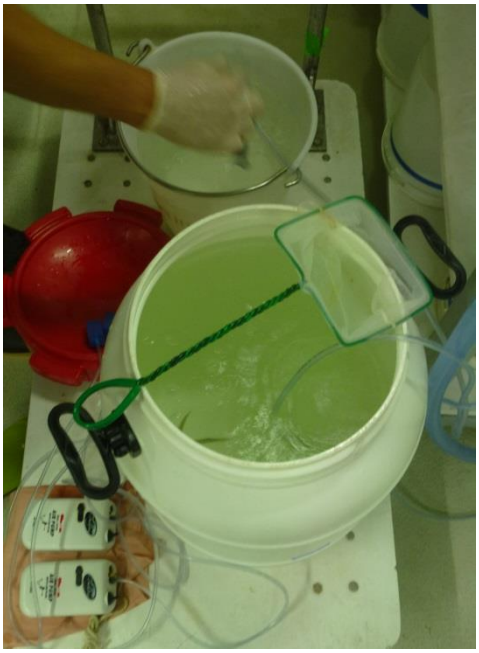


A : débarquement et transport des organismes, B: formes et tailles de granulés utilisés pour le nourrissage, C: bassin d'expérimentation à l'Aquarium de La Rochelle.

D

E

F



D : prélèvement des organismes avant les séances de biométrie depuis le bassin de maintenance, E: « touque endormissement » et F: « touque de réveil des organismes ».

G

H

I

G : prise de sang, H : organisme après le prélèvement de la peau et I : séance de dissection générale.

Annexe 4 : Le mercure: un traceur de préférence alimentaire printanière chez la sardine Sardina pilchardus *et l'anchois* Engraulis encrasicolus *adultes dans le golfe de Gascogne ?*

Aurélie Dessier[1], Tiphaine Chouvelon[2], Christine Dupuy[1], Sarah Renaut[1], Paco Bustamante[1]

[1]Littoral Environnement et Sociétés, UMR 7266 CNRS – Université de La Rochelle, 2 rue Olympe de Gouges, F-17000 La Rochelle Cedex 01, France

[2]IFREMER, Unité Biogéochimie et Écotoxicologie (BE), Laboratoire de Biogéochimie des Contaminants Métalliques (LBCM), Rue de l'Ile d'Yeu, BP 21105, F-44311 Nantes Cedex 03, France

Cette annexe constitue une perspective à l'approche multi-traceur abordée dans ce projet. En l'état, elle constitue une analyse préliminaire. .

Introduction

À la différence de l'analyse des isotopes stables, les niveaux de contamination des éléments traces non essentiels tels que le Hg ne sont associés à aucune fonction biologique dans les organismes. En revanche, tout comme la présence d'une faune parasitaire, ces niveaux de contamination peuvent être considérés comme néfastes pour l'organisme au-delà d'un certain seuil. Chez les organismes marins, la principale voie d'incorporation du Hg est la voie trophique (Eisler, 1987; Eisler, 2010). Du fait de sa capacité à franchir aisément les membranes, le Hg, sous sa forme méthylée, se bioaccumule au cours du temps à l'échelle de la vie d'un organisme et se bioamplifie à l'échelle d'un réseau trophique, les prédateurs montrant des concentrations supérieures à celles de leurs proies (Gray, 2002). Ainsi, l'étude des niveaux de contamination en Hg a déjà permis de mettre en évidence dans le milieu marin des habitats alimentaires privilégiés (Monteiro et al., 1996; Cresson et al., 2014; Goutte et al., 2015), et d'identifier la position isotopique des organismes (Poste et al., 2012; Teffer et al., 2014).

Dans le Golfe de Gascogne, grâce à l'étude des concentrations en Hg total (ci-après désigné par T-Hg) sur 120 espèces différentes provenant des différents compartiments (benthiques et pélagiques, néritiques et océaniques) de cet écosystème, il apparaît que la contamination en Hg est largement influencée par la zone d'alimentation (Chouvelon et al., 2012a). Cependant, chez un organisme, deux grands types de facteurs influencent la contamination en T-Hg : d'une part les facteurs endogènes (biologiques) comme l'âge, la croissance ou les processus de détoxication et d'autre part les facteurs exogènes dits facteurs d'exposition comme l'est la ressource alimentaire.

Les chapitres 4 et 5 se sont attachés à étudier la variabilité interannuelle de l'écologie alimentaire printanière de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* adultes en utilisant les isotopes stables du carbone et de de l'azote ainsi que la faune parasitaire. Synthétiquement, il est apparu dans ces chapitres que : (i) *S. pilchardus* possède un régime alimentaire plus spécialisé qu'*E. encrasicolus* (plus généraliste), (ii) au cours du printemps 2013, la position isotopique de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* ne présente aucune différence alors qu'au cours du printemps 2014 d'après l'analyses des ratios isotopiques, la position isotopique relative de ces deux zooplanctonophages s'est inversée. Dans ce contexte, l'étude des niveaux en contamination en Hg de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus*, adultes en 2013 et 2014, permet-elle d'identifier ces mêmes patrons ? Autrement dit, l'objectif de cette perspective est

d'évaluer l'utilisation seule du niveau de contamination en Hg, comme un traceur de l'écologie alimentaire printanière chez *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* adultes dans le Golfe de Gascogne. Pour cela, il apparaît donc nécessaire d'étudier les facteurs qui influencent la variabilité de ses concentrations chez les poissons. Il est important de noter que les mêmes poissons ont été utilisés pour les analyses isotopiques et celle portant sur la faune parasitaire, ce qui réfute toute hypothèse d'une variabilité inter-individuelle des résultats obtenus ci-après. Dès lors, l'organisation de cette annexe respecte le plan suivant :

Rôle des facteurs d'expositions (ou extrinsèques):

Question n°1 : Quel sont les niveaux de contamination printanier en T-Hg chez *S. pilchardus* et chez *E. encrasicolus* adultes? Existe-t-il une variabilité interannuelle de la contamination en T-Hg printanière?

Question n°2 : Les niveaux de contamination printaniers en T-Hg chez *S. pilchardus* et chez *E. encrasicolus* adultes présentent-ils une variabilité spatiale ?

Question n°3 : Quel sont les niveaux de contamination printaniers en T-Hg au sein du mésozooplancton ? Existe t-t-il une variation spatiale et/ou temporelle de ces niveaux de contamination ?

Rôle des facteurs endogènes (ou intrinsèques):

Question n°4 : Rôle de certains facteurs biologiques : la taille, la masse, l'âge et le sexe de *S. pilchardus* et d'E. *encrasicolus* font-ils varier leurs niveaux de contamination en T-Hg ?

Matériels et Méthodes

Collecte des échantillons

Les échantillons de poissons et de mésozooplancton ont été collectés au cours des printemps 2013 et 2014 (entre le 25 avril et le 5 juin), lors des campagnes printanières PELGAS (PELagique GAScogne) mises en œuvre par l'Institut Français pour l'Exploitation de la MER (IFREMER) dans le Golfe de Gascogne.

Pour cette étude, 55 anchois (25 en 2013 et 30 en 2014) et 65 sardines (25 en 2013 et 40 en 2014) adultes ont été échantillonnés grâce à des chalutages pélagiques (chalut : 76 ×

70 avec une ouverture verticale d'environ ~25 m ou chalut : 57 × 52 avec une ouverture verticale 15–20 m). Ces prélèvements se sont effectués selon deux critères, obtenir les individus les plus grands tout en couvrant, dans la mesure du possible, une emprise spatiale incluant trois types d'habitats, celui de la côte, du plateau et du talus continental. Ainsi, pour *E. encrasicolus*, 5 chaluts ont été échantillonnés en 2013 et 6 en 2014. Pour *S. pilchardus*, 5 chaluts ont été échantillonnés en 2013 et 8 en 2014 (Fig. 1 et 2). Au total, 10 chaluts de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* ont été répertoriés en 2013, et 14 en 2014.

Les coordonnées géographiques de chaque chalut sont présentées dans la Table 26. Pour chaque chalut sélectionné, 5 poissons ont été conditionnés individuellement à -20°C jusqu'à leur analyse en laboratoire.

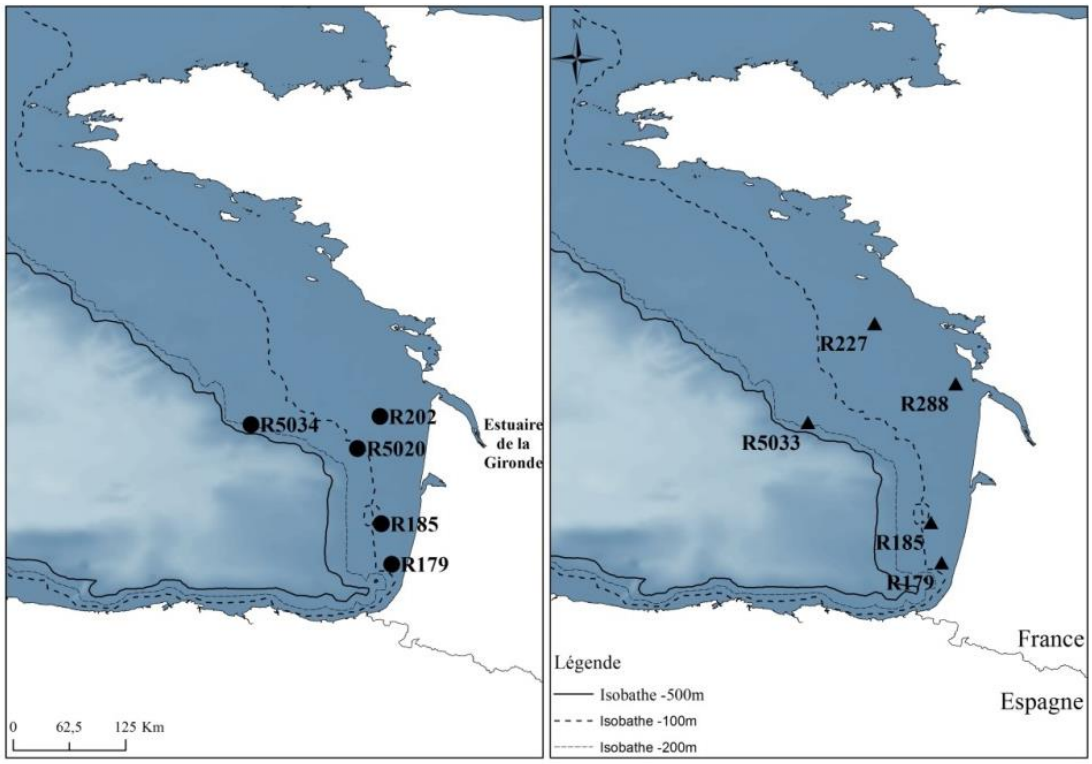


*Figure 56: Localisation géographique des chalutages pélagiques réalisés au printemps 2013 lors de la campagne PELGAS pour la collecte des anchois (*E. encrasicolus *à gauche) et des sardines (*S. pilchardus *à droite) dans le Golfe de Gascogne.*

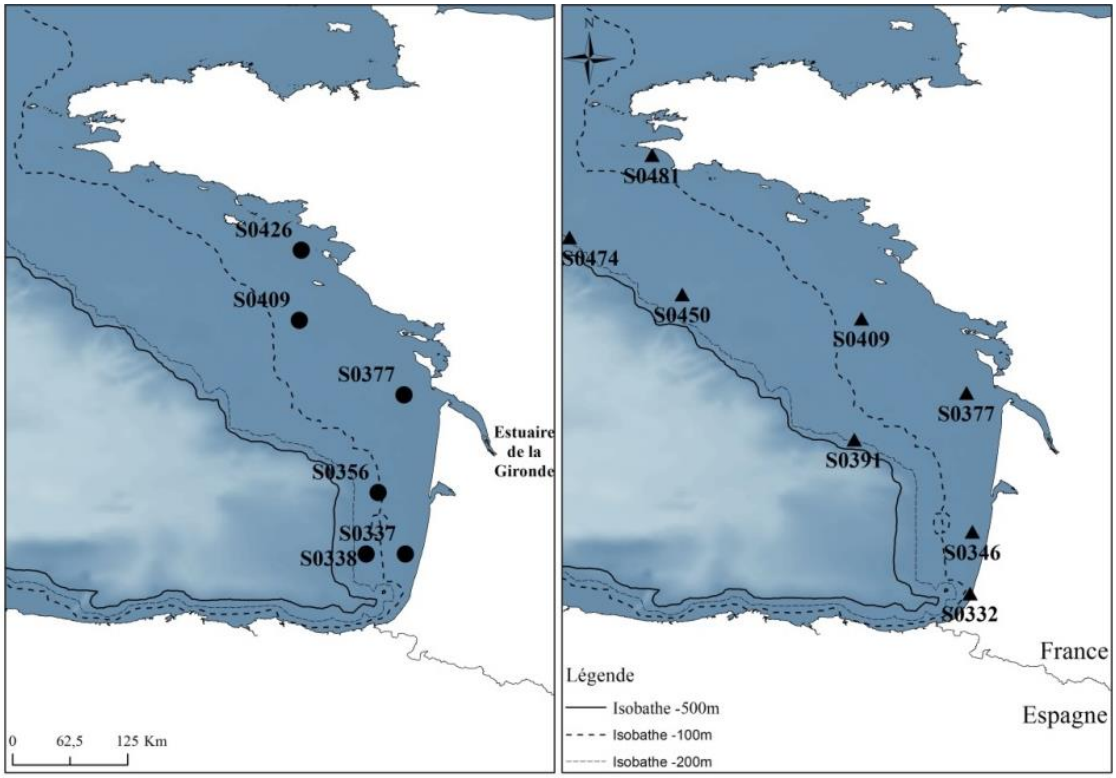


*Figure 57: Localisation géographique des chalutages pélagiques réalisés au printemps 2014 lors de la campagne PELGAS pour la collecte des anchois (*E. encrasicolus *à gauche) des sardines (*S. pilchardus *à droite) dans le Golfe de Gascogne.*

A l'aide d'un filet WP2 (diamètre d'ouverture de 0,25 m²) de vide de maille de 200 µm, le compartiment mésozooplanctonique a été échantillonné, de nuit, le long d'un réseau de radiales constant/fixe à chaque campagne printanière PELGAS (Doray et al., 2014). Ainsi en 2013, 17 stations ont été échantillonnées et 14 en 2014 (Figure 20), soit 31 stations répartis du Nord au Sud et de la côte au talus continental dans le Golfe de Gascogne. A chaque station, les organismes pêchés ont été tamisés par classe de taille, placer à -20°C jusqu'à leur analyse en laboratoire. En 2013, trois classes de tailles ont été réalisées : 200 à 1000 µm, 1000 à 2000 µm et supérieure à 2000 µm en 2013. En 2014, 4 classes de taille de mésozooplancton ont été effectuées : 200 à 500 µm, 500 à 1000 µm, 1000 à 2000 µm et supérieure à 2000 µm. Les classes de tailles échantillonnées sont présentés dans la Table 31.

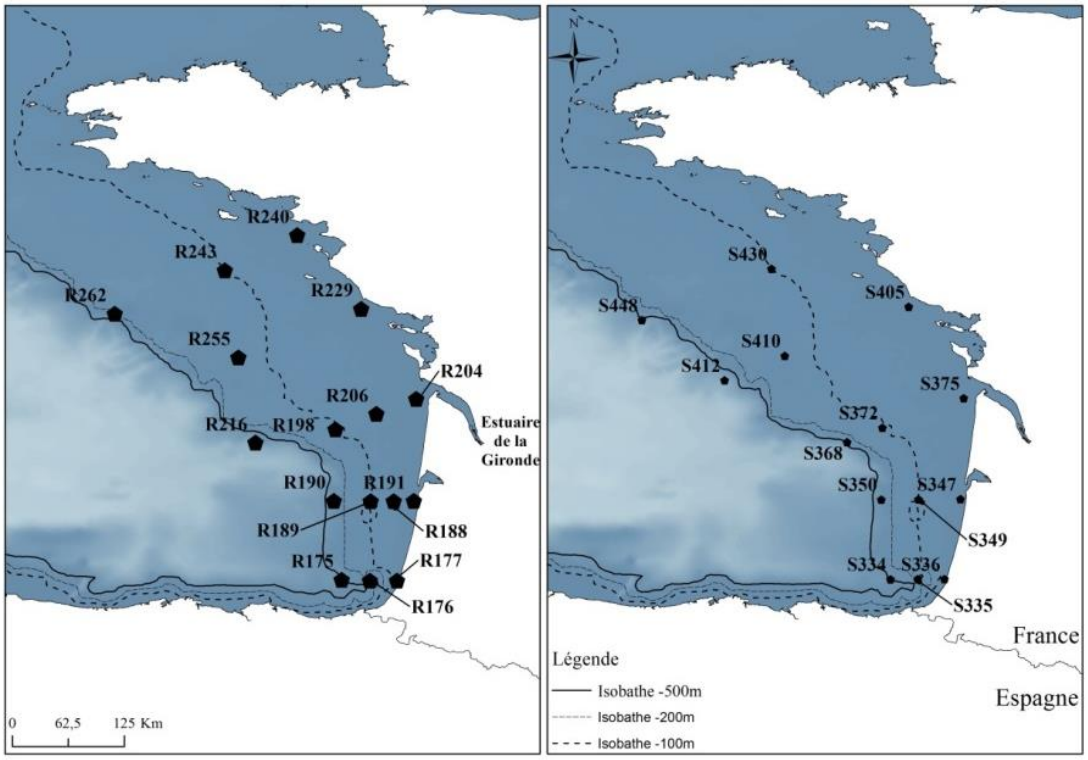


Figure 58: Localisation géographique des prélèvements de mésozooplancton effectués à l'aide d'un WP2 lors des campagnes PELGAS 2013 (à gauche, symboles hexagonaux) et PELGAS 2014 (à droite, symbole ronds) dans le Golfe de Gascogne.

Analyse des échantillons

Pour chaque poisson, sa masse (± ET, g), sa longueur totale (± ET, cm), son sexe (mâle ou femelle) et son âge ont été déterminés (Table 26). L'âgeage annuel des poissons (ICES, 2005) s'est effectué par lectures des otolithes en collaboration avec l'IFREMER Nantes. Les mesures de concentrations en T-Hg ont été réalisées sur deux tissus : le muscle blanc et le foie. Le premier intègre le régime alimentaire (et donc l'exposition au mercure) sur plusieurs semaines, tandis que le second sur plusieurs jours (Pinnegar and Polunin, 1999; Tieszen et al., 1983). Une fois les prélèvements réalisés, les échantillons ont de nouveau été congelés à -20°C avant d'être lyophilisés pendant 48h puis, broyés manuellement dans le but d'obtenir une poudre homogène. Les échantillons des différentes classes de taille de mésozooplancton ont également été lyophilisés puis homogénéisés sous forme de poudre.

L'analyse des concentrations en T-Hg a été réalisée à la plateforme d'analyses élémentaires du laboratoire Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs, La Rochelle, France) à l'aide d'un spectrophotomètre d'absorption atomique dédié au T-Hg (Advanced Mercury Analyzer spectrophotometer Altec AMA 254) tel que décrit par Bustamante et al. (2006). Pour chaque échantillon, la mesure a été répétée au minimum 2 fois et au maximum 5

fois (essentiellement pour les analyses sur le mésozooplancton) pour atteindre une variabilité entre deux mesures inférieure à 10%. La moyenne des mesures a été considérée pour les analyses statistiques. Afin de certifier la précision des concentrations obtenues, toutes les dix mesures, de l'hépatopancréas de homard a été utilisée (Lobster Hepatopancreas Tort-2; NRC, Canada; concentration en mercure : 0,27 ± 0,06 $\mu g \cdot g^{-1}$ de matière sèche). A chaque nouvelle série d'échantillons des blancs ont été effectués. La limite de détection de l'appareil était de à 0,005 $\mu g\ g^{-1}$ de matière sèche. Les concentrations obtenues sont exprimées en ng g^{-1} de matière sèche.

Analyses des données

Toutes les analyses statistiques ont été menées avec le logiciel R (R Core Team, 2014). La normalité des données a été testée avec le test de Shapiro et l'homoscédasticité des variances avec le test de Barlett. Pour toutes les comparaisons de moyennes deux à deux (*e.g.* comparaison interannuelle des niveaux de contamination moyens entre les poissons et pour le mésozooplancton), un test de Student (condition paramétrique) ou de Mann-Whitney-Wilcoxon (condition non paramétrique) ont été appliqués. Pour toutes les comparaisons de plus de deux moyennes (*e.g.* comparaison des différences de contamination en T-Hg entre classe de taille du mésozooplancton) une ANOVA (condition paramétrique) ou un test de Kruskall-Wallis suivi d'un test de comparaison par paire (condition non paramétrique) ont été réalisés. Le seuil de significativité a été fixé à 5%. Finalement, pour identifier le rôle de la taille, de la masse, de l'âge et du genre de *S. pilchardus* et d' *E. encrasicolus* sur leurs niveaux respectifs en T-Hg, dans le muscle blanc et le foie, des analyses de corrélations linéaires ont été réalisées (package 'corrgram' ; (Wright and Wright, 2015)). Les comparaisons entre les chaluts par printemps et pour chaque tissu de chaque espèce ont été faites à l'aide de modèles linéaires généralisés (McCullagh, 1984) en modifiant successivement le site de référence dans ces modèles.

Table 26: Table présentant par année, par espèce de poisson et par chalut (latitude et longitude en degrés décimaux), la taille moyenne (cm ± ET), la masse (g, ± ET) et les effectifs d'individus âgés de 1, 2, 3 ou 4 ans et ceux des mâles (M) et des femelles (F).

								Age (année)				Sexe	
Année	Espèce	Chalut	Latitude	Longitude		Taille (cm, ± ET)	Masse (g, ± ET)	1	2	3	4	M	F
2013	*E. encrasicolus*	R179	43,86	1,52		15,1 ± 0,74	23,68 ± 3,17	0	5	0	0	1	4
		R185	44,26	1,64		17,4 ± 0,55	35,84 ± 4,41	0	3	3	0	0	5
		R202	45,33	1,66		15,8 ± 0,91	29,14 ± 3,01	1	3	1	0	1	4
		R5020	45,01	1,88		15,8 ±0,45	28,26 ± 2,93	0	4	0	0	0	5
		R5034	45,25	2,94		16,2 ± 0,91	29,58 ± 4,80	0	3	2	0	0	5
					Moyenne	**16,06 ± 0,85**	**29,30 ± 0,88**	***Effectif***	**1**	**18**	**6**	**0**	**2**	**23**
	S. pilchardus	R179	43,86	1,52		21,6 ± 2,48	79,34 ± 31,37	0	2	2	1	2	3
		R185	44,26	1,64		21,3 ± 0,84	80,94 ± 10,85	2	0	2	1	0	5
		R227	46,25	2,20		17,8 ± 1,04	43,44 ± 6,49	1	4	0	0	4	1
		R288	45,64	1,39		19,3 ± 1,57	52,48 ± 9,30	1	3	1	0	3	2
		R5033	46,58	4,27		20,3 ± 1,1	70,14 ± 8,66	0	0	2	3	2	3
					Moyenne	20,06 ± 1,55	65,07 ± 16,43	***Effectif***	**4**	**9**	**7**	**5**	**11**	**14**
2014	*S. pilchardus*	S481	47,94	4,56		23,00 ± 0,93	97,4 ± 8,85	0	0	3	2	0	5
		S450	46,58	4,27		22,70 ± 0,27	95,20 ± 3,60	0	0	3	1	1	4
		S391	45,16	2,59		21,94 ± 1,47	79,00 ± 12,41	0	1	3	2	2	3
		S409	46,35	2,52		21,40 ± 1,14	80,20 ± 11,17	0	2	2	1	2	3
		S474	47,14	5,37		22,60 ± 0,41	94,8 ± 5,76	0	1	3	1	4	1
		S377	45,62	1,50		17,10 ± 0,65	40,6 ± 4,51	1	4	0	0	2	3
		S332	43,66	1,46		18,60 ± 0,54	51,00 ± 6,40	0	5	0	0	0	5
		S346	44,26	1,44		19,10 ± 0,41	49,2 ± 4,71	0	3	2	0	4	1
					Moyenne	20,81 ± 2,23	73,43 ± 23,15	***Effectif***	**1**	**16**	**16**	**7**	**15**	**25**
	E. encrasicolus	S338	44,06	-1.87		17,00 ± 0,00	36,8 ± 2,95	0	4	1	0	1	4
		S377	45,62	-1.50		13,7 ±0,57	12,6 ± 1,82	2	3	0	0	2	3
		S426	47,03	-2.50		15,9 ± 0,82	28,6 ± 1,82	2	2	1	0	4	1
		S409	46,35	-1.75		18,00 ± 0,79	40,00 ± 5,52	0	3	2	0	2	3
		S356	44,66	-2.52		17,5 ± 0,61	47,4 ± 20,62	0	5	0	0	0	5
		S337	44,06	-1.48		15,6 ± 0,89	26,00 ± 2,92	1	4	0	0	4	1
					Moyenne	16,28 ± 1,56	31,9 ± 12.23	***Effectif***	**5**	**21**	**4**	**0**	**13**	**17**

Question n°1 : Quels sont les niveaux de contamination en T-Hg chez *S. pilchardus* et chez *E. encrasicolus* adultes? Existe-t-il une variabilité interannuelle de la contamination en T-Hg printanière?

Considérant les deux printemps 2013 et 2014, le niveau de contamination en T-Hg dans les tissus musculaires et hépatiques chez *S. pilchardus* évolue entre 73 et 379 ng g^{-1} et pour *E. encrasicolus* entre 124 et 1477 ng g^{-1} (Figure 59). Cette gamme de variation, tout comme les concentrations moyennes (Table 27) est identique à celles présentées dans d'autres études réalisées en Mer Méditerranée ou dans l'Océan Atlantique (Storelli, 2008; Bilandžić et al., 2011; Vieira et al., 2011; Özden, 2013; Chahid et al., 2014). Dans le Golfe de Gascogne, les précédentes mesures de la concentration moyenne en T-Hg dans le muscle blanc étaient de 174 ± 81 ng g^{-1} pour *S. pilchardus* et de 178 ± 55 ng g^{-1} pour *E. encrasicolus* (Chouvelon et al., 2012a).

Du fait que la plupart des études précédemment citées avaient pour vocation d'évaluer le risque sanitaire lié à la consommation du muscle des poissons, aucune étude n'a évalué les concentrations de T-Hg dans le tissu hépatique. Entre les deux tissus analysés, les plus faibles concentrations en T-Hg sont toujours mesurées dans le muscle blanc et sont 2 fois inférieures à celles mesurées dans le tissu hépatique, quelle que soit l'espèce ou l'année considérée (Figure 59, Table 27). Le foie est un organe impliqué dans la détoxication des métaux et il synthétise des quantités importantes de métallothionéines. Ces protéines contrôlent la toxicité des métaux non-essentiels et régulent les niveaux des métaux essentiels dans l'organisme (Eisler, 2010). Pour cette raison, il est tout à fait classique de mesurer des concentrations de T-Hg toujours plus élevées dans le foie que dans le tissu musculaire. Ces observations sont en effet corroborées par celles de précédentes études réalisées sur d'autres poissons (Canli and Atli, 2003; Obaidat et al., 2015).

Il existe une variabilité interannuelle des niveaux de contaminations dans le muscle blanc chez *S. pilchardus*, ce qui n'est pas le cas pour *E. encrasicolus*. Au printemps 2013, les niveaux de T-Hg dans le muscle blanc chez *S. pilchardus* sont plus faibles que ceux d'*E. encrasicolus* et de *S. pilchardus* échantillonnés durant le printemps 2014 (Figure 59). Aucune différence interspécifique n'est cependant observée au sein de chaque année et ce, quel que soit le tissu analysé (Figure 59). Cette absence de différence interspécifique quelle que soit l'année montre que *S. pilchardus* et qu'*E. encrasicolus* semblent utiliser le même habitat ou alors que les différences d'habitats alimentaires utilisés n'induisent pas des contaminations en

T-Hg distinctes. Cependant, ces habitats alimentaires pourraient ne pas être les mêmes en 2013 et 2014 surtout pour *S. pilchardus*.

D'un point de vue général, les variations des niveaux de contaminations moyens entre *S. pilchardus* et l'*E. encrasicolus* suggèrent une position trophique proche. La variabilité interannuelle de l'exposition reste relativement peu différente compte tenu du fait que *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* appartiennent au même niveau trophique ce qui suit logiquement les résultats de Chouvelon et al. (2012). Les niveaux de contaminations de T-Hg ne permettent pas de distinguer systématiquement *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*, c'est pourquoi pour la suite des analyses, les résultats des printemps 2013 et 2014 resteront présentés distinctement.

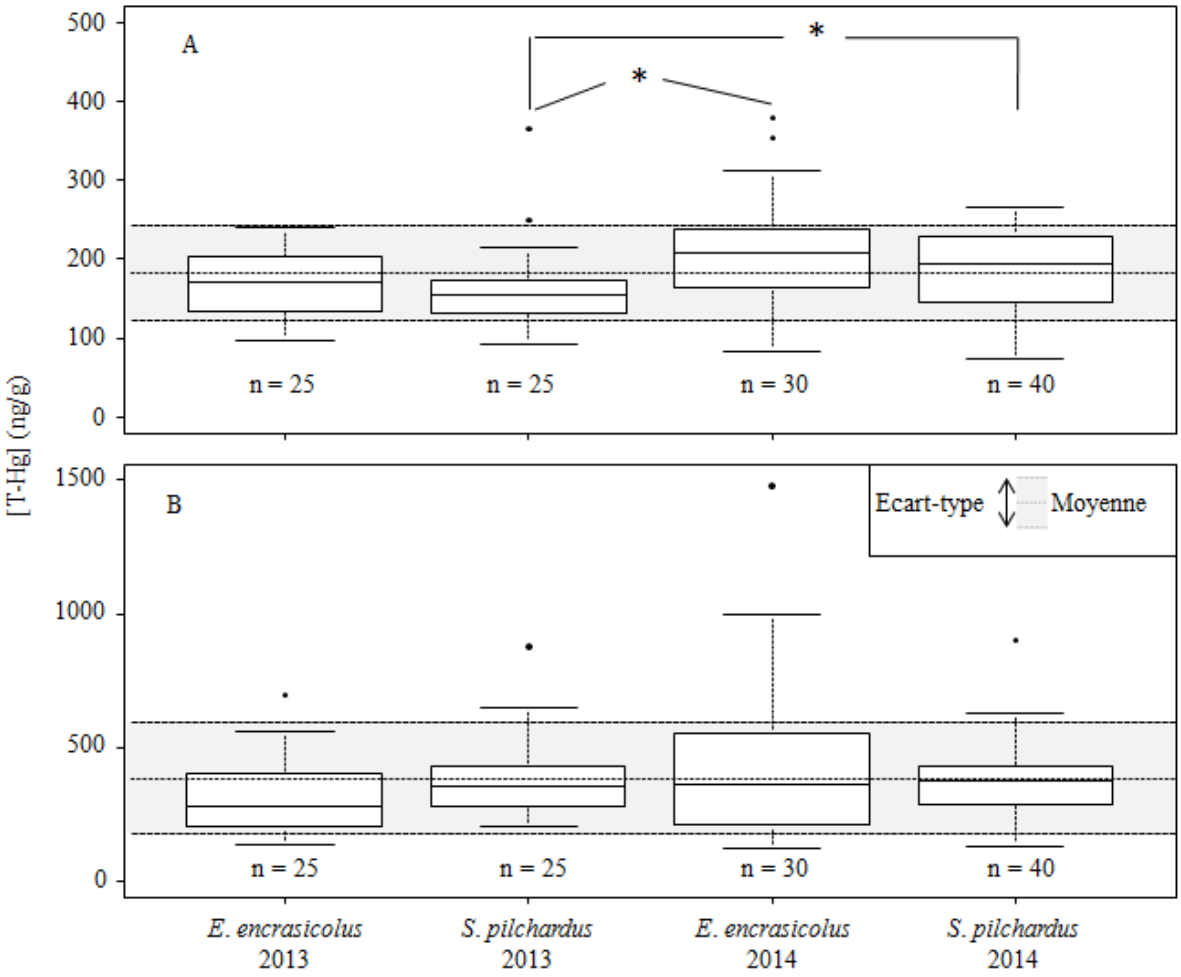


*Figure 59: Boxplot des concentrations moyennes en mercure total (T-Hg, en ng.g^{-1}) mesurées dans le muscle blanc (A) et le tissu hépatique (B) des sardines (*S. pilchardus*) et anchois (*E. encrasicolus*) échantillonnés lors des campagnes PELGAS 2013 et 2014 dans le Golfe de Gascogne. Les valeurs extrêmes sont représentées par des cercles noirs. La taille de l'échantillonnage pour chaque boite est reportée en utilisant « n= ». Les différences significatives sont identifiées grâce à un test de comparaison non paramétrique de Wilcoxson (p-value < 0 0,05).*

*Table 27: Minima, maxima et moyennes (± ET) des concentrations en mercure total (ng g^{-1}) mesurées dans le muscle blanc et le tissu hépatique de la sardine (*S. pilchardus*) et de l'anchois (*E. encrasicolus*) échantillonnées lors des campagnes printanières PELGAS 2013 et 2014.*

		S. pilchardus		*E. encrasicolus*	
		2013	2014	2013	2014
Muscle blanc	Minimum	92	73	97	83
	Maximum	366	266	240	379
	Moyenne ± ET	161 ± 55	182 ± 54	168 ± 42	207 ± 75
	Moyenne ± ET	174 ± 55		189 ± 65	
	Moyenne ± ET	181 ± 60			
Foie	Minimum	204	135	136	124
	Maximum	878	900	700	1477
	Moyenne ± ET	386 ± 159	374 ± 143	323 ± 143	449 ± 323
	Moyenne ± ET	378 ± 148		392 ± 263	
	Moyenne ± ET	385 ± 209			

Question n°2 : Les niveaux de contamination printanière en T-Hg chez S. pilchardus et chez E. encrasicolus adultes présentent-ils une variabilité spatiale ?

A méso-échelle dans le Golfe de Gascogne, les niveaux de contaminations en T-Hg mesurés dans le muscle blanc de *S. pilchardus* et d'*E. encrasicolus* ne présentent pas de patron spatial évident, autrement dit la distribution géographique des niveaux de contamination en T-Hg ne présente pas, pour notre étude, un critère de différenciation de zones d'habitat et donc de zones d'alimentation. En effet, selon le tissu, l'espèce et le printemps considérés, les niveaux contaminations peuvent ne révéler aucune différence entre chaluts comme c'est le cas pour les concentrations de T-Hg dans le foie chez *E. encrasicolus* en 2014 (Table 28). Parallèlement, il existe tout de même des différences significatives entre chaluts comme par exemple pour le muscle blanc chez *S. pilchardus* en 2013 et 2014 (Table 28). Cependant, ces groupes de chaluts reflètent généralement difficilement une logique spatiale comme c'est également le cas pour les niveaux de contamination dans le muscle blanc chez *E. encrasicolus* échantillonné en 2014. Les niveaux de contamination en T-Hg sont plutôt homogènes spatialement à notre échelle d'étude.

Ces éléments de discussion amènent à la fois des éléments de conclusion et d'interrogations. L'emprise spatiale de notre étude ne semble pas suffisante pour utiliser les niveaux de contamination en T-Hg comme un critère de différenciation des zones d'habitat. En effet, on sait que verticalement *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* occupent sensiblement les mêmes profondeurs tout du moins si l'on compare au panel d'espèces échantillonnées dans Chouvelon et al. (2012), travaux permettant de différencier clairement les espèces mésopélagiques des espèces épipélagiques.

*Table 28: Tests statistiques identifiant, au sein de chaque printemps et par tissu, des groupes de chaluts sur la base de la concentration en mercure total chez la sardine (*Sardina pilchardus*) échantillonnées lors des printemps 2013 et 2014 dans le Golfe de Gascogne. Les barres verticales (|) indiquent les moyennes par chalut qui ne diffèrent pas significativement d'après les tests effectués (application de « multiple relevel GLM », p-values significatives < à 0,05).*

	Muscle blanc					Foie				
			Groupes de chaluts ne présentant pas de différence significative					**Groupes de chaluts ne présentant pas de différence significative**		
Année	Chalut	**Moy.** ± ET	a	b	c	Chalut	**Moy.** ± ET	a	b	c
2013	R227	108 ± 15	|			R227	239 ± 40	|		
	R5033	150 ± 18	|	|		R288	348 ± 29	|		
	R288	157 ± 12	|	|		R5033	348 ± 110	|		
	R185	169 ± 33		|	|	R185	385 ± 121	|	|	
	R179	223 ± 89		|	|	R179	553 ± 59		|	
2014	S0377	80 ± 7	|			S0377	232 ± 110	|		
	S0332	175 ± 53		|		S0391	283 ± 91	|		
	S0391	176 ± 37		|	|	S0409	347 ± 97	|	|	
	S0409	187 ± 16		|	|	S0450	352 ± 60	|	|	
	S0346	192 ± 41		|	|	S0481	366 ± 155	|	|	
	S0481	208 ± 50		|	|	S0332	381 ± 36		|	
	S0450	218 ± 32		|	|	S0474	434 ± 37		|	
	S0474	224 ± 36			|	S0346	594 ± 192			|

*Table 29: Tests statistiques identifiant, au sein de chaque printemps et par tissu, des groupes de chaluts sur la base de la concentration en mercure total chez l'anchois (*Engraulis encrasicolus*) échantillonnées lors des printemps 2013 et 2014 dans le Golfe de Gascogne. Les barres verticales (|) indiquent les moyennes par chalut qui ne diffèrent pas significativement d'après les tests effectués (application de « multiple relevel GLM », p-values significatives < à 0,05).*

	Muscle blanc					Foie				
			Groupes de chaluts ne présentant pas de différence significative					**Groupes de chaluts ne présentant pas de différence significative**		
Année	Chalut	**Moy.** ± ET	a	b	c	Chalut	**Moy.** ± ET	a	b	c
2013	R202	131 ± 46	|			R5034	223 ± 46	|		
	R179	164 ± 22	|			R202	309 ± 158	|	|	
	R185	178 ± 49	|			R185	315 ± 95	|	|	
	R5020	181 ± 26	|			R5020	320 ± 144	|	|	
	R5034	184 ± 50	|			R179	449 ± 183		|	
2014	S0377	134 ± 59	|			S0377	307 ± 133	|		
	S0337	165 ± 48	|	|		S0338	326 ± 245	|		
	S0338	196 ± 21	|	|		S0409	431 ± 330	|		
	S0426	209 ± 57	|	|		S0356	474 ± 307	|		
	S0356	242 ± 97		|		S0426	518 ± 235	|		
	S0409	295 ± 42			|	S0337	640 ± 569	|		

Question n°3 : Quels sont les niveaux de contamination printaniers en T-Hg au sein du mésozooplancton ? Existe t-t-il une variation spatiale et/ou temporelle de ces niveaux de contamination ?

Le mésozooplancton constitue la base de l'alimentation de *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* et plus généralement de tous les zooplanctonophages. En moyenne, considérant les deux printemps étudiés, la concentration en T-Hg dans le mésozooplancton est de 30,2 ± 14,7 ng g^{-1} (Figure 22A). Il existe une variabilité interannuelle de ces niveaux de contamination, au printemps 2013 ces niveaux sont moins élevés que ceux du printemps 2014 (Figure 22A). Bien que l'on observe que, plus la classe de taille considérée est petite, plus la concentration est T-Hg est élevée, aucun effet de la classe de taille ne se révèle significatif (Figure 22 B et C). De la même manière, aucun gradient longitudinal ou latitudinal n'a pu être mis significativement en évidence pour expliquer les variations de T-Hg au sein du mésozooplancton (Figure 22 B et C).

Ainsi, le facteur d'amplification trophique moyen entre le niveau de contamination de T-Hg de *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* confondus est de 6 avec le muscle blanc et de 12 avec leur tissu hépatique.

L'arrivée de T-Hg dans les masses d'eaux océaniques est sous l'influence directe des relargages industriels et dans ce sens, les estuaires peuvent être une source de T-Hg potentielle pour les masses d'eau océaniques (De Marco et al., 2006). Ce patron spatial ne semble pas identifié dans cet étude. Au printemps, les débits de l'estuaire de la Gironde sont moins élevés qu'en période hivernale, les organismes zooplanctoniques ayant un cycle de vie court, il est possible qu'ils n'enregistrent pas cette « pollution ».

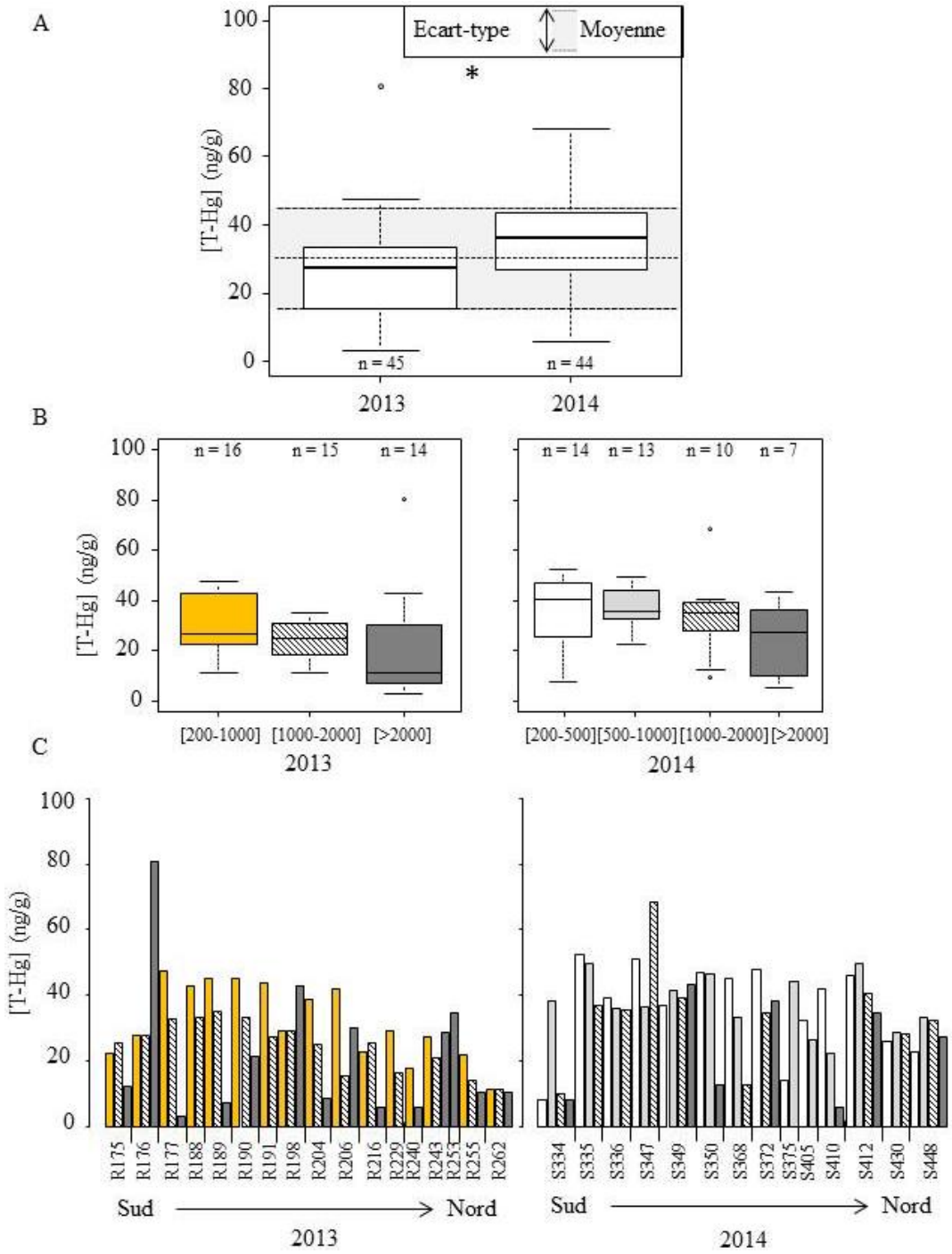


Figure 60: Niveaux de contamination en mercure total (T-Hg, ng g^{-1}) printanier du mésozooplancton dans le Golfe de Gascogne, A : boxplot par printemps, B : boxplot par classe de taille et par année et C : histogrammes des niveaux de contamination à chaque station et pour chaque classe de taille échantillonnées à chaque station. Les effectifs sont indiqués à l'aide de « n= ».

Question n°4 : Rôle de certains facteurs biologiques, dans quelle mesure la taille, la masse, l'âge et le sexe de *S. pilchardus* et de *E. encrasicolus* font varier leurs niveaux de contamination en T-Hg ?

De nombreuses études s'attachent à relier différents aspects du métabolisme des individus à leur niveau de contamination en métaux car c'est un pré-requis indispensable avant d'envisager l'utilisation du T-Hg comme traceur de l'écologie alimentaire des individus.

Chez *E. encrasicolus*, et quelle que soit l'année considérée, aucune corrélation linéaire significative n'a été mise en évidence entre la longueur totale, la masse, ou l'âge et la concentration en T-Hg dans le muscle (Figure 62). En revanche, les concentrations en T-Hg dans le foie chez *E. encrasicolus* sont significativement plus élevées chez les mâles que chez les femelles aux printemps 2013 ($p < 0,05$) et 2014 ($p < 0,05$) (Table 30). Les concentrations en T-Hg dans le muscle blanc d'*E. encrasicolus* sont corrélées positivement à l'âge annuel des individus en 2013 et à la masse et la longueur totale des individus en 2014 (Figure 62). Aucune différence entre les genres n'est significative au regard des concentrations en Hg dans le muscle d'*E. encrasicolus*. En revanche le tissu hépatique des mâles est, quelle que soit l'année considérée, significativement plus contaminé en T-Hg que celui des femelles.

Chez *S. pilchardus*, les concentrations en T-Hg dans le foie sont positivement corrélées à la longueur totale et également à la masse des individus de 2013 tandis qu'en 2014, les concentrations en T-Hg dans le foie sont uniquement corrélées aux concentrations dans le muscle blanc (Figure 61). Aucune différence entre les genres n'existe en considérant les niveaux de contaminations en T-Hg dans le muscle blanc des *S. pilchardus*. Cependant, en 2014, le tissu hépatique de *S. pilchardus* présente des concentrations plus élevées chez les mâles que les femelles.

La corrélation taille – concentration en T-Hg est un résultat classique du fait que l'incorporation en T-Hg et donc sa bioaccumulation se fait continuellement tout au long de la vie des organismes. De plus, comme cela a été montré chez les petits poissons pélagiques, il existe un changement ontogénique dans le régime alimentaire et mécaniquement les *S. pilchardus* et les *E. encrasicolus* sont capables d'ingérer des proies plus grandes pouvant proportionnellement contenir plus de T-Hg. Ce résultat est le reflet de l'équilibre des processus d'assimilation et d'élimination.

Le dimorphisme sexuel de la contamination en T-Hg est également un résultat courant. Ce dimorphisme serait lié à la croissance différentielle entre mâles et femelles. Les mâles de *S.*

pilchardus grandissent plus rapidement que les femelles (Tsikliras and Koutrakis, 2013), qui allouent une part de leur énergie dans la reproduction. De plus, les masses corporelles des femelles sont plus importantes que celles des mâles ce qui impliquent une dilution du T-Hg dans les tissus. Aussi, à cette saison de l'étude, les petits pélagiques sont au maximum de leur phase de reproduction, la production d'ovocytes est maximale et il existe un transfert maternel des contaminants vers les œufs.

Le lien entre l'âge du poisson et la concentration en T-Hg (observé pour le muscle blanc de l'*E. encrasicolus* en 2013) est toutefois un résultat plus atypique étant donné que l'âge d'un poisson est une variable plus difficile à acquérir et donc largement moins présenté dans la littérature. Les concentrations en T-Hg mesurées dans le foie des *S. pilchardus* sont toujours positivement corrélées à celles du muscle blanc ce qui n'est jamais le cas pour les *E. encrasicolus*. Ce qui laisse supposer que les systèmes de détoxication du T-Hg présentent des différences entre les deux espèces.

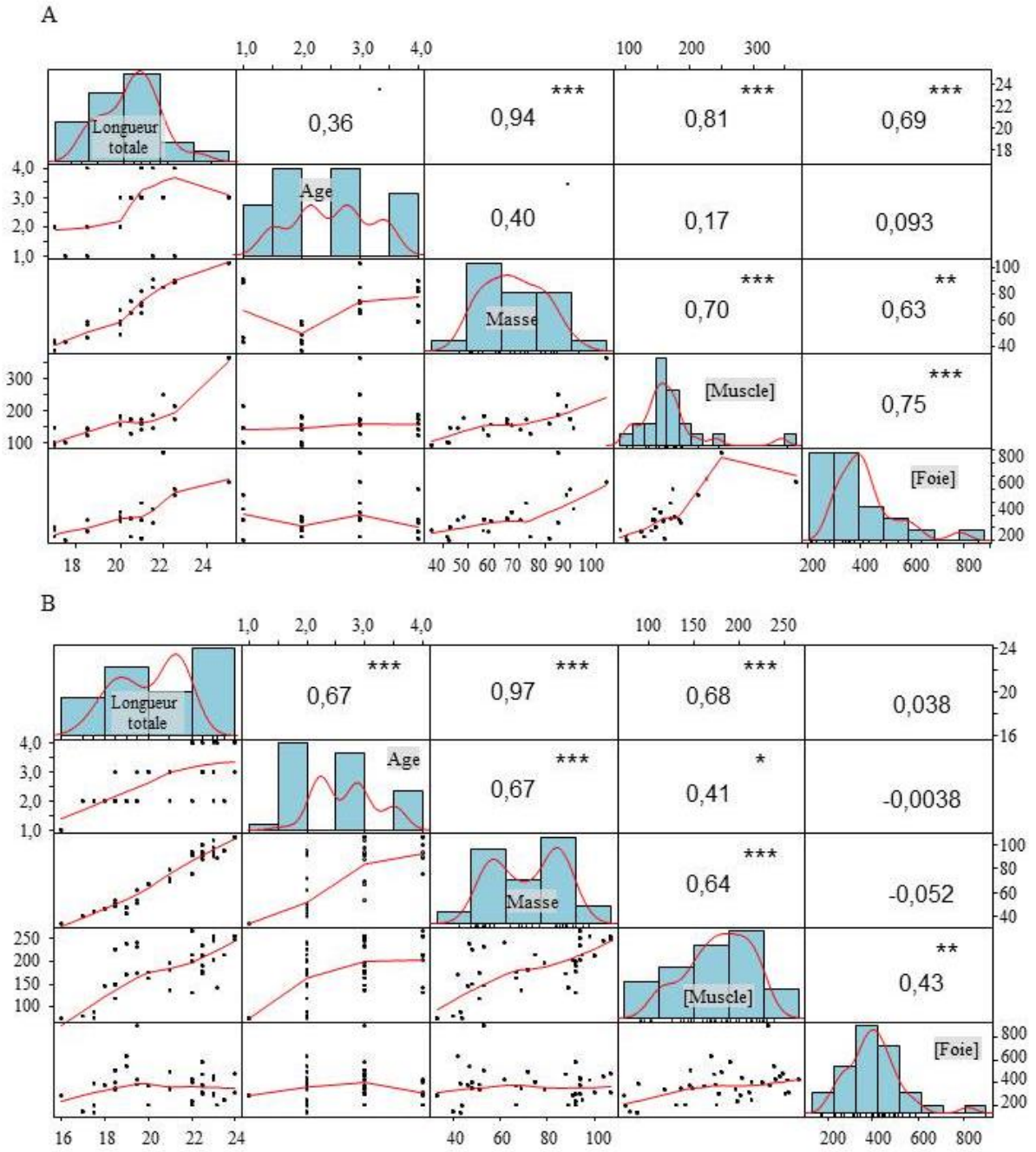


*Figure 61: Matrice de corrélations, nuages de points et distributions de la longueur totale (cm), l'âge (année), la masse (g) et des concentration en mercure total dans le muscle blanc ([Muscle]) et le foie ([Foie]) pour la sardine (*S. pilchardus*) échantillonné au printemps 2013 (A) et 2014 (B) dans le Golfe de Gascogne. Les coefficients de corrélation sont présentés dans la partie haute de la matrice et associés à un niveau de significativité (*** : p-value= 0,001 - ** : p-value=0,01 - * : p-value= 0,05 e ˙ : p-value=0,1).*

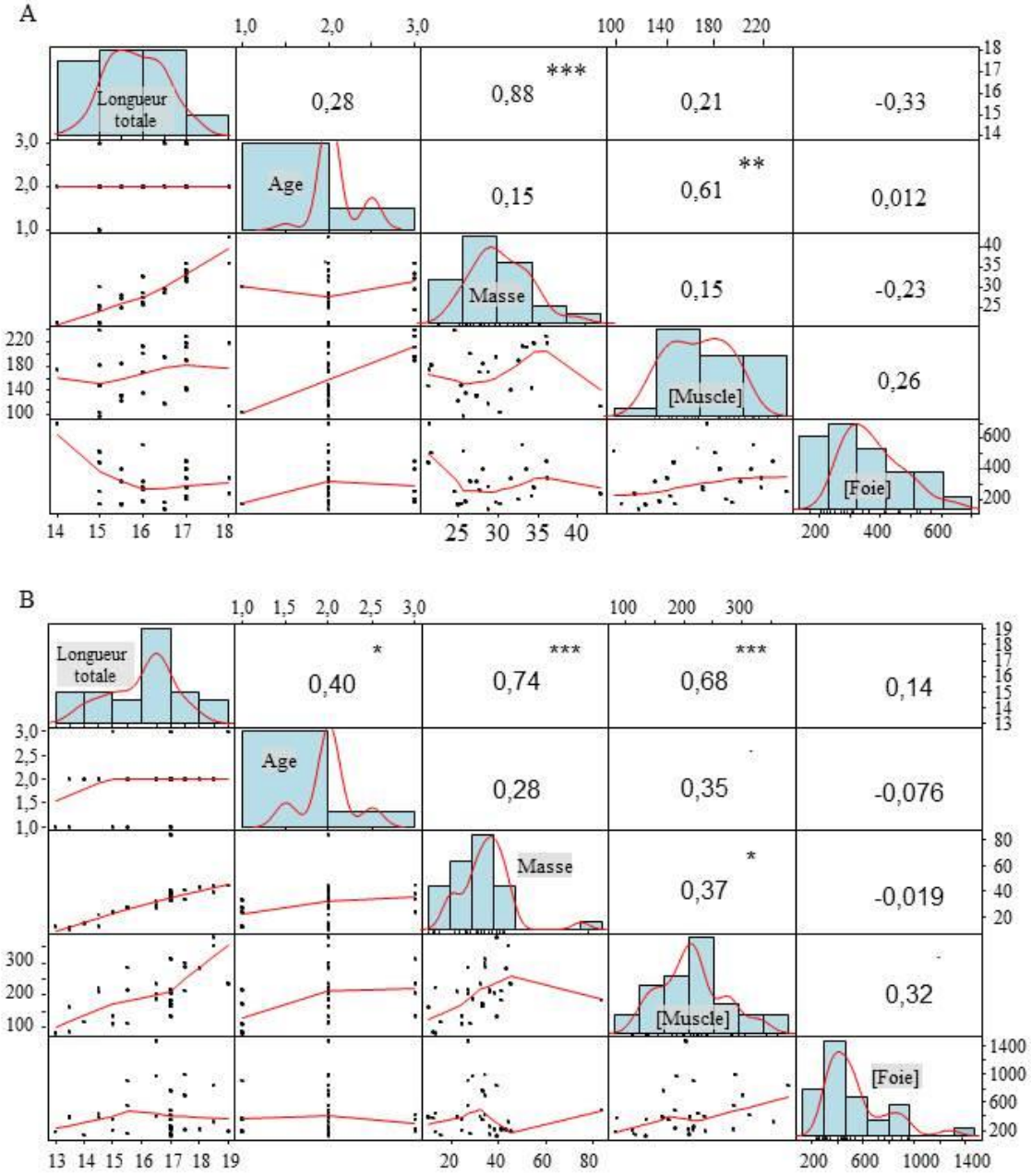


*Figure 62: Matrice de corrélations, nuages de points et distributions de la longueur totale (cm), l'âge (année), la masse (g) et des concentration en mercure total dans le muscle blanc ([Muscle]) et le foie ([Foie]) pour l'anchois (*E. encrasicolus*) échantillonné au printemps 2013 (A) et 2014 (B) dans le Golfe de Gascogne. Les coefficients de corrélation sont présentés dans la partie haute de la matrice et associés à un niveau de significativité (*** : p-value= 0,001 - ** : p-value=0,01 - * : p-value= 0,05 et . p-value=0,1).*

*Table 30: Résultats des tests statistiques pour les différences significatives entre les concentrations en mercure total (± ET, ng.g^{-1}) mesurées chez les femelles ou les mâles pour les sardines (*S. pilchardus*) et les anchois (*E. encrasicolus*) échantillonnées au printemps 2013 et 2014. Les p-value significatives sont en gras, le nombre d'individus par genre est présenté dans la Table 26.*

	Espèce	*S. pilchardus*		*E. encrasicolus*	
	Année	2013	2014	2013	2014
Tissu	Genre				
Muscle blanc	Femelle	0,17 ± 0,06	0,17 ± 0,05	0,17 ± 0,04	0,20 ± 0,08
	Mâle	0,14 ± 0,04	0,19 ± 0,05	0,13 ± 0,05	0,21± 0,06
	P	0,25	0,51	0,29	0,81
Foie	Femelle	0,35 ± 0,12	0,32 ± 0,11	0,23 ± 0,11	0,29 ± 0,20
	Mâle	0,13 ± 0,18	0,45 ± 0,15	0,61 ± 0,12	0,67 ± 0,34
	P	0,28	<0,05	<0,05	<0,05

Conclusion

Les niveaux de contamination en T-Hg mesurés, au printemps dans le Golfe de Gascogne, chez *S. pilchardus* et *E. encrasicolus* adultes entre 2013 et 2014 ne permettent pas réellement de discriminer leur écologie alimentaire. Elles ne permettent pas de dégager des patrons géographiques des habitats alimentaires prospectés ni, *a priori*, du type de proies préférentiellement ingérées. Les niveaux de contamination en T-Hg chez ces deux espèces semblent, d'après l'analyse préliminaire de ces résultats, contrôlés davantage par des facteurs endogènes qu'exogènes (facteurs d'exposition tels que la position géographique). En effet, les concentrations en T-Hg dans le muscle de *S. pilchardus* du chalut S0377 au printemps 2014 sont les plus basses mesurées. Dans ce chalut, la taille moyenne des individus récoltés est également la plus faible considérant l'ensemble des *S. pilchardus* récoltés au printemps 2014 et il en est de même si l'on regarde la masse et l'âge de ces individus.

Il est évident que ces analyses préliminaires devront être davantage aboutie au travers d'une analyse statistique plus intégratrice de l'ensemble des paramètres tels qu'un modèle additif généralisé. Une des pistes à envisager, si l'on considère uniquement les résultats apportés sur les niveaux de contamination du mésozooplancton, serait de vérifier la relation qu'il existe entre l'abondance ou la diversité de ces organismes dans la colonne d'eau à leur niveau de contamination en T-Hg puisque ces données ont été acquises au cours de ces travaux de thèse. En effet, c'est souvent l'impact de la pollution sur les abondances de mésozooplancton qui est choisi comme approche dans les quelques études proposant des

mesures de concentrations de T-Hg dans le mésozooplancton (Pereira et al., 2007; Uriarte and Villate, 2004).

L'utilisation des niveaux de contamination en T-Hg seuls ne se révélant pas pertinente pour les objectifs de cette étude, il serait intéressant de les mettre en relation avec d'autres résultats ou échantillons obtenus par ces travaux. Par exemple, quelques études montrent que les parasites peuvent accumuler les métaux lourds en plus grande quantité que les tissus sains des poissons hôtes (Sures, 2008). Les résultats obtenus de ce couplage pourraient donc potentiellement discriminer davantage ces deux prédateurs.

Matériel supplémentaire

Table 31: - Caractéristiques de l'échantillonnage de mésozooplancton effectué lors des campagnes printanières PELGAS 2013 et 2014 dans le Golfe de Gascogne. Pour chaque station, sont présentés les coordonnées géographiques (en degrés décimaux) et les classes de taille (en µm) échantillonnées.

				Classe de taille (µm)			
				[200 – 1000]			
Année	Station	Latitude	Longitude	[200-	[500-	[1000-	[>2000]
2013	R175	43.67	-2.02		x	x	x
	R176	43,66	-1,73		x	x	x
	R177	43,66	-1,46		x	x	x
	R188	44,46	-1,49		x	x	
	R189	44,46	-1,72		x	x	x
	R190	44,46	-2,10		x	x	x
	R191	44,46	-1,29		x	x	
	R198	45,18	-2,08		x	x	x
	R204	45,48	-1,27		x	x	x
	R206	45,33	-1,67		x	x	x
	R216	45,05	-2,88		x	x	x
	R229	46,39	-1,82		x	x	
	R240	47,12	-2,46		x		x
	R243	46,77	-3,19		x	x	x
	R253	45,70	-3,56				x
	R255	45,90	-3,05		x	x	x
	R262	45,34	-4,29		x	x	x
2014	S0334	43,66	-2,00	x	x	x	x
	S0335	43,66	-1,73	X	x	x	
	S0336	43,66	-1,46	X	x	x	
	S0347	44,46	-1,30	x	x	x	
	S0349	44,46	-1,72	X	x	x	x
	S0350	44,46	-2,09	X	x		x
	S0368	45,03	-2,44	x	x	x	
	S0372	45,18	-2,08	X	x	x	x
	S0375	45,47	-1,27	X	x		
	S0405	46,39	-1,82	x	x		
	S0410	45,90	-3,06	X	x	x	x
	S0412	45,65	-3,66	X	x	x	x
	S0430	45,77	-3,19	x	x	x	
	S0448	46,26	-4,49	X	x	x	x

Annexe 5 :Résumé des contributions estimées de chaque groupe des proies mésozooplanctoniques dans le régime alimentaire de la sardine européenne, Sardina pilchardus*, résultant des différents modèles de mélange appliqués pour chaque année et chaque tissu, avec différents facteurs d'enrichissement trophiques (TDFs: $\Delta\delta^{13}C$ and $\Delta\delta^{15}N$) issus de la littérature (modèle 1) ou obtenus par expérimentation (modèle 2). Les valeurs des groupes de proies contribuant à plus de 10% dans les deux modèles sont considérées comme des groupes majoritaires à la différences des groupes de proies ne contribuant qu'à plus de 10% au régime alimentaire de la sardine que dans un seul des deux modèles qui sont définis comme des groupes secondaires. Les contributions des groupes majoritaires sont moyennées et présentées en gras.*

	Tissu	MUSCLE			FOIE		
	Model appliqué Références pour TEFs	Modèle 1 Sweeting et al, 2007a, b	Modèle 2 Expérimental	Contribution moyenne (modèles 1 et 2) des groupes majoritaires	Modèle 1 Sweeting et al, 2007a, b	Modèle 2 Expérimental	Contribution moyenne (modèles 1 et 2) des groupes majoritaires
	$\Delta\delta^{13}C$	1,7 ± 1,1	2,32 ± 0,07		0,9 ± 1,3	2,35 ± 0,07	
	$\Delta\delta^{15}N$	3,2 ± 1,3	2,87 ± 0,12		2,3 ± 0,9	2,80 ± 0,16	
Année	Groupe de proies						
2010	1, Petits à moyens organismes, du talus, au nord	1,3 ± 1,2	1,4 ± 1,3		—	—	
	2, Moyens organismes, de la côte au talus, du centre au nord	3,0 ± 2,7	1,7 ± 1,6		—	—	
	3, Petits à moyens organismes, de la côte et du plateau, du centre au Nord	0,9 ± 0,8	1,1 ± 1,0		—	—	
	4, Petits à moyens organismes, de la côte au plateau au Nord	38,0 ± 9,3	19,3 ± 12,4	28,6 ± 13,2	—	—	
	5, Grands organismes, du plateau au talus, au Nord	9,6 ± 5,9	22,0 ± 8,0		—	—	
	6, Grands organismes, du talus, du centre au Sud	1,7 ± 1,4	0,3 ± 0,3		—	—	
	7, Petits à moyens organismes, de la côte au	3,8 ± 3,2	3,7 ± 3,6		—	—	

	talus, au Sud					
	8, Petits à moyens organismes, de la côte au plateau, du centre au Sud	41,7 ± 8,3	46,6 ± 12,9	44,4 ± 3,4	—	—
2011	1, Petits à moyens organismes du talus au Nord	2,1 ± 1,7	3,5 ± 2,6		6,2 ± 4,2	33,8 ± 6,2
	2, Petits à moyens organismes, du plateau au talus au Nord	5,0 ± 3,,3	2,3 ± 2,0		9,9 ± 5,9	6,1 ± 5,3
	3, Grands organismes du plateau au talus, au Nord	8,6 ± 4,0	35,7 ± 5,4		8,4 ± 5,1	36,0 ± 7,1
	4, Petits à moyens organismes du plateau au talus, du centre au Nord	4,8 ± 3,2	1,4 ± 1,2		11,0 ± 6,0	3,5 ± 3,3
	5, Petits à moyens organismes du plateau au talus, du centre au Sud	7,3 ± 4,2	2,6 ± 2,2		10,5 ± 6,1	6,1± 5,2
	6, Petits à moyens organismes de la côte au Nord	31,6 ± 4,0	50,0 ± 4,3	40,8 ± 13,0	14,6 ± 4,8	6,4 ± 4,1
	7, Grands organismes du plateau au talus, au Sud	19,2 ± 4,8	1,7 ± 1,5		14,5 ± 5,8	2,5 ± 2,3
	8, Petits à moyens organismes de la côte au plateau, au Sud	18,5 ± 5,2	1,4 ± 1,3		15,1 ± 6,0	2,3 ± 2,1
	9, Petits à moyens organismes de la zone océanique	2,9 ± 2,2	1,1 ± 0,9		9,8 ± 5,4	2,9 ± 2,7
2012	1, Grands organismes du plateau au Nord	19,2 ± 5,0	39,8 ± 5,3	29,5 ± 14,5	12,9 ± 4,9	38,6 ± 6,5
	2, Petits à moyens organismes, de la côte au Plateau au Nord	14,5 ± 5,8	17,7 8,6±	15,7 ± 1,7	11,0 ± 5,3	4,5 ± 3,8
	3, Petits organismes de la côte au plateau au Sud	4,5 ± 3,2	3,4± 2,8		8,7 ± 5,1	6,9 ± 5,6
	4, Petits à moyens organismes de la côte au talus, du centre au Sud	7,2 ± 4,6	5,2 ± 4,3		9,2 ± 5,3	3,8 ± 3,4
	5, Petits organismes du talus, du centre au Nord	2,8 ± 2,2	2,7 ± 2,2		7,8 ± 4,5	29,5± 6,5
	6, Grands organismes, du talus, du Nord au centre	6,6 ± 4,3	4,6 ± 3,7		9,5 ± 5,4	6,3 ± 5,4
	7, Petits organismes du talus du centre eu Nord	3,9 ± 2,9	2,8 ± 2,4		7,7 ± 4,9	3,4 ± 3,1
	8, Petits organismes du talus au plateau au Sud	3,5 ± 2,5	1,4 ± 1,3		4,8 ± 3,1	0,8 ± 0,7
	9, Petits organismes côtiers au Nord	7,6 ± 3,7	2,7 ± 2,2		7,0 ± 4,1	1,0 ± 0,9
	10, Petits organismes du talus au Sud	20,5 ± 5,8	13,2 ± 6,45	16,8 ± 5,1	11,3 ± 5,2	2,2 ± 2,0
	11, Petits à moyens organismes de la côte au plateau eu centre Sud	9,7 ± 5,3	6,2 ± 5,0		9,5 ± 5,3	2,6 ± 2,4

2013	1, Petits organismes de la côte au centre	2,6 ± 2,0	0,7 ± 0,7		1,1 ± 0,8	1,7 ± 1,6
	2, Grands organismes du talus au Nord	5,7 ± 4,5	4,1 ± 3,6		4,2 ± 3,4	6,7 ± 5,1
	3, Petits organismes du talus au Nord	4,4 ± 2,9	0,9 ± 0,8		1,3 ± 1,1	2,2 ± 2,0
	4, Petits organismes du talus du centre au Nord	3,5 ± 3,1	1,6 ± 1,5		1,8 ± 1,6	3,3 ± 2,8
	5, Petits organismes de la côte et du plateau au Nord	13,9 ± 6,4	28,7 ± 12,5	21,3 ± 10,5	21,1 ± 7,3	19,0 ± 10,0
	6, Grands organismes du plateau au centre	16,7 ± 7,3	6,2 ± 5,0		13,9 ± 7,0	10,8 ± 7,2
	7, Petits à moyens organismes de la côte au talus du centre au Sud	22, 1 ± 8,3	14,9 ± 9, 2	18,5 ± 5,1	25,4 ± 7,1	16,2 ± 7,8
	8, Petits organismes du talus et du plateau au Nord	8,6 ± 5,5	3,9 ± 3,5		5,6 ± 4,2	7,3 ± 5,7
	9, Petits à moyens organismes de la côte et du plateau au centre	6,2 ± 4,5	3,1 ± 3,0		3,9 ± 3,1	6,1 ± 5,0
	10, Petits organismes du talus au Sud	4,4 ± 3,6	16,4 ± 9,3		5,7 ± 4,1	11,0 ± 6,5
	11, Petits à moyens organismes de la côte au talus au Sud	11,9 ± 6,1	19,2 ± 10,5	15,5 ± 5,1	16, 0 ± 7,0	15,7 ± 9,3
2014	1, Grands organismes, du plateau, au sud	3,3 ± 2,9	2,2 ± 2,2		2,5 ± 2,2	7,6 ± 5,7
	2, Petits organismes de la côte au talus au Sud	3,9 ± 3,2	2,6 ± 2,5		3,1 ± 2,7	14,8 ± 8,6
	3, Petits organismes de la côte et du plateau, au Nord	6,4 ± 4,5	4,2 ± 4,0		5,1 ± 4,1	12,2 ± 8,0
	4, Grand organismes du plateau au talus, au centre	18,2 ± 7,0	17,7 ± 10,8	19,9 ± 0,3	20,7 ± 8,3	22,4 ± 9,5
	5, Petits à moyens organismes du plateau, au centre-Sud	26,2 ± 8,7	47,5 ± 14,5	36,8 ± 15,0	35,7 ± 8,3	15,9 ± 7,9
	6, Petits organismes du talus au plateau au centre	27,9 ±2,3	16,7 ± 0,1	22,3 ± 7,9	22,5 ±2,7	0,9 ± 0,8
	7, Petits organismes de la côte du centre au Nord	2,3 ± 2,1	1,3 ± 1,3		1,5 ± 1,4	2,0 ± 1,7
	8, Petits à moyens organismes de la côte au talus, du centre-Nord	3,1 ± 2,7	1,9 ± 1,9		2,2 ± 2,0	5,7 ± 4,5
	9, Petits organismes du plateau Nord	1,1 ± 0,9	7,6 ± 7,1		0,8 ± 0,7	2,2 ± 1,8
	10, Petits à moyens organismes de la côte au talus au Nord	3,3 ± 2,9	2,0 ± 1,9		2,3 ± 2,1	3,5 ± 3,0
	11, Moyens organismes au talus au Nord	1,8 ± 1,8	1,2 ± 1,1		1, 1 ± 1,2	3,12 ± 2,6
	12, Petits organismes de la côte au centre	2,5 ± 2,3	1,7 ± 1,7		1,9 ± 1,7	9,3 ± 6,3

Annexe 6: Résumé des contributions estimées de chaque groupe de proies mésozooplanctoniques dans le régime alimentaire de l'anchois européen, Engraulis encrasicolus*, résultant des différents modèles de mélange appliqués pour chaque année et chaque tissu, avec différents facteurs d'enrichissement trophiques (TEFs: $\Delta\delta^{13}C$ and $\Delta\delta^{15}N$) issus de la littérature (modèle 1) ou obtenus par expérimentation (modèle 2), Les valeurs des groupes de proies contribuant à plus de 10% dans les deux modèles sont considérées comme des groupes majoritaires à la différences des groupes de proies ne contribuant qu'à plus de 10% au régime alimentaire de la sardine que dans un seul des deux modèles qui sont définis comme des groupes secondaires. Les contributions des groupes majoritaires sont moyennées et présentées en gras.*

	Tissu	**MUSCLE**			**FOIE**		
	Model appliqué **Références pour TEFs**	**Modèle 1** **Sweeting et al, 2007a, b**	**Modèle 2** **Expérimental**	**Contribution moyenne (modèles 1 et 2) des groupes majoritaires**	**Modèle 1** **Sweeting et al, 2007a, b**	**Modèle 2** **Expérimental**	**Contribution moyenne (modèles 1 et 2) des groupes majoritaires**
	$\Delta\delta^{13}C$	1,7 ± 1,1	2,32 ± 0,07		0,9 ± 1,3	2,35 ± 0,07	
	$\Delta\delta^{15}N$	3,2 ± 1,3	2,87 ± 0,12		2,3 ± 0,9	2,80 ± 0,16	
Année	**Groupe de proies**						
2010	1, Petits à moyens organismes, du talus, au nord	5,5 ± 3,8	3,2 ± 2,7		—	—	
	2, Moyens organismes, de la côte au talus, du centre au nord	12,5 ± 5,3	3,4 ± 2,8		—	—	
	3, Petits à moyens organismes, de la côte et du plateau, du centre au Nord	3,4 ± 2,6	3,3 ± 2,7		—	—	
	4, Petits à moyens organismes, de la côte au plateau au Nord	23,1 ± 6,7	13,7 ± 9,0	**17,5 ± 5,3**	—	—	
	5, Grands organismes, du plateau au talus, au Nord	15,1 ± 6,2	31,6 ± 14,2	**23,3 ± 10.2**	—	—	
	6, Grands organismes, du talus, du centre au Sud	6,4 ± 3,7	18,4 ± 7,5		—	—	
	7, Petits à moyens organismes, de la côte au talus, au Sud	12,0 ± 6,2	8,8 ± 7,0		—	—	
	8, Petits à moyens organismes, de la côte au plateau, du centre au Sud	22,0 ± 6,2	17,5 ± 9,8	**19,7 ± 3,1**	—	—	

2011	1, Petits à moyens organismes du talus au Nord	12,8 ± 5,8	11,4 ± 6,3	**12,1 ± 0,9**	15,8 ± 7,6	29,9 ± 8,9
	2, Petits à moyens organismes, du plateau au talus au Nord	10,9 ± 6,6	5,2 ± 4,5		10,0 ± 7,4	9,3 ± 7,3
	3, Grands organismes du plateau au talus, au Nord	15,4 ± 6,4	58,2 ± 11,1	**36,8 ± 30,2**	25,3 ± 10,6	27 ± 11,1
	4, Petits à moyens organismes du plateau au talus, du centre au Nord	9,1 ± 6,1	3,1 ± 2,8		6,8 ± 5,6	6,1 ± 5,4
	5, Petits à moyens organismes du plateau au talus, du centre au Sud	11,2 ± 6,7	5,3 ± 4,7		10,6 ± 7,7	8,7 ± 6,9
	6, Petits à moyens organismes de la côte au Nord	14,7 ± 5,6	8,9 ± 6,0		14,2 ± 6,7	5,7 ± 4,5
	7, Grands organismes du plateau au talus, au Sud	9,2 ± 5,8	2,6 ± 2,4		6,1 ± 5,0	3,6 ± 3,3
	8, Petits à moyens organismes de la côte au plateau, au Sud	8,6 ± 5,7	2,3 ± 2,2		5,5 ± 4,6	3,6 ± 3,4
	9, Petits à moyens organismes de la zone océanique	8,1 ± 5,6	2,5 ± 2,3		5,7 ± 4,8	5,8 ± 5,12
2012	1, Grands organismes du plateau au Nord	16,8 ± 4,5	37,2 ± 5,1	**27,0 ± 14,4**	18,6 ± 5,8	45,6 ± 6,9
	2, Petits à moyens organismes, de la côte au Plateau au Nord	13,3 ± 5,2	17,9 ± 8,8	**15,8 ± 2,9**	12,9 ± 6,3	4,3 ± 4,1
	3, Petits organismes de la côte au plateau au Sud	7,1 ± 4,3	6,1 ± 4,5		7,7 ± 5,0	5,9 ± 5,1
	4, Petits à moyens organismes de la côte au talus, du centre au Sud	8,8 ± 4,9	5,8 ± 4,7		9,0± 5,0	3,5 ± 3,3
	5, Petits organismes du talus, du centre au Nord	5,0 ± 3,2	5,8 ± 3,7		6,3 ± 4,1	25,5 ± 6,0
	6, Grands organismes, du talus, du Nord au centre	9,3 ± 5,2	8,1 ± 5,9		9,4 ± 5,8	5,5 ± 4,9
	7, Petits organismes du talus du centre au Nord	5,3 ± 3,7	3,3 ± 2,8		6,0 ± 4,4	3,0 ± 2,8
	8, Petits organismes du talus au plateau au Sud	2,7 ± 2,0	1,0 ± 0,9		3,0 ± 2,3	0,8 ± 0,7
	9, Petits organismes côtiers au Nord	5,2 ± 3,1	1,5 ± 1,3		4,8 ± 3,2	0,9 ± 0,9
	10, Petits organismes du talus au Sud	16,1 ± 5,2	7,4 ± 5,0		12, 6 ± 6,0	2,1 ± 2,0
	11, Petits à moyens organismes de la côte au plateau eu centre Sud	9,6 ± 5,0	5,2 ± 4,2		9,3 ± 5,7	2,4 ± 2,3

2013	1, Petits organismes de la côte au centre	3,2 ± 2,3	0,7 ± 0,7		1,3 ± 1,0	1,9 ± 1,8
	2, Grands organismes du talus au Nord	6,8 ± 4,5	0,4 ± 0,3		5,3 ± 4,1	8,1 ± 6,0
	3, Petits organismes du talus au Nord	6,1 ± 3,6	0,9 ± 0,8		1,5 ± 1,3	2,3 ± 2,3
	4, Petits organismes du talus du centre au Nord	4,2 ± 3,5	1,6 ± 1,5		2,4 ± 2,0	4,3 ± 3,5
	5, Petits organismes de la côte et du plateau au Nord	12,9 ± 5,9	30,3 ± 12,7	**21,6 ± 12,3**	19,8 ± 7,4	16,3 ± 8,8
	6, Grands organismes du plateau au centre	16,0 ± 6,8	6,3 ± 5,0		13,1 ± 6,8	9,3 ± 6,4
	7, Petits à moyens organismes de la côte au talus du centre au Sud	19,3 ± 7,4	14,7 ± 8,8	**17,0 ± 3,2**	21,4 ± 6,8	12,0 ± 6,8
	8, Petits organismes du talus et du plateau au Nord	9,0 ± 5,3	3,8 ± 3,5		6,9 ± 4,9	7,7 ± 5,9
	9, Petits à moyens organismes de la côte et du plateau au centre	6,9 ± 4,7	3,3 ± 0,3		5,1 ± 3,8	7,0 ± 5,4
	10, Petits organismes du talus au Sud	4,7 ± 3,7	15,0 ± 8,3		7,6 ± 4,6	16,9 ± 8,1
	11, Petits à moyens organismes de la côte au talus au Sud	11,0 ± 5,5	18,9 ± 10,3	**14,9 ± 5,5**	15,6 ± 7,2	14,2 ± 8,3
2014	1, Grands organismes, du plateau, au sud	4,8 ± 3,9	4,9 ± 4,2		4,6 ± 3,8	7,4 ± 5,6
	2, Petits organismes de la côte au talus au Sud	4,9 ± 3,9	5,5 ± 4,6		4,9 ± 3,9	9,2 ± 6,4
	3, Petits organismes de la côte et du plateau, au Nord	6,8 ± 4,8	7,9 ± 5,9		7,2 ± 5,1	11,7 ± 7,7
	4, Grand organismes du plateau au talus, au centre	12,4 ± 7,0	15,8 ± 8,8	**14,1 ± 2,4**	13,3 ± 7,1	18,6 ± 9,2
	5, Petits à moyens organismes du plateau, au centre-Sud	17,0 ± 8,1	23,1 ± 10,6	**20,0 ± 4,3**	18,0 ± 7,9	21,5 ± 9,2
	6, Petits organismes du talus au plateau au centre	31,9 ± 2,5	21,0 ± 2,2	**26,4 ± 7,7**	30,3 ± 2,6	2,7 ± 1,7
	7, Petits organismes de la côte du centre au Nord	4,0 ±3,5	3,2 ± 3,0		3,7 ± 3,3	3,4 ± 2,8
	8, Petits à moyens organismes de la côte au talus, du centre-Nord	4,6 ± 3,7	4,6 ± 4,0		4,4 ± 3,6	6,4 ± 5,1
	9, Petits organismes du plateau Nord	1,9 ± 1,7	1,7 ± 1,7		1,6 ± 1,6	2,4 ± 2,0
	10, Petits à moyens organismes de la côte au talus au Nord	4,9 ± 3,9	4,7 ± 4,2		4,8 ± 3,9	5,5 ± 4,5
	11, Moyens organismes au talus au Nord	3,2 ± 2,9	2,9 ± 2,7		2,9 ± 2,6	3,9 ± 3,3

12, Petits organismes de la côte au centre	3,6 ± 3,1	4,2 ± 3,6	3,5 ± 3,0	6,7 ± 5,1

Liste des figures

Figure 1: Un environnement côtier sous contraintes. 17

Figure 2: A : Bathymétrie du Golfe de Gascogne (Guillaume et al., 2012). B : Apports des bassins versants sur la zone d'étude (Guillaume et al., 2012). C : Schéma des principales voies de circulation des masses d'eaux et des courants dans le Golfe de Gascogne: (1) circulation océanique générale, (2) eddies, (3) courants de pente, (4) circulation résiduelle, (5) courants de marée, (6) courants induits par les vents et (7) courants de densité (Koutsikopoulos and Le Cann, 1996). 19

Figure 3: A : Distribution spatiale des 8 paysages hydrodynamiques printaniers (1) sous forte influence des estuaires, (2) sous influence faible des estuaires, (3) situation côtière, (4) panaches, (5) paysages proches de la côte, (6) plateau central, (7) plateau ouvert et, (8) plateau continental Nord-Ouest (Planque et al., 2004). B : Groupe de masses d'eau du Golfe de Gascogne au mois de mai avec en rouge des eaux stratifiées due aux panaches, en vert clair, des eaux mélangées, en bleu clair, des eaux du large peu stratifiées et en bleu foncé, des eaux du large sans stratification et sans influence des panaches. 20

Figure 4: Schéma synthétique des voies d'export du carbone hors du réseau trophique pélagique printanier dans le Golfe de Gascogne. Cette figure est extraite de (Marquis et al., 2007). 22

Figure 5: Plan d'échantillonnage des campagnes PELGAS. Les radiales en rouge, localisent le trajet parcouru pour la prospection acoustique et les étoiles en bleu, localisent les stations de prélèvements réalisés par l'équipe hydro-biologique pendant la nuit. 24

Figure 6: Photographies standardisées de l'anchois européen, Engraulis encrasicolus : A. longueur totale: 142 mm, échantillonné le 23/04/2009; Iles de Glénan (Finistère Sud, Bretagne, France), et de Sardina pilchardus : B. longueur totale: 183 mm, échantillonnée le 01/07/2008 Baie de Concarneau, (Finistère sud, Bretagne, France) d'après Iglésias, (2014). 25

Figure 7: Evolution interannuelle des stocks printaniers, entre 2000 et 2014 (axe des abscisses) en tonnes (axes des ordonnées), de quatre petits poissons pélagiques dans le Golfe de Gascogne : l'anchois européen (Engraulis encrasicolus, anchovy en anglais), la sardine européenne (Sardina pilchardus, sardine en anglais), le sprat (Sprattus sprattus, sprat en anglais) et le chinchard (Trachurus trachurus, horse mackerel en anglais). Ces données sont issues de l'évaluation réalisée par les campagnes PELGAS. Ce graphique est un extrait du document travail utilisé par le groupe de travail sur le chinchard, l'anchois et la sardine, le « WGHANSA » réuni à Lisbonne en juin 2015. 28

Figure 8: Modélisation des variations relatives des impacts trophiques en réponse à une légère augmentation de la biomasse de S. pilchardus et d'E. encrasicolus sur les groupes fonctionnels présents dans leur habitat alimentaire. Cette quantification est issue de travaux de modélisation (analyse de l'impact trophique mixte). Les groupes fonctionnels potentiellement impactés sont présentés verticalement et les barres indiquent l'impact positif (au-dessus de zéro) ou négatif (au-dessous de zéro). Ce graphique est extrait de (Palomera et al., 2007). 33

Figure 9 : Représentation schématique (et non exhaustive) des grandes questions écologiques permettant de définir l'écologie trophique d'un organisme. Les éléments soulignés sont ceux auxquels ces travaux de thèse vont essayer de répondre. 34

Figure 10: Distribution des études portant sur l'écologie alimentaire de S. pilchardus et d'E. encrasicolus selon, A : la zone géographique, B : l'espèce étudiée et C : le stade de vie privilégié par les études listées en Annexe 1. 38

Figure 11: Schéma contextuel illustrant l'état des connaissances sur la composition du bol alimentaire printanier de Sardina pilchardus et d'Engraulis encrasicolus adultes dans le Golfe de Gascogne, localisation des zones géographiques chalutées pour l'échantillonnage de ces espèces. Les proies identiques pour au moins deux de ces études sont identifiées en gras. 41

Figure 12: Description de la communauté mésozooplanctonique au printemps dans le Golfe de Gascogne selon la taille, les abondances des organismes, la biomasse et la diversité taxinomique de cette communauté le long d'un gradient latitudinal. La taille des cercles représente l'importance relative de chaque descripteur pour chaque écosystème donné. 46

Figure 13: Map of the Bay of Biscay showing the location of the sampling stations of A) surface water environmental parameters (temperature, salinity, biomass of chlorophyll a by size-classes), and B) the mesozooplankton community. From the coast to continental slope, three isobaths are represented: 100 m by a dotted line, 200 m by a solid line and 500 m by a dashed line. 54

Figure 14: Results of the spatial interpolation of surface temperature measures (°C) performed for each year between 2003 and 2013 and on compiled years (bottom right) in the southern Bay of Biscay. Significant differences in surface temperatures according to year are indicated by letters. 61

Figure 15: Results of the spatial interpolation of surface salinity measures (PSU) performed for each year between 2003 and 2013 and on compiled years (bottom right) in the southern Bay of Biscay. Inter-annual differences in surface salinity values were not significant ($p > 0.05$). 62

Figure 16: Results of the spatial interpolation of surface picophytoplankton (chla < 3 µm) biomass ($\mu g.L^{-1}$) performed for each year between 2003 and 2013 and on compiled years (bottom right) in the southern Bay of Biscay. Significant differences of surface picophytoplankton biomass according to year are indicated by letters. 64

Figure 17: Results of the spatial interpolation of surface nanophytoplankton (3 µm < chla < 20 µm) biomass ($\mu g.L^{-1}$) performed for each year between 2003 and 2013 and on compiled years (bottom right) in the southern Bay of Biscay. Significant differences in surface nanophytoplankton biomass according to year are indicated by letters. 65

Figure 18: Results of the spatial interpolation on surface microphytoplankton (chla > 20 µm) biomass ($\mu g.L^{-1}$) performed for each year between 2003 and 2013 and on compiled years (bottom right) in the southern part Bay of Biscay. Inter-annual differences in microphytoplankton biomass were not significant ($p > 0.05$). 66

Figure 19: Spring phytoplankton bloom maturation for each year between 2003 and 2013 in the southern Bay of Biscay as the mean relative biomass of chlorophyll a by size class, in black for the picophytoplankton biomass (<3 µm), in light grey for the nanophytoplankton biomass (3-20 µm) and in dark grey (>20 µm) for the microphytoplankton biomass. 67

Figure 20: Temporal evolution of the mesozooplankton community between 2003 and 2013: on right) decadal and annual abundance considering the study area (± SD) of the entire mesozooplankton community within each

of the considered years and for one annual mean station and, on left) stacked bar charts presenting the abundance of identified organisms belonging to copepods, gelatinous, other holoplankton and meroplankton groups within each of the considered years. All stations were considered together, by year, throughout the Bay of Biscay. 69

Figure 21: Results of the spatial distribution of copepod taxa (more than 1% abundant) of copepods among mesozooplankton samples (abundance in number of individuals m^{-3}) collected between 2003 and 2013 in the southern Bay of Biscay. To compare station information, the size of the pies is proportional to the total from each station throughout the decade. Significant differences in abundance according to year are indicated by letters. 70

Figure 22: Result of hierarchical ascendant clustering based on the Bray–Curtis dissimilarity matrix of abundance of taxonomic diversity of copepods from 2003 to 2013 in the Bay of Biscay. 71

Figure 23: Venn diagram, based on variation partitioning analysis, representing the variability explained in the taxonomic diversity of copepods by two matrices; 1) hydrological parameters: surface salinity, surface temperature, and 2) surface Chlorophyll a biomass: chlorophyll a biomass less than 3 µm, between 3 to 20 µm and more than 20 µm. The fraction "Int" is the intersection of the amount of variation explained by both types of explanatory variables. The significance of each part of the explained variability was tested through total and partial RDA (Redundancy analysis), which is summarized in Table 5and Table 6. 72

Figure 24: Map of the continental shelf of the Bay of Biscay showing sampling sites where size-classes of mesozooplankton were sampled in spring 2013 (on the left) and in spring 2014 (on the right). 85

Figure 25 : Boxplot of mean energy density (KJ/g) of mesozooplankton community along three criteria: A: along temporal scale during spring 2013 versus during spring 2014, B: along longitudinal gradient and C: along latitudinal gradient with compiled data obtained from two springs of mesozooplankton sampling in the Bay of Biscay. The box and the line represent the lower quartile, median and upper quartile of the mean energy density by station (average of all size class represented at each station). Sampling size of each box is reported using "n=" indicated the number of stations considered. Details on energy density for each spring and for each size classes are presented in Supplemental Figure 29 and Supplemental Figure 30. 89

Figure 26: Histograms showing variations of energetic content of mesozooplankton among size-classes sampled at each station sampled at springtime 2013 (A) and 2014 (B) in the Bay of Biscay. Only stations where different size-classes of mesozooplankton community was represented here. 90

Figure 27: Boxplot of gross energy estimates of several organisms in the Bay of Biscay at springtime. The box and the line represent the lower quartile, median and upper quartile. The dotted line represents the mean energy density (2.60 ± 1.32 KJ/g) content considering all measures. Outliers are represented by black circle. Asterisk represented significant difference (Tuckey-HSD, p-value= 0.05). The number of replicates for each species is reported using "n=". 93

Figure 28: Prediction map of spring energy density (KJ/g) of C. helgolandicus sampled in the Bay of Biscay. Sampling stations are represented by black circle which are in a size proportional to the energy density measured. 94

Supplemental Figure 29: Boxplot of energy density (KJ/g) along three size-classes ([200-1000], [1000-2000] and [>2000] µm) of mesozooplankton sampling in spring 2013 in the Bay of Biscay. The box and the line represent the lower quartile, median and upper quartile. Outliers are represented by black circle. Any significant differences were found following latitudinal or longitudinal gradient. Sampling size of each box is reported using "n=" in reference to Table 1. 100

Supplemental Figure 30: Boxplot of energy density (KJ/) along three size-classes ([200-500], ([500-1000], [1000-2000] and [>2000] µm) of mesozooplankton sampling in spring 2014 in the Bay of Biscay. The box and the line represent the lower quartile, median and upper quartile. Outliers are represented by black circle. Significant difference was represented with asterix (ANOVA with post-hoc Tukey HSD, p-value= 0.01). Sampling size of each box is reported using "n=" in reference to Table 1. 101

Figure 31: Description de la communauté mésozooplanctonique au printemps dans le Golfe de Gascogne selon la taille, les abondances des organismes, la biomasse, la diversité taxonomique et la qualité énergétique de cette communauté le long d'un gradient latitudinal d'après l'ensemble des connaissances existantes suite à notre étude. La taille des cercles représente l'importance relative de chaque descripteur pour chaque écosystème. 106

Figure 32: Origines possibles de la variation de la signature isotopique d'un tissu (FDT : Facteur de Discrimination Trophique, $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ correspondent aux ratios isotopiques du carbone et de l'azote, respectivement). 110

Figure 33: Schéma de principe de l'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote en milieu marin centré sur l'effet de l'utilisation différents facteurs d'enrichissement trophique (Δ15N Δ13C, ‰) pour une seule ressource alimentaire dont la signature isotopique est fixe. L'axe des abscisses correspond aux signatures isotopiques en carbone et l'axe des ordonnées aux signatures isotopiques en azote d'un tissu. Ces signatures sont calculées pour cinq différents facteurs d'enrichissement trophique classiquement utilisés pour décrire l'écologie alimentaire de la sardine (Sardina pilchardus) et de l'anchois (Engraulis encrasicolus) : A - (Pinnegar and Polunin, 1999) sur la truite arc-en-ciel : Δ13C: 2,5 ± 0,1‰, Δ15N: 3,3 ± 0,2 ‰, B - (Post, 2002) sur des mollusques marins: Δ13C: 0,4 ±1,3 ‰; Δ15N: 3,4 ± 1,0 ‰, C - Trueman et al., (2005b) sur le saumon atlantique: Δ13C: 2,1 ± 0,1 ‰, Δ15N: 2,1 ± 0,1 ‰, D- (Sweeting et al., 2007a; Sweeting et al., 2007b): Δ13C: 1,7 ± 1,1, Δ15N: 3,2 ± 1,3 et E - (Caut et al., 2009) sur une large variété de poissons: Δ13C: 1,01 ± 0,1 ‰, Δ15N: 3,5 ± 0,1 ‰. 112

Figure 34: Location map of trawled site in the Pertuis d'Antioche, Bay of Biscay, France. 118

Figure 35: Growth of Sardina pilchardus with Von Bertallanffy curves based on total length (gray curve) and weight (black curve) of Sardina pilchardus and total length-weight relationship over the experiment in Von Bertalanffy parameters are presented in Table 13. In order to highlight the juvenile period face to adult period, two distinct surfaces are indicated: the immature status in light grey, and, the mature status in dark grey. In the total length – weight relationship plot, juveniles are represented by an empty circle and adult organisms by a black circle. 125

Figure 36: Body condition of Sardina pilchardus over the experimentation through the temporal evolution of Fulton condition index (empty circle, $mg.mm^3$), the relative condition index of Le Cren (black points graphs on

top), the percentage of haematocrit and the percentage of the gonadosomatic index GSI, bottom graph. The X-axis represents the time (in days) during the experiment where d=0 correspond to the start of the experiment. A linear regression is plotted on the relative condition of Le Cren and its equation with R^2 is given. Concerning Fulton condition index and the relative condition index of Le Cren, data from the trawled time were included.127

Figure 37: Temporal changes in values of δ13C (‰) in liver (A), blood (B), white muscle (C) and gonads (D) and of δ15N (‰) in liver (E), blood (F), white muscle (G) and gonads (H) of S. pilchardus over the experiment. The raw data (replicate sample) are presented using black circle. In both stable isotopes, a first fitted model, represented in black line is applied between 0 and 64 days during immature status (juvenile) and a second fitted model, represented in grey line is applied between 64 and 182 days during the mature status (adult). Over the 64rd day, the first model is developed in order to check the expected evolution of isotopic ratios. Concerning gonad tissue, only the second model (between 64 and 182) is applied. 130

Figure 38: Identification of the negative relationship between the gonadosomatic index (GSI, %) and nitrogen isotopic ratio in the liver of adults Sardina pilchardus. The y-axis represents the difference between the expected evolution (model fitted between 0 and 64 days in liver) and the observed pattern of δ15N (‰) in the liver at 6 sampling times (64, 78, 90, 120,152,182 days). The x-axis represents the mean GSI (n=5) at these same 6 sampling times. 134

Figure 39: Cycle de vie hétéroxène des nématodes Hysterothylacium aduncum (d'après Koie, 1993; Klimpel & Rückert, 2005) et Anisakis spp (d'après Nieuwenhuizen & Lopata, 2013). La sardine, Sardina pilchardus, et l'anchois, Engraulis encrasicolus, peuvent occuper les positions d'hôte paraténique (Hp) et/ou d'hôte intermédiaire 2 (Hi2). 153

Figure 40: Evolution annuelle du nombre de publications identifiant la composition taxonomique du régime alimentaire de la sardine (Sardina pilchardus) et de l'anchois (Engraulis encrasicolus) (A), ratios annuels des contributions de chaque traceur trophique (B) et, présentation synthétique de la participation de ces mêmes traceurs trophiques (C) entre 1994 et 2015. Ces graphiques sont issus de l'analyse de la table bibliographique présentée dans l'Annexe 1. 155

Figure 41: Localisation des stations de pêches verticales (WP2, vide de maille : 200 µm) du mésozooplancton aux printemps 2010 à 2014 (25 avril au 5 juin de chaque année) dans le Golfe de Gascogne. 159

Figure 42: Localisation des chalutages effectués pour les prélèvements de sardines (Sardina pilchardus, SARD_PIL) et d'anchois (Engraulis encrasicolus, ENGR_ENC) aux printemps 2010 à 2014 (25 avril au 5 juin de chaque année) dans le Golfe de Gascogne..... 162

Figure 43: Exemple de classification ascendante hiérarchique (CAH) réalisée sur les proies mésozooplanctoniques dominantes (abondance > 10%) rencontrées au printemps 2014 dans le Golfe de Gascogne. La définition des groupes par CAH considérait trois critères : la position géographique des couples « station-espèce », leurs signatures isotopiques en carbone et azote, et la taille moyenne de l'espèce mésozooplanctonique considérée dans le couple « station-espèce ». Lors du printemps 2014, 12 groupes ont pu être ainsi déterminés et inclus dans le modèle de mélange. « Sh » : Shelf pour les stations sur le plateau continental, « C » : Coastal pour les stations côtières, « Sl » : Slope pour les stations sur le talus continental,

« 1 » pour les stations situées sur la radiale 1 (la plus au nord dans le Golfe de Gascogne) à « 5 » pour les stations situées sur la radiale 5 (la plus au sud). *166*

Figure 44: Valeurs en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (moyenne ± ET, en ‰) pour la sardine (S. pilchardus) (○) et l'anchois (E. encrasicolus) (Δ) européens sur les 5 printemps de 2010 à 2014 mesurées dans le foie (A, sauf au printemps 2010) et dans le muscle blanc (B). *169*

Figure 45: Classification ascendante hiérarchique (CAH) réalisée sur les moyennes printanières des signatures isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) mesurées dans le muscle blanc (A) et dans le tissu hépatique (B) des sardines (S. pilchardus) et des anchois (E. encrasicolus) dans le Golfe de Gascogne. La définition des groupes par CAH considérait deux critères : la moyenne du $\delta^{13}C$ et du $\delta^{15}N$. *171*

Figure 46: Signatures isotopiques moyennes ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ ‰) par localisation géographique (Nord: bleu, Centre: rouge et Sud: vert) issues des mesures obtenues dans le tissu hépatique de S. pilchardus et d'E. encrasicolus dans le Golfe de Gascogne au cours des printemps 2011 à 2014. ..... *173*

Figure 47: Signatures isotopiques moyennes ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ ‰) par localisation géographique (Nord: bleu, Centre: rouge et Sud: vert) issues des mesures obtenues dans le muscle blanc de S. pilchardus et d'E. encrasicolus dans le Golfe de Gascogne au cours des printemps 2010 à 2014. ..... *174*

Figure 48: Boxplot des contributions (%) printanières (2010 à 2014) des groupes de proies mésozooplanctoniques au régime alimentaire de la sardine, Sardina pilchardus, et de l'anchois, Engraulis encrasicolus, dans le Golfe de Gascogne sur la base des rapports isotopiques du carbone et de l'azote mesurés dans le muscle blanc et pour deux FDTs. La composition des groupes est présentée dans la Table 19. Les détails des contribuons sont présentés dans l'Annexes 3 et 4. ..... *188*

Figure 49: Boxplot des contributions (%) printanières (2010 à 2014) des groupes de proies mésozooplanctoniques au régime alimentaire de la sardine Sardina pilchardus et de l'anchois Engraulis encrasicolus dans le Golfe de Gascogne sur la base des valeurs en isotopes stables du carbone et de l'azote mesurées dans le tissu hépatique et pour deux FDT. La composition des groupes est présentée dans la Table 19. Les détails des contribuons sont présentés dans les Annexes 3 et 4. ..... *189*

Figure 50: Percentage prevalence (±95% confidence limit) and mean intensity (±95% CL) of Ascaridoidea in (a) Engraulis encrasicolus and (b) Sardina pilchardus sampled in spring 2012 across the Bay of Biscay. Inter-site differences in the prevalence for each fish species were not significant (P > 0.05). Significant differences in mean intensities among sites for each fish species are indicated by different letters (a, b, c, d). *197*

Figure 51: Ressemblances et dissemblances de la faune parasitaire rencontrées chez la sardine, Sardina pilchardus, et chez l'anchois, E. encrasicolus, adultes au printemps 2013, dans le Golfe de Gascogne et implications en termes de proies ingérées. Les prévalences parasitaires sont indiquées pour chaque espèce d'hôte ; pour les Anisakis spp., il s'agit de la moyenne des prévalences déterminées avec Anisakis simplex et A. pegreffi (voir pour le détail la Table 24). *208*

Figure 52 : Larves L3 d'Anisakis spp. (en bas à gauche) et d'Hysterothylacium aduncum (en haut à droite) (Nématodes Ascaridoidea) observées à la loupe binoculaire. *211*

Figure 53 : Hemiurus appendiculatus adulte (Trématode) chez Sardina pilchardus observé au microscope inversé. *211*

Figure 54: Rhadinorhynchus sp. adulte (Acanthocéphale) chez Engraulis encrasicolus observé à la loupe binoculaire..... 211

Figure 55: Cartes représentant les zones de ponte et de nurseries (en bleu) utilisés par la sardine (Sardina pilchardus) à gauche et l'anchois (Engraulis encrasicolus) à droite dans eaux de l'Océan Atlantique Nord-Est. Ces cartes sont extraites de Giannoulaki et al. (2015)..... 215

Figure 56: Localisation géographique des chalutages pélagiques réalisés au printemps 2013 lors de la campagne PELGAS pour la collecte des anchois (E. encrasicolus à gauche) et des sardines (S. pilchardus à droite) dans le Golfe de Gascogne. 282

Figure 57: Localisation géographique des chalutages pélagiques réalisés au printemps 2014 lors de la campagne PELGAS pour la collecte des anchois (E. encrasicolus à gauche) des sardines (S. pilchardus à droite) dans le Golfe de Gascogne..... 283

Figure 58: Localisation géographique des prélèvements de mésozooplancton effectués à l'aide d'un WP2 lors des campagnes PELGAS 2013 (à gauche, symboles hexagonaux) et PELGAS 2014 (à droite, symbole ronds) dans le Golfe de Gascogne. 284

Figure 59: Boxplot des concentrations moyennes en mercure total (T-Hg, en ng.g^{-1}) mesurées dans le muscle blanc (A) et le tissu hépatique (B) des sardines (S. pilchardus) et anchois (E. encrasicolus) échantillonnés lors des campagnes PELGAS 2013 et 2014 dans le Golfe de Gascogne. Les valeurs extrêmes sont représentées par des cercles noirs. La taille de l'échantillonnage pour chaque boite est reportée en utilisant « n= ». Les différences significatives sont identifiées grâce à un test de comparaison non paramétrique de Wilcoxson (p-value < 0 0,05). 288

Figure 60: Niveaux de contamination en mercure total (T-Hg, ng g^{-1}) printanier du mésozooplancton dans le Golfe de Gascogne, A : boxplot par printemps, B : boxplot par classe de taille et par année et C : histogrammes des niveaux de contamination à chaque station et pour chaque classe de taille échantillonnées à chaque station. Les effectifs sont indiqués à l'aide de « n= ». 294

*Figure 61: Matrice de corrélations, nuages de points et distributions de la longueur totale (cm), l'âge (année), la masse (g) et des concentration en mercure total dans le muscle blanc ([Muscle]) et le foie ([Foie]) pour la sardine (S. pilchardus) échantillonné au printemps 2013 (A) et 2014 (B) dans le Golfe de Gascogne. Les coefficients de corrélation sont présentés dans la partie haute de la matrice et associés à un niveau de significativité (*** : p-value= 0,001 - ** : p-value=0,01 - * : p-value= 0,05 e · : p-value=0,1)..... 297*

*Figure 62: Matrice de corrélations, nuages de points et distributions de la longueur totale (cm), l'âge (année), la masse (g) et des concentration en mercure total dans le muscle blanc ([Muscle]) et le foie ([Foie]) pour l'anchois (E. encrasicolus) échantillonné au printemps 2013 (A) et 2014 (B) dans le Golfe de Gascogne. Les coefficients de corrélation sont présentés dans la partie haute de la matrice et associés à un niveau de significativité (*** : p-value= 0,001 - ** : p-value=0,01 - * : p-value= 0,05 et · p-value=0,1). 298*

Liste des tables

Table 1: Classification taxinomique de la sardine Sardina pilchardus et de l'anchois européen Engraulis encrasicolus d'après (Bailly, 2015a; Bailly, 2015b). 25

Table 2: Number of stations used in kriging (N.Station.Krigeage) and multivariate (N.Station.VarPart) analysis per year start and the end dates of the surveys. 55

Table 3: Representative list of taxa and species of mesozooplankton found in the Bay of Biscay with distinction between major groups: copepods, gelatinous organisms (G), other holoplankton (H) and meroplankton (M) organisms. 58

Table 4: Selection of the most influent variables in explaining patterns observed of the spring copepod community structure using a forward selection. The eigen values sums (R^2), "F" statistic and p-values were reported. 73

Table 5: Identification of copepods community drivers by variation partitioning analysis based on ordination analyses. Matrix H contained environmental variables (surface temperature values, deficit of potential energy and equivalent freshwater height), matrix C contained the chlorophyll a >20 µm biomass (microphytoplankton biomass). Multivariate analysis, covariables, component of variation, eigenvalues and statistical p-values were reported. Explanatory variable ⁄ component of variation; H/h – hydrological parameters, C/c – chlorophyll a biomass. 73

Table 6: Partial redundancy analysis on hydrological matrix (RDAp –H) and on chlorophyll a biomass (RDAp –C) details presenting the significance and the "F" statistic of each involved variables. Partial redundancy analysis corresponds to the action of only constrain by chlorophyll a biomass matrix or by hydrological matrix without the other matrix. 73

Table 7: List of spring mesozooplankton size-classes (µm) available (✓) for each station in 2013 and 2014 sampled in the Bay of Biscay. Absence of certain class-sizes reveals a lack of material to accomplish analyzes or/and absence of organisms belonging to specified size-class. 86

Table 8: Mean energy density (± SD, KJ/g) by size-classes for spring 2013, 2014 and compiling data of both springs studied. The number of stations was represented by "n". Energy density of [200-1000] µm size-classes (identified by ♠) was obtained combining energy density of [200-500] and [500-1000]µm size-classes of spring 2014. 88

Table 9: Mean energy density (± SD), minima and maxima of gross energy content expressed in $KJ/^1$ of twelve planktonic groups sampled, associated with number of replicates ($N_{replicates}$) and total number of organisms ($N_{organisms}$), in the Bay of Biscay at springtime. Taxonomic presentation was established following www.copepodes.obs-banyuls.fr/en. Measures on Acartia and Oithona genus (♠) are presumed to be smaller than the smaller values recorded (see results). 92

Table 10: Some ecological observations relative to the presence of quiescent or resting eggs, the diet feeding, the spatial distribution and the length of adults along different copepods (species or genus). Length adults were established using observations of (Rose, 1933)[23] including measures on both on males and females. 99

Table 11: Temps de demi-vie (jour) du carbone présentés dans l'étude de Tieszen et al. (1983) menée sur la gerbille. 109

Table 12: Experiment commercial food composition given by TYCA provider (France); IU: International Unit .. 119

Table 13 : Estimation (mean ± SD) of the Von Bertalanffy growth curve parameters applied on total length (cm) or on weight (g). To compare with literature values K_{VB} (the Von Bertalanffy growth constant) and t_0 (the theoretical age at length or weight zero) were converted in year. The number of replicates was represented by "n". 126

Table 14 : A. Trophic discrimination factor (TDF ± SD, ‰) of $\delta^{13}C$ (‰) and $\delta^{15}N$ (‰) in liver, blood, white muscle and gonads of Sardina pilchardus over the experiment. When asymptotic values were not reached percentage (%) of the asymptotic values is presented (♠) B. Estimates of alpha parameter (α ± SD) of $\delta^{13}C$ (‰) and $\delta^{15}N$ (‰) in liver, blood, white muscle and gonads of S. pilchardus over the experiment. Results are presented for the two fitted models (juveniles versus adult stages of S. pilchardus). Code (***) was used to represented p-values <0.0001. 131

Table 15: Estimations of mean turnover rate (λ ± SD, day) and mean contributions (%) of the growth parameter (K_g) and the catabolic turnover parameter (K_d) in liver, blood, white muscle and gonads (only on model 64-182 days) in $\delta^{13}C$ (‰) and $\delta^{15}N$ (‰) of juveniles (model 0 – 64 days) and adults (model 64-182 days) of Sardina pilchardus over the experiment. Carbon and nitrogen average retention time (τ, days) for each tissue and each stage..... 132

Table 16: Tailles moyennes et classes de taille utilisées pour les organismes mésozooplanctoniques identifiés et utilisés dans les modèles de mélange isotopique appliqués aux printemps de 2010 à 2014. 160

Table 17: Moyennes des longueurs totales (± ET, cm) des sardines (Sardina pilchardus) et anchois (Engraulis encrasicolus) échantillonnés au printemps de 2010 à 2014..... 163

Table 18: Résultats des tests statistiques pour les différences significatives en $\delta^{13}C$ (‰) ou $\delta^{15}N$ (‰) entre années ou entre espèces. Pour les différences entre années, au sein d'une espèce, pour un tissu donné et un élément à la fois (carbone ou azote), les barres verticales (/) indiquent les moyennes qui ne diffèrent pas significativement d'après les tests effectués (test post-hoc de Tukey après une Anova, lorsque les données respectaient les conditions d'application de ce test paramétrique ; test de comparaison multiple avec méthode d'ajustement de Holm après un test de Kruskal-Wallis, lorsque que ce test non paramétrique a dû être utilisé). Pour les différences entre espèces, au sein d'une année, pour un tissu donné et un élément à la fois (carbone ou azote), un test t de Student ou un test de Mann-Whitney-Wilcoxon a été effectué (en fonction du respect des conditions pour application d'un test paramétrique ou non), et les p-values associées sont donc indiquées. Les p-values significatives (< 0.05) sont en gras, les p-values non significatives sont identifiées en bleu. N = nombre d'individus. 170

Table 19 : Valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (moyenne ± écart-type (ET), en ‰) des groupes de proies mésozooplanctoniques définis par classification ascendante hiérarchique (CAH) et utilisés dans les modèles de mélange isotopiques. Les valeurs présentées sont les valeurs corrigées de l'effet de la conservation (pour $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) et/ou de la délipidation (pour $\delta^{13}C$ seulement ; selon (Chouvelon et al., 2014a), pour cohérence de traitement entre les proies et les prédateurs (e.g. poissons conservés congelés et délipidés par traitement au cyclohexane, proies conservés dans l'éthanol à 70% et non délipidés ; voir matériel et méthodes). Références

principales pour la taille moyenne des organismes (notamment les copépodes) : (Rose, 1933) et (Richardson et al., 2006). C = « Coastal » (Côte) ; Sh = « Shelf » (Plateau) ; Sl = « Slope » (Talus). Les groupes de proies effectués pour les printemps 2011 et 2010 ne sont pas répertoriées ici, les informations sont disponibles dans Chouvelon et al. (2014a; 2015). *183*

*Table 20: Interprétations écologiques extraites de l'analyse des Annexes 3 et 4 présentant les contributions de chaque groupe de proies mésozooplanctoniques au régime alimentaire de la sardine (S, Sardina pilchardus) et de l'anchois (E, Engraulis encrasicolus) au cours des printemps 2010 à 2014 dans le Golfe de Gascogne vues au travers de l'analyse de leur muscle blanc. Pour chaque espèce et au cours de chaque printemps, la composition des groupes « majoritaires » de proies mésozooplanctoniques (contribuant à plus de 10% dans les deux modèles utilisés) et « secondaires » (contribuant à plus de 10% dans un seul des deux modèles utilisés) est rappelé et une comparaison de la plasticité relative (avec les symboles : >, < ou =) de chacun des prédateurs est proposées selon deux critères : la zone d'alimentation et le type de proies préférentielles (correspondant d'une façon générale à une certaine gamme de tailles de proies, voir Table 16). *En 2014, la position isotopique relative de la sardine et de l'anchois est inversée comparativement à leurs positions respectives au cours des printemps précédents (sauf 2013), cela est confirmé grâce à la Figure 44.* *190*

Table 21: Interprétations écologiques extraites de l'analyse des Annexes 3 et 4 présentant les contributions de chaque groupe de proies mésozooplanctoniques au régime alimentaire de la sardine (S, Sardina pilchardus) et de l'anchois (E, Engraulis encrasicolus) au cours des printemps 2010 à 2014 dans le Golfe de Gascogne vues au travers de l'analyse de leur tissu hépatique. Pour chaque espèce et au cours de chaque printemps, la composition des groupes « majoritaires » de proies mésozooplanctoniques (contribuant à plus de 10% dans les deux modèles utilisés) et « secondaires » (contribuant à plus de 10% dans un seuls des deux modèles utilisés) est rappelé et une comparaison de la plasticité relative (avec les symboles : >, < ou =) de chacun des prédateurs est proposées selon deux critères : la zone d'alimentation et le type de proies préférentielles(correspondant d'une façon générale à une certaine gamme de tailles de proies, voir Table 16). *191*

Table 22: Geographical position (latitude and longitude in degrees, minutes, seconds) and water depth of trawls, and the number and mean total length (TL±95% CL, in cm) of Sardina pilchardus and Engraulis encrasicolus sampled in spring 2012 across the Bay of Biscay (CL, confidence limit). *197*

Table 23: Checklist of the helminth parasite taxa (n515) recorded in Engraulis encrasicolus BS, Baltic Sea; NEA, north-east Atlantic; WM, west Mediterranean..... *200*

Table 24: Communauté d'helminthes parasites de la sardine, Sardina pilchardus, et de l'anchois, Engraulis encrasicolus, aux printemps 2012 et 2013 dans le Golfe de Gascogne : prévalence (± écart-standard (ES), %) et intensité moyenne (± ES, nombre de parasites par poisson dans l'ensemble des poissons parasités). En 2012, 49 sardines ont été disséquées contre 80 en 2013 tandis que 52 anchois l'ont été en 2012 contre 80 en 2013. .... *206*

Table 25: Comparaisons des proies potentielles composant le régime alimentaire printanier de S. pilchardus et E. encrasicolus adultes dans le Golfe de Gascogne selon l'étude des ratios isotopiques du carbone et de l'azote et de la faune parasitaire. *213*

Table 26: Table présentant par année, par espèce de poisson et par chalut (latitude et longitude en degrés décimaux), la taille moyenne (cm ± ET), la masse (g, ± ET) et les effectifs d'individus âgés de 1, 2, 3 ou 4 ans et ceux des mâles (M) et des femelles (F). *286*

Table 27: Minima, maxima et moyennes (± ET) des concentrations en mercure total (ng g^{-1}) mesurées dans le muscle blanc et le tissu hépatique de la sardine (S. pilchardus) et de l'anchois (E. encrasicolus) échantillonnées lors des campagnes printanières PELGAS 2013 et 2014. ..... *289*

Table 28: Tests statistiques identifiant, au sein de chaque printemps et par tissu, des groupes de chaluts sur la base de la concentration en mercure total chez la sardine (Sardina pilchardus) échantillonnées lors des printemps 2013 et 2014 dans le Golfe de Gascogne. Les barres verticales (⁄) indiquent les moyennes par chalut qui ne diffèrent pas significativement d'après les tests effectués (application de « multiple relevel GLM », p-values significatives < à 0,05). *291*

Table 29: Tests statistiques identifiant, au sein de chaque printemps et par tissu, des groupes de chaluts sur la base de la concentration en mercure total chez l'anchois (Engraulis encrasicolus) échantillonnées lors des printemps 2013 et 2014 dans le Golfe de Gascogne. Les barres verticales (⁄) indiquent les moyennes par chalut qui ne diffèrent pas significativement d'après les tests effectués (application de « multiple relevel GLM », p-values significatives < à 0,05). *292*

Table 30: Résultats des tests statistiques pour les différences significatives entre les concentrations en mercure total (± ET, ng.g^{-1}) mesurées chez les femelles ou les mâles pour les sardines (S. pilchardus) et les anchois (E. encrasicolus) échantillonnées au printemps 2013 et 2014. Les p-value significatives sont en gras, le nombre d'individus par genre est présenté dans la Table 26. ..... *299*

Table 31: - Caractéristiques de l'échantillonnage de mésozooplancton effectué lors des campagnes printanières PELGAS 2013 et 2014 dans le Golfe de Gascogne. Pour chaque station, sont présentés les coordonnées géographiques (en degrés décimaux) et les classes de taille (en µm) échantillonnées. *301*

Analyse du compartiment mésozooplanctonique et écologie alimentaire printanière de la sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1782), et de l'anchois, *Engraulis encrasicolus* (Linné, 1758) adultes dans le Golfe de Gascogne

Résumé :

L'étude de l'écologie alimentaire d'une espèce est une clé de la compréhension de sa biologie et de son fonctionnement dans l'écosystème. Ainsi, les interactions proies-prédateurs sont une des voies qui structurent et déterminent les dynamiques des populations et le réseau trophique à l'échelle d'un écosystème. Parmi les sites d'étude d'intérêt majeur, le milieu marin est un espace soumis à des forçages naturels et anthropiques. A l'échelle de l'Océan Atlantique Nord-Est, le Golfe de Gascogne est une vaste baie bordée par l'Espagne au sud et la France à l'est. Ce Golfe est le siège historique d'une intense activité de pêches commerciales pour lesquelles les principales espèces de petits poissons pélagiques ciblés sont la sardine, *Sardina pilchardus*, et l'anchois, *Engraulis encrasicolus*.

L'objectif de ces travaux est d'analyser l'écologie alimentaire printanière, de ces deux petits poissons pélagiques dans le Golfe de Gascogne. Pour ce faire, le premier volet s'est focalisé sur le compartiment des proies mésozooplanctoniques via deux approches : la caractérisation de leurs dynamiques spatio-temporelle sur la décennie 2003-2013 et la mesure de leur contenu énergétique au printemps. Il apparaît, à cette saison, que tous les types ne proies ne se valent pas énergétiquement et que notre site d'étude représente une mosaïque d'habitats alimentaires. De plus, la communauté mésozooplanctonique printanière présente une forte structuration spatiale, une évolution temporelle marquée par un changement majeur d'abondance et un contrôle par la biomasse de microphytoplancton. Le second volet de ces travaux est relatif à une approche méthodologique de l'analyse de l'écologie alimentaire de *S. pilchardus* et *E. encrasicolus*. Trois traceurs trophiques distincts ont été utilisés : les ratios isotopiques du carbone et de l'azote, la faune parasitaire et les niveaux de contamination en mercure. Pour perfectionner l'utilisation du premier de ces traceurs, une approche expérimentale a été menée sur *S. pilchardus* pour déterminer un facteur de discrimination trophique. Finalement, il apparaît que l'utilisation de ces trois traceurs a toujours permis de mettre en évidence une variabilité temporelle relative de l'écologie alimentaire des poissons étudiés. En revanche, aucune dynamique spatiale n'a pu être détectée via ces traceurs.

Abstract :

Dietary studies of marine species constitute an important key to improve the understanding of its biology and of its role in the ecosystem. Thus, prey-predator relationships structure and determine population dynamics and the trophic network at the ecosystem scale. Among the major study sites, the marine ecosystem is submitted to natural and anthropogenic constraints. In the North-Eastern part of the Atlantic Ocean, the Bay of Biscay is a large open area surrounded South by Spain and East by France. This bay is an historic place of intense fishery activities for which the main small pelagic species targeted are the pilchard, *Sardina pilchardus* and the anchovy, *Engraulis encrasicolus*.

The aim of this work is to analyze the trophic ecology of these two small pelagic fish in spring in the Bay of Biscay. To do this, a first section is devoted to their prey composed by the mesozooplanktonic compartment, through a two-fold approach: the characterization of their spatio-temporal dynamics during the decade 2003-2013 and the measurement of their energetic content in spring. For this season, it appears that all prey types are not worth energetically and that the Bay of Biscay represents a mosaic of dietary habitat. Moreover, the spring mesozooplankton community presents a strong spatial structuration, a temporal evolution marked by a major change in abundance and a control by the microphytoplankton biomass. The second section of this work is relative to a methodological approach of the trophic ecology of *S. pilchardus* and *E. encrasicolus*. Three different trophic tracers have been used: isotopic ratios of carbon and nitrogen, parasitological fauna and mercury contamination levels. To improve the use of the first of these trophic tracers, an experimental approach has been conducted with *S. pilchardus* to determine a trophic discrimination factor. Finally, it appears that the use of these three trophic tracers has always been permitted to highlight a temporal variability of the relative trophic ecology of these fish. However, no spatial dynamics could be identified through these three trophic tracers.

Laboratoire Littoral Environnement et Sociétés UMR CNRS 7266 (LIENSs)
2 Rue Olympe de Gouges - 17000 La Rochelle