

# COMPARAISON DE LA QUALITE NUTRITIONNELLE DES PROIES DU MERLU & DU MERLAN AU COURS DU TEMPS (M&M'S)

RAPPORT FINAL  
SEPTEMBRE 2024



## Contexte

Les marins pêcheurs sont les premières sentinelles de la mer et voient le milieu se modifier au fil du temps. A ce jour, les modèles d'évaluation de la pêche pour maintenir un équilibre et une pêche durable prennent en compte principalement l'activité de pêche. Mais ceux-ci montrent des limites comme dans le cas de la sardine du golfe de Gascogne dont les changements ne s'expliquent plus par un effort de pêche car celui-ci est en diminution et classifié pour la première fois le stock en déséquilibre écologique.

Quel est le sens d'un tel classement ? Et si les sardines, espèces fourrages de nombreuses espèces de poissons, sont en déséquilibre biologique, qu'en est-il des autres espèces ?

Les marins pêcheurs sont inquiets dans changements dans le milieu océanique et souhaitent s'impliquer dans ses études afin de mieux appréhender les changements à venir.

Le Comité Départemental des Pêches Maritimes et des Elevages Marins du Finistère a souhaité prendre part à cette réflexion en portant le projet M&M'S (**Comparaison de la qualité nutritionnelle des proies du Merlu & du Merlan au cours du temps**) en partenariat avec l'Ifremer de Lorient. Le projet porte sur deux espèces majeures pour la pêche le merlu et le merlan. Des deux espèces voient leurs stocks en diminution depuis 2016 pour le Merlu (ICES, Advice 2024, hke.27.3a46-8abd. 2024) et depuis 2015 pour le Merlan (ICES Advice 2023, whg.27.89. 2023)

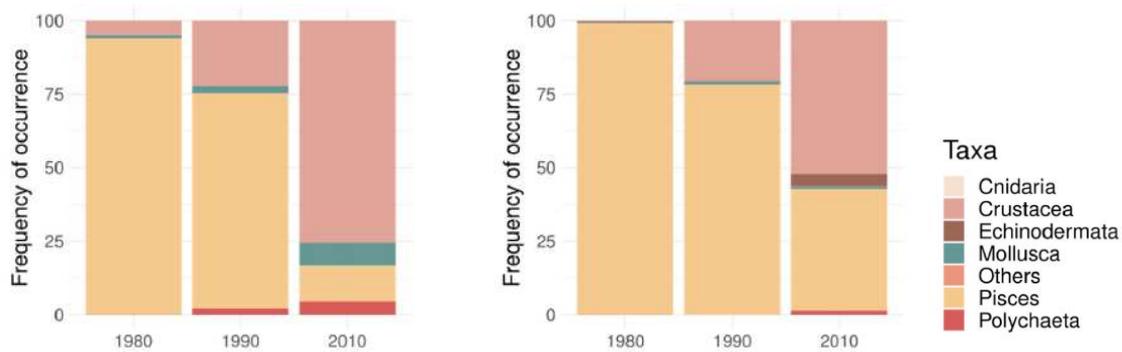
## Introduction

En Méditerranée comme dans le golfe de Gascogne, les dernières années ont vu la taille à l'âge, le poids à l'âge ainsi que la condition des sardines et anchois diminuer (Doray *et al.* 2018; Saraux *et al.* 2019; Véron *et al.* 2020). Par exemple, la sardine du golfe de Gascogne a perdu 3.5 cm pour l'âge 1 entre 2000 2015 et sa condition sur la même période a diminué de 15% (Bertrand *et al.* 2022).

Les caractéristiques de la nourriture ingérée (qualité et quantité) sont bien souvent les facteurs qui influencent le plus ces indices, car cette nourriture leur permet d'extraire l'énergie dont ils ont besoin pour se développer (Brosset *et al.* 2015).

En plus des poissons pélagiques planctonophages, le régime alimentaire d'autres espèces comme le merlu et le merlan évolue de façon rapide. Le projet FFP EATME, couplé à des

données historiques de contenus stomacaux, montre ainsi qu'à l'échelle des 30 dernières années, ces espèces normalement piscivores ont changé leur régime alimentaire pour devenir omnivores et intégrer une part prépondérante de crustacés à leur régime alimentaire (Figure 1). En parallèle de ces études scientifiques, les professionnels de la pêche constatent un amaigrissement des poissons.



*Figure 1 : Fréquence d'occurrence des proies dans le régime alimentaire des merlans (gauche) et merlus (droite) en Mer Celtique au cours du temps (Amelot et al. 2023).*

Dans ce contexte, l'objectif du projet est de comprendre pourquoi le merlu et le merlan ont changé la composition de leur régime alimentaire au cours du temps. L'hypothèse qui sera testée est une diminution de la qualité nutritionnelle de certaines de leurs proies. Pour cela, nous avons analysé la qualité nutritionnelle des diverses proies qui constituent le régime alimentaire du merlu et du merlan. Les valeurs obtenues pour 2022/2023 ont été confrontées à celles des mêmes proies pour la période 2002/08 (Spitz *et al.* 2010; Spitz and Jouma'a 2013) afin de déterminer d'éventuelles variations au cours du temps.

## Matériel et méthodes

### *Zone d'étude*

Les travaux de (Spitz *et al.* 2010 ; Spitz and Jouma'a 2013) ayant porté sur le golfe de Gascogne, nous avons choisi de cibler notre étude sur la même zone géographique afin d'avoir des résultats comparables.

### Détermination des régimes alimentaires des merlus et des merlans.

Dans un premier temps, les régimes alimentaires des 2 espèces ont été étudiés (Table 1). Deux sources de données ont été utilisées pour cela.

Les résultats du projet FEAMPA/FFP Dream ont fourni des informations sur les contenus stomacaux des 2 espèces par une analyse de métabarcoding des estomacs. Les individus ont été pêchés sur un navire commercial en Baie de Bourgneuf puis congelés. Leurs estomacs ont été prélevés en laboratoire puis envoyés au laboratoire Argaly pour analyse. La méthodologie détaillée est disponible dans (Lejeune *et al.* 2022).

La deuxième source de données est une base de données de contenus stomacaux internationale (Pinnegar and Platts 2014).

*Table 1 : Proies identifiées dans le régime alimentaire du merlu et du merlan dans le golfe de Gascogne et classes de taille à collecter.*

Groupe	Nom latin	Nom commun	Taille
Poisson	<i>Trachurus trachurus</i>	Chinchard	14--30
Poisson	<i>Merluccius merluccius</i>	Merlu	22--29
Poisson	<i>Micromesistius poutassou</i>	Merlan bleu	14--20
Poisson	<i>Trisopterus minutus</i>	Petit tcaud	14--18
Poisson	<i>Scomber scombrus</i>	Maquereau	25--29
Poisson	Gobidae	Gobidae	4--6
Poisson	Gadidae	Merlan	17--22
Poisson	<i>Argentina sphyraena</i>	Argentine	11--16
Poisson	<i>Sardina pilchardus</i>	Sardine	14--22
Poisson	<i>Atherina</i> spp.	Atherine	5--12
Poisson	<i>Engraulis encrasicolus</i>	Anchois commun	9--13
Poisson	<i>Sprattus sprattus</i>	Sprat	7--13
Poisson	<i>Callionymus</i> spp.	Callionyme	15--19
Poisson	<i>Pollachius</i> spp.	Lieu	29--30
Poisson	<i>Capros aper</i>	Sanglier	6--7
Mollusque	<i>Sepia officinalis</i>	Seiche	6--10
Crustacé	<i>Palaemon longirostris</i>		1--2
Crustacé	<i>Pasiphaea sivado</i>		4--9
Crustacé	<i>AcanthePHYRA purpurea</i>		3--6
Crustacé	<i>Pachygrapsus marmoratus</i>		2--4
Crustacé	<i>Polybius henslowii</i>		4--5
Crustacé	<i>Necora puber</i>		4--7
Crustacé	<i>Crangon</i> spp.		

### *Collecte des échantillons*

Les proies identifiées ont ensuite été collectées lors de la campagne océanographique EVHOE en 2022 (<http://dx.doi.org/10.17600/18001822>) et 2023 (<https://doi.org/10.17600/18002363>). Des prélèvements complémentaires ont été réalisés lors de la campagne ORHAGO 2023 (<https://doi.org/10.17600/18002511>) pour les espèces peu échantillonnées sur EVHOE (*Necora puber* et *Polybius henslowii*). Certaines proies n'ont pas pu être échantillonnées, à savoir *Pollachius* spp., *AcanthePHYRA purpurea* et *Pachygrapsus marmoratus*.

Pour chacune des espèces, l'objectif était d'effectuer un minimum de 5 réplicas (3 individus et 40g minimum par réplicas). Quand cela était possible, nous avons ainsi collecté un minimum 15 individus et 200g par espèce.

Chaque groupe d'individus d'une espèce collectée a été mis en sachet plastique (annoté avec le numéro du trait de chalut, l'année, le nom de l'espèce, le nombre d'individus et le poids) puis congelé à  $-20^{\circ}\text{C}$ .

### *Préparation des échantillons*

Une fois de retour à la station IFREMER de Lorient, les échantillons ont été décongelés, chaque individu a été mesuré et pesé puis des pools d'individus (3 individus et 40g minimum) ont été faits. Ces pools ont ensuite été mixés entiers afin d'obtenir un mélange uniforme. Chaque échantillon a été mis en sachet, annoté à l'aide d'un identifiant unique, puis envoyé au laboratoire LABOCEA pour analyses.

### *Analyses LaboceA*

Plusieurs analyses ont été réalisées selon les protocoles suivants :

- Humidité :
  - Prise d'essai de 5g
  - Mélange avec sable de Fontainebleau et éthanol à 95%
  - Etuvage à  $103 \pm 2^{\circ}\text{C}$  pendant une nuit
  - Pesée
- Matières minérales :
  - Prise d'essai de 5g

- Calcination dans un four (Figure 2) à  $550 \pm 25^{\circ}\text{C}$  pendant 4h
- Pesée



*Figure 2 : Four utilisé pour déterminer les quantités de matières minérales dans les échantillons*

- Matières grasses :
  - Prise d'essai de 2,5g
  - Ajout de 100 mL d'acide chlorhydrique 3N et chauffage à ébullition pendant 30-45 minutes (Figure 3)
  - Filtration sur cartouche à fond fritté conditionnée avec sable de quartz et adjuvant de filtration
  - Séchage au micro-ondes (Figure 4)
  - Extraction sur appareil automatisé (Buchi B811) avec de l'éther de pétrole (Figure 5)
  - Séchage du godet d'extraction
  - Pesée



*Figure 3 : Matériel utilisé pour l'étape de chauffage et d'ajout d'acide chlorhydrique 3N*



*Figure 4 : Micro-ondes utilisé pour l'analyse des matières grasses*



Figure 5 : Appareil automatisé (Buchi B811)

- Protéines :
  - Prise d'essai de 0,5g
  - Ajout 20 mL acide sulfurique concentré et catalyseur de minéralisation
  - Minéralisation à 410°C
  - Récupération du tube de minéralisat pour distillation (ajout soude + vapeur d'eau) (Figure6)
  - Piégeage de l'ammoniac dans l'acide borique
  - Titration avec acide sulfurique N/10
  - Le résultat d'azote obtenu est multiplié par le facteur conventionnel 6,25 pour donner le résultat de protéines.



Figure 6 : Matériel utilisé pour le dosage azote/protéine

### *Analyses statistiques*

Pour caractériser la distribution de la composition nutritionnelle des proies entre les périodes, une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été réalisée sur les teneurs moyennes standardisées en lipides, protéines, cendres, eau et énergie par espèce et par période, en utilisant la fonction *data.Normalization* du package *clusterSim*.

Basé sur (Spitz *et al.* 2010), trois groupes de qualité de proies ont été utilisés : haute qualité (HQ) : *Scomber scombrus*, *Trachurus trachurus*, *Sardina pilchardus*, *Argentina sphyraena*, *Atherina presbyter*, *Capros aper*, *Engraulis encrasicolus*, *Sprattus sprattus*; qualité intermédiaire : (IQ) *Merlangius merlangus*, *Trisopterus minutus*, *Micromesistius poutassou*, *Callionymus lyra*, *Lesueurigobius friesii*, *Pasiphaea sivado* ; basse qualité (LQ): *Merluccius merluccius*, *Sepia officinalis*. Les coordonnées des espèces par période ont été extraites des 2 premiers axes de l'AFC pour estimer les ellipses à 75% des groupes de qualité en utilisant le package SIBER (Jackson *et al.* 2011).

Pour estimer l'isolement des groupes les uns par rapport aux autres, la fonction *maxLikOverlap* du package SIBER (Jackson *et al.* 2011) a été utilisée et a permis de quantifier les chevauchements réalisés entre les groupes HQ et IQ. Le faible nombre d'espèce dans le groupe LQ n'a pas permis d'estimer de surface d'ellipse. Finalement, nous avons testé la probabilité d'augmentation du chevauchement des ellipses, traduite comme une diminution de l'isolement, en utilisant la fonction *bayesianOverlap* du package SIBER. La significativité des augmentations de chevauchement a été vérifiée à l'aide d'un test de Student.

## Résultats

D'importantes variations des teneurs en lipides et de la quantité d'énergie des proies sont observées entre les périodes. Toutes les espèces, à l'exception du sprat, voient leur qualité énergétique diminuer avec le temps (Table 2). Pour les lipides, les teneurs baissent pour toutes les espèces sauf le sprat et l'argentine.

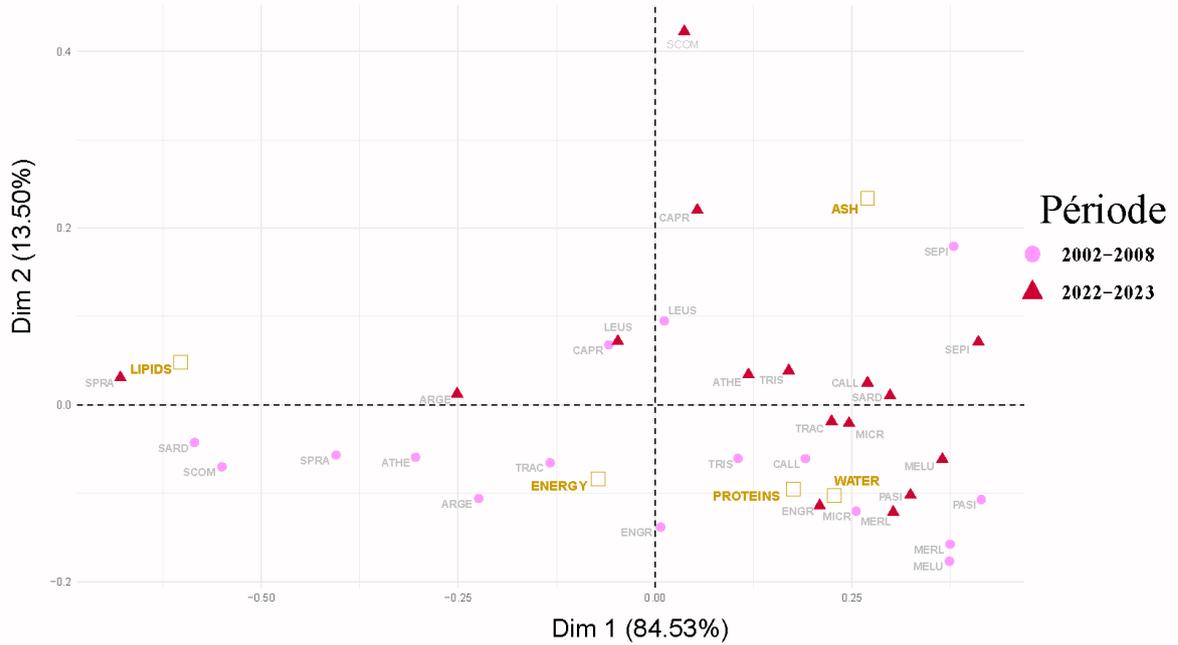
Pendant la période 2002-2008, les proies de haute qualité énergétique HQ sont distribuées sur la gauche du premier axe de l'AFC sauf l'anchois (ENGR). Les proies de qualité intermédiaire (IQ) ou basse qualité (LQ) sont situées à droite de l'axe 1 (Figure 1A). Pour la période 2022-2023, les proies HQ passent du côté droit de l'axe sauf le sprat (SPRA) et l'argentine (ARGE). Les déplacements sur l'axe 1 des proies LQ et IQ sont mineurs (Figure 7A). Le pourcentage de chevauchement entre les ellipses des proies HQ et IQ augmente de façon significative entre les 2 périodes (t.test, p.value < 2.2e-16). Pendant la première période, le recouvrement entre les ellipses des proies HQ et IQ est quasi inexistant (respectivement 4%

et 8%). Pendant la seconde période, le recouvrement est de 13% pour les proies HQ dont l'ellipse inclue quasi l'intégralité de la surface d'ellipse des proies IQ (98%) (Figure 7 B).

*Table 2 : Contenu nutritionnel par groupe de qualité, espèce et période. La colonne taille correspond au minimum et maximum en centimètres ; le nombre de réplicas correspond au nombre de pools qui ont été analysés séparément pour l'estimation du contenu nutritionnel.*

Groupes basés sur Spitz et al., 2010	Espèces	Code	Période	Taille (cm)	Nb d'individus total (nb de réplicas)	Eau % [min-max]	Protéine % [min-max]	Lipide % [min-max]	Cendre % [min-max]	Energie kJ.g-1 [min-max]
Haute qualité [HQ]	<i>Scomber scombus</i>	SCOM	2002-2008	25-29	12 (4)	67,3 [66,4-69,9]	17,5 [17,3-17,8]	10,5 [7,9-13,6]	2,1 [1,8-2,4]	7,9 [7,1-8,5]
			2022-2023	18-27	15 (5)	71,8 [67,2-76,0]	19,3 [18,8-19,7]	6,3 [2,4-10,9]	10,1 [2,3-3,4]	5,6 [4,2-7,3]
	<i>Trachurus trachurus</i>	TRAC	2002-2008	14-30	30 (5)	72,4 [71,1-74,0]	18,2 [17,3-19]	5,0 [3,6-6,2]	3,1 [2,4-4,5]	6,0 [5,6-6,5]
			2022-2023	15-19	15 (5)	77,0 [76,3-78,9]	17,5 [16,6-17,9]	2,0 [1,2-2,7]	3,7 [3,5-3,8]	3,8 [3,3-4,0]
	<i>Sardina pilchardus</i>	SARD	2002-2008	12-22	15 (3)	65,3 [63,2-67,4]	17,8 [16,7-19,1]	11,7 [8,4-17,1]	2,4 [1,8-3,3]	8,7 [7,5-10,1]
			2022-2023	16-17	15 (5)	76,9 [76,5-77,6]	18,6 [17,9-19,0]	1,6 [0,7-2,4]	4,1 [3,8-4,5]	3,8 [3,5-4,1]
	<i>Argentina sphyraena</i>	ARGE	2002-2008	11-16	22 (2)	72,2 [71,5-72,2]	17,8 [16,5-19,0]	5,7 [5,2-6,1]	2,5 [2,5-2,5]	6,1 [6,0-6,2]
			2022-2023	11-19	18 (5)	73,8 [71,0-76,8]	17,2 [16,4-17,8]	6,7 [4,1-8,9]	3,4 [3,1-3,7]	5,4 [4,4-6,3]
	<i>Atherina presbyter</i>	ATHE	2002-2008	5-12	129 (3)	67,8 [65,9-68,8]	19,8 [18,9-21,2]	7,3 [6,6-8,1]	3,0 [2,1-3,7]	7,3 [7,1-7,5]
			2022-2023	7-11	46 (5)	75,2 [73,1-76,8]	18,1 [17,6-18,6]	3,0 [2,2-4,2]	4,1 [4,0-4,5]	4,2 [3,9-4,7]
	<i>Capros aper</i>	CAPR	2002-2008	6-7	36 (1)	71,3	17,2	4,8	4,6	6,2
			2022-2023	6-10	58 (4)	74,1 [72,3-74,9]	16,6 [15,8-17,2]	4,3 [3,1-5,5]	6,0 [5,4-6,3]	4,4 [4,0-4,9]
<i>Engraulis encrasicolus</i>	ENGR	2002-2008	9-13	208 (4)	72,0 [69,0-76,0]	19,6 [18,2-20,3]	3,4 [1,7-5,2]	2,8 [1,9-3,2]	5,8 [4,9-6,7]	
		2022-2023	12-14	25 (5)	75,4 [73,8-76,5]	19,3 [19,1-19,6]	1,9 [1,1-3,4]	3,1 [2,9-3,2]	4,1 [3,7-4,6]	
<i>Sprattus sprattus</i>	SPRA	2002-2008	7-13	246 (4)	70,9 [69,1-75,4]	17,2 [16,4-18,2]	8,2 [3,4-11,2]	2,5 [2,3-2,7]	6,5 [4,8-7,3]	
		2022-2023	8-12	24 (5)	68,1 [67,0-69,0]	16,5 [16,0-16,8]	14,0 [11,3-14,1]	2,7 [2,6-2,9]	7,6 [7,0-8,1]	
Qualité intermédiaire [IQ]	<i>Merlangius merlangus</i>	MERL	2002-2008	17-22	24 (4)	79,5 [79,3-79,7]	16,7 [16,6-16,9]	0,7 [0,3-1,0]	2,9 [2,3-3,5]	3,9 [3,8-3,9]
			2022-2023	14-23	15 (5)	79,1 [77,7-80,3]	17,8 [16,6-18,6]	1,3 [0,6-2,5]	3,0 [2,6-3,3]	3,5 [3,2-4,0]
	<i>Trisopterus minutus</i>	TRIS	2002-2008	14-18	21 (3)	73,8 [71,5-75,3]	18,8 [17,9-20,3]	2,8 [2,4-3,3]	3,5 [2,3-2,4]	5,1 [5,0-5,2]
			2022-2023	14-18	15 (5)	73,6 [72,1-74,8]	19,1 [18,3-20,1]	2,6 [1,9-3,2]	4,3 [3,2-5,5]	4,4 [4,2-4,7]
	<i>Micromesistius poutassou</i>	MICR	2002-2008	14-20	40 (4)	77,9 [77,0-78,3]	17,4 [16,1-18,1]	1,5 [1,1-1,7]	3,1 [2,2-4,0]	4,4 [4,0-4,7]
			2022-2023	17-20	14 (5)	75,7 [74,0-76,1]	18,4 [17,9-19,3]	1,9 [1,2-2,4]	3,8 [3,3-4,9]	3,9 [3,5-4,2]
	<i>Callionymus lyra</i>	CALL	2002-2008	15-19	5 (1)	75,4	17,1	2,0	3,6	5,2
			2022-2023	10-21	17 (5)	76,8 [75,8-78,3]	17,4 [16,5-18,4]	1,8 [0,6-2,9]	4,1 [3,6-4,4]	3,7 [3,2-4,1]
	<i>Lesueurigobius friessi</i>	LEUS	2002-2008	4-6	143 (1)	72,4	16,5	4,1	4,8	5,6
			2022-2023	4-8	90 (3)	74,9 [74,6-75,1]	16,5 [16,2-16,9]	4,6 [4,4-4,7]	4,2 [4,0-4,3]	4,5 [4,5-4,5]
	<i>Pasiphaea sivado</i>	PASI	2002-2008	4-9	342 (1)	78,1	17,6	0,5	3,4	4,1
			2022-2023	2-9	130 (4)	79,0 [78,0-79,8]	16,3 [15,6-16,7]	1,2 [1,0-1,3]	3,0 [2,9-3,1]	3,3 [3,2-3,4]
Basse qualité [LQ]	<i>Merluccius merluccius</i>	MELU	2002-2008	22-29	9 (3)	80,4 [79,5-81,2]	16,0 [15,1-16,9]	0,7 [0,3-1,1]	2,7 [2,2-3,2]	3,7
			2022-2023	26-29	9 (3)	79,7 [79,3-80,1]	17,0 [16,0-17,6]	1,0 [0,9-1,2]	3,4 [2,9-4,2]	3,27
	<i>Sepia officinalis</i>	SEPI	2002-2008	6-10	10 (2)	75,8 [75,7-75,9]	15,8 [15,3-16,4]	1,2 [1,0-1,4]	5,5 [5,2-5,8]	3,8
			2022-2023	4-9	15 (5)	78,0 [76,8-78,8]	16,0 [14,4-17,1]	0,9 [0,8-1,0]	4,4 [2,8-6,4]	3,21

(A)



(B)

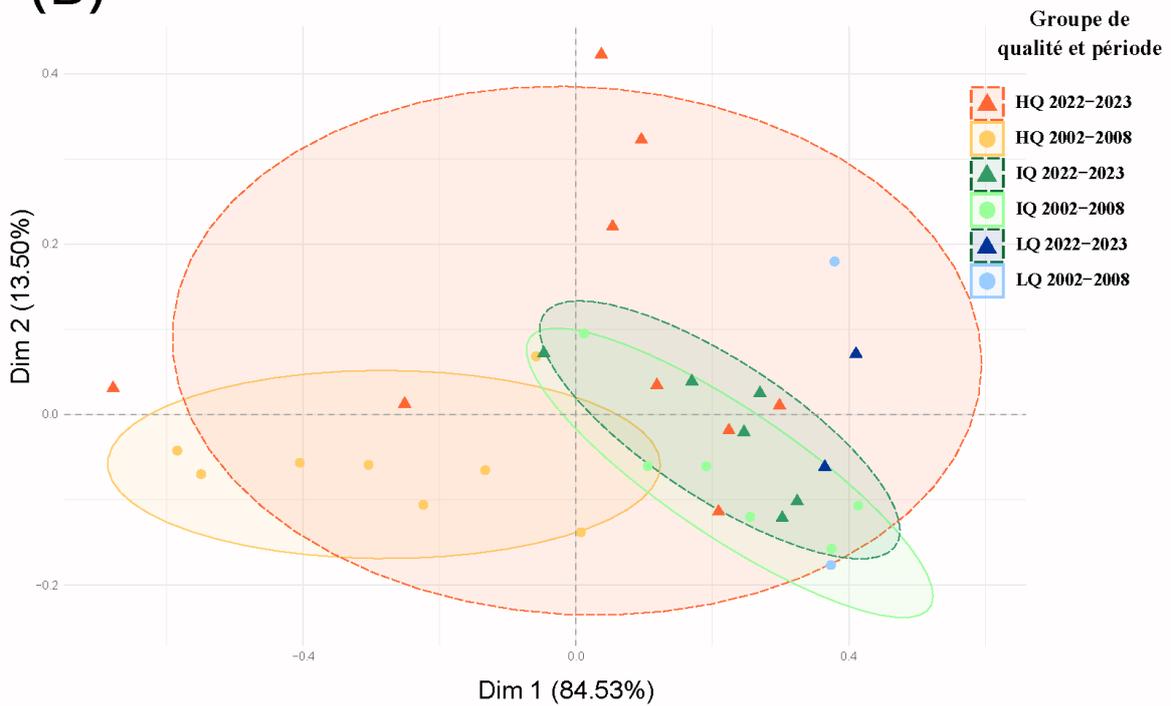


Figure 7 : (A) Résultats de l'AFC, les espèces (abréviations dans la Table 2) sont représentées par des cercles roses pour 2002-2008 et des triangles rouges pour 2022-2023, les variables

*nutritionnelles sont représentées par des carrés bruns. (B) ellipses basées sur les coordonnées de l'AFC, par groupe de qualité et période*

## Discussion

Entre les années 2000 et 2020, la ségrégation entre les groupes de proies de forte valeur nutritionnelle et celle de valeur intermédiaire a quasiment disparu, principalement en raison d'une diminution de la quantité d'énergie fournie par les proies à forte valeur nutritionnelle. Le gain énergétique résultant de la consommation d'une proie est le résultat d'un équilibre entre la perte d'énergie causée par la consommation d'une proie et le contenu énergétique de cette proie qui pourrait être assimilé par le prédateur (Giacomini 2022; Sutton and Arnould 2022). Ainsi, une réduction du contenu énergétique des proies aurait un impact direct sur le gain énergétique du prédateur (McCluskey *et al.* 2016; von Biela *et al.* 2019).

Le merlu et le merlan pourraient avoir maintenu le même régime alimentaire, malgré la diminution de la qualité des proies, conduisant à une réduction de leur gain énergétique. Ces prédateurs pourraient également avoir changé de régime alimentaire, un phénomène mis en évidence dans la mer Celtique au cours de la même période (Amelot *et al.* 2023). Aucune des proies du merlu et du merlan n'a augmenté son contenu énergétique au cours de cette période, à l'exception du sprat. Par conséquent, aucune de ces options ne serait bénéfique pour le merlan et le merlu, mais la seconde pourrait éventuellement limiter la perte d'énergie pour les prédateurs grâce à une diminution des coûts de poursuite des proies. En effet, le groupe HQ rassemble une majorité de petits poissons pélagiques qui sont également connus pour présenter des comportements d'évitement des prédateurs, et pourraient donc avoir des coûts énergétiques de poursuite élevés (Lambert *et al.* 2019).

L'alimentation des poissons constitue le point d'entrée de la plupart des éléments de base qui conditionnent le bon état physiologique des individus (Currie and Evans 2020). Ainsi, ces éléments interviennent dans plusieurs fonctions métaboliques des poissons. Les lipides, constitués d'acides gras, participent à la locomotion, la croissance et la reproduction (Tocher 2003) tandis que les protéines interviennent principalement pour la croissance et la reproduction (Craig and Helfrich 2017).

L'énergie gagnée par la consommation des proies est une approximation de ces différents éléments. Les variations dans la composition des proies sont susceptibles d'entraîner une

allocation d'énergie différentielle pour les prédateurs (Persson and De Roos 2006; Albo-Puigserver *et al.* 2017). L'existence d'un compromis entre la reproduction et la croissance des poissons est une théorie courante en écologie marine (van Rooij *et al.* 1995; Beauvieux *et al.* 2022). On peut donc s'attendre à ce que le succès reproductif ou la croissance du merlu et du merlan soient affectés par ces variations du bilan énergétique. Dans le golfe de Gascogne et la mer Celtique, (Gernez *et al.* 2024) ont récemment observé une diminution de la condition de la plupart des poissons démersaux et pélagiques entre 2002 et 2022, y compris le merlan et le merlu.

Avec le changement climatique, les assemblages de phytoplancton varient, de même que leur production lipidique (Carstensen *et al.* 2015; Derolez *et al.* 2020; Titocci and Fink 2024). Le zooplancton est également impacté par le réchauffement, modifiant ainsi l'abondance des espèces, de même que les teneurs en lipides et énergie (Titocci and Fink 2024; Garcia *et al.* 2024). Tous ces changements pourraient impacter la qualité du zooplancton consommé par les poissons planctophages (Bachiller and Irigoien 2015; Chouvelon *et al.* 2015) consommés eux-mêmes par les poissons piscivores et omnivores. A ce stade, des informations sur la production phytoplanctonique, ainsi que sur les transferts trophiques précis manquent pour comprendre les processus à l'œuvre dans le golfe de Gascogne. Cependant, une profonde réorganisation trophique semble se produire actuellement, probablement par le biais de processus ascendants en relation avec le changement climatique.

## Bibliographie

- Albo-Puigserver M, Muñoz A, Navarro J, Coll M, Pethybridge H, Sánchez S, Palomera I (2017). Ecological energetics of forage fish from the Mediterranean Sea: Seasonal dynamics and interspecific differences. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **140**, 74–82. doi:10.1016/j.dsr2.2017.03.002
- Amelot M, Robert M, Mouchet M, Kopp D (2023). Gadiform species display dietary shifts in the Celtic Sea. *Marine Environmental Research* **192**, 106224. doi:10.1016/j.marenvres.2023.106224
- Bachiller E, Irigoien X (2015). Trophodynamics and diet overlap of small pelagic fish species in the Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series* **534**, 179–198. doi:10.3354/meps11375
- Beauvieux A, Queiros Q, Metral L, Dutto G, Gasset E, Criscuolo F, Fromentin J-M, Saraux C, Schull Q (2022). Energy allocation trade-offs between life-history traits in the Mediterranean sardine: an ecophysiological approach. *Marine Ecology Progress Series* **701**, 99–118. doi:10.3354/meps14183
- Bertrand M, Brosset P, Soudant P, Lebigre C (2022). Spatial and ontogenetic variations in sardine feeding conditions in the Bay of Biscay through fatty acid composition. *Marine Environmental Research* **173**, 105514. doi:10.1016/j.marenvres.2021.105514
- von Biela VR, Arimitsu ML, Piatt JF, Heflin B, Schoen SK, Trowbridge JL, Clawson CM (2019). Extreme reduction in nutritional value of a key forage fish during the Pacific marine heatwave of 2014-2016. *Marine Ecology Progress Series* **613**, 171–182. doi:10.3354/meps12891
- Brosset P, Ménard F, Fromentin JM, Bonhommeau S, Ulses C, Bourdeix JH, Bigot JL, Van Beveren E, Roos D, Saraux C (2015). Influence of environmental variability and age on the body condition of small pelagic fish in the Gulf of Lions. *Marine Ecology Progress Series* **529**, 219–231. doi:10.3354/meps11275
- Carstensen J, Klais R, Cloern JE (2015). Phytoplankton blooms in estuarine and coastal waters: Seasonal patterns and key species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **162**, 98–109. doi:10.1016/j.ecss.2015.05.005
- 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**, 15–37. doi:10.1007/s00227-014-2577-5
- Craig S, Helfrich L (2017). Understanding Fish Nutrition, Feeds, and Feeding. *Virginia Cooperative Extension*.
- Currie S, Evans DH (2020). 'The Physiology of Fishes'. (CRC Press)

- Derolez V, Soudant D, Malet N, Chiantella C, Richard M, Abadie E, Aliaume C, Bec B (2020). Two decades of oligotrophication: Evidence for a phytoplankton community shift in the coastal lagoon of Thau (Mediterranean Sea, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **241**, 106810. doi:10.1016/j.ecss.2020.106810
- Doray M, Petitgas P, Huret M, Duhamel E, Romagnan JB, Authier M, Dupuy C, Spitz J (2018). Monitoring small pelagic fish in the Bay of Biscay ecosystem, using indicators from an integrated survey. *Progress in Oceanography* **166**, 168–188. doi:10.1016/j.pocean.2017.12.004
- Garcia T, Carlotti F, Lepoint G, Guilloux L, Tesán-Onrubia JA, Grassi B, Russias V, Bănaru D (2024). The decadal variability of elemental, isotopic, and biochemical compositions of coastal Mediterranean zooplankton responds to environmental changes. *Marine Biology* **171**, 119. doi:10.1007/s00227-024-04430-5
- Gernez M, Travers-Trolet M, Savina-Rolland M, Gascuel D (2024). Body condition of pelagic, demersal and benthic fishes has been declining in Western Europe over the past two decades. *Fish and Fisheries*, in prep.
- Giacomini HC (2022). Metabolic responses of predators to prey density. *Frontiers in Ecology and Evolution* **10**. doi:10.3389/fevo.2022.980812
- Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* **80**, 595–602. doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x
- Lambert C, Authier M, Doray M, Dorémus G, Spitz J, Ridoux V (2019). Hide and seek in the Bay of Biscay—a functional investigation of marine megafauna and small pelagic fish interactions. *ICES Journal of Marine Science* **76**, 113–123. doi:10.1093/icesjms/fsy143
- Lejeune B, Mouchet MA, Mehault S, Kopp D (2022). Gut content metabarcoding reveals potential importance of fisheries discards consumption in marine fauna. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **79**, 1064–1073. doi:10.1139/cjfas-2021-0267
- McCluskey SM, Bejder L, Loneragan NR (2016). Dolphin Prey Availability and Calorific Value in an Estuarine and Coastal Environment. *Frontiers in Marine Science* **3**. doi:10.3389/fmars.2016.00030
- Persson L, De Roos AM (2006). Food-dependent individual growth and population dynamics in fishes. *Journal of Fish Biology* **69**, 1–20. doi:10.1111/j.1095-8649.2006.01269.x
- Pinnegar JK, Platts M (2014). DAPSTOM-An Integrated Database & Portal for Fish Stomach Records.
- van Rooij JM, Bruggemann JH, Videler JJ, Breeman AM (1995). Plastic growth of the herbivorous reef fish *Sparisoma viride*: field evidence for a trade-off between growth and reproduction. *Marine Ecology Progress Series* **122**, 93–105. doi:10.3354/meps122093

- Saraux C, Beveren EV, Brosset P, Queiros Q, Bourdeix J, Dutto G, Gasset E, Jac C, Bonhommeau S, Fromentin J (2019). Small pelagic fish dynamics : A review of mechanisms in the Gulf of Lions. *Deep-Sea Research Part II* **159**, 52–61. doi:10.1016/j.dsr2.2018.02.010
- Spitz J, 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. *Journal of Fish Biology* **82**, 2147–2152. doi:10.1111/jfb.12142
- Spitz J, Mourocq E, Schoen V, Ridoux V (2010). Proximate composition and energy content of forage species from the Bay of Biscay: High- or low-quality food? *ICES Journal of Marine Science* **67**, 909–915. doi:10.1093/icesjms/fsq008
- Sutton GJ, Arnould JPY (2022). Quantity over quality? Prey-field characteristics influence the foraging decisions of little penguins (*Eudyptula minor*). *Royal Society Open Science* **9**, 211171. doi:10.1098/rsos.211171
- Titocci J, Fink P (2024). Disturbance alters phytoplankton functional traits and consequently drives changes in zooplankton life-history traits and lipid composition. *Hydrobiologia* **851**, 161–180. doi:10.1007/s10750-023-05323-2
- Tocher DR (2003). Metabolism and Functions of Lipids and Fatty Acids in Teleost Fish. *Reviews in Fisheries Science* **11**, 107–184. doi:10.1080/713610925
- Véron M, Duhamel E, Bertignac M, Pawlowski L, Huret M (2020). Major changes in sardine growth and body condition in the Bay of Biscay between 2003 and 2016: Temporal trends and drivers. *Progress in Oceanography* **182**, 102274. doi:10.1016/j.pocean.2020.102274