

Synthèse du projet VARITROPH (2017-2020)

« Variations saisonnière et ontogénique
des paramètres trophiques des principales
espèces exploitées en Manche/ Mer du
Nord »

FEAMP mesure 28 « Partenariats
Scientifiques/ Professionnels »



Sommaire

1	Contexte scientifique	4
2	Bilan scientifique et technique des actions réalisées	6
3	Projets et financements additionnels	9
3.1	CPER MARCO : Recherche Marine et Littorale en Côte d’Opale (2015-2021)	9
3.2	APOSTROPH : Approche iSotopique multi-tissus des relations trophiques en Manche (2018-2020)	9
3.3	Bourse pour la mobilité internationale des doctorants	10
4	Principaux résultats du projet VARITROPH	11
4.1	Calibration de la méthode d’analyse des contenus stomacaux	11
4.2	Relation entre la taille des proies et la taille des prédateurs chez le merlan.	12
4.3	Variation intraspécifique des paramètres trophiques du merlan en Manche Est-Sud Mer du Nord	13
4.4	Positions trophiques relatives et niche trophique interspécifiques	18
4.5	Variations individuelles des stratégies alimentaires	24
4.6	Variabilité interannuelle du fonctionnement trophique des assemblages de poissons en Manche	25
5	Difficultés rencontrées et solutions mises en œuvre	26
5.1	Échantillonnage scientifique à bord de navires professionnels	26
5.2	Difficultés techniques de traitement des échantillons	26
5.3	Départs de personnel	27
5.4	Évènements internationaux : COVID et Brexit	27
6	Publications et valorisations des résultats	29
6.1	Publications de rang A ou équivalent : 3	29
6.2	Publications « autre » : 8	29

1 Contexte scientifique

Selon la FAO, la plupart des stocks de poissons sont actuellement exploités au maximum, voire surexploités. C'est le cas notamment en Manche, et dans le sud de la mer du Nord, zones économiquement importantes et soumises à de fortes pressions anthropiques. Prévoir des scénarios de gestion est essentiel pour une exploitation durable des ressources marines. La volonté actuelle des instances européennes et mondiales est de gérer les ressources via une approche écosystémique, c'est-à-dire une gestion intégrant la totalité des composantes du système, ainsi que les interactions qui les relient. Il convient donc de disposer *a minima* de bonnes connaissances des interactions trophiques.

L'alimentation des espèces varie en fonction de nombreux paramètres. Le projet VARITROPH se proposait d'évaluer l'importance de deux d'entre eux, la saisonnalité et la croissance des poissons. Il est reconnu que l'alimentation des poissons varie selon les saisons, en lien avec les besoins nutritionnels et/ou la disponibilité des proies dans le milieu. Actuellement, les connaissances sur les principales espèces exploitées en Manche sont issues des campagnes halieutiques opérées par l'Ifremer en hiver (IBTS) et en automne (CGFS). Cette résolution ne permet pas une bonne prise en compte des variations saisonnières, notamment car le printemps et l'été ne sont pas couverts. Or ces saisons sont celle où l'écosystème est le plus productif, ce qui peut influencer sur les comportements alimentaires des poissons. Un des objectifs du projet VARITROPH est donc de couvrir ces saisons, au travers d'une collaboration innovante entre l'Ifremer et les pêcheurs professionnels (représentés par le CRPEM Hauts de France et les organisations de producteurs FROM Nord et Coopérative Maritime Etaploise).

Le deuxième facteur pris en compte dans le cadre de ce projet est la variation de l'alimentation au cours de la vie des poissons. Les poissons les plus gros ont des proies différentes des juvéniles, entre autres car la taille de bouche ou les capacités de nage plus importantes leur permettent d'accéder à d'autres proies. Là aussi, la plupart des données disponibles ne permettent pas d'appréhender correctement cette source de variation. Elles sont en effet issues de travaux de comparaison de l'alimentation d'un grand nombre d'espèces, chacune représentée par des poissons de taille médiane, dont l'alimentation est considérée représentative de l'ensemble des individus de l'espèce. Le choix de ce projet a donc été plutôt de se focaliser sur un petit nombre d'espèces d'importance économique et écologique locale (sole, plie, rouget, chinchard, maquereau et merlan) mais de regarder l'ensemble des individus, depuis les plus petits jusqu'aux plus gros.

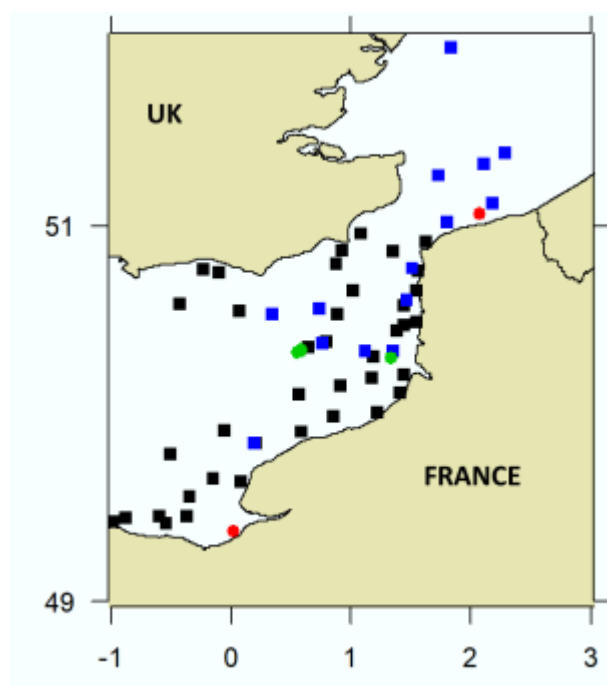
Historiquement, l'alimentation des poissons a été appréhendée par l'analyse des contenus stomacaux. Le principal avantage de cette technique est de pouvoir identifier précisément les proies, et d'avoir une vision instantanée de l'alimentation d'un prédateur. Cette technique a donc été appliquée dans le présent projet. Cette vision instantanée est cependant une limite, car elle est très sensible aux variations alimentaires. Une proie consommée accidentellement peut apparaître comme importante si elle est contenue dans l'estomac analysé du fait du hasard de l'échantillonnage alors que son importance réelle est faible. Un moyen de contrer cette variabilité est de collecter un grand nombre d'individus, ce qui a été fait ici. Cette approche garantit la robustesse des résultats car le grand nombre va « noyer dans la masse » des proies aberrantes. Un autre biais connu réside dans la digestibilité différente des proies. Les proies possédant des pièces dures (carapaces de crustacés ou coquilles de mollusques par exemple) auront tendance à être surestimées par rapport à celles n'en possédant pas, car elles ne seront peu ou pas digérées, et resteront longtemps dans les estomacs.

Le développement de marqueurs intégrés de l'alimentation, et leur analyse en parallèle de celle des contenus stomacaux peut donc permettre d'obtenir une vision plus correcte des paramètres alimentaires. Ces outils sont basés sur une intégration dans les tissus des organismes de la signature de l'alimentation, vu que les tissus sont synthétisés ou renouvelés à partir de ce que le poisson a mangé. La signature de chaque tissu est donc le reflet de l'alimentation moyenne du poisson sur une période antérieure, dont la durée dépend de chaque tissu. Plus les tissus ont des temps de synthèse courts, plus ils reflètent l'alimentation à court terme. Les signatures isotopiques de plusieurs tissus permettent donc d'évaluer les changements temporels d'alimentation au sein d'un seul et même poisson. Dans le cadre de ce projet, les rapports isotopiques naturels du carbone et de l'azote ont été mesurés dans le muscle et le foie des poissons. Le carbone permet principalement de retracer l'origine de la matière à la base du réseau trophique auquel appartient le poisson. En milieu marin, une application classique de cet outil est de déterminer l'importance relative de la production benthique ou pélagique. L'azote est un marqueur du niveau trophique. Comme le rapport isotopique de cet élément augmente au fil du réseau trophique, les prédateurs auront des signatures plus élevées que celles de leurs proies. Par ailleurs, le muscle et le foie sont des tissus avec une activité métabolique différente. La réactivité importante du foie explique que sa signature isotopique reflète une alimentation assez récente avant la capture, alors que celle du muscle couvre une période plus longue.

2 Bilan scientifique et technique des actions réalisées

Le projet VARITROPH a effectivement démarré le 1^{er} octobre 2017 par le recrutement de Charles-André Timmerman pour le début de son doctorat. Comme prévu dans le planning prévisionnel inclus dans la réponse à l'appel à projet, la première année a effectivement consisté en la collecte des poissons lors des campagnes CGFS (octobre 2017) puis IBTS (janvier-février 2018), et via des pêcheurs professionnels au printemps et été 2018. Des poissons plats issus des campagnes d'évaluation des nourriceries côtières (NOURCANCHE, octobre 2017) et des soles initialement collectées pour le prélèvement des otolithes dans le cadre de la DCF ont également été inclus dans ce projet.

En plus du CRPMEM Hauts de France, partenaire professionnel identifié dès le départ du projet, l'échantillonnage a aussi bénéficié d'échanges avec les organisations de producteurs FROM Nord et Coopérative Maritime Étaploise. Les points de collecte figurent sur la figure 1 ci-dessous. Au total, plus de 2700 poissons et 1900 invertébrés, proies potentielles des différentes espèces de poissons, ont pu être collecté dans le cadre de VARITROPH. La tâche 1 du calendrier prévisionnel a donc été réalisée conformément au timing prévu.



La volonté de réaliser un échantillonnage aussi complexe dans le cadre d'un échange avec les pêcheurs professionnels était résolument ambitieuse et innovante, car jamais réalisée auparavant à notre connaissance. Ce point avait été identifié comme un risque potentiel dans le dossier technique. Elle a été discutée lors de deux réunions, très en amont du projet (avril 2017) puis immédiatement avant l'échantillonnage (avril 2018).

Comme attendu, il n'a donc pas été possible d'obtenir au printemps et en été un échantillonnage comparable à ce qui peut être fait sur une campagne scientifique. Cependant, un retour d'expérience a été effectué et a permis d'identifier les raisons de cette impossibilité. Il a été présenté lors de la réunion bilan de la première année du projet, qui s'est tenue le 15 octobre 2018. Cette réunion n'a pas fait l'objet d'un compte rendu, mais le présent document reprend les informations présentées lors de cette réunion.

En premier lieu, le travail des pêcheurs professionnels est lié à un impératif économique, qui contraint la zone de travail et les espèces ciblées. À ce titre, la zone ne correspondait pas toujours à la zone d'intérêt du projet. Les espèces d'intérêt n'étaient par ailleurs pas toujours présentes dans la zone et à la saison souhaitée. De plus, la contrainte méthodologique de disposer de poissons très frais (pour éviter une trop grande digestion des proies dans les estomacs) imposait également que seuls les poissons collectés lors du dernier trait de la marée puissent être utilisés pour le projet. Enfin, il n'est évidemment pas possible de collecter certaines espèces pour le projet si le quota de l'espèce est atteint. Par ailleurs, les engins et moyens des professionnels ne sont pas des engins scientifiques, et il a ainsi été compliqué de collecter de petits individus, et des invertébrés benthiques.

Même s'il ne permettra pas de répondre à toutes les questions scientifiques pour toutes les espèces, cet échantillonnage a ainsi permis de mettre ces points limitants à jour. La mise en place d'une collecte régulière de contenus stomacaux fait aujourd'hui l'objet de travaux de coordination à l'échelle européenne, notamment au travers de groupes de travail du CIEM ou d'un sous-groupe du RCG NANSEA dédié à la coordination de la collecte des contenus stomacaux à l'échelle régionale, dans le cadre de la DC-MAP, à l'image de ce qui se fait déjà (estimation d'âge ou de maturité sexuelle des poissons). Les leçons tirées ont été incluses dans la réflexion préalable à la conception du protocole de collecte.

Concernant le travail au laboratoire, les travaux réalisés par l'Ifremer ont porté sur la dissection, la préparation et l'analyse d'une partie des contenus stomacaux ainsi que la préparation et l'envoi des échantillons pour analyse isotopique. Afin d'optimiser les travaux pour disposer de résultats robustes et valorisables dans le cadre d'un doctorat, le choix a été fait de travailler initialement sur une première espèce, le merlan, à l'automne et l'hiver, avant de s'intéresser aux autres espèces.

Les analyses isotopiques, ont été réalisées sur des échantillons de tissus (muscle, foie et cœur) lyophilisés puis broyés afin d'obtenir une poudre homogène. Cette poudre a ensuite été envoyée à la société PaléoBioTerra qui réalise le conditionnement de cette poudre dans des capsules en étain, avant analyse par spectrométrie isotopique, au sein de Plateforme Spectrométrie Océan de l'Université de Bretagne Occidentale, où sont réalisées les analyses. Ces deux prestataires sont basés à Plouzané (29).

Le choix de ces prestataires a fait l'objet d'une procédure de sélection réalisée dans le cadre de la politique de marché mise en place par la Direction des Affaires Juridiques et Financières de l'Ifremer. Différents impondérables (voir section « Difficultés rencontrées ») ont cependant amené à des réajustements, en excluant le rouget du projet, et en diminuant le nombre de poissons considérés dans ce travail.

Deux financements additionnels – détaillés ci-après – ont par ailleurs permis de rajouter environ 500 échantillons au nombre d'analyses initialement prévu : le CPER MARCO « Recherche Marines en Côte d'Opale » (Financeurs : État, Région Haut de France et Ifremer) et le projet Intercentre APOSTROPH « Approche Multitissu des relations trophiques en Manche » (Financier : Direction Scientifique, Ifremer).

Au total, 3655 analyses isotopiques portant sur 19 espèces (poissons et invertébrés) et 806 analyses de contenus stomacaux sur 4 espèces de poissons (merlan, plie, sole et maquereau) ont été réalisées entre 2017 et 2020.

Le traitement numérique des résultats a principalement été réalisé par CA Timmerman dans le cadre de son doctorat, sous la direction de Pierre Cresson (Leader du projet VARITROPH, co-directeur de thèse) et de Paul Marchal (directeur de thèse). Ils ont également donné lieu à des collaborations

au sein du laboratoire Ifremer, et avec des partenaires locaux (UMR LOG par exemple, dans le cadre du CPER MARCO) et internationaux (Université de Waterloo, Canada, via une bourse pour la mobilité des doctorants de l'Ifremer).

Ces traitements ont suivi quatre axes. Le premier porte sur la compréhension de l'alimentation des poissons, et à leur place dans le réseau trophique via des analyses statistiques (modèles linéaires généralisés, GLM) couplant les contenus stomacaux et les isotopes stables. Le deuxième porte sur une comparaison deux à deux (sole / plie, chinchard / maquereau) des comportements trophiques des espèces. Le troisième porte sur une ré-analyse conjointe de l'ensemble des données trophique obtenues individuellement dans différents projets de recherche depuis 2009, afin de replacer les données obtenues pour 5 espèces dans le cadre de VARITROPH dans un contexte plus large, tant à l'échelle de l'assemblage de poissons dans son ensemble que sur une fenêtre temporelle large (2009-2016). Enfin, le quatrième axe porte sur la compréhension des mécanismes de variation de la niche trophique intraspécifique. Il se base sur un outil de modélisation développé par des collègues canadiens, ce qui a justifié les 3 mois d'échange au Canada. Les résultats principaux de ces différents axes sont présentés dans le paragraphe dédié.

La communication des résultats a été réalisée conformément au plan initial inclus dans la demande de financement :

3 publications scientifiques de rang A ou considérées comme telles.

8 publications « autre », dont 3 communications en congrès nationaux ou internationaux (soit une de plus que ce qui était initialement prévu dans le projet), 2 bases de données brutes et 3 document de synthèse à destination des partenaires professionnels, réalisés à leur demande.

Les données issues de VARITROPH ont également été incluse dans des communications sans actes, tant dans un contexte scientifique (réunions internes Ifremer, journées annuelles du CPER MARCO, Colloque Avenir Littoral par exemple), que lors d'évènements Grand Public (Fête de la Mer de Boulogne sur Mer, Juillet 2021). Dans ce cadre, elles ont aussi été intégrées dans des jeux de données plus larges basés sur plusieurs projets, afin de les inclure dans un panorama plus large des recherches en écologie trophique des poissons menées par l'Ifremer.

Deux rapports intermédiaires d'avancement ont été produits, en décembre 2018 (fin d'année 1) et en février 2020 (fin d'année 2)

L'ensemble de ces communications sont détaillées dans la section dédiée ci-dessous. Ces communications mentionnent systématiquement les financements par le FEAMP et FFP, et le partenariat avec les organismes représentant les pêcheurs professionnels, soit par le biais d'une phrase explicative, et/ou par l'affichage des logos des financeurs.

3 Projets et financements additionnels

Le projet VARITROPH s'inscrit dans des thématiques de recherche assez actuelles, aussi bien pour l'unité Halieutique Manche Mer du Nord que pour le département Ressources Biologiques et Écosystèmes de l'Ifremer, mais aussi pour les différents partenaires académiques sur la côte d'Opale. À ce titre, VARITROPH a bénéficié de financements complémentaires via 3 projets additionnels.

3.1 CPER MARCO : Recherche Marine et Littorale en Côte d'Opale (2015-2021)

Le CPER MARCO a structuré la recherche marine en Côte d'Opale par la mise en place d'instruments et d'outils (enquêtes, indicateurs) visant à une approche globale de l'étude du milieu marin, de la ressource et de la qualité des produits aquatiques. Il regroupe huit laboratoires ayant des activités de recherche en lien avec l'environnement marin à Boulogne sur Mer, Wimereux, Calais et Dunkerque, et sous tutelles de l'Ifremer, de l'Université du Littoral Côte d'Opale, de l'Université de Lille, du CNRS et de l'ANSES.

L'activité de recherche du CPER était découpée en 5 axes, dont un portait sur la « *structure, le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes* ». VARITROPH était totalement inscrit dans le périmètre de cet axe, et apparaissait donc comme un projet réalisé en parallèle du CPER. Les investissements réalisés via le CPER ont permis une montée en gamme des équipements du laboratoire « Réseaux Trophiques » (microscopie, lyophilisateur, congélateur -80°C etc.) qui a bénéficié à VARITROPH. Des analyses isotopiques complémentaires ont également pu être financées. Enfin, le recrutement d'un technicien en CDD dans le cadre du CPER a permis la réalisation de travaux de laboratoire, notamment les travaux d'extraction de lipides. La réalisation de ces travaux impliquant des produits chimiques dangereux et nécessitant des conditions matérielles spécifiques ont par ailleurs été réalisés dans les locaux de l'ANSES, via le cadre administratif et scientifique propice aux collaborations que permettait le CPER.

3.2 APOSTROPH : Approche iSotopique multi-tissus des relations trophiques en Manche (2018-2020)

Le projet APOSTROPH s'inscrit dans la politique incitative de la Direction Scientifique de l'Ifremer, visant à favoriser les interactions entre centres Ifremer. Il a donc permis de concrétiser une collaboration entre le groupe « trophique » du laboratoire HMMN de Boulogne sur Mer et des collègues du laboratoire Écologie et Modèles pour l'Halieutique (EMH) de Nantes. Ce projet permet également de concrétiser la complémentarité de VARITROPH avec le projet CAPES (Capacité Trophique de l'estuaire de Seine, financement GIP Seine Aval). En effet, ces deux projets s'intéressent à l'écologie trophique des mêmes espèces de poissons d'intérêt halieutique (sole, plie et merlan) mais à des stades de vie et dans des habitats différents (juvéniles dans CAPES, adultes dans VARITROPH). L'estuaire de Seine est en effet connu comme étant une nourricerie importante pour plusieurs espèces d'intérêt halieutique, dont celle étudiées dans le cadre de VARITROPH. Le couplage de ces deux projets permet donc de disposer d'informations trophiques sur les mêmes espèces et sur l'ensemble de leur cycle de vie.

Le complément de financement apporté par ce projet (20 k€) a permis d'augmenter le nombre d'échantillons VARITROPH analysés, ainsi que d'appliquer l'approche multitissus aux échantillons du projet CAPES. Ainsi, un large jeu de données isotopiques sur trois tissus à des stades de vie et dans des environnements contrastés est disponible. Grâce à ces données, il sera ainsi possible d'élargir la réflexion sur les paramètres trophiques de ces trois espèces. Par exemple, est-il préférable pour une

espèce de se spécialiser sur une ressource alimentaire dans un environnement riche comme un estuaire ou vaut-il mieux être généraliste ? Cette stratégie est-elle conservée tout au long de la vie des individus ? Ce complément de financement a aussi permis de structurer la vie des deux projets. Ainsi, un groupe de travail regroupant les principaux personnels impliqués dans les projets VARITROPH et APOSTROPH (9 personnes) a eu lieu à Boulogne sur Mer en décembre 2018. Ce projet a aussi induit des échanges scientifiques entre les deux doctorants travaillant sur les deux projets (VARITROPH : CA Timmerman ; CAPES : Louise Day). Enfin, il a financé la participation de CA Timmerman au colloque du CIEM en octobre 2019 (Figure 2).



Figure 2 : Présentation de CA Timmerman au colloque de l'ICES (Photo L. Day)

3.3 Bourse pour la mobilité internationale des doctorants

CA Timmerman a bénéficié d'une bourse octroyée par la direction scientifique de l'Ifremer qui lui a permis de passer 3 mois (Sept.- Nov. 2019) au Canada, au sein du département de biologie de l'Université de Waterloo (Ontario), sous la direction du Prof. Michael Powers et du Dr. Heidy Swanson. L'objectif de cet échange était de travailler sur la niche trophique et la variabilité individuelle de l'alimentation. Ces questions font partie des thématiques centrales de recherche du laboratoire d'accueil, notamment au travers du développement d'un outil numérique dédié à ces questions (NicheROVER). Les résultats de ce travail sont présentés dans une section dédiée dans la partie résultats. Au cours de cet échange, CA Timmerman a eu l'opportunité de présenter ses travaux et le projet VARITROPH à la communauté académique de l'université de Waterloo lors d'un séminaire.

4 Principaux résultats du projet VARITROPH

4.1 Calibration de la méthode d'analyse des contenus stomacaux

Comme mentionné précédemment, les analyses de contenus stomacaux présentent un biais lié à la dégradation plus ou moins avancée des proies selon leur état de digestion. Ce biais est par ailleurs amplifié dans le cadre de ce projet, vu qu'il existe une différence de conditions de préservation entre les poissons collectés sur les campagnes ou par les professionnels. Le navire océanographique Thalassa utilisé lors des campagnes dispose d'un tunnel de surgélation à -50°C, dans lequel les poissons sont placés instantanément après capture, afin de stopper la digestion. Sur les bateaux professionnels, un tel dispositif n'existe pas, et la digestion peut se poursuivre après la capture, même si les poissons sont stockés dans des bacs de glace.

Il a donc été nécessaire d'adapter le protocole et les mesures réalisées selon l'état de dégradation différent des proies. Il a résulté de ce travail un arbre de décision (Figure 3), qui indique clairement les mesures à effectuer (ou non) selon l'état de dégradation des proies (catégories 1, 2 ou 3, sur la gauche de l'arbre). Il n'est par exemple pas possible d'obtenir une information pertinente concernant la taille d'une proie fortement digérée. Seules les proies intactes sont considérées comme celles venant d'être consommées, et pourront être comparées entre poissons collectés sur les bateaux professionnels et navire scientifique. La proportion de proies appartenant aux différentes catégories dans les estomacs sera également un indicateur de qualité des données.

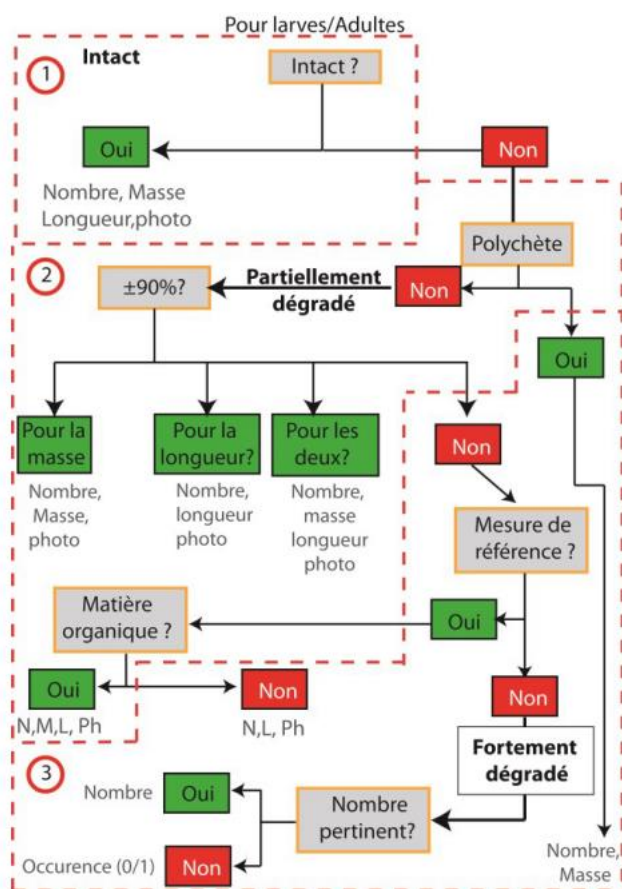


Figure 3 : Arbre de décision pour les analyses de contenus stomacaux. Les proies sont classées en 3 catégories selon leur état de dégradation (cercles rouges sur la gauche de l'arbre), qui conditionne la nature des travaux à réaliser (mesure, pesée, dénombrement, photographie)

Le caractère opérationnel et standardisé de cet arbre en fait un bon candidat pour une homogénéisation des méthodes appliquées à l'analyse des contenus stomacaux, par l'ensemble des

laboratoires impliqués dans la DCMAP. Il a été à ce titre présenté lors des réunions des groupes de travail dédiés, au CIEM et au RCG NANSEA

4.2 Relation entre la taille des proies et la taille des prédateurs chez le merlan.

Depuis l’aube de l’humanité, les humains ont cherché à comprendre, décrire et prédire les comportements du vivant par des règles simples. À titre d’exemple, la taille des organismes est souvent vue comme un facteur important pour expliquer ces comportements, par exemple car les jeunes et les adultes n’ont pas les mêmes besoins et les mêmes capacités. Au niveau trophique, la taille est souvent vue comme le trait prépondérant, entre autre car la taille de l’organisme (et en corolaire la taille de la bouche) conditionne la capacité d’un prédateur à détecter et capturer ses proies. Trivialement, cette idée se traduit par l’idée largement répandue – y compris dans des œuvres artistiques illustrant des maximes populaires¹ – que « les gros poissons mangent les petits ». À ce titre, une relation fixe entre la taille du prédateur, et entre une gamme de taille de ces proies est une des règles de base du modèle écosystémique OSMOSE, dont une version a été calibrée pour la Manche Est au sein du laboratoire HMMN².

Le travail important de collecte de données trophiques réalisé dans le cadre de VARITROPH, ainsi que la possibilité de disposer d’une grande gamme de taille de prédateurs au travers du projet APOSTROPH a représenté une opportunité non prévue au moment du montage du projet de vérifier cette hypothèse pour le merlan, en comparant la taille du prédateur à celle de ses proies retrouvées dans les estomacs. Ce travail a été réalisé par Sarah Werquin, étudiante de Licence 3 Science de la Vie de l’université de Lille.

Le principal résultat issu de ce travail est qu’il existe bien une relation entre la taille d’un prédateur et celle de ces proies (Fig. 4). Par contre, si la taille maximale (droite pointillée rose supérieure sur les figures ci-dessous) et la taille moyenne des proies (droite bleue) augmentent avec celle du prédateur (et avec la taille de sa bouche), la taille minimale des proies ne varie pas (droite rose pointillée inférieure). Outre la confirmation de cette règle théorique pour le merlan, ces résultats montrent qu’en grandissant, un prédateur élargit le spectre des proies disponibles, sans perdre la possibilité de consommer des proies qu’il consomme au début de sa vie. En lien avec les travaux décrivant l’alimentation du merlan (cf. ci-après), cela montre que la consommation de grandes proies représente un avantage en termes d’apports énergétiques. La capture de poissons par les gros individus représente donc une véritable stratégie alimentaire.

¹ Voir par exemple les gravures de Guiseppe Maria Mintelli, « *Il Pesce grosso mangia il minuto* » datant de 1678 et exposée au [British Museum de Londres](#), ou celle de Pieter Brugel l’Ancien « *Big Fish Eat Little Fish* » datant de 1557 et exposée au [Metropolitan Museum of Art de New York](#).

² Travers-Trolet et al 2019. Emergence of negative trophic level-size relationships from a size-based, individual-based multispecies fish model. Ecol. Modell 410, 108800. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108800>

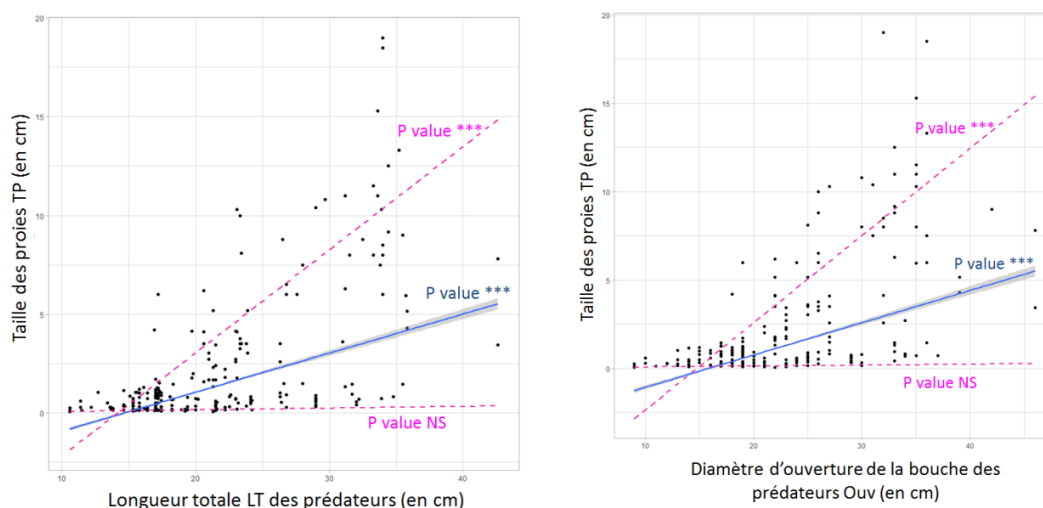


Figure 4 : Relation entre la taille des proies (axe vertical) et la taille du prédateur (axe horizontal, graphique de gauche) ou le diamètre de la bouche du prédateur (axe horizontal, graphique de droite). Les droites bleues représentent la régression linéaire calculée sur la médiane, les droites roses les régressions quantiles à 5 et 95%. *** : pvalue < 0.0001, NS : pvalue > 0.05

4.3 Variation intraspécifique des paramètres trophiques du merlan en Manche Est-Sud Mer du Nord

Les résultats sur le merlan ont été obtenus assez tôt (courant 2018), ce qui a permis une interprétation de ces résultats assez rapidement après le début du projet. Ils ont fait l'objet d'un chapitre important de la thèse de doctorat de CA Timmerman, et du premier article de la thèse³. Le jeu de données brutes a également été publié⁴. Une version simplifiée des principaux résultats, à destination principale des pêcheurs professionnels a enfin été produite⁵.

Le premier résultat porte sur une caractérisation générale de l'alimentation du merlan. L'occurrence des proies est basée sur la présence ou l'absence d'une proie, quel que soit son nombre. Elle représente la proportion des estomacs dans lesquels ce type de proie est retrouvé. Par exemple, sur la figure 5 ci-dessous, un pourcentage d'occurrence de 57% signifie qu'un peu plus de la moitié des merlans avaient des restes identifiés comme étant du poisson dans leur estomac. Dans la mesure où plusieurs proies sont présentes dans un même estomac, la somme des pourcentages d'occurrence de toutes les proies est supérieure à 100 %. Afin de pouvoir représenter cette grandeur sous forme de digramme circulaire, la somme des pourcentages totaux est donc ramenée à 100%.

Les résultats mettent en évidence deux grandes catégories de proies, les crustacés (quel que soit leur milieu de vie) et les poissons (Fig. 5). Parmi les poissons, les principaux groupes consommés sont les callionymidae, les gobiidae, et les carangidae. Parmi les crustacés pélagiques (zooplancton), les mysidacés et les copépodes prédominent, notamment du fait de la forte consommation de *Temora longicornis*.

³ Timmerman et al. 2020. Seasonal and ontogenetic variation of whiting diet in the Eastern English Channel and the Southern North Sea. PLOS ONE 15, e0239436. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239436>

⁴ Timmerman et al. 2020. Seasonal and ontogenetic variation of whiting diet in the Eastern English Channel-Southern North Sea. SEANOE <https://doi.org/10.17882/72233>

⁵ <https://archimer.ifremer.fr/doc/00675/78717/>

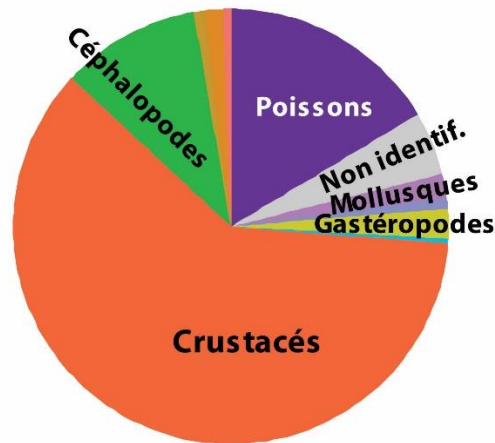


Figure 5 : Principales proies du merlan, exprimées en pourcentage d'abondance

La taille des poissons joue un rôle important dans l'alimentation du merlan (Figure 6). Les plus petits individus ont une alimentation essentiellement basée sur les crustacés. Au contraire, les poissons et les céphalopodes deviennent une proie importante pour des merlans de taille supérieure à 25 cm. La variation de l'alimentation avec la taille confirme qu'il est important de prendre en compte l'ensemble de la gamme de taille et pas uniquement les individus de taille moyenne pour décrire précisément l'alimentation d'une espèce. Par ailleurs, le contexte théorique classique en écologie trophique (*'Optimal Foraging Theory'*) sous-tend que l'alimentation résulte d'une optimisation de l'équilibre entre coûts associés à l'alimentation (*e.g.* énergie nécessaire pour capturer ou manipuler une proie) et bénéfice associés à sa consommation (*i.e.* apports énergétiques). En lien avec les travaux sur les relations entre la taille des proies et la taille des prédateurs (*cf.* section 4.2), cette prépondérance des poissons dans l'alimentation des grands individus témoigne d'une capacité de cette espèce à sélectionner ce type de proie. Malgré que la dépense énergétique potentiellement importante liée à la capture de poissons, leur consommation représente un apport énergétique certain qui compense cette dépense.

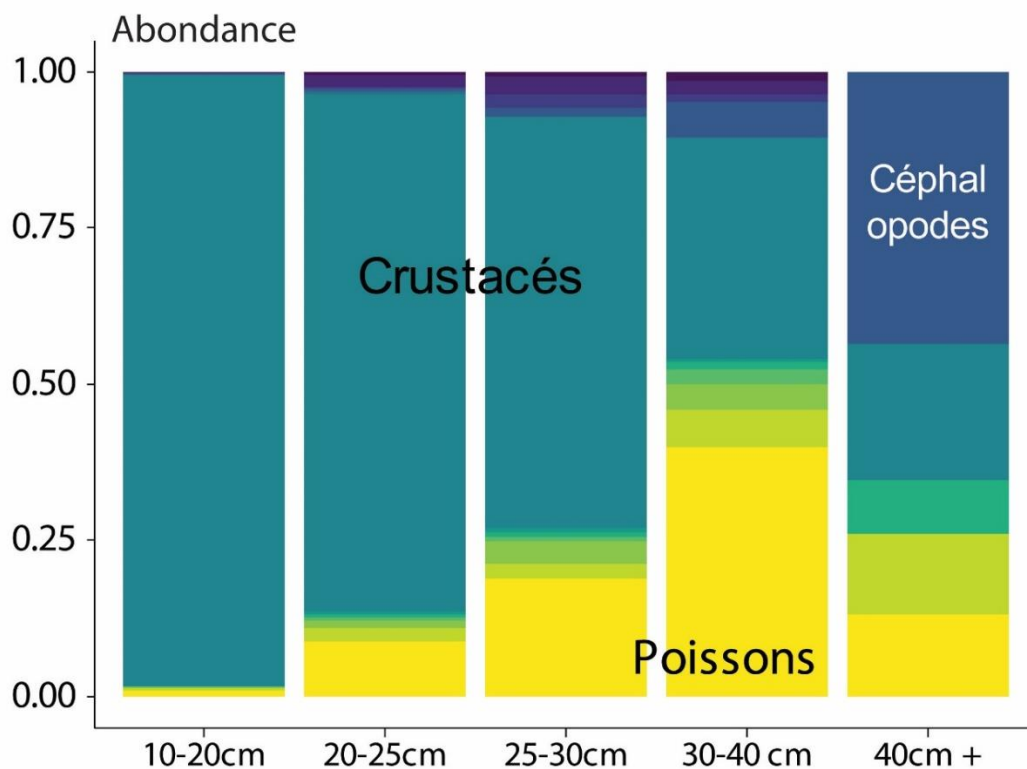


Figure 6 : Changement ontogénique de l'alimentation du merlan.

La variation saisonnière de l'alimentation s'observe essentiellement sur l'abondance des proies. En effet, les proportions relatives des différents groupes ne sont pas sensiblement différentes entre l'automne et l'hiver (Fig. 7). Par contre, les proies sont nettement plus abondantes en hiver. Cette augmentation se traduit par une augmentation de la consommation de crustacés pélagiques, (Fig. 7B) et notamment le copépode *Temora longicornis*. Les analyses complémentaires montrent notamment que cette augmentation est principalement visible pour les plus petits individus. En se plaçant de nouveau dans le contexte théorique de l'*Optimal Foraging Theory*, la consommation importante de zooplancton peut s'expliquer par une minimisation du coût associé à la capture de ces proies. En effet, des travaux précédents ont montré une réduction de l'activité de cette espèce en hiver du fait de la réduction de la température de l'eau. On peut donc supposer qu'il est moins coûteux pour le merlan de consommer cette espèce en plus grande quantité en hiver. Une autre hypothèse pourrait être liée à l'alimentation plutôt nocturne du merlan⁶. La période nocturne étant plus importante en hiver, le temps disponible pour la recherche et la capture de ses proies pourrait être plus élevée, ce qui explique également l'augmentation du nombre de proies à cette saison

⁶ Rindorf 2003. Diel feeding pattern of whiting in the North Sea. Mar Ecol Progr Ser. 249: 265–276
<https://doi.org/10.3354/meps249265>

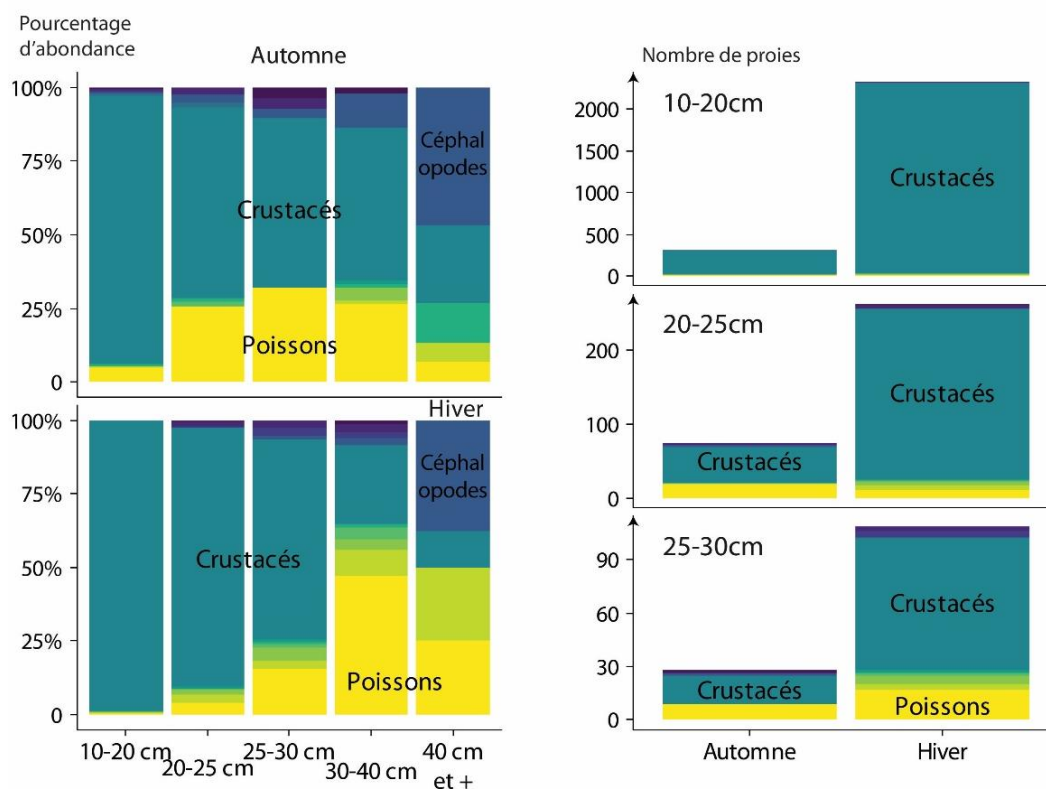


Figure 7 : Changements saisonniers du pourcentage d'abondance (à gauche) et du nombre de proies, par type de proie et pour les proies principales uniquement (à droite). Les crustacés sont essentiellement représentés par du zooplancton pour les petits individus. Les échelles verticales sont différentes pour les trois classes de taille.

Concernant les signatures isotopiques, les valeurs sont globalement cohérentes avec l'alimentation et ses variations, et font l'objet d'une discussion poussée dans l'article publié. Par contre, l'effet de la taille sur la signature isotopique de l'azote semble à première vue incohérente (Fig. 8). En effet, en hiver, les plus petits poissons ont une signature isotopique en azote nettement plus élevée que celle de l'ensemble des autres classes de taille. Or, l'azote étant classiquement utilisé comme un marqueur du niveau trophique, cette valeur pourrait être interprétée comme le reflet d'une position trophique plus élevée de cette classe de taille, ce qui est incohérent avec l'alimentation.

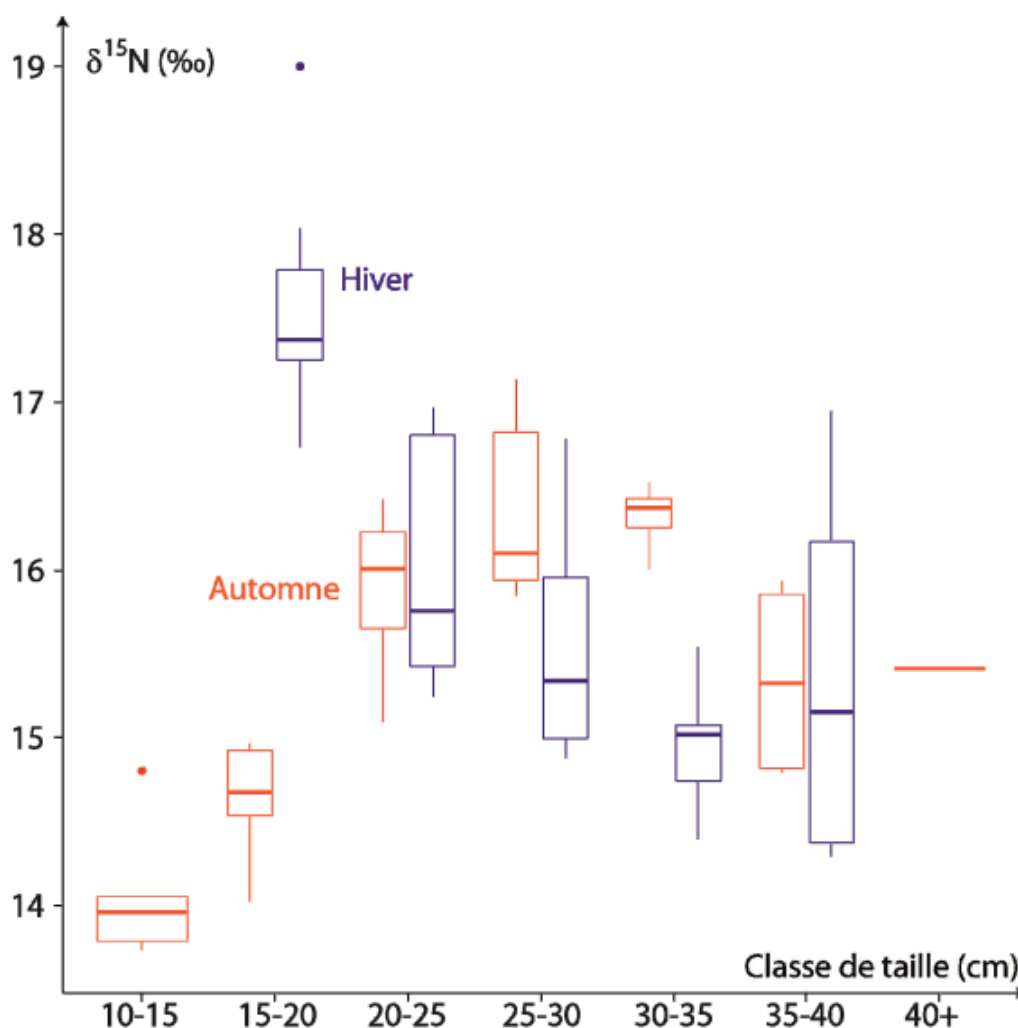


Figure 8 : Variation saisonnière (automne : orange, hiver : bleu) et ontogénique de la signature isotopique en azote des merlans.

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer ce résultat inattendu. La première était liée à la concentration de hareng pour la reproduction en Manche en hiver. Plusieurs travaux montrent que les œufs de poissons peuvent avoir des signatures isotopiques en azote plus élevée que celles des adultes reproducteurs. La consommation de ces œufs, pondus en très grand nombre, aurait pu contribuer à augmenter la signature isotopique des petits merlans. Les œufs étant digérés rapidement, il serait donc normal de ne pas en retrouver dans les estomacs. Or, il a été possible de mesurer la signature isotopique de quelques œufs et femelles de hareng en 2019, dans le cadre du projet COCKTAIL (collaboration Ifremer HMMN -Alfred Wegener Institute, Allemagne ; PI : Carolina Giraldo). Les valeurs ne confirment pas cette hypothèse. Cependant, les harengs adultes représentent une part significativement plus importante de l'alimentation des merlans de grande taille en hiver, ce qui témoigne néanmoins de l'utilisation opportuniste de la migration des harengs par les prédateurs.

L'autre hypothèse se base sur le fait que les petits merlans ont été collectés à deux stations très côtières, en bordure de la baie de Somme et à proximité de Gravelines. La sensibilité des petits merlans à la température pourrait expliquer leur concentration à la côte, dans des eaux moins froides qu'au large. Dans les deux stations, l'intégration d'apports fluviaux de la Somme et de l'Aa pourraient expliquer l'augmentation de la signature isotopique en azote. Par ailleurs, l'intégration de rejets de la

ferme aquacole de Gravelines, que ce soit sous forme de granulés non consommés ou par intégration de fèces de poissons cultivés pourrait expliquer ces valeurs plus élevées.

En conclusion, ce volet du projet a permis d'affiner les connaissances sur l'écologie isotopique du merlan, espèce à forte importance écologique et économique en Manche Est. Elles confirment la position élevée du merlan dans le réseau trophique et la nécessité de prendre en compte la variation saisonnière et ontogénique de l'alimentation, et ce même si des poissons n'ont pu être collectés au printemps et en été. L'importance de l'ontogénie pourrait également venir en faveur de la séparation de l'espèce en deux sous-groupes distincts dans les modèles écosystémiques.

4.4 Positions trophiques relatives et niche trophique interspécifiques

Un des objectifs du projet était de comparer les positions trophiques des 5 espèces de poissons, notamment en les replaçant par rapport à leur alimentation potentielle, et aussi en évaluant la diversité alimentaire, sur la base de la largeur de leur niche isotopique.

L'analyse des signatures isotopiques moyennes des poissons et des invertébrés permet de dégager plusieurs résultats majeurs (Fig. 9). Tout d'abord, la position relative des 5 espèces de poissons est cohérente avec les connaissances et les résultats attendus. La position relative entre espèces benthiques (sole et plie) et pélagiques (maquereau et chinchard) basée sur des signatures isotopiques en carbone moins négatives pour les espèces benthiques, est cohérente avec une appartenance à des réseaux basés sur la production pélagique ou benthique. La position du chinchard et du maquereau est ainsi dans la continuité de la valeur pour le zooplancton, alors que les soles et les plies sont dans le nuage de l'ensemble des espèces benthiques, mais légèrement au-dessus de la plupart des crustacés. Ceci est cohérent avec l'alimentation de ces espèces telle qu'elle est décrite dans la littérature et telle qu'elle a été observée via l'analyse des contenus stomacaux.

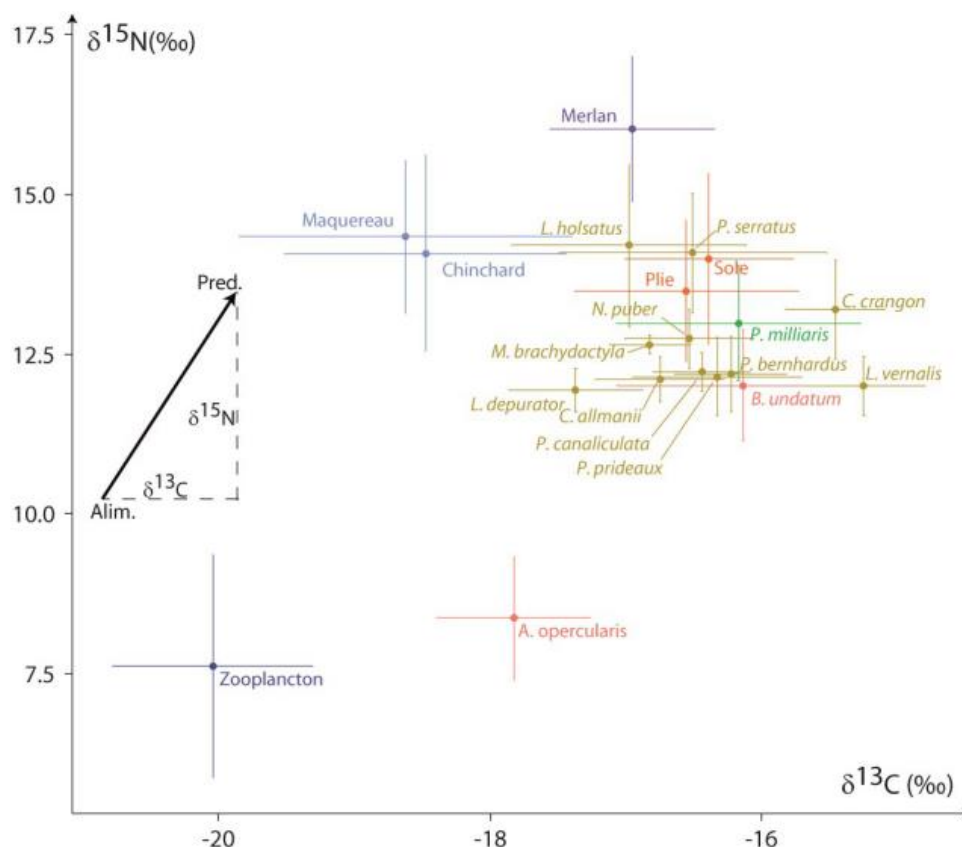


Figure 9 : Signatures isotopiques mesurées dans le muscle de poissons et des invertébrés. Les couleurs représentent les différents groupes taxonomiques (bleu clair : poissons pélagiques, orange : poisson benthiques, violet : merlan, rose : mollusques, vert : échinodermes, jaune : crustacés). Les poissons sont illustrés par leur nom taxonomique, les invertébrés par l'abréviation de leur nom scientifique (*A. opercularis* : pétoncle blanc ; *B. undatum* : buccin ; *C. allmanni* : *Crangon allmanni* ; *C. crangon* : crevette grise ; *L. depurator* : étrille à patte bleues ; *L. holtsatus* : étrille d'eau froide ; *L. vernalis* : étrille lisse ; *M. brachydactyla* : araignée de mer ; *N. puber* : étrille commune ; *P. bernhardus* : Bernard-l'ermite commun ; *P. prideaux* : Gonfaron ; *P. serratus* : Grande crevette rose ; *P. canaliculata* : Guernade processe ; *P. miliaris* : *Psammechinus miliaris*). Les données pour le zooplancton sont issues d'un précédent projet. La flèche sur la partie gauche du graphique représente la relation théorique des signatures isotopiques entre un prédateur et son alimentation.

Les contenus stomacaux de sole et de plie montrent ainsi la consommation prédominante d'invertébrés benthiques, essentiellement des crustacés, ainsi que des bivalves et des annélides. (Fig. 10). La différence entre les deux espèces réside essentiellement dans l'importance relative des proies secondaires. Chez la sole, les annélides sont la principale proie secondaire. Cela pourrait être le reflet d'une sélection de ces proies. Au contraire, chez la plie, les proies secondaires sont nombreuses et non négligeables. Cela est cohérent avec les connaissances de l'écologie trophique de cette espèce, connue pour être assez généraliste.

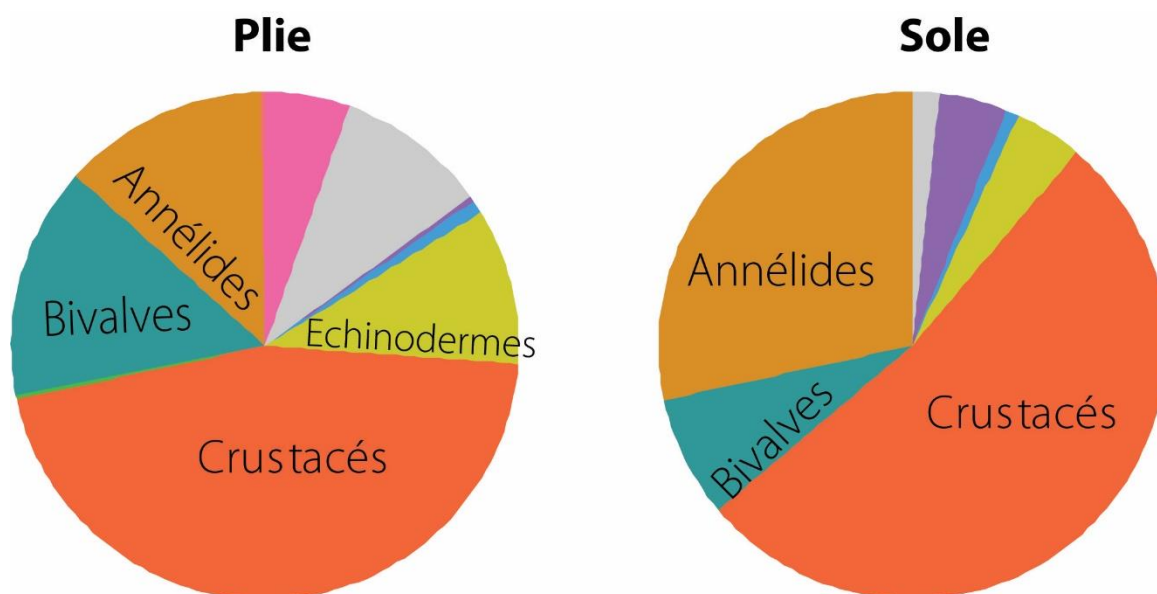


Figure 10 : Comparaison de l'alimentation de la plie et de la sole

Cette diversité alimentaire chez la plie s'explique par ailleurs par des effets ontogéniques. L'alimentation est peu diverse chez les petits individus, alors que le nombre de proie augmente avec l'augmentation de taille (Figure 11). L'augmentation de taille du prédateur permet souvent d'accéder à plus de proies, à l'image de ce qui a été observé chez le merlan. Le faible nombre de contenus stomacaux analysés pour les soles de grande taille n'a pas permis de réaliser une analyse comparable de l'effet de la taille chez cette espèce.

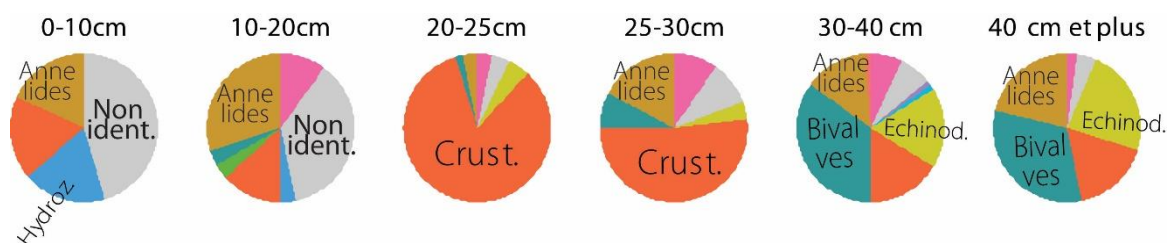


Figure 11 : Changement ontogéniques de l'alimentation chez la plie.

Pour autant, le calcul du niveau trophique basé sur les isotopes confirme la similarité trophique entre ces deux espèces (Figure 12). Malgré les changements taxonomiques observés à une échelle fine via les contenus stomacaux, les niveaux trophiques calculés à partir des signatures isotopiques ne montrent pas de différence majeure entre ces deux espèces, quant à leur position au sein du système. Ces deux espèces ont un niveau trophique proche de 3.5, conforme à leur alimentation basée sur des invertébrés. Par ailleurs, la diminution du niveau trophique avec la taille est inattendue si l'on se place dans la vision classique du fonctionnement des écosystèmes, mais est cohérente avec les attendus de modèles théoriques conceptualisant les flux de matière dans les systèmes marins dominé par la voie

benthique⁷, et est également comparable aux sorties du modèle EEC-OSMOSE opéré par l'unité Ifremer HMMN (Travers Trolet et al. 2019, voir note 2)

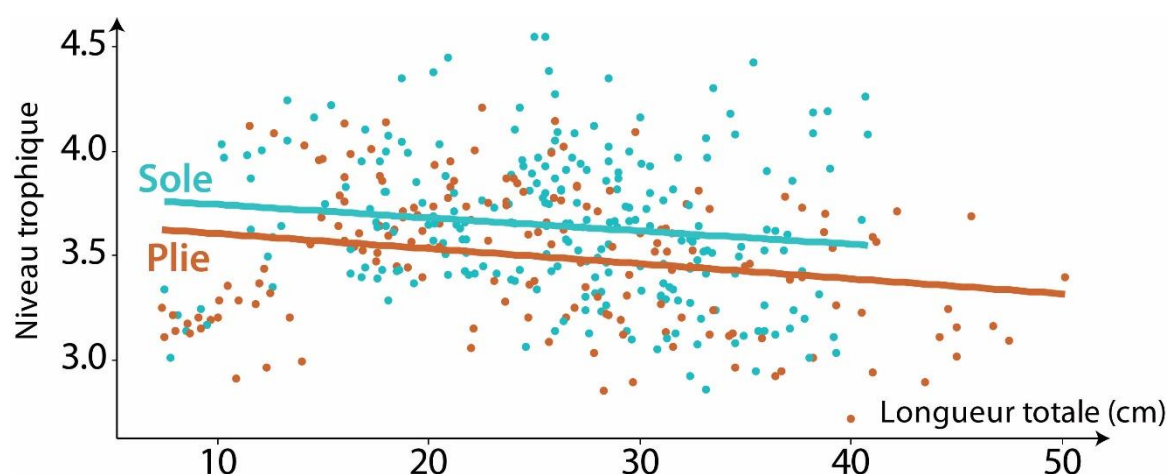


Figure 12 : Évolution du niveau trophique de la sole et de la plie en fonction de la taille

La position du chinchard et du maquereau est par contre dans la continuité de la valeur pour le zooplancton, conformément à la consommation quasi exclusive de ce groupe observée dans les contenus stomacaux de ces deux espèces, à partir des poissons de ce projet pour le maquereau et de la littérature ou d'autres projets pour le chinchard. Les copépodes sont les proies principales du maquereau, avec peu d'effet ontogénique après une « stabilisation » du régime alimentaire au-delà de 20 cm. (Fig. 13). Cette évolution se retrouve dans le niveau trophique calculé avec les isotopes : il augmente fortement avant 20 cm, reste relativement constant entre 20 et 40 cm avant de ré-augmenter, mais de manière moins marquée après 40 cm. La tendance est comparable pour le chinchard, même si l'absence d'augmentation forte pour les petits individus laisse supposer que cette espèce conserve une alimentation relativement constante tout au long de sa vie. Des données issues d'un autre projet montre ainsi une consommation constante de zooplancton, même si les groupes consommés ne sont pas toujours les mêmes.

⁷ Par exemple Blanchard et al. 2009. How does abundance scale with body size in coupled size-structured food webs? Journal of Animal Ecology 78, 270–280. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01466.x>

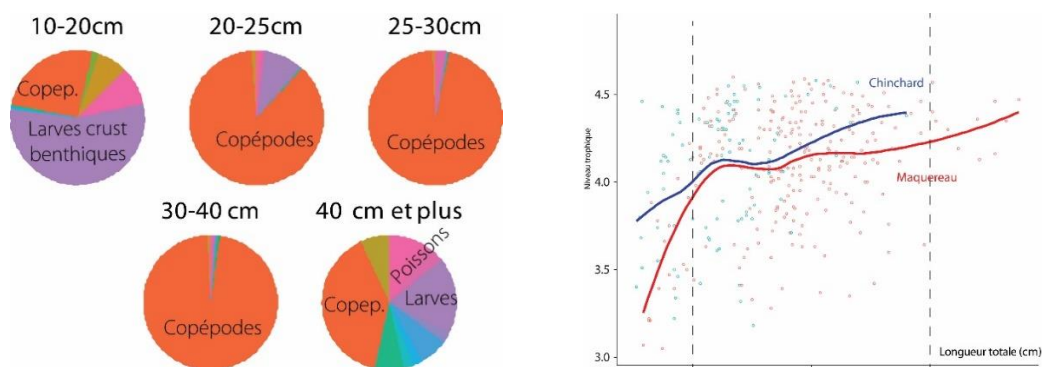


Figure 13 : Changement ontogéniques de l'alimentation du maquereau, issu de l'analyse des contenus stomacaux (à gauche), et du niveau trophique, calculé à partir des signatures isotopiques pour le chinchard et du maquereau (à droite)

La position du merlan, au-dessus des quatre autres espèces du fait de signatures isotopiques en azote plus élevées, est également cohérente avec les résultats acquis sur l'écologie trophique de cette espèce dans le cadre de VARITROPH, et notamment son caractère piscivore, pour les plus gros individus (cf. section 4.3). Par ailleurs, il est intéressant de noter que la signature isotopique en carbone de cette espèce est intermédiaire entre celle des espèces benthiques et pélagiques. Du fait de sa position trophique élevée, le merlan peut ainsi s'alimenter sur les deux voies, benthique et pélagiques, ce qui explique que les biomasses de cette espèce soient importantes en Manche⁸ (cf. section 4.6).

La compétition interspécifique a été appréhendée par l'utilisation du package R nicheROVER⁹. Cet outil a été développé par l'équipe du département de biologie de l'université de Waterloo, au sein duquel CA Timmerman a effectué un échange de 3 mois, sous la direction du Prof. Michael Powers et du Dr. Heidy Swanson.

Ce travail se base sur le concept de niche trophique, et sur le fait que la niche isotopique peut être utilisée comme un proxy de la niche trophique. Le concept de niche est un des concepts fondateurs de l'écologie, qui traduit à la fois la position d'un organisme ou d'une espèce dans un écosystème et le rôle qu'il y joue. La composante trophique joue donc un rôle majeur dans la définition de la niche isotopique d'une espèce. Dans la mesure où les signatures isotopiques sont un reflet de l'alimentation d'une espèce, la diversité des signatures isotopiques peut être vue comme un reflet de la diversité alimentaire, autrement appelée largeur de niche. De même, des similarités isotopiques peuvent être interprétées comme le partage de ressources identiques (*i.e.* chevauchement de niche) par deux espèces, et potentiellement par une compétition entre elles. Le travail de CA Timmerman sur ce sujet se traduit par la représentation ci-dessous (Fig. 14). Sur cette figure, chaque espèce est représentée par des cercles permettant d'inclure 95% des points représentant les signatures isotopiques pour l'espèce. Cette analyse est répétée 10 000 fois, afin d'augmenter sa robustesse.

Plus l'espace couvert par l'ellipse est large, plus les signatures isotopiques de l'espèce sont variables, et plus l'alimentation est supposée variée. Plusieurs résultats peuvent être tirés de cette analyse. On note tout d'abord que les ellipses représentant les deux espèces benthiques ont des surfaces plus faibles que celle des espèces pélagiques, et que la plie (ellipses rouges) a une surface

⁸ Cf. Cresson et al. 2020 Primary production and depth drive different trophic structure and functioning of fish assemblages in French marine ecosystems. *Progr. Oceanogr.* 186 102343, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102343>

⁹ Swanson et al. 2015. A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology* 96, 318–324. doi:10.1890/14-0235.1

plus faible que la sole (ellipses orange). Ce résultat ne semble à première vue pas cohérent avec les résultats obtenus via les contenus stomacaux de ces deux espèces. Pour ce qui concerne les espèces pélagiques, la largeur plus importante des ellipses semble également liée à des artefacts méthodologiques.

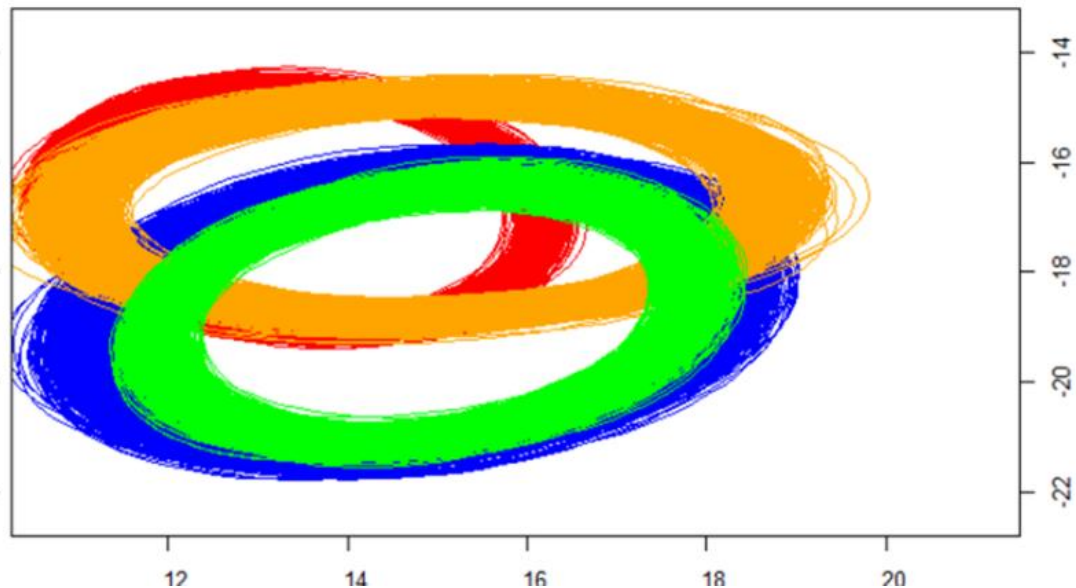


Figure 14 : Représentation des niches isotopiques mesurées pour la plie (rouge), la sole (orange), le maquereau (bleu) et le chinchard (vert). L'axe vertical représente le carbone ($\delta^{13}\text{C}$), l'axe horizontal l'azote ($\delta^{15}\text{N}$).

La question de la différence de vision apportée par les isotopes stables et les contenus stomacaux est un sujet classiquement discuté dans la littérature¹⁰. L'interprétation rapide que la niche isotopique est directement interprétable comme une information sur la niche trophique est largement contestée¹¹. En effet, même si les signatures isotopiques des poissons sont liées à l'alimentation et à la nature des proies consommées, elles sont aussi liées à la signature de ces proies. Or, cette signature peut varier spatialement et saisonnièrement. Les deux espèces pélagiques ont des capacités de déplacement plus importantes que celle des espèces benthiques, on peut donc supposer qu'elles s'alimentent sur des proies avec des signatures isotopiques plus variables, même si leur régime alimentaire semble moins diversifié. De même, pour des poissons plats peu mobiles, une spécificité locale de la signature isotopique des proies peut entraîner une grande variation, alors que les contenus stomacaux vont au contraire montrer peu de différences. Enfin, les deux espèces pélagiques ont été collectées à 3 (chinchard) et 4 saisons (maquereau), alors que la plie a été collectée à 2 saisons uniquement, et la sole à 4, mais avec peu d'individus au printemps et en été. Une variation saisonnière des signatures isotopiques des proies pourrait également engendrer des variations de la niche isotopique sans variations de l'alimentation.

¹⁰ Voir par exemple Cresson et al. 2014. Contrasting perception of fish trophic level from stomach content and stable isotope analyses: a Mediterranean artificial reef experience. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 452, 54–62. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.11.014>

¹¹ Par exemple Hette-Tronquart 2018 Isotopic niche is not equal to trophic niche. *Ecology Letters* <https://doi.org/10.1111/ele.13218>

4.5 Variations individuelles des stratégies alimentaires

La plupart des travaux en écologie trophique, y compris ceux réalisés au sein du laboratoire HMMN visent à comprendre le fonctionnement trophique à des niveaux élevés d'organisation écologique, en prenant en compte l'ensemble des espèces simultanément. Cette approche fait l'hypothèse que la tendance moyenne mesurée pour des individus « moyens » est suffisamment représentative du fonctionnement de l'espèce. Or, à l'heure actuelle, un champ innovant de l'écologie vise à comprendre comment les individus diffèrent entre eux, au sein même d'une espèce, y compris pour des individus de même taille ou de même sexe. Cela permet par exemple d'affiner la vision apportée par l'estimation de la diversité alimentaire par les largeurs de niche. En effet, une niche large pour une espèce peut provenir du fait que tous les individus ont une alimentation diversifiée, ou au contraire que chaque individu ait une alimentation peu diverse, mais que cette alimentation soit très variable entre deux individus. Appréhender cette variation implique de pouvoir estimer de manière répétée l'alimentation du ou des mêmes individus. Cette approche est totalement applicable pour des animaux maintenus en captivité, ou facilement identifiables et recapturables et en utilisant des méthodes ne nécessitant pas d'euthanasier les animaux. Ces deux conditions ne sont pas remplies pour des poissons sauvages. Il est donc nécessaire d'employer des méthodes indirectes, telles que la mesure des signatures isotopique dans plusieurs tissus. Au niveau d'un individu, des signatures isotopiques comparables entre tissus sont le reflet d'une alimentation assez stable, alors que des différences montrent que l'alimentation est plus diverse. Il est donc possible de comparer la différence moyenne entre tissu au sein d'un individu, par rapport à la largeur de niche totale de l'espèce. S'il y a la différence au sein d'un individu (estimée par l'indice WIC « *Within Individual Component* ») est comparable à celle de l'espèce (TNW, « *Total Niche Width* »), cela signifie que tous les individus ont une alimentation aussi diverse. On est donc en présence d'individus généralistes au sein d'une espèce généraliste. Le rapport BIC/WIC tend donc vers 1 (Fig. 15). Au contraire, si les individus sont plutôt spécialistes et qu'ils diffèrent entre eux, les différences intraindividuelles seront faibles, et le rapport BIC/WIC tendra vers 0.

L'application de ces indices à la sole, la plie, le chinchard et le maquereau confirme les différences entre poissons plats et poissons pélagiques. La forme « plate » de la régression pour les poissons plats, et des valeurs assez faibles, semblent montrer un spécialisme individuel. Même si la niche de ces espèces est large, cela s'explique par le fait que chaque individu mange des proies différentes. Au contraire, l'augmentation observée pour les plus grands individus des deux espèces pélagiques pourrait être le reflet d'une augmentation de la capacité de ces individus à élargir leur spectre trophique, c'est-à-dire à consommer un plus grand nombre de proies. Cependant, ces résultats acquis en fin de projet, et également basés sur des approches innovantes et récentes n'ont pu faire l'objet de réflexions importantes, entre autres du fait des exigences liées à la fin d'une thèse et du fait des contraintes qu'ont généré les périodes de confinement sur les travaux de réflexion collective. Leur meilleure compréhension demandera des interprétations plus poussées, afin de confirmer les patrons observés et de s'affranchir des sources de biais potentiels déjà évoquées au paragraphe précédent.

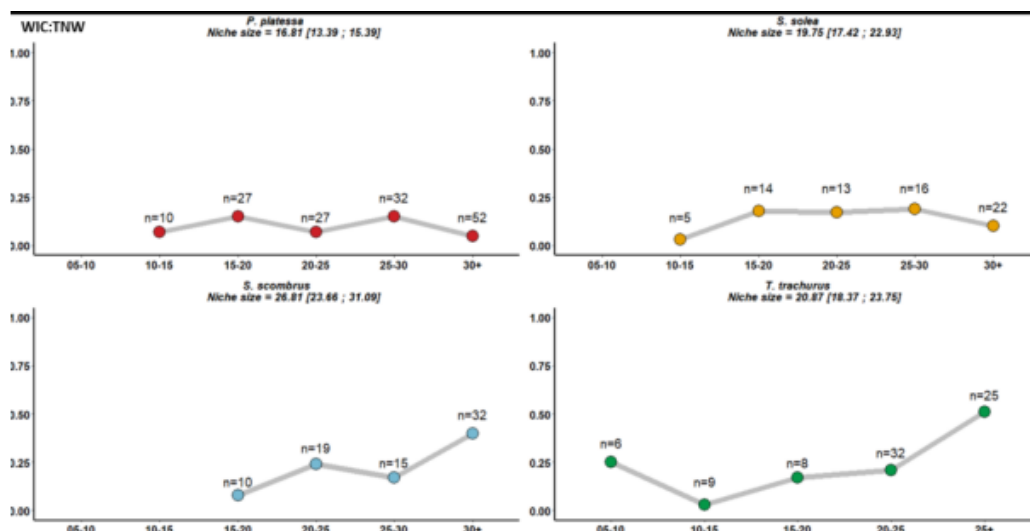


Figure 15 : Evolution du rapport WIC/TNW en fonction de la taille pour la plie (*P. platessa*, en rouge), la sole (*S. solea*, orange), le maquereau (*S. scombrus*, bleu) et le chinchard (*T. trachurus*, vert). L'indice WIC ('Within Individual Component') mesure la variabilité propre à chaque individu, l'indice TNW ('Total Niche Width', la variabilité au sein d'une classe de taille).

4.6 Variabilité interannuelle du fonctionnement trophique des assemblages de poissons en Manche

Le laboratoire HMMN travaille depuis 2009 sur la compréhension du rôle des gradients abiotiques (appréhendés par la profondeur) sur le fonctionnement trophique en Manche. Ce système est très particulier, notamment car il est peu profond et épicontinental. La tenue de campagnes scientifiques en fait également un cas d'étude très aisé : l'échantillonnage réalisé chaque année permet des comparaisons robustes et non biaisées. Le projet VARITROPH a été l'opportunité de réaliser une analyse rétrospective des données collectées dans ces projets. Il a également mis l'accent sur une prise en compte de la biomasse de chaque espèce, pour mieux caractériser le fonctionnement du système. En effet, la biomasse est un paramètre clé, pour donner à chaque espèce son poids réel dans le fonctionnement du système, mais très compliqué à obtenir. La possibilité d'utiliser les données de campagnes, spécifiquement conçues pour suivre la biomasse, rend possible cette approche. Ce travail a été publié dans la revue *Marine Environmental Research* en 2021¹²

Ainsi, plusieurs indicateurs fonctionnels ont été calculés, de manière à décrire le fonctionnement des communautés de poissons en Manche entre 2009 et 2016. Les résultats confirment l'importance de la profondeur, comme un des facteurs clés expliquant le couplage benthopélagique. Deux autres facteurs ont pu être mis en évidence. L'analyse des interactions trophiques a mis en évidence la plasticité trophique de la plupart des espèces et un partitionnement des ressources. De plus, les changements de la composition des assemblages n'impactent pas l'intensité du couplage, car la majorité des espèces considérées étaient généralistes, ce qui leur permet d'utiliser la ressource la plus abondante dans le système. L'analyse conjointe des données pondérées ou non par la biomasse montre une complémentarité dans la compréhension des interactions et des flux. La vision « globale » de la communauté de poissons qu'apporte ce travail est intéressante pour replacer les résultats très spécifiques obtenus pour les 5 espèces de poissons sur lesquelles le projet VARITROPH a porté.

¹² Timmerman et al. 2021. Plasticity of trophic interactions in fish assemblages results in temporal stability of benthic-pelagic couplings. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105412>

5 Difficultés rencontrées et solutions mises en œuvre

5.1 Échantillonnage scientifique à bord de navires professionnels

La première difficulté avait été identifiée comme un risque potentiel dès le dépôt du projet, et portait sur l'utilisation d'un échantillonnage scientifique à bord de bateaux professionnels. Comme attendu, il n'a donc pas été possible d'obtenir au printemps et en été un échantillonnage comparable à ce qui peut être fait sur une campagne scientifique.

Cependant, **un retour d'expérience a été effectué** et a permis d'identifier les raisons de cette impossibilité. En premier lieu, le travail des pêcheurs professionnels est lié à un impératif économique, qui contraint la zone de travail et les espèces ciblées. À ce titre, la zone ne correspondait pas toujours à la zone d'intérêt du projet, ce qui ne permettait pas d'utiliser les poissons pris sur ces traits, même s'ils correspondaient aux espèces d'intérêt pour le projet. Les espèces d'intérêt n'étaient par ailleurs pas toujours présentes dans la zone et à la saison souhaitée. De plus, la contrainte méthodologique de disposer de poissons très frais (pour éviter une trop grande dégradation par la digestion) imposait également que seuls les poissons collectés lors du dernier trait de la marée puissent être utilisés pour le projet. Enfin, il n'est évidemment pas possible de collecter certaines espèces pour le projet si le quota de l'espèce est atteint. Par ailleurs, les engins et moyens des professionnels ne sont pas des engins scientifiques, et il a ainsi été compliqué de collecter de petits individus, et des invertébrés benthiques.

Pour autant, **le projet a suscité un intérêt des professionnels, et il n'a pas été nécessaire de multiplier les échanges pour susciter l'adhésion au projet et leur volonté d'y participer**. Cela se ressent sur le nombre de réunions effectivement réalisées, car une grande partie d'entre-elles avaient été prévues pour expliquer le projet et l'apport attendu des professionnels. Ces points ont été réglés par l'inclusion des OP comme partenaires au projet, et lors d'échanges téléphoniques. **Il n'a donc pas été nécessaire de multiplier les réunions**. Ce point avait été mentionné à l'autorité de gestion par un email le 11 juillet 2019.

5.2 Difficultés techniques de traitement des échantillons

La deuxième difficulté rencontrée a été résidée dans la préparation des échantillons en vue des analyses. La quantité de lipides élevée dans des échantillons est connue comme un biais majeur des analyses isotopiques et nécessite un traitement chimique des échantillons. Cependant, les quantités de lipides et le nombre d'échantillons à inclure dans cette préparation avaient été très largement sous-estimés. Pour des raisons liées à l'environnement qu'il est difficile d'expliquer, les poissons étaient nettement plus gras qu'à l'habitude. **Cela a nécessité de consacrer plus de temps à cette tâche**, étant entendu que la réalisation des analyses isotopiques devait être priorisée, dans la mesure où elles étaient le cœur du travail, et qu'elle induisait des coûts de sous-traitance, donc devait être réalisées durant la période d'éligibilité des dépenses. Cela contribue à expliquer le **dépassement important du temps technicien consacré au projet**. De même, une partie des estomacs – de maquereau notamment – contenait plus de proies que prévu, entraînant la aussi la nécessité d'y consacrer plus de temps qu'estimé. Cette priorisation – en plus des problèmes liés aux ressources humaines et au contexte sanitaire général et politique local – a entraîné de fait une diminution de l'ambition en terme de nombres d'estomacs analysés.

5.3 Départs de personnel

Au niveau humain, la bonne marche du projet a souffert du **départ de deux de ses collaborateurs techniques**. La question du turnover du personnel est une problématique importante et régulièrement identifiée pour le centre Manche Mer du Nord de l'Ifremer, qui voit fréquemment des départs, sans que les remplacements immédiats aient toujours lieu. De plus, les départs entraînent par ailleurs une perte de compétence, même quand les départs sont remplacés : le centre Manche Mer du Nord ayant une attractivité limitée, seuls des débutants postulent pour remplacer les personnels expérimentés. Ces débutants ont besoin de temps pour se former. À ce titre, le temps nécessaire à un débutant pour réaliser une tâche est forcément plus long que pour un expert, notamment quand cela concerne la tâche complexe de détermination précise de proies dégradées du fait de la digestion. Cela explique également le dépassement de temps technicien entre le prévisionnel et le réalisé.

M. Manuel Rouquette a souhaité quitter le centre Manche Mer du Nord via une mobilité interne en 2017, soit dans les tous premiers temps du projet. M. Rouquette était un technicien expérimenté, qui avait acquis une compétence forte en identification taxonomique des invertébrés benthiques, après plusieurs années au sein du centre Manche Mer du Nord. Cette expertise spécifique a d'ailleurs poussé le laboratoire de l'Ifremer qui travaille sur ces groupes à insister pour son recrutement, notamment car cette expertise naturaliste est peu répandue et très recherchée dans la communauté scientifique. Bien qu'il ait été remplacé « numériquement » en septembre 2018, sa remplaçante n'avait pas la même expertise au moment de son recrutement, et a dû se former « sur le tas » à ces techniques. De même, Mme Margaux Denamiel a également choisi de quitter l'Ifremer à l'été 2020. Les impacts de son départ sont moins importants, car arrivant à la fin du projet, mais restent impactants, car lié à un contexte global peu propice à la bonne marche des travaux (voir ci-après). De la même manière, son remplacement a été effectué en fin d'année 2020 mais par un technicien non expérimenté, qui n'a pas pu immédiatement être opérationnel pour s'impliquer directement dans le projet avant d'y être formé.

5.4 Évènements internationaux : COVID et Brexit

Le projet a été impacté par **deux évènements majeurs du deuxième semestre 2020. Les deux confinements liés à la crise sanitaire** ont impacté le projet. Une petite partie des travaux ont pu être réalisés en télétravail (saisie et vérification des données par exemple). De même, cette période correspondait à la fin du doctorat de CA Timmerman, période normalement consacrée à l'interprétation poussée des résultats. À l'image de ce qui s'est produit pour l'ensemble des étudiants, **l'efficacité de son travail a été impactée**, du fait des **conditions peu propices au travail à domicile** pour un étudiant ne disposant pas d'un logement individuel et d'espace dédié au travail dans son logement. L'avancée d'une fin de thèse est également nourrie des échanges réguliers entre doctorants et encadrants, par exemple lors de discussions rapides et informelles, soit lors de brainstormings plus formalisés. Même si des échanges réguliers ont eu lieu en visioconférence, ce **mode de fonctionnement s'est avéré moins efficace que des échanges réels**.

Ces deux périodes de confinement, ou **l'accès au laboratoire était interdit ou fortement restreint ont également mis en pause l'analyse des contenus stomacaux**. Il n'était en effet pas possible de transférer au domicile des techniciens l'équipement nécessaire à la réalisation des analyses de contenus stomacaux (équipement de microscopie couplée à un ordinateur). De même, les échantillons devaient rester stockés en condition de température contrôlée au laboratoire. Enfin, les règles relatives à l'hygiène et la sécurité au travail ne permettent pas le transport et l'analyse de ces échantillons biologiques à domicile. **Les deux confinements ont donc entraîné plusieurs mois de**

retard et ont contraint à une diminution de la quantité de contenus stomacaux effectivement analysés.

À ce titre, une partie des données de contenus stomacaux présentés dans ce rapport ont été analysés en dehors de la durée du projet, et sur autofinancement du temps qui y est consacré, Cependant, tous les estomacs n'ont pu être analysés, ce qui explique certains résultats manquants. Par ailleurs, du fait du faible nombre d'individus collectés, et en lien avec les objectifs initiaux du projet, qui visaient à disposer d'un nombre important d'individus, le choix a également été fait de ne pas traiter les rougets dans ce projet.

Les **impacts du Brexit sur les pêcheurs à Boulogne** se sont également rajoutés sur la bonne tenue du projet en dernière année. Il a été difficile de trouver des dates pour la réalisation des réunions de rendu à la fin de l'année 2019 et en 2020 du fait du grand nombre de réunion relatives aux changements supposés qu'entraînerait le Brexit sur la profession. À titre d'exemple, la réunion de fin d'année 2 initialement prévue le 13 décembre 2019 n'a pu se tenir à cette date pour ces raisons, et il n'a pas été possible de trouver une date qui convenait à l'ensemble des acteurs, d'où la tenue de deux réunions séparées, les 24 et 29 janvier. De même, l'ensemble des partenaires ont été conviés à la soutenance de doctorat de CA Timmerman, mais ils n'ont pas pu y assister, en raison d'autres empêchements. **Cela explique aussi pourquoi les 10 réunions initialement prévues n'ont pu être tenues.**

6 Publications et valorisations des résultats

6.1 Publications de rang A ou équivalent : 3

1-Le travail sur le merlan a été publié dans la revue à comité de lecture PLoS ONE.

Timmerman, C.-A., Marchal, P., Denamiel, M., Couvreur, C., Cresson, P., 2020. Seasonal and ontogenetic variation of whiting diet in the Eastern English Channel and the Southern North Sea. PLOS ONE 15, e0239436 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239436>

2-Le travail sur la comparaison interannuelle a été publié dans la revue à comité de lecture Marine Environmental Research.

Timmerman, C.-A., Giraldo, C., Cresson, P., Ernande, B., Travers-Trolet, M., Rouquette, M., Denamiel, M., Lefebvre, S., 2021. Plasticity of trophic interactions in fish assemblages results in temporal stability of benthic-pelagic couplings. Marine Environmental Research 170, 105412. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105412>

3-Charles André Timmerman a produit un manuscrit de thèse, validé par les Dr. Gilles Lepoint (Université de Liège) et Dr. Dorothée Kopp (Ifremer Lorient), rapporteurs de la thèse, qu'il a défendu le 15 décembre 2020. Ce travail a été validé par le jury qui comprenait, en plus des rapporteurs le Pr. Rachid Amara (Univ. du Littoral Côte d'Opale, Président) et le Dr Tiphaine Chouvelon (Univ. La Rochelle, examinatrice).

La thèse dans sa mise en forme définitive comprend, en plus des deux articles mentionnés ci-avant une troisième publication à soumettre. La thèse est librement disponible en ligne à cette adresse : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00676/78816/>.

6.2 Publications « autre » : 8

Huit documents ou publications ne pouvant pas être considérées comme des publications scientifiques de rang A ont été produites durant le projet VARITROPH : 2 jeux de données, 2 posters, 1 communications orales en congrès et 3 document de synthèse sur l'alimentation des poissons, à destination des pêcheurs professionnels.

Les deux jeux de données nécessaire à la publication des deux articles évoqués précédemment ont été publiés sur la base de données de l'Ifremer ARCHIMER, où ils sont librement accessibles.

1-Timmerman C-A, Marchal P, Denamiel M, Couvreur C, Cresson P. 2020. Seasonal and ontogenetic variation of whiting diet in the Eastern English Channel-Southern North Sea. <https://doi.org/10.17882/72233>

2-Timmerman C-A, Giraldo C, Cresson P, Ernande B, Travers-Trolet M, Rouquette M, Denamiel M, Lefebvre S. 2020. Plasticity of trophic interactions in fish assemblages results in temporal variability of benthic-pelagic couplings. <https://doi.org/10.17882/76378>

Ce choix de mettre les données brutes à disposition du plus grand s'inscrit tout d'abord dans la démarche éthique de l'Ifremer, visant à tendre vers l'intégrité et la transparence scientifique. La science est ainsi ouverte au plus grand nombre, et permet à la communauté scientifique dans son ensemble de réutiliser ces données pour alimenter d'autres travaux de recherche. Il permet également la conservation à long terme de ces données dans des bases pérennes. Cette démarche est également

cohérente avec la volonté de mise à disposition de données collectées dans le cadre de projets financés par de l'argent public.

Dans le cadre de sa thèse de doctorat, CA Timmerman a présenté les résultats du projet VARITROPH via une communication orale et deux posters en congrès nationaux et internationaux.

3-Timmerman CA, Day L, Brind'Amour A, Cresson P, 2019. Individual diet specialization in plaice *Pleuronectes platessa*. ICES annual science conference. 9-12 Septembre. Göteborg, Suède
Communication orale

4-Timmerman C-A, Cresson P, Denamiel M, Marchal P. 2018. A multi-tissue approach for a better understanding of the ecology of commercial fish species. 11th International Conference on the Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies (ISOECOL), Viña del Mar, Chili.
Poster

5-Timmerman C-A, Cresson P, Denamiel M, Marchal P. 2017. Variations saisonnières et ontogéniques des paramètres trophiques des principales espèces exploitées en Manche - Mer du Nord. 7^{èmes} rencontres de l'ichtyologie en France, 27-30 mars 2018, Paris. Poster

Trois documents de synthèse, résumant les principaux résultats ont également été produits et transmis aux partenaires professionnels du projet. Ils présentent les principales caractéristiques trophiques des poissons étudiés dans le cadre du projet. Ces documents répondent **à une demande des représentantes des OP** de disposer de document synthétisant les résultats du projet, et permettant aux pêcheurs d'appréhender les résultats scientifiques du projet de manière rapide. Ils sont disponibles librement en ligne, soit directement en tapant l'adresse, soit en scannant les QR code ci-dessous :

6-Alimentation du maquereau en Manche : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00675/78716/>

7-Alimentation du merlan en Manche : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00675/78717/>

8-Alimentation de la sole et de la plie en Manche : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00675/78718/>



Par ailleurs, les résultats de VARITROPH ont été intégrés dans une communication plus large, destiné au grand public, réalisée à l'occasion des fêtes de la mer de Boulogne sur Mer en juillet 2021. La diapo illustrant l'intérêt de l'analyse des contenus stomacaux est présentée ci-dessous (Fig. 16)

Dis petit poisson, est-ce que tu manges la même chose que ton copain ?

9

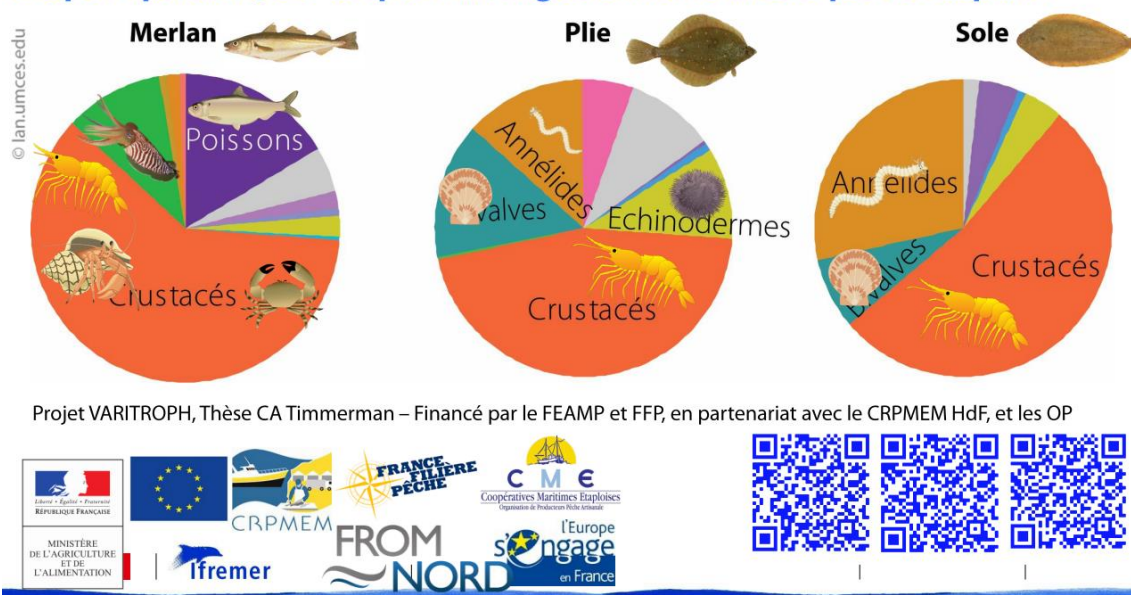


Figure 16 : Diapositive présentée lors d'une conférence grand public lors des Fêtes de la Mer, à Boulogne sur Mer, en juillet 2021. Les QR codes renvoient directement vers les documents pdf de synthèse des résultats.

Les financeurs sont mentionnés explicitement dans toutes ces communications. Dans les publications scientifiques, la mention suivante apparaît dans la section dédiée ou dans les remerciements :

« CAT received a PhD grant through a project funded by European Marine Fisheries Fund and France Filière Pêche (2017-2020 VARITROPH; PI: PC). [...] The funder played no role in the study design, data collection and analysis, decision to publish or preparation of the manuscript ».

“C.A.T. received a PhD grant through a project funded by European Marine Fisheries Fund and France Filière Pêche (2017 – 2020 VARITROPH project; PI: PC).”

Pour ce qui concerne les documents « visuels » (communications orales et posters, manuscrit de thèse, document de synthèse), les logos de l'ensemble des financeurs (Europe, Ministère de l'agriculture et de l'alimentation, « L'Europe s'engage en France ») et des partenaires apparaissent sur la première diapositive et/ou page de garde, et sont mentionnés dans les remerciements lorsque le format le permet.

