



Ecole Doctorale - 104 Sciences de la Matière, du Rayonnement et de l'Environnement Université Lille Nord de France



Thèse de doctorat de l'Université de Lille Faculté des sciences et technologies – Département biologie

## Ecole doctorale – Sciences de la Matière, du Rayonnement et de l'Environnement

Pour obtenir le grade de **Docteur en sciences et technologies** Spécialité : Géosciences, Écologie, Paléontologie, Océanographie

# Variations saisonnières et ontogéniques des interactions trophiques : Etude des poissons de Manche – mer du Nord à plusieurs niveaux d'organisation

Présentée et soutenue par Charles-André Timmerman

Le 15 décembre 2020 devant le jury composé de :

Rachid Amara Université du Littoral Côte d'Opale	Président du jury
Tiphaine Chouvelon La Rochelle Université, CNRS	Examinatrice
Dorothée Kopp Ifremer Lorient	Rapporteur
Gilles Lepoint Université de Liège	Rapporteur
Paul Marchal Ifremer Boulogne-sur-Mer	Directeur de thèse
Pierre Cresson Ifremer Boulogne-sur-Mer	Co-encadrant de thèse

Structure d'acceuil:

Ifremer, Centre Manche mer du Nord, Laboratoire ressources halieutiques, Boulogne-sur-

Mer, France







## Abstract

Identifying and quantifying trophic interactions between organisms is crucial to understand the structure and functioning of food webs. However, many sources of variation are poorly known, such as seasonal and ontogenetic variations. These variations have been studied at several levels of organization, assemblage, species and individual in the Eastern English Channel (EEC) and the Southern North Sea (SNS) ecosystems.

These variations were studied by analyzing the stable isotopes of carbon ( $\delta^{13}$ C) and nitrogen ( $\delta^{15}$ N), which provides information on resource and habitat use in a two-dimensional space. These analyses were performed on several tissues because isotopic values of tissues reflect the diet over the period during which the tissue was synthesized providing dietary information over different temporal periods. These analyses were coupled with stomach contents analyses providing a short-term picture of feeding patterns.

At the assemblage scale, coupling between benthic and pelagic habitats has emerged as an important feature of the EEC ecosystem, due to its shallow depth, as well as to the combination of two ecological processes. First, trophic interaction revealed trophic plasticity and resource partitioning. Second, changes in the composition of fish assemblage did not impact benthic-pelagic couplings as most dominant species were generalist within a period, allowing a complete use of all available resources. Further analyses were carried out on whiting, the dominant species in the EEC-SNS ecosystems in winter, and revealed seasonal and ontogenetic trophic changes for this species. Finally, at the individual scale, species tend to be generalist but composed of specialist individuals along the  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N axes. The species increase their niche mainly through an increase of the niche variation between individuals. This behavior may be a strategy to avoid competition and favored by the important benthic-pelagic coupling offering a wide diversity of resources for species.

This study revealed the importance of considering ontogenetic and seasonal changes of trophic interactions. Informing these changes in ecosystem models would increase their ability to capture the complexity of marine ecosystems and inform fisheries management. Modeling these effects at several levels of organization is necessary to predict the effects of global change on ecosystem structure and functioning.

**Key-words**: stable isotopes; levels of organization; niche; competition; benthic-pelagic coupling

# Remerciements

Après ces cinq années passées à l'Ifremer, deux ans de Master 2 réalisé en alternance, suivi de trois ans de doctorat, il est maintenant l'heure de remercier chaleureusement les personnes grâce auxquelles cette thèse a été possible.

Tout d'abord je tenais à remercier le FEAMP (Fonds Européen pour les Affaires Maritimes et la Pêche) d'avoir financé cette thèse ainsi que le CPER MARCO 2015-2020 d'avoir pris en charge les frais de ma première publication. Je remercie également la direction scientifique de l'Ifremer pour le financement du projet politique de site APOSTROPH ayant permis de financer des analyses isotopiques supplémentaires ainsi que la participation à la conférence ICES ASC (*Annual Science Conference*) 2019.

Je remercie également le FROM NORD, la CME (Coopératives Maritimes Etaploises) et le CRPMEM Hauts de France (Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins) pour leur implication dans le projet, la mise en place de la collaboration entre l'Ifremer et les pêcheurs professionnels et pour l'échantillonnage au printemps et en été 2018.

Merci à Dominique Godefroy, directeur du centre Ifremer Manche-Mer du Nord de m'avoir accueilli au centre de Boulogne-sur-Mer.

Ensuite, je tenais à remercier Pierre Cresson, Je te remercie de m'avoir pris en alternance, puis de m'avoir permis de réaliser cette thèse. Merci pour ton encadrement durant ces cinq années ! Je te remercie pour tout ce que tu m'as appris lors de ces années. Merci pour tout le temps que tu m'as consacré, que ce soit pour des discussions ou pour corriger mes écrits. Merci pour ton implication dans cette thèse, notamment lorsqu'il fallait se lever tôt, très tôt pour aller récupérer des échantillons à la criée. Merci également de m'avoir offert l'occasion de découvrir les campagnes en mer ! Enfin, je te remercie de m'avoir permis de réaliser plusieurs conférences, nationales ou internationales. Pour toutes ces riches expériences et ton encadrement, je t'exprime toute ma gratitude.

Je tenais aussi à remercier chaleureusement Paul Marchal. Paul je te remercie d'avoir été mon directeur de thèse, et ce, malgré tes différentes tâches ! Merci pour ta disponibilité, tes conseils et tes remarques toujours pertinentes. Merci pour tes connaissances partagées, ton regard « extérieur » au trophique qui me permettait d'élargir mon champs de vision. Merci également de m'avoir offert l'opportunité de partir trois mois au Canada, c'était une expérience très enrichissante qui m'a beaucoup apporté !

Je remercie également Carolina Giraldo. Carolina, je te remercie tout d'abord de m'avoir mis en contact avec Mike et Heidi. C'est aussi grâce à toi que j'ai eu cette expérience au Canada, et pour ça, je te remercie très chaleureusement. Enfin, je te remercie d'avoir accepté de faire partie de mon comité de thèse, et pour les échanges scientifiques que j'ai pu avoir avec toi, toujours avec le sourire et la bonne humeur, ce qui était très agréable !

I would also like to express my heartfelt gratitude to all members of my thesis committee, Anik Brind'Amour, Clive Trueman, Michael Power and Heidi Swanson. I thank you for agreeing to be part of my thesis committee, and also for all the exchanges and remarks that were of great help to me.

I feel greatly indebted to the scientific direction of Ifremer, thanks to whom I received an international mobility grant. Thanks to you, Mike and Heidi, for welcoming me for three months in your laboratory at the University of Waterloo. Despite the snow and the cold, it was a rich experience, whether regarding the practice of the English language, your scientific experience or for your generous exchange of knowledge. Thank you very much for your time, your welcoming and your kindness! Thanks also to the other students of the laboratory, Isabel, Jacob, Bronte for their integration in the lab and for this day of river sampling! I wish you all the best for the future!

Je remercie également toutes les personnes avec qui j'ai eu la chance de collaborer au cours de cette thèse. Merci à Sébastien Lefebvre, Morgane Travers-Trolet ou encore Bruno Ernande. Je vous remercie pour tout le temps que vous m'avez accordé. C'était un réel plaisir de travailler avec vous. Merci pour tout ce que vous m'avez apporté !

Je remercie chaleureusement Rachid Amara, Tiphaine Chouvelon, Dorothée Kopp et Gilles Lepoint d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse et d'avoir pris le temps d'évaluer mon travail.

Je tenais également à remercier tous les techniciens qui sont intervenus dans ce projet car sans vous, je n'aurais pas eu ne serait-ce qu'un tiers des données de ma thèse. Dans ce sens, j'aimerais tout d'abord exprimer ma profonde reconnaissance à Manuel Rouquette. Merci pour ta rigueur, tes connaissances transmises et ta bonne humeur quotidienne ! Je garderais de très bons souvenirs des moments partagés au labo, ou sur le bateau. J'aimerais également exprimer ma profonde reconnaissance à Margaux Denamiel. Merci pour ton investissement dans ce projet. Comme Pierre, tu étais là lorsqu'il fallait se lever tôt pour aller chercher du poisson à la criée. Merci pour ta rigueur, et ton sens de l'organisation. Bon courage pour ton nouveau poste ! Merci également à Clémence Couvreur, pour ton professionnalisme et ta gentillesse. Je vous remercie toutes les deux pour votre bonne humeur ainsi que les nombreuses tâches effectuées pour ma thèse, que ce soit les dissections, les analyses de contenus stomacaux, les lyophilisations, broyages, délipidations, stockages d'échantillons à Norfrigo, les préparations et envois de colis, et tout ça très bien géré malgré les différents projets alors un grand merci à vous! Merci également à tous les autres techniciens qui sont intervenus dans ce projet. Je remercie donc Khalef Rhabi, Marie Anaïs Leprêtre, Lucie Millet mais aussi Fabien Lebon-Boucher. Pour toi Fabien, c'est bon tu as trouvé ta voix, je te souhaite donc beaucoup d'épanouissement personnel et professionnel. Merci à tous pour votre bonne humeur, et les nombreux fous rires dans le labo ! J'en garderai de très bons souvenirs.

Rémi Cordier, je te souhaite plein d'épanouissement professionnel à bord de ton nouveau poste au sein de la Plateforme « réseaux trophiques ». Merci pour tout l'ami Boulonnaï, je garderais que de très bons souvenirs avec toi « espèce de porc » ! J'espère que Lens ne va pas perdurer longtemps en L2, mais bon, sans rancune, je dois bien avouer que j'ai passé un super moment à Bollaert ! Merci de m'avoir fait découvrir cette super ambiance ! Merci pour tout l'ami !

Je remercie également la Plateforme Isotopes Stables du LEMAR qui ont passé l'intégralité de mes échantillons. Merci à vous, Rudolph Corvaisier, Zohra Mokeddem, et toutes les autres personnes ayant analysé mes échantillons. Merci de m'avoir fourni l'ensemble des résultats des analyses dans les meilleurs délais. Rudolph, je te remercie également pour le temps que tu as passé à me montrer les spectros et à m'expliquer leur fonctionnement.

Je remercie également l'ensemble du personnel que ce soit scientifique ou non, des campagnes IBTS 2016, 2017,2018 et CGFS 2017 pour la super ambiance à bord. Je remercie en particulier les collègues de la salle de tri, et de ce que vous m'avez appris. Mais également je vous remercie d'avoir participé à la collecte de mes échantillons de thèse !

Je remercie également mes collègues et anciens collègues de bureau. En ayant passé la majorité de mes journées au bureau, j'y ai rencontré des collègues formidables, et même bien

plus que des collègues, de véritables amis. Tout d'abord, les vieux de la vielle, Jeremy Denis, Pierre Bourdaud, et Khaled Horri, Merci pour votre accueil lorsque je n'étais encore qu'en alternance ! Puis à Matthew McLean, l'Américain, qui s'est très vite acclimaté ! Je te souhaite plein de bonnes choses dans ta nouvelle vie au Canada et dans ta nouvelle vie de papa ! Julien Di Pane, mon plus fidèle acolyte, celui avec qui j'ai passé le plus de temps au bureau, mais aussi en dehors ! Ton accent « chantant » raisonne encore dans ma tête ! « Fat'che de con'g ». Même si tu m'as bien *escagassé*, tu m'as quand même bien manqué pendant ma dernière année ! On se revoit très vite, on n'est pas des bêtes ! Bon courage pour ton post-doc sur ton île perdue l'ami ! Enfin place à la dernière cuvée ! Léa Joly et Alaia Morell. Merci aussi à vous deux pour votre bonne humeur et tous ces bons moments ! Alaia, merci pour ton aide en stats et sur R ! Je te souhaite tout le meilleur pour ta dernière année à Montpellier ! Léa, bon courage avec tes larves ! Malgré les conditions sanitaires, j'espère que tu auras toutes les données suffisantes pour mener ta thèse comme tu le souhaite ! En tous cas bon courage à vous les filles !

Merci aussi à tous les autres de ma cuvée, Baptiste Voltz, Julia Mougin et Kelly Grassi, merci pour tous ces bons moments passés ensemble, les week-ends de travail et le soutien jusqu'à la fin! Mention spéciale à Kelly, merci de m'avoir supporté en tant que « semi-colloc ». Merci à vous d'avoir été là lorsqu'il le fallait. Je vous souhaite tout le meilleur pour la suite ! Je n'oublie bien sûr pas les doctorants du bassin, bien trop souvent oubliés, Bachar Mallat, Martin Träsch, Maria Ikennicheu et Martin Moreau ainsi que les copains du LOG, Marine Ballutaud et Jules Pecquet. Bon courage à vous pour votre dernière année !

Geoffrey Bled-Defruit et Sophie, merci pour tout! Merci également pour les séances de démolition dans votre maison ! C'était un sacré défouloir ! Même si vous nous en avez souvent fait bavé, en particulier avec les nombreuses (c'est peu dire) plaques de placo, vous savez recevoir ! Merci à vous.

Enfin de manière plus générale, j'aimerai remercier l'ensemble des collègues de Boulogne-sur-Mer, pour l'ambiance qui y règne, et votre accueil. Mention spéciale pour le couloir du bas ! Les nounours du jeudi vont me manquer ! L'ambiance qui règne à l'Ifremer de Boulogne-sur-Mer est vraiment exceptionnelle et j'espère qu'elle perdurera !

A présent, je voudrais remercie l'ensemble de mes amis. Premièrement, merci à mes amis de longue date, Hugo, Mehdi, Sylvère, Grég, mais aussi Louis et Simon. Merci pour tous vos conseils, merci d'avoir toujours été là, merci de m'avoir toujours soutenu, je vous en suis profondément reconnaissant. C'est en partie grâce à vous que j'en suis là aujourd'hui ! Merci les frères !

Je remercie également l'ensemble de mes amis de Boulogne-sur-Mer, ceux qui sont encore là, et ceux qui sont parti depuis plus ou moins longtemps. La liste serait trop longue pour tous vous citer, mais vous vous reconnaitrez ! Je vous remercie chacun d'entre vous, pour tous les bons moments passés à Boulogne, grâce à vous, ces 3 ans sont passés vraiment très vite, vous allez vraiment me manquer !

Enfin, mes derniers remerciements, les plus chaleureux, s'adressent à ma famille. Je remercie mes frères et sœurs, Sébastien, mes grands-parents, ma marraine et mon parrain et surtout, merci maman ! Merci de m'avoir permis de réaliser ces études, mais également pour votre soutiens durant toutes ces années. Même si vous n'avez pas toujours compris ce que je faisais, je vous remercie d'avoir été là.

A Papi Guy et bonne maman,

# **TABLE DES MATIERES**

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION GENERALE	1
1. DURABILITE DES RESSOURCES HALIEUTIQUES ET GESTION ECOSYSTEMIQUE	2
L'approche écosystémique des pêches	5
2. Les reseaux trophiques	6
La niche écologique : un concept majeur et dynamique	8
3. VARIATIONS INTRASPECIFIQUES DE L'ALIMENTATION	9
L'ontogénie	9
Variation inter-intra individuelle de la niche trophique	13
4. VARIATION SPATIO-TEMPORELLE DE LA STRUCTURE ET DU FONCTIONNEMENT DES	
COMMUNAUTES	16
5. PROBLEMATIQUES ET OBJECTIFS	17
CHAPITRE 2 : MATERIEL ET METHODES	19
1. OUTILS D'ETUDE DES RELATIONS TROPHIQUES	20
1.a. Les isotopes stables du carbone et de l'azote, une vision intégrée des relations	
trophiques	20
Mesure et notation	21
Le fractionnement isotopique	22
Les modèles de mélanges isotopiques	25
Le turnover et le routing isotopique	27
L'importance de la ligne de base	29
Niche isotopique et métriques de communauté	33
Spécialisation individuelle trophique	39
1.b. L'analyse des contenus stomacaux, une vision à court terme des relations trophic	ques
	41
2. SITE D'ETUDE	45
2.a. Caractéristiques biotiques et abiotiques	45
2.b. Activités anthropiques	48
2.c. Un zoom sur quelques espèces cibles	49 50
3. ECHANTILLONNAGE	52
3.a. Campagnes a la mer	52
3.b. Collecte des donnees sur les régimes alimentaires	33
4. ANALYSES AU LABORATOIRE	66
CHAPITRE 3 : VARIATION TEMPORELLE DU COUPLAGE BENTHO-	
PELAGIQUE : ETUDE DES ASSEMBLAGES DE POISSONS	69
ABSTRACT	71
INTRODUCTION	72
MATERIALS AND METHODS	75
Study area and sampling	75

Stable isotope analysis	
Trophic level and benthic contribution calculations	
Trophic interactions and energy fluxes	
Description of functional indices	
Isotopic richness	
Isotopic dispersion	
Isotopic evenness	
Results	
Description of fish assemblages	97
Contribution of sources	
Species scale	
Assemblage scale and fluxes	
Functional indices	
DISCUSSION	
Fish assemblages differed among studied periods	
Trophic plasticity and trophic resource partitioning strengthen benthic-pelag	ic couplings
Temporal variation of benthic pelagic couplings and energy fluxes	108
Conclusion	110
Data Αναίι αριί ίτν	112
CHAPITRE 4 : VARIATION SAISONNIERE ET ONTOGENIQUE DE	
L'ALIMENTATION DU MERLAN	
Abstract	115
Abstract Introduction	
Abstract Introduction Materials and methods	115 116 119
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS Studied area and sampling	
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS Studied area and sampling STOMACH CONTENT ANALYSIS	
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS Studied area and sampling STOMACH CONTENT ANALYSIS STABLE ISOTOPES ANALYSES	
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS Studied area and sampling STOMACH CONTENT ANALYSIS STABLE ISOTOPES ANALYSES NUMERICAL ANALYSIS	
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS Studied area and sampling Stomach content analysis STABLE ISOTOPES ANALYSES NUMERICAL ANALYSIS RESULTS	
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS Studied area and sampling STOMACH CONTENT ANALYSIS STABLE ISOTOPES ANALYSES NUMERICAL ANALYSIS RESULTS Stomach content analyzes	
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS Studied area and sampling STOMACH CONTENT ANALYSIS STABLE ISOTOPES ANALYSES NUMERICAL ANALYSIS RESULTS Stomach content analyzes Stable isotopes	
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS Studied area and sampling STOMACH CONTENT ANALYSIS STABLE ISOTOPES ANALYSES NUMERICAL ANALYSIS RESULTS Stomach content analyzes Stable isotopes DISCUSSION	115 116 119 119 124 125 127 128 129 136 138
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS Studied area and sampling STOMACH CONTENT ANALYSIS STABLE ISOTOPES ANALYSES NUMERICAL ANALYSIS RESULTS Stomach content analyzes Stable isotopes DISCUSSION General ontogenetic patterns in whiting diet	
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS Studied area and sampling STOMACH CONTENT ANALYSIS STABLE ISOTOPES ANALYSES NUMERICAL ANALYSIS RESULTS Stomach content analyzes Stable isotopes DISCUSSION General ontogenetic patterns in whiting diet Seasonal ontogenetic patterns in whiting diet	115 116 119 119 124 125 127 128 128 138 138 138
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS Studied area and sampling STOMACH CONTENT ANALYSIS STABLE ISOTOPES ANALYSES NUMERICAL ANALYSIS RESULTS Stomach content analyzes Stable isotopes DISCUSSION General ontogenetic patterns in whiting diet Seasonal ontogenetic patterns in whiting diet Autumn	115 116 119 119 124 125 127 128 128 128 138 138 138 138
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS Studied area and sampling STOMACH CONTENT ANALYSIS STABLE ISOTOPES ANALYSES NUMERICAL ANALYSIS RESULTS Stomach content analyzes Stable isotopes DISCUSSION General ontogenetic patterns in whiting diet Seasonal ontogenetic patterns in whiting diet Autumn Winter	115 116 119 119 124 125 127 128 128 138 138 138 138 138 138 140
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS Studied area and sampling STOMACH CONTENT ANALYSIS STABLE ISOTOPES ANALYSES NUMERICAL ANALYSIS RESULTS Stomach content analyzes Stable isotopes DISCUSSION General ontogenetic patterns in whiting diet Seasonal ontogenetic patterns in whiting diet Winter DATA AVAILABILITY	115 116 119 119 124 125 125 127 128 129 128 129 136 138 138 138 138 138 138 138 138 138
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS Studied area and sampling STOMACH CONTENT ANALYSIS STABLE ISOTOPES ANALYSES NUMERICAL ANALYSIS RESULTS Stomach content analyzes Stable isotopes DISCUSSION General ontogenetic patterns in whiting diet Seasonal ontogenetic patterns in whiting diet Mutumn Winter DATA AVAILABILITY	
ABSTRACT INTRODUCTION	115      116      119      119      124      125      127      128      129      136      138      140      140      141      148
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS Studied area and sampling STOMACH CONTENT ANALYSIS STABLE ISOTOPES ANALYSES NUMERICAL ANALYSIS RESULTS Stomach content analyzes Stable isotopes DISCUSSION General ontogenetic patterns in whiting diet Seasonal ontogenetic patterns in whiting diet Autumn Winter DATA AVAILABILITY <b>CHAPITRE 5: LA SPÉCIALISATION INDIVIDUELLE ISOTOPIQUE</b> ABSTRACT	
ABSTRACT INTRODUCTION MATERIALS AND METHODS. Studied area and sampling	115      116      119      119      124      125      127      128      129      136      138      138      138      138      138      138      140      146      147      148      149      151

Study area and sampling	151
Stable isotope analysis	156
Data analysis	160
Results	162
Benthic species	173
Pelagic species	177
DISCUSSION	179
Spatial variations of $\delta^{15}$ N values	179
Niche overlap	180
Individual specialization	182
CONCLUSION	184
SUPPLEMENTARY MATERIAL	185
CHAPITRE 6 : DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES	187
1. CE QUE L'ON A APPRIS	189
1.a. La Manche, un écosystème particulier pour les interactions trophiques	191
Un important couplage entre les voies benthiques et pélagiques persistant	191
La spécialisation individuelle, un comportement trophique commun des écosystèr	nes
de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord	193
1.b. Des signatures isotopiques azotées plus élevées en hiver	196
Hypothèse de la faible abondance des ressources	196
Hypothèse du biais lié aux variations spatiales de la ligne de base	196
2. LIMITES ET PERSPECTIVES	197
2.a. Outils d'étude des relations trophique, "there is no harm in having too much"	197
Contenus stomacaux : le barcoding de l'ADN	199
Isotopes stables	199
Vers une meilleure caractérisation du TDF et du turnover	199
Vers une meilleure caractérisation des variations spatio-temporelles de la la	igne
de base	201
2.5. Vers une memeure comprenension du fonctionnement trophique des niveaux	202
A prost des seides gres pour mieux serestériser la production hanthique	202
Apport des acides gras pour inieux caracteriser la production bentinque	202
vers une memeure comprenension des variations tropinques au sem des	202
2 a Internations traphiques lors du printemps et de l'été	205
2 d. Considération des variations intraspécifiques des traits fonctionnals	205
2 a. Vers une intégration de ces données dans les modèles écosystémiques	207
2.c. vers une integration de ces données dans les modèles écosystemiques	200 210
	210
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	211
ANNEXE : COMMUNICATIONS SCIENTIFIQUES	253

# Liste des figures

Figure 1 : Production halieutique et aquacole mondiale. Sont exclus les mammifères, les
crocodiles, les alligators et les caïmans ainsi que les algues marines et les autres
plantes aquatiques. Figure issue du rapport de la FAO, (2020) 2
Figure 2 : Evolution de l'état des stocks ichtyologiques marins mondiaux de 1974 à
2017. Figure issue du rapport de la FAO, (2020)
Figure 3 : Liste des 17 objectifs de développement durable établis par les Etats membres
des Nations Unies6
Figure 4 : Représentation conceptuelle des métriques de niche selon Roughgarden (1972)
et repris de Costa-Pereira et al., (2017). La ligne épaisse représente la niche de la
population, les lignes plus fines représentent celle des individus. La niche totale
(TNW) représente la variance d'utilisation des ressources de tous les individus, la
composante intra-individuelle (WIC) est la moyenne des largeurs de niche
individuelle et la composante interindividuelle (BIC) est la variance moyenne
d'utilisation des ressources entre individus13
Figure 5 : Représentation schématique d'utilisation des ressources par les individus dans
3 grands types de populations, une population de spécialistes et deux populations de
généralistes (de type A et de type B). Figure inspirée de Bearhop et al., (2004) 14
Figure 6 : Schéma simplifié de l'enrichissement isotopique de l'azote et du carbone dans
le réseau trophique
Figure 7 : Isoscape du bivalve Aequipecten opercularis en Manche orientale obtenu à
partir d'une interpolation géostatistique des valeurs de $\delta^{15}N$ (figure A) et de $\delta^{13}C$
(figure B) issues de Kopp et al., (2015). Les signes plus correspondent aux sites
d'échantillonnages de l'étude de Kopp et al., (2015) alors que les croix
correspondent aux données publiées de Jennings et Warr, (2003) et de Barnes et al.,
(2009). Figure issue de Kopp et al., (2015)
Figure 8 : Relation entre le $\delta$ -space et le p-space. 3 groupes d'espèces sont représentées
dépendant sur des réseaux trophiques terrestres, d'eaux douces et/ou intertidales. La
transformation du $\delta$ -space en p-space se fait à l'aide de modèles de mélanges
(Newsome et al. 2007)
Figure 9 : Représentation théorique du WIC, BIC et TNW dans un espace
multidimensionnel illustrant comment ces indices peuvent différer selon l'axe
considéré (Ingram et al., 2018) 41
Figure 10 : Arbre de décision pour les analyses de contenus stomacaux. Les items
(proies) sont classés en 3 catégories selon leur état de dégradation (cercles rouges sur
la droite de l'arbre) qui conditionne la nature des travaux à réaliser (mesure, pesée,
dénombrement, photographie)43
Figure 11 : Localisation de la zone d'étude 46
Figure 12 : Type de sédiment en Manche orientale et baie sud de la mer du Nord.
Modifiée à partir du document suivant (ICES, 2018). Les substrats sont issus du

- Figure 13 : Comparaison des niveaux trophiques calculés à partir de signatures isotopiques disponibles dans la littérature (en couleur) ou estimées par modélisation (spectre trophique, en gris) pour les 5 espèces considérées dans ce travail pour les années 2017-2018 (Whiting : merlan ; Sole : sole ; Plaice : plie ; Horse mackerel : chinchard ; Mackerel : maguereau). Le spectre trophique représente une modélisation de la distribution de la biomasse de chaque espèce en Manche, réalisée avec le modèle OSMOSE appliqué à la Manche Est (Travers-Trolet et al., 2019). Les points représentent la médiane du niveau trophique calculé à partir de valeurs d'isotopes stables, les barres pointillées la gamme de valeurs minimale et maximales, les traits pleins le 1er le 3ème quartile (de gauche à droite, en vert Cresson et al., (2017), en orange: Jennings and van der Molen (2015), en noir: Mialet et al., (2017), en rouge : Cresson et al., (2018), en bleu Kopp et al., (2015). Modifié d'après Travers-Trolet et Figure 14 : Distribution en taille pour chaque espèce à chaque saison (rouge : automne ; bleu : hiver ; vert : printemps ; orange : été). Pour les pélagiques au printemps et en été, tous les individus ne sont pas présentés puisque de nombreux individus avaient

Figure 20 : Location of stations sampled during the two surveys: CGFS 2017 (red squares, autumn 2017) and IBTS 2018 (blue cross, winter 2018). Left: sampling locations of fish smaller than 25cm. Right: sampling locations of fish larger than 25cm.

Figure 24 : Ontogenetic dietary changes for autumn and winter. Figures A and B represented percentages of occurrence (%O) in autumn (A) and winter (B) respectively. Figures C and D represented percentages of abundance (%N) in autumn (C) and winter (D) respectively. The number of non-empty stomach content is expressed under each size class.

Figure 29 : Variation of WIC/TNW based on $\delta^{15}N$ (top) and $\delta^{13}C$ values (bottom) for the
four studied species (PLEUPLA = P. platessa. SCOMSCO = S. scombrus.
SOLESOL = S. solea. TRACTRA = T. trachurus) in winter (right), autumn (center)
and autumn + hiver (left) for adults (blue), juveniles (orange) and juveniles + adults
(grey) respectively 178
Figure 30 : Synthèse des principaux résultats obtenus à partir des trois chapitres de
recherche (chapitres 3, 4 et 5) de cette thèse 190
Figure 31 : Signatures isotopiques des invertébrés benthiques. Chaque couleur et forme
correspond à un groupe taxonomique. Carré vert: crustacés ; cercle orange:
échinodermes ; losange violet: mollusques

# Liste des tableaux

Tableau 1 : Principales causes de changement d'alimentation ontogénique avec le
principe sous-jacent et un exemple l'illustrant. Modifié d'après Sánchez-Hernández
et al. (2019)
<b>Tableau 2</b> : Composition en isotopes stables des standards internationaux de référence.      (Fry, 2006).    22
<b>Tableau 3</b> : Composition isotopique typiques en carbone et en azote des producteurs
primaires de différents milieux. Ces valeurs sont issues de la revue réalisée par
Ostrom et Fry, (1993)
<b>Tableau 4</b> : Description des indices fonctionnels isotopiques. Dans ce tableau sont repris
un exemple d'indice par composante de la diversité fonctionnelle (richesse,
divergence, uniformité)
<b>Tableau 5</b> : Nombre d'analyses isotopiques réalisées pour chaque tissu et pour chacune
des périodes étudiées pour les poissons. M : Muscle, F : Foie, C : Cœur, T :Total57
<b>Tableau 6</b> : Nombre d'analyses isotopiques réalisées pour chacune des périodes étudiées
pour les invertébrés benthiques et pélagiques63
<b>Table 7</b> : Details of sampling. For each survey: number (n) and depth (mean ± sd, min –
max) of sampling stations used for laboratory analysis. Benthic and pelagic baseline
corresponds to isotopic values of benthic (A. opercularis) and pelagic (copepods)
sources used in the mixing model for the five studied periods. Values for baselines
were collected concomitantly with fish, with the exception of A. opercularis in
autumn 2014 (S. Dubois, Ifremer/DYNECO, unpubl. data). Biomass
representativeness corresponds to the sum of the biomass of the species sampled for
stable isotopes analyses and divided by the total biomass of the fish community 78
Table 8 : Synthesis of the dataset used for isotopic analysis. n: number of fish for each
species collected at each period before bootstrapping. After bootstrapping, all
species were set at five consumers by species
<b>Table 9</b> : Summary of metrics and indices used to compared fish assemblages and
Structure among the 5 studied periods
<b>Table 10</b> : Diversity and isotopic functional (biomass weighted and unweighted) indices.
For diversity indices, S1 corresponds to the species richness, H, the Shannon's
index, Hmax to the theoretical maximum of diversity and J to the Pielou's
equitability index (see Material and methods section for details). For functional
Indices, SS corresponds to the subsampling conected for stable isotope analysis,
unweighted IEEve and weighted IEEvehiem respectively) and IEDis to the
invergined, IFEVe, and weighted, IFEVedioin respectively), and IFDis to the
reconcertively)
<b>Table 11</b> : The three species with higher relative biomass in the accession their biomass
(kg km 2) benthic contribution ( $\%$ R) and associated transic level 00
(kg.km-2), benuite contribution ( $%$ D) and associated itopine level

<b>Table 12</b> : Results from the mixing model showing the mean contribution of the benthic
organic matter source (A. opercularis; %B) to the community, whether weighing by
species biomass or not. Values are reported as quantiles $(25\% - 50\% \text{ and } 75)$ . The
second and third column are expressed at specific scale and represented species with
the lowest and highest benthic contribution. For these species, their mean and
standard deviation (±sd) but also their minimum and maximum of benthic
contribution are reported (See Table 8 for more details)
<b>Table 13</b> : Geographic coordinates of the whiting sampling stations for both seasons
(CGFS in autumn and IBTS in winter). HaulNum corresponds to the number of the
sampling station. $\delta^{15}$ N baseline corresponds to interpolated $\delta^{15}$ N isotopic ratios of A.
opercularis at all stations where whiting were collected
<b>Table 14</b> : Number of stomach content (n SCA) and stable isotopes (n SIA) analyzed by
size classes, mean and range in stable isotopes ratios (mean $\delta^{15}N \pm SD$ , mean $\delta^{13}C \pm$
SD) observed and gape size for both seasons (autumn and winter)
Table 15 : Results of generalized linear model (type 3). df: Degrees of Freedom.
Significant effects (at p-value<0.05) of the tested explanatory variables are
highlighted in bold characters
Table 16 : Details of sampling. For each survey: number (n) and depth (mean ± sd. min –
max) of sampling stations. Benthic and pelagic baseline corresponds to isotopic
values of benthic (A. opercularis) and pelagic (C. helgolandicus) source used for the
calculation of trophic level. 1* is the sampling by professional fishermen
<b>Table 17</b> : Geographic coordinates of the fish sampling stations for both seasons (CGFS)
in autumn and IBTS in winter). HaulNum corresponds to the number of the sampling
station. $\delta^{15}$ N baseline corresponds to interpolated $\delta^{15}$ N isotopic ratios of A.
opercularis at all stations where whiting were collected. Since we do not have the
GPS coordinates of the fish collected by the professional fishermen, the average of
all interpolated $\delta^{15}$ N isotopic ratios was attributed to these fish
Table 18 : Number of sampled individuals (n), size range (mm), carbon and nitrogen
stable isotopes values (mean $\pm$ sd in ‰) for both tissues and each tissue separately,
and trophic level (mean $\pm$ sd) for each species. Results were presented for both
seasons combined and for each season separately
Table 19 : Results of generalized linear model (type 3). df: Degrees of Freedom.
Significant effects (at p-value<0.05) of the tested explanatory variables are
highlighted in bold characters
Table 20 : Mean percentages of overlap (%) for a specified niche region of 95%
(probability of species displayed in rows overlapping onto those displayed in
columns) and quantiles $(0 - 25 - 50 - 75 - 100\%)$ as proxy of interspecific
competition for both seasons and both tissues combined
Table 21 : Population isotopic niche breadth and intra-individual and interindividual
variations in $\delta^{13}$ C and $\delta^{15}$ N values based on heart and muscle isotopic signature. The
total niche width (TNW) is decomposed into its within (WIC) and between-
individual (BIC) components. Roughgarden's WIC/TNW index (1972) provides a
measurement of the degree of individual specialization. Low and high value
characterize specialist and generalist individuals respectively

- **Table 22** : Mean percentages of overlap (%) for a specified niche region of 95%<br/>(probability of species displayed in rows overlapping onto those displayed in<br/>columns) and quantiles (0 25 50 75 100%) as proxy of interspecific<br/>competition in autumn both tissues combined.185
- **Table 23** : Mean percentages of overlap (%) for a specified niche region of 95%<br/>(probability of species displayed in rows overlapping onto those displayed in<br/>columns) and quantiles (0 25 50 75 100%) as proxy of interspecific<br/>competition in winter both tissues combined.185
- **Tableau 24** : Tableau non exhaustif présentant une synthèse d'études récentes ayantétudié le degré de spécialisation trophique des individus pour différentes espèces.194
- Tableau 25 : Turnover estimé pour le cœur et le muscle, pour chaque stade de vie, selon les équations de Vander Zanden et al., (2015). La distinction entre juvéniles et adultes s'est faite sur la base de la taille à maturité (Travers-Trolet et al., 2019)...199

# Liste des Abréviations

Anglais	Français
%N (percentage of abundance)	% <b>N</b> (nourcentage d'abondance)
% <b>O</b> (percentage of occurrence)	% <b>O</b> (nourcentage d'occurrence)
<b>BIC</b> (Between Individual Component)	<b>BIC</b> (composante inter-individuelle)
bre (between marviadar component)	<b>CAMANOC</b> (CAMpagne ecosystémique en
	MANche OCcidentale)
<b>CGFS</b> (Channel Ground Fish Survey)	What we de
<b>df</b> (Degrees of Freedom)	<b>df</b> (degrés de liberté)
<b>EEC</b> (Eastern English Channel)	ur (degres de noene)
EU (European Union)	UE (Union Européenne)
<b>FAO</b> (Food and Agriculture Organization of	<b>FAO</b> (Organisation des Nations Unies pour
the United Nations)	l'alimentation et l'agriculture)
<b>GLM</b> (Generalized Linear Model)	<b>GLM</b> (Modèles Linéaires Généralisés)
	<b>GOV</b> (Grande Ouverture Verticale)
H' (Shannon-Weaver Index)	<b>H'</b> (Indice de Shannon-Weaver)
<b>IBTS</b> (International Bottom Trawl Survey)	(
<b>ICES</b> (International Council for the	<b>CIEM</b> (Conseil International pour
Exploitation of the Sea)	l'Exploration de la Mer
<b>IFDis</b> (Isotopic Functional Dispersion)	<b>IFDis</b> (Dispersion Fonctionnelle Isotopique)
<b>IFEve</b> (Isotopic Functional Evenness)	<b>IFEve</b> (uniformité fonctionnelle isotopique)
<b>IFI</b> (Isotopic Functional Indices)	<b>IFI</b> (Indices Fonctionnels Isotopiques)
<b>IFRic</b> (Isotopic Functional Richness)	<b>IFRic</b> (Richesse Fonctionnelle Isotopique)
J' (Pielou Equitability Index)	J' (Indice d'équitabilité de Piélou)
<b>MERNMER</b> (Merlangius merlangus)	<b>MERNMER</b> (Merlangius merlangus)
MSFD (Marine Strategy Framework	<b>DCSMM</b> (Directive Cadre Stratégie pour le
Directive)	Milieu Marin)
MSY (Maximum Sustainable Yield)	<b>RMD</b> (Rendement Maximal Durable)
<b>NVH</b> (Niche Variation Hypothesis)	<b>NVH</b> (Hypothèse de Variation de Niche)
<b>OFT</b> (Optimal Foraging Theory)	OFT (stratégie optimale de recherche de la
OF I (Optimal Polaging Theory)	nourriture)
<b>Oi</b> (frequency of occurrence)	<b>Oi</b> (fréquence d'occurrence)
<b>OSMOSE</b> (Object-oriented Simulator of	
Marine Ecosystem Exploitation)	
<b>PLEUPLA</b> ( <i>Pleuronectes platessa</i> )	<b>PLEUPLA</b> ( <i>Pleuronectes platessa</i> )
<b>PPP</b> (Pelagic Primary Production)	<b>PPP</b> (Production Primaire Planctonique)
<b>R/V</b> (Research vessel)	<b>N/O</b> (Navire Océanographique)
SCA (Stomach Content Analysis)	SCA (Analyse des Contenus Stomacaux)
SCOMSCO (Scomber scombrus)	SCOMSCO (Scomber scombrus)
SD (Standard Deviation)	SD (écart-type)
SIA (Stable Isotope Analysis)	SIA (Analyse des Isotopes Stables)
SNS (Southern North Sea)	
SULESUL (Solea solea)	<b>SULESUL</b> (Solea solea)
<b>TI</b> (Trophic Discrimination Factor) <b>TI</b> (Trophic Level)	<b>IDF</b> (Facteur de Discrimination Trophique)
TNW (Total Nicka Width)	INI (INIVeau Irophique) TNW (largour totale de la riche)

TRACTRA (*Trachurus trachurus*)UW (biomass-Unweighted)W (biomass-Weighted)WIC (Within Individual Component)

TRACTRA (*Trachurus trachurus*) UW (non-pondération par la biomasse) W (pondération par la biomasse) WIC (composante intra-individuelle) Chapitre 1 : Introduction générale

# Chapitre 1 : Introduction générale

## 1. Durabilité des ressources halieutiques et gestion écosystémique

Le changement global exerce une pression environnementale, qui menace la biodiversité marine, la durabilité des ressources halieutiques, et compromet l'intégrité des services fournis par les écosystèmes marins : transport, tourisme, activités récréatives, emploi, mais aussi approvisionnement de nourriture (Barbier, 2017; Costanza et al., 1997). Les poissons fournissent ainsi environ 17% des protéines consommées par la population mondiale, une grande partie provenant d'espèces marines issues de la pêche ou de l'aquaculture. Toutefois, la population mondiale ne cessant d'augmenter, la demande en ressources naturelles est de plus en plus importante. En 2018, la production mondiale de poisson a atteint environ 179 millions de tonnes (Figure 1). La consommation de poisson destinée à l'alimentation humaine est passée de 9 kilos par an et par habitant en 1961 à plus de 20 kilos en 2018 (FAO, 2020). L'aquaculture représente désormais une part non négligeable de la sécurité alimentaire mondiale. En 2018, elle représentait 46% de la production totale.



**Figure 1** : Production halieutique et aquacole mondiale. Sont exclus les mammifères, les crocodiles, les alligators et les caïmans ainsi que les algues marines et les autres plantes aquatiques. Figure issue du rapport de la FAO, (2020).

Actuellement, environ 33% des stocks<sup>1</sup> sont **surexploités** alors que ceux-ci n'étaient que de 10% au début des années 1970 (Figure 2). Selon la FAO, les stocks surexploités sont considérés comme biologiquement non durable, c'est-à-dire que leur abondance est inférieure au niveau nécessaire pour assurer le rendement maximal durable (RMD)<sup>2</sup>. Bien que la proportion de stocks surexploités dans les eaux européennes du Nord-Est Atlantique ait sensiblement diminué depuis 2003, elle demeure à un niveau élevé comparé à la moyenne mondiale (FAO, 2020), loin de l'objectif fixé par la Politique Commune des Pêches de l'UE d'atteindre le RMD pour tous les stocks, en 2015 si possible, en 2020 au plus tard (EC, 2013).



**Figure 2** : Evolution de l'état des stocks ichtyologiques marins mondiaux de 1974 à 2017. Figure issue du rapport de la FAO, (2020).

De manière plus globale, la biodiversité marine a été substantiellement dégradée lors du siècle dernier, comme en témoigne la diminution du niveau trophique des captures en

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Stock : partie exploitable de la population d'une espèce dans une zone donnée. Le stock ne comprend ni les œufs, ni les larves, ni les juvéniles n'ayant pas atteint une taille suffisante pour être capturés. Il peut y avoir plusieurs stocks pour une même espèce (Ifremer).

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Rendement maximal durable : Plus grande quantité de biomasse que l'on peut extraire en moyenne et à long terme d'un stock dans les conditions existantes sans affecter le processus de reproduction (FAO).

Atlantique Nord sur la période 1950-2000 (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). La diminution du niveau trophique moyen des captures et de leur taille moyenne, phénomène connu sous le nom de fishing down marine food webs (Pauly, 1998), résulte en partie d'une pêche excessive et insuffisamment sélective (Myers and Worm, 2005; Pauly, 1998). Selon ces auteurs, les pêcheries, une fois épuisées les ressources en espèces de grande taille et de haut niveau trophique, exploitent des espèces de taille et de niveau trophique de plus en plus réduits. La diminution du niveau trophique moyen des captures a notamment été observée dans un grand nombre de régions maritimes (Bourdaud et al., 2016; Gascuel et al., 2016; Pauly, 1998; Shannon et al., 2014). En outre, les activités de pêche ont également contribué à fragiliser les habitats, et à générer une mortalité excessive d'espèces non désirées. L'ensemble de ces pressions anthropiques, cumulées aux effets du changement climatique, ont engendré des changements structurels et fonctionnels des écosystèmes (Cardinale et al., 2012; Pikitch, 2004), ainsi que des pertes économiques et d'emplois (Hutchings and Myers, 1994; Myers et al., 1996). Comprendre comment les pressions d'origine anthropique ou climatique altèrent la biodiversité marine et le fonctionnement des écosystèmes marins hébergeant les ressources halieutiques, est ainsi devenu une préoccupation majeure des gestionnaires, des partiesprenantes et des scientifiques. Au niveau de la gestion européenne, cela s'est notamment traduit par un renforcement des politiques publiques et des directives visant à protéger la biodiversité marine et les ressources exploitées dans les eaux de l'UE (e.g., Politique Commune des Pêches, Directive-Cadre pour le Milieu Marin), avec des objectifs explicites fixés pour 2020 (e.g., atteinte du RMD pour tous les stocks, interdiction des rejets, atteinte du Bon Etat Ecologique).

En réponse à la demande des gestionnaires, la nature des recherches et des avis apportés par les scientifiques a progressivement évolué d'une approche mono-spécifique vers une approche embrassant l'écosystème dans son ensemble. Dans les sciences halieutiques, cela s'est traduit par la mise en place de l'approche écosystémique des pêches (Grumbine, 1994; Pikitch, 2004).

### L'approche écosystémique des pêches

L'objectif principal de l'**approche écosystémique des pêches** est de préserver les écosystèmes marins et les pêcheries qu'ils soutiennent (Pikitch, 2004). Pour cela, l'approche écosystémique des pêches vise à conserver la biodiversité des écosystèmes marins tout en permettant leur utilisation par les acteurs socio-économiques (Worm et al., 2009).

En 2008, l'Union Européenne a mis en place la Directive-Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM) visant à atteindre un Bon Etat Ecologique (BEE) dans les eaux de l'Union Européenne sur la base de 11 descripteurs qualitatifs (EC, 2008). La définition du bon état écologique est variable selon le descripteur et l'objet étudié. Par exemple, le bon état écologique des populations de poissons est jugé selon deux critères, (1) la pression de pêche, soit la part de la biomasse prélevée par la pêche (2) la biomasse de reproducteur, soit la quantité d'adultes en âge de se reproduire. Des indicateurs sont alors développés afin de définir le bon état écologique. Par exemple, le niveau trophique moyen ou les changements de biomasse entre les différents niveaux trophiques peuvent être utilisés comme indicateur du descripteur 4 « réseaux trophiques ». En France, 4 sous-régions marines ont été définies : la Méditerranée occidentale, le golfe de Gascogne et côtes Ibériques, les mers Celtiques et Manche ouest et la Manche-mer du Nord. Un plan d'action pour le milieu marin a été élaboré et mis en œuvre dans chacune de ces sousrégions (Baudrier et al., 2018; Mialet et al., 2017).

En 2015, les Nations Unies ont défini un **programme de développement durable à l'horizon 2030** afin de favoriser « la dignité, la paix et la prospérité » des populations et de la planète. Dans ce programme figurent 17 objectifs, notamment l'objectif 14 relatif à la conservation et l'exploitation durable des océans, des mers et des ressources marines vivantes (Figure 3). Ce programme comporte 3 ambitions majeures :

- Une gestion durable des ressources via la préservation de 10% des zones marines et côtières.
- 2. La lutte contre la surpêche et la pêche illicite.

 L'accélération des recherches scientifiques et du transfert de techniques pour renforcer la résilience des écosystèmes et réduire au maximum l'acidification des océans.



**Figure 3 :** Liste des 17 objectifs de développement durable établis par les Etats membres des Nations Unies.

## 2. Les réseaux trophiques

L'étude des **réseaux trophiques** est une thématique centrale en écologie (Layman et al., 2015; Odum, 1953; Thompson et al., 2012). Étymologiquement, le mot « trophique » vient du grec *trophê* qui signifie nourriture. Une relation trophique est par conséquent le lien qui unit le prédateur et sa proie. Un réseau trophique est alors défini comme un réseau d'interactions proies-prédateur parmi un groupe d'organismes, de populations ou d'unités trophiques agrégées (Layman et al., 2015). Le concept de réseau trophique a principalement

émergé en 1927 (Elton, 1927). Elton, (1927) s'est principalement intéressé, à la pyramide des nombres, et à la niche écologique.

La pyramide des nombres est une représentation graphique du nombre d'organismes constituant la biomasse à chaque niveau trophique (Layman et al., 2015). Selon cette représentation, les producteurs primaires sont très abondants en raison de leur petite taille et leur vitesse de reproduction alors que les organismes de plus haut niveau trophique tendent à être moins abondants et de plus grande taille. Puis le concept de pyramide a été revu par Lindeman, (1942) qui précise que les interactions trophiques sont dynamiques en raison des flux d'énergie et de nutriments au sein des réseaux trophiques. On peut alors parler de pyramide d'énergie ou de biomasse qui permet de représenter les communautés, comprendre les flux de matière et de déterminer la réponse des communautés face à diverses pressions (Cresson et al., 2020; Libralato et al., 2014; Trebilco et al., 2016).

Au travers des flux d'énergie entre espèces, l'étude des réseaux trophiques permet de mieux comprendre la **structure et le fonctionnement des écosystèmes**. Le fonctionnement des écosystèmes fait référence aux processus physiques, chimiques et biologiques qui ont lieu dans un écosystème et déterminent sa structure et sa stabilité. Cela inclut les flux d'énergie, le cycle des nutriments et la régulation des populations (Hooper et al., 2005; Thompson et al., 2012; Tilman et al., 2014). La stabilité est une mesure de la capacité des réseaux trophiques à résister à des changements de structure ou à regagner leur structure après une perturbation (résilience) (Thompson et al., 2012).

Les espèces de plus bas niveau trophique, comme les poissons fourrage, sont essentielles au fonctionnement des écosystèmes. Elles contrôlent en effet les niveaux trophiques supérieurs via des contrôles *bottom-up*. Au contraire, les espèces de haut niveau trophique (« top prédateurs ») contrôlent les niveaux trophiques inférieurs via des contrôles *top-down*. Le contrôle *wasp-waist* décrit le mécanisme par lequel les espèces planctivore de niveau trophique intermédiaire lient les contrôles *top-down* et *bottom-up* via leur contrôle respectif sur l'abondance des prédateurs mais aussi des proies (Cury, 2000; Fauchald et al., 2011; Lynam et al., 2017). Les contrôles *bottom-up* et *top-down* décrivent respectivement la

régulation des composantes d'un réseau trophique par les variables environnementales et/ou les premiers niveaux trophiques ainsi que la régulation des niveaux trophiques inférieurs par leurs prédateurs supérieurs (Casini et al., 2008; Chassot et al., 2007; Cury et al., 2008; Estes et al., 2011; Frank, 2005; Lynam et al., 2017).

En écologie, de nombreux auteurs se sont intéressés au concept de « **niche** » (Bearhop et al., 2004; Elton, 1927; Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957; Newsome et al., 2007; Shipley and Matich, 2020). Le concept de « niche », commun à plusieurs sous-domaines de l'écologie, permet de comprendre l'utilisation des ressources, la diversité géographique ou encore la structure et le fonctionnement des communautés (Mcgill et al., 2006; Newsome et al., 2007).

### La niche écologique : un concept majeur et dynamique

Le concept de « niche écologique » a historiquement été décrit par Grinnell (niche Grinnellienne, niche d'habitat) comme l'ensemble de facteurs (biotiques et abiotiques) conditionnant la présence d'une espèce à un endroit donné (Grinnell, 1917). La niche selon Elton (niche Eltonienne, encore appelée niche fonctionnelle), décrit la place qu'occupe une espèce dans le réseau trophique. Ce concept se focalise principalement sur l'impact (i.e. rôle fonctionnel) de l'espèce dans l'environnement (Devictor et al., 2010; Elton, 1927).

En 1957, Hutchinson a formalisé le concept de niche comme un hypervolume à *n* dimensions, chacune représentant les variables environnementales, biotiques et abiotiques, de l'environnement d'une espèce (Hutchinson, 1957). La niche écologique ne décrit pas la place, mais un ensemble de tolérances d'un organisme en termes de conditions de sa présence à un endroit donné et de besoins en ressources. Hutchinson distingue la niche fondamentale de la niche réalisée. La **niche fondamentale** décrit tous les composants et conditions environnementales nécessaires à l'existence d'un organisme en absence d'autres organismes alors que la **niche réalisée** décrit un spectre plus réduit de conditions et ressources lui permettant d'exister, même en présence de compétiteurs et de prédateurs. Toutefois, un

hypervolume à *n* dimensions est difficile à imaginer, et est difficilement représentable. C'est pourquoi, en écologie trophique, on s'intéresse principalement à deux composantes de la niche : l'habitat (*scenopoetic axis*) et la ressource (*bionomic axis*). Ces axes permettent une estimation de la niche trophique, qui est elle-même une composante de la niche écologique (Bearhop et al., 2004).

En écologie trophique, les individus d'une même espèce ont souvent été considérés comme écologiquement équivalents. Le rôle de la **variabilité individuelle** dans la structure et la dynamique du réseau trophique a souvent été ignoré. L'**ontogénie** est ainsi un facteur important de variation entre conspécifiques (Werner and Gilliam, 1984). Toutefois, deux individus de même taille et/ou âge peuvent présenter des comportements trophiques différents (Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2003). De plus, les écosystèmes et les interactions trophiques sont dynamiques, en raison des **variations temporelles** des conditions environnementales. Toutes ces variations doivent être prises en compte pour une meilleure compréhension du système.

## 3. Variations intraspécifiques de l'alimentation

### L'ontogénie

Les poissons font des compromis (*trade-off*) entre la recherche de nourriture et le risque de mortalité par prédation (Werner and Gilliam, 1984). Ce compromis change au cours de l'ontogénie en fonction de l'équilibre entre le risque de mortalité par prédation et les bénéfices énergétiques provenant des ressources. Les changements d'alimentation ontogéniques sont largement répandus dans le règne animal (Nakazawa, 2015; Sánchez-Hernández et al., 2019; Werner and Gilliam, 1984). Les individus d'une population occupent généralement différents niveaux trophiques (Miller and Rudolf, 2011). Une revue récente a identifié plusieurs causes et conséquences de changements ontogéniques (Sánchez-Hernández et al., 2019). Les causes peuvent être de nature biotique ou abiotique et sont résumées cidessous (Tableau 1). Toutefois, certaines de ces causes peuvent être liées. Par exemple, un

changement d'habitat peut être une conséquence du risque de prédation ou de disponibilité en proies (Werner and Hall, 1988).

**Tableau 1 :** Principales causes de changement d'alimentation ontogénique avec le principe sous-jacent et un exemple l'illustrant. Modifié d'après Sánchez-Hernández et al., (2019).

Causes	Principe	Exemple
Risque de prédation	Au cours de l'ontogénie, le risque de prédation diminue permettant aux organismes d'exploiter un plus grand nombre de ressources. Le risque de prédation n'impacte pas directement les changements d'alimentation ontogéniques mais peut avoir des effets indirects sur les migrations des poissons (des habitats précédemment risqués deviennent disponible durant l'ontogénie).	Werner and Hall, (1988) ont montré que les changements d'alimentation ontogéniques des invertébrés benthiques au zooplancton par le crapet arlequin ( <i>Lepomis macrochirus</i> ) est principalement lié à l'abondance de son prédateur principal, l'achigan à grande bouche ( <i>Micropterus salmoides</i> ).
Compétition	La compétition (inter et intraspécifique) peut promouvoir les changements d'alimentation ontogénique, favorisant la coexistence des populations/communautés de poissons.	Huss et al., (2008) ont montré que les contraintes morphologiques liées à la taille ont empêché les juvéniles de perche commune ( <i>Perca fluviatilis</i> ) de passer rapidement du zooplancton aux macroinvertébrés lorsque la compétition intraspécifique est importante.
Disponibilité en proies	Une faible disponibilité en proies implique une prédation sur d'autres proies.	Nunn et al., (2007) ont montré qu'en été, de nombreux juvéniles de cyprinidés s'alimentent d'un mélange de périphyton et de microfaune associée (considéré comme une ressource « pauvre » en raison de sa faible valeur nutritive et de faible digestibilité) due à un manque de proies de meilleure qualité.

Utilisation de l'habitat	Les changements d'habitat sont souvent une conséquence du changement de disponibilité en proies ou du risque de prédation.	Werner et al., (1988) ont montré que le changement de proies, est associé à changement d'habitat, de la zone littorale à la zone pélagique durant l'ontogénie.
Contraintes morphologiques	Les changements de traits morphologiques (i.e. taille d'ouverture de la gueule, taille des branchies) rendent de nouvelles ressources disponibles, en particulier des proies de plus grande taille). L'amélioration des capacités natatoires (via le	Plus le diamètre d'ouverture de la gueule augmente, plus les organismes pourront consommer des organismes de grande taille tels que les poissons ou les céphalopodes (Scharf et al., 2000). De nombreuses espèces de salmonidés sont capables
Capacités natatoires	développement des muscles, des nageoires et de la forme du corps) permet d'accéder à de nouveaux habitats et/ou de capturer de nouvelles proies.	d'exploiter des habitats plus profonds et de développer une nage plus rapide au cours de l'ontogénie (Hasegawa et al., 2012).
Comportement et mode d'alimentation	Les changements de comportements au cours de l'ontogénie semblent être fortement dépendants de la disponibilité en proies, de la compétition et/ou du risque de prédation.	Linde et al., (2004) ont observé un changement de comportement passif (prédation sur des proies sédentaires) à actif (prédation sur du necton) chez le mérou brun ( <i>Epinephelus marginatus</i> ) mais ce changement peut être lié au risque de prédation, à la compétition et/ou à la disponibilité en proies.

Les conséquences des changements ontogéniques peuvent être observées à tous les niveaux d'organisation, des individus jusqu'aux écosystèmes, et peuvent donc affecter la structure et la dynamique des communautés en influençant les interactions trophiques (Miller and Rudolf 2011). Ces variations ontogéniques doivent alors être considérées pour mieux comprendre la structure et le fonctionnement de l'écosystème.

### Variation inter-intra individuelle de la niche trophique

La niche totale d'une population comprend à la fois les changements alimentaires au sein et entre individus (Roughgarden, 1972). La niche totale d'une population (**TNW**) comprend deux composantes, une composante intra-individuelle, Within-Individual Component (**WIC**) et une composante inter-individuelle, Between-Individual Component (**BIC**) (Figure 4).



**Figure 4 :** Représentation conceptuelle des métriques de niche selon Roughgarden, (1972) et repris de Costa-Pereira et al., (2017). La ligne épaisse représente la niche de la population, les lignes plus fines représentent celle des individus. La niche totale (TNW) représente la variance d'utilisation des ressources de tous les individus, la composante intra-individuelle (WIC) est la moyenne des largeurs de niche individuelle et la composante interindividuelle (BIC) est la variance moyenne d'utilisation des ressources entre individus.

La niche d'une population peut s'élargir car les individus deviennent plus généralistes, soit en incluant de nouvelles ressources dans leur alimentation (augmentation du WIC), soit en réduisant le chevauchement (*overlap*) de niche en exploitant différentes ressources tout en
restant spécialisés (augmentation du BIC) (Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2011; Costa-Pereira et al., 2017, 2019a).

Dans la nature, on distingue les populations **généralistes** des populations **spécialistes**. Une population spécialiste est une population dans laquelle tous les individus consomment la même proie. Pour les populations généralistes, on distingue le généralisme de type A et de type B (Bearhop et al., 2004). La population généraliste de type A est une population composée de plusieurs individus généralistes. Une population généraliste de type B est une population composée d'une somme d'individus spécialistes, chacun spécialisés sur un type de proie (Figure 5). Les individus peuvent ne consommer qu'un petit sous-ensemble des ressources globales dont dispose la population à laquelle ils appartiennent, un phénomène appelé " **spécialisation individuelle trophique** " (Bolnick et al., 2003). La variation de niche de la population dépend des relations trophiques (*e.g.*, degré de compétition intra- et interspécifique, opportunité écologique (i.e. diversité de ressources disponibles), prédation, (Araújo et al., 2011), mais aussi des phénotypes individuels ou du comportement individuel (Toscano et al., 2016).



**Figure 5 :** Représentation schématique d'utilisation des ressources par les individus dans 3 grands types de populations, une population de spécialistes et deux populations de généralistes (de type A et de type B). Figure inspirée de Bearhop et al., (2004).

La stratégie optimale de recherche de ressources (*Optimal foraging theory* – OFT) apparait comme une base théorique importante permettant de comprendre l'utilisation des

#### Chapitre 1 : Introduction générale

ressources par les individus. Selon cette théorie, les individus choisissent leurs proies de manière à optimiser le rapport entre gain énergétique et coûts liés à leur capture et à leur consommation (MacArthur and Pianka, 1966). Puisqu'un individu va choisir de consommer une proie dans le but de maximiser sa *fitness*, l'alimentation d'un prédateur dépendra des traits des proies (capacité à échapper au prédateur, défenses morphologiques ou chimiques) et de leur disponibilité, mais aussi des propres traits du prédateur (taille, morphologie, besoins physiologiques, sexe), qui peuvent affecter le comportement de prédation (Cachera et al., 2017; Schoener, 1971; Svanbäck and Bolnick, 2005). Selon cette théorie, la niche de la population augmente via une augmentation de la niche des individus (WIC). Les individus augmentent leur niche en consommant de nouvelles ressources (Bolnick et al., 2010).

Toutefois, la niche de la population peut augmenter via une augmentation du BIC. L'hypothèse de variation de niche (NVH) stipule que les populations ayant des niches plus larges devraient présenter une variation trophique ou une spécialisation individuelle plus élevée par rapport aux populations ayant des niches plus étroites. Selon cette théorie, la compétition interspécifique conduit à une ségrégation de niche sur une variété de ressources plus étroites (Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2007; Cloyed and Eason, 2017; Costa-Pereira et al., 2019a; Maldonado et al., 2017; Van Valen, 1965).

Par conséquent, la niche d'une population peut s'élargir car les individus deviennent plus généralistes, soit en incluant de nouvelles ressources dans leur alimentation (augmentation du WIC), soit en réduisant le chevauchement (*overlap*) de niche en exploitant différentes ressources tout en restant spécialisés (augmentation du BIC). La compréhension de la spécialisation individuelle trophique donne un aperçu de la condition physique des individus, des interactions proies-prédateurs, de la dynamique des communautés, et finalement de la structure et du fonctionnement global des écosystèmes (Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2003, 2011; Devictor et al., 2010; Matthews and Mazumder, 2004; Toscano et al., 2016).

# 4. Variation spatio-temporelle de la structure et du fonctionnement des communautés

Les écosystèmes ne sont pas statiques mais dynamiques dans le temps et dans l'espace (Cohen et al., 2016; Soranno et al., 2019; Wiens, 1989). Ils sont ainsi en prise et doivent s'adapter à des changements environnementaux, dans un contexte de changement climatique de plus en plus important (IPCC, 2014). Ainsi, en Manche orientale, une importante diminution d'abondance des espèces à stratégie démographique « r » a été observée à la fin des années 1990, en lien avec l'augmentation des températures dans cette région (Auber et al., 2017, 2015; McLean et al., 2018). Ces espèces sont principalement des espèces pélagiques ayant un cycle de vie rapide, une maturité sexuelle précoce, un faible niveau trophique, produisant des œufs de petite taille, et accordant peu d'investissement parental (e.g., Trachurus trachurus, Sprattus sprattus). Au contraire, les espèces ayant une maturité sexuelle tardive, produisant peu d'œufs et accordant davantage d'investissement parental (espèces à stratégie démographique « K », (e.g., Scylorhinus stellaris, Dicentrarchus labrax) ont augmenté en abondance. Ces changements interannuels à long terme ont pu être identifiés grâce aux campagnes écosystémiques annuelles ayant lieu au premier et au troisième trimestre en Manche et en mer du Nord depuis les années 1980. Ces études n'ont cependant pas intégré les changements saisonniers. Or, la variation saisonnière de certains facteurs abiotiques (température, chlorophylle *a*) peut avoir des conséquences importantes sur la structure et le fonctionnement des communautés (Akin et al., 2003; Akin and Winemiller, 2006; Stevenson et al., 2015).

La température peut ainsi influencer de manière importante la physiologie, le comportement, l'abondance et la distribution des espèces (Day et al., 2018; Dulvy et al., 2008; Givan et al., 2018), et donc leurs relations trophiques. Une augmentation du métabolisme et de l'activité d'alimentation est une réponse attendue à une augmentation de la température (Akin and Winemiller, 2006). De la même manière, en raison de variations des paramètres abiotiques, de nombreuses espèces effectuent des migrations saisonnières causant des variations de structure et donc de comportement trophique (Brönmark et al., 2010). C'est

#### Chapitre 1 : Introduction générale

le cas par exemple du maquereau (*Scomber scombrus*), dont les importantes migrations s'avèrent être fortement liées à la température, permettant à cette espèce de trouver des zones favorables pour son alimentation et sa reproduction (Jansen et al., 2012). La température est également un facteur important influençant la production primaire puisqu'elle détermine dans une large mesure l'initiation des blooms phytoplanctoniques (Guallar et al., 2017; Leterme et al., 2008). Puisque la production primaire est à la base des réseaux trophiques, ses fluctuations affectent directement ou indirectement les niveaux trophiques supérieurs via des contrôles *bottom-up*. Cela a par exemple été montré en mer du Nord, où les variations de l'intensité de la production primaire planctonique (PPP) ont pu être corrélées aux fluctuations d'abondance de petits copépodes, ou encore au recrutement de plusieurs stocks de poissons (Capuzzo et al., 2018; Chassot et al., 2010, 2007). La considération des variations temporelles des facteurs biotiques et leur influence sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes est donc nécessaire, pour une meilleure compréhension de leur fonctionnement, et apporter un soutien efficace aux gestionnaires (Olivier et al., 2019).

## 5. Problématiques et objectifs

Cette thèse a pour objectif de mieux appréhender les **changements temporels et ontogéniques** des paramètres trophiques des poissons en Manche orientale – baie sud de la mer du Nord, à plusieurs niveaux d'organisation, l'assemblage, l'espèce et l'individu. Dans cette étude, après avoir décrit le site d'étude ainsi que la méthodologie d'échantillonnage en mer et d'analyses au laboratoire (**chapitre 2**), les changements temporels et ontogéniques à différents niveaux d'organisation seront traités dans 3 chapitres de recherche (3-5).

Le chapitre 3 porte sur la variabilité temporelle des interactions trophiques au sein des assemblages de poissons et l'impact de ces variations sur l'intensité du couplage benthopélagique à l'aide d'indices de diversité et d'indices fonctionnels durant 5 périodes (2 saisons et 4 années). Les analyses ont été réalisées en utilisant des métriques pondérées et non pondérées par la biomasse des différentes espèces afin d'explorer les interactions trophiques ainsi que les flux d'énergie au sein des assemblages. Ce chapitre est présenté sous la forme d'un chapitre soumis dans la revue *Marine Environmental Research*. Ce chapitre étudie les interactions trophiques à l'échelle des assemblages, mais ne considère pas les variations d'alimentation ontogéniques.

Les variations ontogéniques ont été étudiées dans le **chapitre 4** pour une espèce de grande importance écologique et économique en Manche-Mer du nord, le merlan (*Merlangius merlangus*). Dans ce chapitre, les analyses isotopiques du carbone et de l'azote ont été couplées aux analyses de contenus stomacaux afin d'évaluer les variations ontogéniques d'alimentation de cette espèce, mais également les variations saisonnières au cours de deux saisons, l'automne 2017 et l'hiver 2018. Les résultats de ce chapitre sont présentés sous la forme d'un article publié dans la revue *PlosOne*.

Le chapitre 5 est consacré à la variation de niche individuelle et plus particulièrement à la spécialisation individuelle trophique. Cette étude considère quatre espèces, deux espèces benthiques, la plie (*Pleuronectes platessa*) et la sole (*Solea solea*), et deux espèces pélagiques, le chinchard (*Trachurus trachururus*) et le maquereau (*Scomber scombrus*). Les variations ontogéniques (juvéniles *vs* adultes) et saisonnières ont également été comparées. Ce chapitre est le résultat d'une collaboration entre l'Unité Halieutique de Manche-mer du Nord de l'Ifremer (France) et l'Université de Waterloo (Ontario – Canada), où j'ai séjourné de septembre à décembre 2019 grâce à une bourse de mobilité internationale octroyée par la Direction Scientifique de l'Ifremer.

Enfin, le **chapitre 6** présente la synthèse des résultats obtenus et plusieurs perspectives résultant de ces travaux.

Chapitre 2 : Matériel et méthodes

# Chapitre 2 : Matériel et méthodes

### 1. Outils d'étude des relations trophiques

L'écologie trophique consiste à élucider les relations entre les prédateurs et leurs proies (Braga et al., 2012; Elton, 1927; Layman et al., 2015). Pour cela, plusieurs techniques existent: l'observation directe, l'analyse des contenus stomacaux et des fèces ou encore l'utilisation de traceurs trophiques (isotopes stables des tissus, acides gras, analyse des composés spécifiques, contaminants). Chacune de ces méthodes a ses avantages et ses inconvénients (Amundsen and Sánchez-Hernández, 2019; Boecklen et al., 2011; da Silveira et al., 2020; Hyslop, 1980; Layman et al., 2012; Majdi et al., 2018; Pasquaud et al., 2007). Lors de cette thèse, nous utiliserons principalement deux méthodes, celle de la **composition en isotopes stables** des tissus et celle des **contenus stomacaux**. Le couplage de plusieurs marqueurs trophiques, tels que le couplage entre les isotopes stables et les contenus stomacaux apparait pertinent afin de comprendre le fonctionnement trophique d'un système car ils apportent des informations complémentaires à différentes échelles de temps (Cresson et al., 2014; Graham et al., 2006; Post, 2003).

# **1a.** Les isotopes stables du carbone et de l'azote, une vision intégrée des relations trophiques

Tous les êtres vivants sont constitués de molécules organiques. Celles-ci sont essentiellement constituées d'atomes de carbone, d'azote, d'oxygène et d'hydrogène. Deux atomes peuvent avoir le même numéro atomique (soit le même nombre de protons et d'électrons) mais une masse atomique différente (liée au nombre de neutrons). Deux éléments sont alors qualifiés « isotopes » s'ils ont le même nombre de protons et d'électrons, mais un nombre de neutrons différent provoquant une différence de masse.

En raison de cette différence de masse, il existe donc des isotopes « lourds » (<sup>13</sup>C ou <sup>15</sup>N par exemple) et des isotopes « légers » (<sup>12</sup>C ou <sup>14</sup>N). L'isotope léger est souvent le plus abondant dans la nature. Par exemple, pour le carbone, l'isotope <sup>12</sup>C est majoritaire (98.89%), pour l'azote, il s'agit du <sup>14</sup>N (99.64%). Les isotopes d'un même élément ont les mêmes

propriétés chimiques mais des propriétés physiques différentes (Fry, 2006). On distingue les isotopes stables des isotopes radioactifs. Contrairement aux isotopes dits « stables », qui ne changent pas au cours du temps, les isotopes radioactifs se désintègrent petit à petit au cours du temps. Tout au long de cette thèse, seuls les **isotopes stables** seront étudiés.

#### Mesure et notation

Les mesures ont été réalisées avec un spectromètre de masse à flux continu (Thermo Fisher Scientific Delta V Plus), couplé à un analyseur élémentaire (Flash 2000 avec une interface Conflow IV), permettant la mesure des concentrations en carbone et en azote et le calcul du rapport C:N, proxy de la teneur en lipides. Plus ce rapport est élevé, plus le tissu est riche en lipides. Les rapports isotopiques sont exprimés selon la notation classique :

$$\delta X = \left(\frac{R \ \acute{e} chantillon}{R \ standard}\right) - 1 \ \times \ 10^3 \ (\%),$$

où X est <sup>13</sup>C ou <sup>15</sup>N et R correspond au rapport <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C ou <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N. Il est nécessaire de rapporter le rapport isotopique d'un échantillon à celui d'un standard de référence. Pour le carbone il s'agit d'un échantillon artificiel recréé à partir d'un rostre de fossile de bélemnite du site fossilifère de Pee Dee, en Californie du Sud (V-PDB, pour Vienna Pee Dee Belemnite). Pour l'azote, il s'agit du N<sub>2</sub> atmosphérique (Tableau 2). Le  $\delta X$  est multiplié par 1000 afin d'amplifier les petites différences entre le rapport isotopique de l'échantillon et le standard de référence. Ces mesures ont été réalisées par le Pôle Spectrométrie Océan de l'Université de Bretagne Occidentale.

Standard	Rapport lourd/léger	Valeur du rapport lourd/léger	%Lourd	% Léger
Pee Dee Belemnite (PDB)	<sup>13</sup> C/ <sup>12</sup> C	0.011180	1.1056	98.8944
Azote atmosphérique (N <sub>2</sub> )	<sup>15</sup> N/ <sup>14</sup> N	0.0036765	0.36630	99.63370

**Tableau 2** : Composition en isotopes stables des standards internationaux de référence. (Fry, 2006).

#### Le fractionnement isotopique

Les cycles biochimiques sont associés à un **fractionnement isotopique**, soit une modification des rapports isotopiques entre le substrat et le produit de cette réaction. L'isotope léger réagissant chimiquement plus vite que l'isotope lourd, les produits d'une réaction contiennent plus d'isotopes légers et moins d'isotopes lourds, ce qui modifie leurs proportions dans les tissus biologiques (Fry, 2006; Peterson and Fry, 1987).

La composition isotopique des nutriments inorganiques ainsi que les fractionnements isotopiques engendrent des variations des rapports isotopiques mesurés chez les producteurs primaires à la base des réseaux trophiques car ils assimilent différemment les isotopes lourds et légers lors de la photosynthèse (Peterson and Fry, 1987). Les producteurs primaires ont des mécanismes photosynthétiques différents, qui expliquent leurs signatures isotopiques en carbone différentes (Tableau 3). Les effets environnementaux (*e.g.*, milieu terrestre *vs*. marin, température, profondeur) ou anthropiques (apport de nutriments) peuvent également influer sur les rapports isotopiques en carbone et en azote des producteurs primaires (Duarte et al., 2018; Farquhar et al., 1989; France, 1995; Montoya, 2007; Ostrom and Fry, 1993; Riera et al., 2000). Il est donc possible de se baser sur ces différences pour tracer le devenir des sources au sein d'un réseau ainsi que d'identifier l'origine benthique, pélagique ou terrigène au sein des écosystèmes marins.

Producteur primaire	δ <sup>13</sup> C (‰)	δ <sup>15</sup> N (‰)
Plantes en C3 (terrestres)	-30 à -23	-7 à -6
Plantes en C3 (marais)	-29 à -23	+3 à +5
Plantes en C4 (marais)	-15 à -12	+1 à +8
Matière organique particulaire marine	-24 à -18	-2 à +12
Matière organique particulaire estuarienne	-30 à -15	+2 à +19
Macroalgues benthiques	-27 à -10	-1 à +10
Herbiers marins	-16 à -4	0 à +6

**Tableau 3 :** Composition isotopique typiques en carbone et en azote des producteurs primaires de différents milieux. Ces valeurs sont issues de la revue réalisée par Ostrom et Fry, (1993).

La signature isotopique en azote des producteurs primaires dépend, comme pour le carbone, de la source inorganique azotée, mais également des processus biogéochimiques de nitrification et dénitrification ainsi que des apports anthropiques.

Il existe un fractionnement isotopique entre un prédateur et sa proie, que l'on appelle facteur de discrimination trophique (Trophic Discrimination factor, TDF) ou encore facteur d'enrichissement trophique (TEF). Le TDF est un paramètre important pour estimer la position trophique des consommateurs (Post, 2002) ou leur alimentation grâce à des modèles mathématiques appelés « **modèles de mélange** » (*mixing models*).

Pour le carbone, cette différence est faible, elle est en moyenne inférieure ou égale à 1‰ (DeNiro and Epstein, 1978; Post, 2002). Elle s'explique principalement par la perte de <sup>12</sup>C pendant la respiration, l'absorption préférentielle de composés enrichis en <sup>13</sup>C pendant la digestion et/ou l'assimilation, ou encore le fractionnement métabolique durant la synthèse des

différents tissus (Michener and Kaufman, 2007). Pour l'azote, cette différence est plus importante, de 2.5 à 5‰ (en moyenne, 3.4‰ (DeNiro and Epstein, 1978; Post, 2002)) et s'explique principalement par l'excrétion de déchets azotés composés majoritairement de <sup>14</sup>N dans les urines (Ponsard and Averbuch, 1999) (Figure 6). La signature isotopique en azote des producteurs primaires est la plupart du temps faible car ils se trouvent à la base des réseaux trophiques. Il convient cependant de ne pas généraliser, car des valeurs élevées de  $\delta^{15}N$ peuvent être observées pour des producteurs primaires soumis à des influences anthropiques (Riera et al., 2002). Plus un consommateur aura un niveau trophique élevé, plus sa signature isotopique en azote sera importante. Puisqu'il y a peu de changement de  $\delta^{13}C$  entre chaque niveau trophique, les rapports isotopiques du carbone sont utilisés pour déterminer les sources de matière organique alimentant les réseaux trophiques. Les rapports isotopiques de l'azote présentent plus de changements. Ceux-ci étant enrichis en <sup>15</sup>N relativement à leurs proies, ils sont utilisés pour estimer le niveau trophique des consommateurs. Toutefois, les valeurs de  $\delta^{15}$ N étant relatives, la composition isotopique d'une ligne de base est nécessaire pour attribuer le niveau trophique des consommateurs et permettre des comparaisons interécosystèmes.

Le TDF est dynamique et dépend de nombreux facteurs biotiques et abiotiques (Bastos et al., 2017; Britton and Busst, 2018; Caut et al., 2009; Martinez del Rio et al., 2009; Minagawa and Wada, 1984; Vanderklift and Ponsard, 2003). L'alimentation est l'un de ces facteurs, en particulier, la qualité de l'alimentation (hypothèse de qualité des protéines). La qualité des protéines fait référence à la teneur en protéines ainsi que la quantité d'acides aminés présents dans l'alimentation (Bastos et al., 2017; Vanderklift and Ponsard, 2003). Puisque les carnivores assimilent généralement des proies de meilleure qualité nutritionnelle que les herbivores, plus le niveau trophique augmente, plus le TDF diminue (Britton and Busst, 2018; Hussey et al., 2014). Le TDF est également variable selon le tissu analysé. Plusieurs études ont trouvé des différences de TDF entre tissus, principalement dues à leur composition en acides aminés. Par exemple, le cœur et le muscle ont des TDF similaires en raison de leur composition similaire en acides aminés (Ankjærø et al., 2012; Matley et al.,

2016; Pinnegar and Polunin, 1999). Ces études soulignent que l'enrichissement entre chaque niveau trophique n'est pas forcément une valeur fixe comme souvent considéré, mais variable. Toutefois, ces études ne remettent pas en cause l'enrichissement plus élevé en <sup>15</sup>N qu'en <sup>13</sup>C donc ne modifient pas la construction des réseaux trophiques sur la base de ces éléments.



**Figure 6 :** Schéma simplifié de l'enrichissement isotopique de l'azote et du carbone dans le réseau trophique.

#### Les modèles de mélanges isotopiques

Dans la nature, bien souvent, un consommateur s'alimente d'un mélange de plusieurs sources de matière organique. Des outils mathématiques ont alors été développés pour déterminer la contribution de plusieurs sources dans l'alimentation d'un consommateur, sur la base des signatures isotopiques du consommateur et des sources. Le principe de base de ces modèles est que plus un consommateur est isotopiquement proche d'une source ou d'une proie, plus cette source ou proie joue un rôle important dans son alimentation. Dans le cas d'un système à deux isotopes ( $\delta^{13}$ C et  $\delta^{15}$ N) et trois sources dont on cherche à calculer les contributions (f1, f2 et f3), cette affirmation s'exprime selon le système d'équations cidessous :

Un système à n isotopes et n+1 sources peut admettre une unique solution, mais il est rarement rencontré dans des cas concrets. Dans ces situations, il est nécessaire d'utiliser un modèle de mélange isotopique.

Les modèles de mélange ne cessent de s'améliorer au fur et à mesure des années. Aujourd'hui, grâce à l'intégration des statistiques bayésiennes, il est possible de prendre en compte la variabilité des signatures isotopiques, des sources ainsi que des TDF qui, comme discuté ci-dessus, ne sont pas des valeurs fixes, et sont soumises à des variations (Parnell et al., 2010; Stock and Semmens, 2016). Toutefois, il existe encore certains biais dans les modèles de mélange tels que la non prise en compte du routing isotopique ou encore l'impossibilité de discriminer deux sources dont les signatures isotopiques sont peu différentes. Pour la meilleure utilisation possible de ces modèles et éviter une mauvaise interprétation, il faut tout d'abord avoir une connaissance a priori du système, et de l'alimentation des espèces. La revue réalisée par Phillips et al., (2014) recense les bonnes pratiques à adopter concernant l'utilisation des modèles de mélange.

Tout d'abord, pour bien comprendre l'alimentation d'un organisme, il est nécessaire de savoir quelles sources il est susceptible de consommer. Ensuite, les modèles requièrent la signature isotopique des proies d'un consommateur (sources) afin d'estimer la proportion de chacune dans l'alimentation d'un consommateur. Le nombre de sources est également important pour la paramétrisation des modèles de mélange. Ces modèles sont sensibles aux sources manquantes et peuvent produire des résultats erronés si certaines sources ne sont pas incluses dans le modèle. Cependant, le nombre de sources doit être le plus faible possible

#### Chapitre 2 : Matériel et méthodes

puisque le pouvoir de discrimination de ces modèles commence à décliner à partir de six ou sept sources. Dans certains cas, il convient alors de regrouper des sources de composition isotopique similaire afin de considérer toutes les sources pouvant contribuer à l'alimentation d'un consommateur. Le nombre d'échantillons par source doit être élevé (>20) afin d'éviter les incertitudes autour de la moyenne et de la variance des valeurs isotopiques. Enfin, il est nécessaire de bien choisir le tissu échantillonné puisque la composition isotopique de chaque tissu permet d'estimer l'alimentation d'un consommateur à différentes échelles de temps (Tieszen et al., 1983).

#### Le turnover et le routing isotopique

Un organisme n'intègre pas instantanément la composition isotopique de ses ressources. Le *turnover* isotopique ( $\lambda$ ) est défini comme le temps que prend le tissu d'un organisme donné pour refléter la composition isotopique de ses ressources alimentaires (Hesslein et al., 1993; Tieszen et al., 1983). Le *turnover* est souvent exprimé selon un temps de demi-vie (ln(2)/ $\lambda$ , jours), défini comme le temps nécessaire pour atteindre 50% d'équilibre isotopique avec l'alimentation. Plus précisément, cela signifie que la signature isotopique à ce moment est égale à la moyenne entre la signature de l'alimentation initiale et celle de la signature finale. Le *turnover* isotopique est spécifique au taxon, au type de tissu analysé, à l'ontogénie et aux conditions environnementales (Bosley et al., 2002; Frazer et al., 1997; McIntyre and Flecker, 2006; Tieszen et al., 1983), compliquant l'interprétation des différences de signatures isotopiques au sein et entre consommateurs. Le *turnover* isotopique est régi par 2 processus généraux (Buchheister and Latour, 2010; Martinez del Rio et al., 2009) :

- La dilution d'une masse existante par une nouvelle masse synthétisée à partir d'une proie consommée récemment (i.e. **croissance**).
- Le remplacement ou la conversion d'un tissu existant en utilisant du matériel synthétisé à partir d'une alimentation récente (i.e. **métabolisme**).

Le muscle est généralement le tissu de référence dans les études isotopiques car il a une faible teneur en lipides et est facile à homogénéiser pour le broyage. L'utilisation fréquente du muscle en écologie trophique permet de comparer les signatures isotopiques entre taxons et individus en minimisant au mieux les différences inter-tissulaires (Hesslein et al., 1993; Pinnegar and Polunin, 1999). Toutefois, différents tissus peuvent avoir différents temps de turnover, et donc refléter l'assimilation selon des périodes de temps différentes (Middelburg, 2014). Les isotopes stables de chaque tissu métaboliquement distinct représentent une période différente d'alimentation qui diminue avec une augmentation du turnover métabolique (Dalerum and Angerbjörn, 2005). L'activité métabolique affecte le taux de turnover des tissus. Les tissus ayant un métabolisme élevé (i.e., ayant un taux élevé de consommation d'oxygène) ont des taux de renouvellement (*turnover*) rapides donc reflètent l'intégration des apports isotopiques sur des courtes périodes de temps contrairement aux tissus à renouvellement lent (muscle) (Ankjærø et al., 2012; Guelinckx et al., 2007; Hesslein et al., 1993; Hobson and Clark, 1992). L'analyse de plusieurs tissus au sein d'un même individu permet une prise en compte des variations des signatures isotopiques sur différentes périodes de temps, pouvant traduire des changements d'alimentation (Ankjærø et al., 2012; Buchheister and Latour, 2010; Colborne et al., 2017; Guelinckx et al., 2007; Madigan et al., 2012; Martinez del Rio et al., 2009).

Pour un même tissu, des différences de *turnover* peuvent exister au cours de l'**ontogénie**. Les tissus des juvéniles ont une intégration isotopique plus courte que celle des adultes. Chez les juvéniles, la croissance est principalement responsable du *turnover* alors que chez les adultes, il s'agit principalement du métabolisme (Wolf et al., 2009). Sur la base d'une métaanalyse de la littérature, Vander Zanden et al., (2015) ont développé des équations permettant d'estimer le temps de demi-vie isotopique pour différents tissus et taxons,

Pour le muscle des ectothermes, l'équation est la suivante :

 $\ln(demi - vie = 0.21 \times \ln(masse \ du \ corps) + 3.23,$ 

L'équation pour les organes internes (cœur, foie) est la suivante :

 $\ln(demi - vie = 0.21 \times \ln(masse \, du \, corps) + 2.47$ 

En plus du *turnover*, existe également un autre phénomène que l'on appelle le «*routing isotopique* » (Schwarez, 1991). Ce phénomène, également appelé hypothèse du « *scrambled egg* » (van der Merwe, 1982) correspond au fait que les différents composants alimentaires (lipides, protéines, glucides) sont alloués différemment aux différents tissus (Gannes et al., 1997). Les modèles de mélange font l'hypothèse que les nutriments assimilés sont désassemblés en leur composants alimentaires et que ces atomes sont réassemblés en molécules qui constituent les tissus. Toutefois cette hypothèse est irréaliste (Kelly and Martínez del Rio, 2010). Les omnivores s'alimentent sur plusieurs proies qui diffèrent en macronutriments et en composition isotopique. Les macronutriments peuvent soit être utilisés pour la synthèse des tissus ou le métabolisme engendrant des compositions isotopiques différentes dans les tissus (Voigt et al., 2008). Les protéines issues de l'alimentation sont principalement alloués vers les tissus riches en lipides, comme le foie (Ambrose and Norr, 1993).

#### L'importance de la ligne de base

En écologie isotopique, il est nécessaire de déterminer le rapport isotopique d'une « **ligne de base** » afin de déterminer le niveau trophique de l'organisme considéré. En effet, la signature isotopique d'un organisme est une notion relative, propre à chaque écosystème. Le calcul du niveau trophique utilise une correction par la ligne de base permettant de comparer plusieurs écosystèmes entre eux.

Selon l'équation de Post, (2002) Le niveau trophique d'un organisme  $(NT_i)$  peut se calculer de la manière suivante :

$$NT_i = NT_B + \frac{\delta^{15} N_i - \delta^{15} N_B}{TDF}$$

où  $NT_B$  représente le niveau trophique de la ligne de base. Le niveau trophique théorique des producteurs primaires est fixé à 1, celui des consommateurs primaires à 2.  $\delta^{I5}N_i$  et  $\delta^{I5}N_B$  représentent respectivement les signatures isotopiques en azote de l'organisme étudié et de la ligne de base.

La ligne de base peut être représentée par des producteurs primaires ou des consommateurs primaires. Toutefois, de nombreuses études suggèrent d'utiliser les consommateurs primaires plutôt que les producteurs primaires pour estimer le niveau trophique de consommateurs de niveaux trophiques de niveau 3 ou plus (Barnes et al., 2009; Jennings and van der Molen, 2015; Jennings and Warr, 2003; Van der Zanden and Rasmussen, 2001). Les rapports isotopiques des producteurs primaires étant très variables dans le temps, ils ne peuvent donc pas être utilisés comme référence isotopique pour des études basées sur des tissus à moyen et long temps d'intégration. En revanche, les tissus des consommateurs primaires intègrent la signature isotopique du producteur primaire sur une échelle de temps comparable à celle du muscle des organismes du niveau trophique supérieur, donc apparaissent plus pertinents comme ligne de base.

La signature isotopique de la ligne de base n'est pas une valeur fixe, mais **variable dans l'espace et le temps** en raison de variations environnementales (Jennings and van der Molen, 2015; Reddin et al., 2018; Trueman et al., 2017). Les gradients spatiaux des rapports isotopiques sont appelés « *isoscape* ». Par exemple, dans les écosystèmes marins, la salinité peut influencer la signature isotopique des consommateurs. Les signatures isotopiques de la ligne de base et des consommateurs ont des signatures isotopiques en azote plus élevées dans les régions côtières, en particulier à proximité des estuaires, là où la salinité est faible (Jennings and van der Molen, 2015). Ceux-ci véhiculent de la matière organique terrestre appauvrie en  $\delta^{13}$ C et enrichie en  $\delta^{15}$ N (McClelland et al., 1997; Riera et al., 2000). D'autres facteurs tels que la profondeur, la température ou la chlorophylle *a* peuvent être des sources de variations des signatures isotopiques (Jennings and Warr, 2003; MacKenzie et al., 2014; St. John Glew et al., 2019). Pour les consommateurs, les variations spatiales peuvent parfois être plus importantes que les variations trophiques. L'estimation de la variabilité spatiotemporelle des rapports isotopiques nécessite d'échantillonner des consommateurs primaires pendant différentes années/saisons, et avec une couverture géographique aussi large possible. Lorsque la couverture spatiale de l'échantillonnage n'est pas suffisante, il est possible d'interpoler les valeurs de  $\delta^{13}$ C et  $\delta^{15}$ N de la ligne de base à l'aide de différents modèles (Jennings and van der Molen, 2015; Kopp et al., 2015; MacKenzie et al., 2014; St. John Glew et al., 2019; Trueman et al., 2017) (Figure 7).



**Figure 7 :** Isoscape du bivalve *Aequipecten opercularis* en Manche orientale obtenu à partir d'une interpolation géostatistique des valeurs de  $\delta^{15}$ N (figure A) et de  $\delta^{13}$ C (figure B) issues de Kopp et al., (2015). Les signes plus correspondent aux sites d'échantillonnages de l'étude de Kopp et al., (2015) alors que les croix correspondent aux données publiées de Jennings et Warr, (2003) et de Barnes et al., (2009). Figure issue de Kopp et al., (2015).

#### Niche isotopique et métriques de communauté

#### a) Niche isotopique

Les isotopes stables du carbone et de l'azote ( $\delta^{13}$ C et  $\delta^{15}$ N) apparaissent comme un outil puissant pour étudier la **niche écologique** car ils fournissent des informations à la fois sur l'utilisation des ressources et sur l'utilisation de l'habitat dans un espace à deux dimensions, le  $\delta$ -space. Le  $\delta$ -space peut être comparable à l'espace à *n* dimension de Hutchinson (Newsome et al., 2007). De manière analogue à la niche écologique, on peut alors employer le terme de « **niche isotopique** ». Toutefois, il existe toujours une certaine ambiguïté autour de sa définition (Hette-Tronquart, 2019; Marshall et al., 2019; Shipley and Matich, 2020).

Layman et al., (2007a) ont développé des métriques permettant de décrire la structure des communautés. Ces métriques sont basées sur la position des organismes dans un espace à deux dimensions ( $\delta^{13}$ C et  $\delta^{15}$ N). Parmi ces métriques, l'aire totale, soit l'aire de la surface (« *convex hull area* ») incluant tous les membres de la communauté dans l'espace isotopique  $\delta^{13}$ C –  $\delta^{15}$ N, permet d'estimer la largeur de la niche isotopique. Toutefois, cette métrique est sensible à la taille de l'échantillon et peut être biaisée lorsque la taille des échantillons diffère au sein d'une même étude ou en comparaison avec d'autres études. Puisqu'une surface est dessinée autour des points les plus extrêmes, plus l'échantillon est grand, plus la surface est importante. Une méthode développée par Jackson et al., (2011) permet de corriger les biais liés aux métriques de Layman et al., (2007a) et de réaliser des comparaisons robustes entre communautés. Il s'agit de l'aire de l'ellipse standard (*Standard Ellipse Area – SEA*), qui comprend 40% des données, et ne dépend pas de la taille de l'échantillon.

Le chevauchement de niche est la probabilité qu'un individu tiré au hasard de l'espèce A se trouve dans la région de niche de l'espèce B (Swanson et al., 2015). La probabilité de chevauchement a été estimée en réalisant des tirages aléatoires par un algorithme de Monte Carlo à partir de la distribution des individus de l'espèce A et en comptant la fraction d'entre eux qui se trouvent dans la région de niche de l'espèce B. Ce concept est directionnel car le chevauchement entre les espèces A et B est différent du chevauchement de B sur A (Swanson et al., 2015). Les incertitudes sont prises en compte par une approche bayésienne.

$$O\begin{pmatrix}A\\B\end{pmatrix} = \Pr(X_A \in N_R(B)),$$

Où  $X_A$  est la mesure isotopique d'un individu d'une espèce A.  $N_R$  est une région spécifique de l'espace à *n* dimensions dans laquelle X a une probabilité alpha d'être trouvée (Swanson et al., 2015).

La considération de la ligne de base est nécessaire pour interpréter correctement les signatures isotopiques et donc, les métriques isotopiques (Hoeinghaus and Zeug, 2008). En effet, la niche isotopique des consommateurs dépend des signatures isotopiques de la ligne de base. La transformation de la niche isotopique ( $\delta$ -space) en proportions alimentaires (*p*-space) à l'aide de modèles de mélange (Figure 8) permet de considérer ces variations de ligne de base (Newsome et al., 2007). Une approche similaire a été utilisée par Quevedo et al., (2009). La transformation des valeurs de  $\delta^{15}$ N en niveau trophique et des valeurs de  $\delta^{13}$ C en contribution benthique permet de comparer plusieurs systèmes ayant des lignes de base différentes ou le même système au cours du temps.



**Figure 8** : Relation entre le  $\delta$ -space et le p-space. 3 groupes d'espèces sont représentées dépendant sur des réseaux trophiques terrestres, d'eaux douces et/ou intertidales. La transformation du  $\delta$ -space en p-space se fait à l'aide de modèles de mélanges (Newsome et al., 2007).

#### b) Diversité fonctionnelle – diversité isotopique

La **diversité fonctionnelle** d'une communauté représente la disposition de ses organismes ainsi que leur importance relative (abondance ou biomasse) dans un espace dit « espace fonctionnel » à plusieurs dimensions. La diversité fonctionnelle peut être séparée en trois composantes (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008) :

- La **richesse fonctionnelle** décrit l'espace occupé par les espèces dans l'espace fonctionnel.
- La divergence fonctionnelle décrit la variance ou le degré de regroupement de la distribution des espèces dans l'espace occupé.
- L'uniformité fonctionnelle décrit la régularité de la distribution des espèces dans l'espace occupé.

Considérer la biodiversité fonctionnelle en 3 composantes indépendantes (richesse, divergence, uniformité) permet de mieux étudier les mécanismes reliant biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, notamment de mieux comprendre les flux de matière au sein des communautés biologiques (Cresson et al., 2019). Cette approche se base sur l'utilisation de traits. Les traits fonctionnels peuvent être définis comme toute caractéristique morphologique ou physiologique qui influe sur la croissance, la reproduction et la survie des espèces (Violle et al., 2007). Les métriques développées en écologie fonctionnelle ont récemment été appliquées aux isotopes stables (indices fonctionnels isotopiques) en les utilisant comme traits (Cucherousset and Villéger, 2015; Rigolet et al., 2015) afin de décrire plusieurs facettes de la diversité isotopique d'une communauté. L'un des avantages de cette méthode est la considération des biomasses hétérogènes au sein d'une communauté. La prise en compte de l'abondance (ou la biomasse) de chaque espèce permet de considérer, pour chacune d'entre elle, sa contribution au fonctionnement de l'écosystème (Grime, 1998). Plus la biomasse d'une espèce est élevée, plus son importance dans le fonctionnement des écosystèmes est importante (Cucherousset and Villéger, 2015; Rigolet et al., 2015). La prise en compte de la biomasse permet d'évaluer la distribution des flux de matière ainsi que la force des interactions trophiques.

Plusieurs métriques permettent de mesurer chaque composante de la diversité fonctionnelle (richesse, divergence, uniformité). Le tableau ci-dessous (Tableau 4) comprend un exemple par composante permettant de mesurer la diversité fonctionnelle.

**Tableau 4 :** Description des indices fonctionnels isotopiques. Dans ce tableau sont repris un exemple d'indice par composante de la diversité fonctionnelle (richesse, divergence, uniformité).

Indice		Acronyme	Description générale	Détails des indices	Indicateur	Signification
Richesse fonctionnelle isotopique	Isotopic Functional Richness	IFRic	Diversité isotopique de la communauté (espace de niche isotopique - <i>convex hull</i> ).	<ul> <li>Cet indice correspond à l'indice "aire totale"</li> <li>(<i>Total Area</i>, aussi appelé <i>Convex Hull Area</i>) de Layman et al., (2007a) et est similaire à l'indice de richesse fonctionnelle (<i>Functional Richness</i> <i>index – FRric</i>) de Villéger et al., (2008) mais dans un δ-space.</li> <li>Il s'agit de l'aire incluant tous les membres de la communauté dans l'espace isotopique.</li> <li>Cet indice peut être compris entre 0 et 1 si standardisé par l'IFRic « global » qui inclut toutes les espèces de toutes les communautés étudiées.</li> </ul>	$\rightarrow 0$ $\rightarrow 1$	Les ressources potentiellement disponibles pour la communauté sont inutilisées/ou la disponibilité des ressources est inhabituellement faible. La majorité des ressources disponibles sont utilisées par la communauté.
Divergence fonctionnelle isotopique	Isotopic Functional Dispersion	IFDis	Distance moyenne pondérée des espèces par rapport au centre de gravité	<ul> <li>Variation de la position ou de la dispersion des espèces dans l'espace isotopique occupé.</li> <li>L'IFDis tient compte des biomasses relatives en déplaçant la position du centre de gravité vers les espèces les plus dominantes (en termes de</li> </ul>	$\rightarrow 0$	Distance minimale par rapport au centre de gravité observée dans le pool d'espèces, tous les organismes ont la même

			14.4.1			
		pondéré de toutes les espèces de la communauté.biomasse, (Laliberté and Legendre, 2010)).Il calcule ensuite une distance moyenne pondérée jusqu'à ce centre de gravité pondéré en utilisant à nouveau les biomasses relatives comme pondération. Le centre de gravité et l distance moyenne à ce centre sont tous deux pondérés par les biomasses individuelles.IFDis est exprimé en pourcentage de la distance maximale au centre de gravité observée dans le pool d'espèces (varie de 0 à 1	biomasse, (Laliberté and Legendre, 2010)). Il calcule ensuite une distance moyenne pondérée jusqu'à ce centre de gravité pondéré, en utilisant à nouveau les biomasses relatives		contribution benthique et le même niveau trophique.	
			$\rightarrow 1$	Distance maximale au centre de gravité observée dans le pool d'espèces.		
			Uniformité de la distribution des	Proxy de la régularité de la distribution des biomasses dans le δ-space. Uniformité des distributions pondérées par sa biomasse le long de l'arbre le plus court qui relie toutes les espèces dans le δ-space.	$\rightarrow 0$	Les organismes sont groupés dans une zone de l'espace isotopique.
Uniformité fonctionnelle isotopique	Isotopic Functional Evenness	IFEve	dans l'arbre le plus court qui reliant toutes les espèces ( <i>minimum</i> <i>spanning</i> <i>tree</i> ).	Cet indice prend en compte à la fois la régularité de l'espace entre les espèces et l'uniformité de la distribution des biomasses des espèces (Villéger et al., 2008). L'IFEve est proche de l'indice d'uniformité fonctionnelle dans un espace fonctionnel à traits biologiques (FEve). Cet indice varie de 0 à 1.	$\rightarrow 1$	Les organismes sont répartis uniformément (régulièrement).

#### Spécialisation individuelle trophique

Le phénomène selon lequel les individus consomment un sous-ensemble des ressources utilisées par la population et pour des raisons non attribuables au changement de niche ontogénique ou au dimorphisme sexuel est appelé "**spécialisation individuelle trophique**" (Bolnick et al., 2003). La spécialisation individuelle est une forme de variation de niche intraspécifique.

La largeur de la niche totale (Total Niche Width - TNW) d'un ensemble écologique (le plus souvent une communauté ou un assemblage), considérée comme un proxy de la diversité trophique, se divise en deux composantes, inter (Between Individual Component -**BIC**) et intra-individuelle (Within Individual Component – WIC). La plupart des études isotopiques n'échantillonnent qu'un tissu par individu, car elles s'intéressent à la niche totale, en considérant la variabilité isotopique totale (par exemple en calculant des indices de richesse isotopique tels que les aires d'ellipses isotopiques) ou entre individus (indices de divergence, ou moyenne des différences isotopiques entre individus). Cette approche ne permet cependant pas d'estimer la variabilité intra-individuelle, sauf dans le cas de mesures isotopiques répétées sur un même individu ou de prélèvement de tissus intégrant la signature isotopique sur plusieurs périodes de temps tels que les tissus kératineux (Kernaléguen et al., 2015; Newsome et al., 2015; Vander Zanden et al., 2013). Les tissus diffèrent dans leur temps de turnover, et peuvent donc fournir des informations trophiques à différentes échelles de temps (Bearhop et al., 2004; Bond et al., 2016; Ingram et al., 2018; Matich et al., 2011). La comparaison des rapports isotopiques de plusieurs tissus peut permettre d'évaluer les changements d'alimentation au cours du temps pour un même individu, et donc d'estimer le WIC. L'approche multi-tissus permet d'étudier les stratégies trophiques et de déterminer le degré de spécialisation trophique des individus, ainsi que leur influence sur la dynamique trophique de la population.

Lorsque plusieurs tissus, présentant des temps d'intégration différents, ont des signatures isotopiques similaires, cela signifie que le consommateur a consommé, au cours du temps, des proies ayant des signatures isotopiques similaires. Le consommateur peut alors être

qualifié de spécialiste d'un point de vue isotopique. La niche isotopique du consommateur est alors étroite. Au contraire, pour un consommateur généraliste, les tissus auront des signatures isotopiques distinctes, et donc sa niche isotopique sera large (Martínez del Rio et al., 2009).

Le rapport WIC/TNW peut être utilisé comme proxy de la spécialisation individuelle (Bolnick et al., 2002; Roughgarden, 1972). Celui-ci varie entre 0 (tous les individus sont spécialistes) et 1 (tous les individus sont généralistes). Les valeurs de WIC et de BIC peuvent être aussi bien calculées sur les valeurs de  $\delta^{13}$ C (spécialisation sur la source de matière organique) que sur les valeurs de  $\delta^{15}$ N (spécialisation sur le niveau trophique) à l'aide d'analyses de variance (Bond et al., 2016; Matich et al., 2011; Vander Zanden et al., 2013).

La somme moyenne des carrés du facteur individuel mesure la variabilité entre les individus et a été utilisée comme proxy de la composante interindividuelle (BIC).

$$BIC = \frac{n\sum_{i=1}^{m}(\overline{y_i} - \overline{Y})^2}{m-1}$$

La somme moyenne des carrés des résidus mesure la variabilité au sein des individus et a été utilisée comme proxy de la composante intra-individuelle (WIC).

$$WIC = \frac{\left[\sum_{i=1}^{m} \sum_{j=1}^{n} (Y_{ij} - \bar{y}_i)^2\right]}{m(n-1)}$$

où y représente les valeurs de  $\delta^{13}$ C ou de  $\delta^{15}$ N, *i* représente un individu, *j* est n'importe quel tissu, *m* est le nombre total d'individus, *n* est le nombre total de tissus,  $\overline{y}_i$  est la moyenne des valeurs pour un individu et  $\overline{Y}$  est la moyenne générale.

Il apparaît pertinent d'estimer les mesures de niche et de spécialisation individuelle dans un espace à plusieurs dimensions (Ingram et al., 2018) (Figure 9). Par exemple, en considérant le  $\delta$ -space comme espace multidimensionnel, les espèces peuvent être fortement spécialisées sur le  $\delta^{15}$ N mais pas sur le  $\delta^{13}$ C. Cela peut par exemple être le cas d'une espèce consommant des proies de même niveau trophique, mais des sources différentes. Ce cas est fortement envisageable en Manche en raison de la faible profondeur de cet écosystème et des importants couplages bentho-pélagique et pélago-benthique. Inversement, une espèce peut être fortement spécialisée sur le  $\delta^{13}$ C, mais pas sur le  $\delta^{15}$ N. Cela peut être le cas d'une espèce strictement benthique ou strictement pélagique consommant des espèces ayant des  $\delta^{15}$ N différents, mais appartenant toutes au même habitat. C'est pourquoi il apparait pertinent d'estimer la spécialisation individuelle sur la base des valeurs de  $\delta^{13}$ C et de  $\delta^{15}$ N.



**Figure 9** : Représentation théorique du WIC, BIC et TNW dans un espace multidimensionnel illustrant comment ces indices peuvent différer selon l'axe considéré (Ingram et al., 2018).

# **1.b.** L'analyse des contenus stomacaux, une vision à court terme des relations trophiques

Si l'analyse des isotopes stables apporte une information intégrée de l'alimentation sur des périodes de temps variables selon le tissu étudié, **l'analyse des contenus stomacaux** apporte une information à court terme de l'alimentation (Hyslop, 1980). L'analyse des contenus stomacaux permet d'identifier les proies consommées. Toutefois, cette identification

est limitée par l'état de dégradation des proies, variable selon le stade de digestion, la nature des proies, l'espèce de prédateur et la température du milieu (Cortés, 1997; Hyslop, 1980). De plus, différents tissus d'un même organisme sont digérées à des vitesses différentes. Les pièces dures (otolithes, becs de céphalopodes) sont digérées moins rapidement que les tissus mous tels que le muscle par exemple ou les organismes à corps mou, comme le plancton gélatineux. Cette question se pose d'autant plus fortement dans ce travail puisque les poissons utilisés pour l'analyse des contenus stomacaux proviennent de sources différentes (i.e., navire scientifique et bateaux de pêche). L'infrastructure à bord du navire scientifique permet la congélation immédiate à des températures très basses, ce qui permet d'arrêter la digestion. Au contraire, une telle infrastructure n'existe pas sur les bateaux de pêche. Dans le meilleur des cas, les poissons ont été glacés à bord, et n'ont été congelés que quelques heures après la capture.

Les proies présentes dans l'estomac ont été identifiées sous une loupe binoculaire selon leur groupe taxonomique le plus précis possible. Toutefois, les analyses de contenus stomacaux présentent un biais lié à la dégradation plus ou moins avancée des proies selon leur état de digestion. L'analyse des contenus stomacaux a donc été réalisée suivant un protocole standardisé (Denamiel et al., in prep), résumé par **l'arbre de décision** ci-dessous (Figure 10). Ce protocole précise les mesures à réaliser selon le niveau de dégradation des proies (catégories 1, 2 ou 3, sur la gauche de l'arbre). Par exemple, il n'est pas pertinent de mesurer une proie fortement dégradée. Seules les proies intactes sont considérées comme celles venant d'être consommées.



**Figure 10 :** Arbre de décision pour les analyses de contenus stomacaux. Les items (proies) sont classés en 3 catégories selon leur état de dégradation (cercles rouges sur la droite de l'arbre) qui conditionne la nature des travaux à réaliser (mesure, pesée, dénombrement, photographie).

Pour les proies dégradées, la méthode la plus parcimonieuse a été utilisée afin d'éviter une surestimation des proies. Les pièces dont le nombre par individu est connu (*e.g.* otolithes, yeux, pinces) ont été divisées pour trouver le nombre minimum d'individus pouvant mener à ce nombre. Par exemple, le nombre total d'otolithes d'une espèce trouvé dans un estomac a été divisé par deux puis arrondi à l'entier supérieur. Tous les restes indénombrables (*e.g.* muscles, branchies, soies d'annélides) ont été comptés comme étant issus d'un seul individu.

Le taux de vacuité (%v) a été utilisé comme estimateur de l'intensité d'alimentation et a été calculé comme le nombre d'estomacs vides divisé par le nombre total d'estomacs.

Selon les catégories, et donc, l'état de dégradation des proies, plusieurs indices pourront être calculés. Premièrement, la fréquence d'occurrence  $(O_i)$  a été calculée comme le nombre d'estomacs contenant un type de proie et divisé par le nombre d'estomac non vides.

$$O_i = \frac{J_i}{P},$$

où  $J_i$  est le nombre d'estomacs contenant la proie *i*, et *P*, le nombre d'estomacs non vides.

Cet estimateur n'est basé que sur la présence/absence, donc ne tient pas compte de la quantité de proies présentes dans chaque estomac (Baker et al., 2014). Le pourcentage d'abondance (%N) représente le nombre de proies ( $N_i$ ) relativement au nombre total de proies (Hyslop, 1980; Zacharia, 2017).

$$\%N = \frac{N_i}{\sum N_i}$$

L'occurrence ainsi que l'abondance étant les deux seuls estimateurs communs aux 3 catégories de l'arbre de décision (intact, partiellement dégradé, fortement dégradé), ces métriques ont été utilisées pour nos analyses. L'indice d'occurrence est également reconnu comme l'indice le plus robuste à la dégradation (Baker et al., 2014), ce qui le rend plus pertinent ici, dans le cas de poissons collectés suivant des méthodologies différentes.

# 2. Site d'étude

### 2.a. Caractéristiques biotiques et abiotiques

La Manche orientale et la baie sud de la mer du Nord sont des mers épicontinentales séparées par le détroit du Pas de Calais. La Manche orientale est située entre le sud du Royaume Uni et le nord de la France, avec des latitudes comprises entre 49.3°N et 51°N, des longitudes comprises entre 2°W et 2°E (Figure 11) et une surface totale d'environ 35 000 km<sup>2</sup> (Carpentier et al., 2009). De nombreuses espèces y effectuent l'ensemble de leur cycle de vie. C'est le cas par exemple de la plie et de la sole (ICES, 2017). La Manche est une voie de migration pour de nombreuses espèces de poissons (chinchard, maquereau), oiseaux et mammifères marins transitant entre l'océan Atlantique et la mer du Nord (Carpentier et al., 2009).

La mer du Nord est une mer semi-fermée de l'océan Atlantique, située sur le plateau continental nord-ouest ayant une surface de 750 000 km<sup>2</sup>. La baie sud de la mer du Nord est caractérisée par d'importants apports des rivières et est relié à la MO par le détroit du Pas-de-Calais (Quante et al., 2016). Seule la partie sud de la mer du Nord sera étudiée (jusqu'aux latitudes 52.5°N).



Figure 11 : Localisation de la zone d'étude

La Manche orientale et la baie sud de la mer du Nord sont des **mers peu profondes**. La baie sud de la mer du Nord a une profondeur maximale d'environ 50m alors que dans la Manche orientale, la profondeur maximale est de 100m (Morris et al., 2018). Ce sont des mers mégatidales, avec de fortes intensités des courants de marée. L'hydrodynamisme structure la couverture sédimentaire (Larsonneur et al., 1982) (Figure 12). Les forts courants de marées associés à une tension de cisaillement importante conduisent à des fonds gravelocaillouteux, au milieu de la Manche orientale et dans la baie sud de la mer du Nord, alors que des sédiments plus fins sont retrouvés dans les zones où la tension de cisaillement est plus faible, près des côtes et estuaires (Vaz et al., 2007). Les assemblages de poissons sont structurés spatialement en réponse à l'environnement, l'hydrologie et le type de sédiment (Vaz et al., 2007).



**Figure 12** : Type de sédiment en Manche orientale et baie sud de la mer du Nord. Modifiée à partir du document suivant (ICES, 2018). Les substrats sont issus du réseau de données et d'observation marin Européen (EMODnet, The European Marine Observation and Data Network ; <u>www.emodnet-seabedhabitats.eu</u>).

De par la faible profondeur de ces régions (Manche orientale - baie sud de la mer du Nord), le compartiment benthique est essentiel au fonctionnement de ces régions. Les invertébrés benthiques sont en effet une source de nourriture importante pour de nombreuses espèces démersales, mais également pélagiques. Récemment, un important **couplage bentho-pélagique** a ainsi été mis en évidence en Manche orientale (Cresson et al., 2020; Giraldo et al., 2017; Kopp et al., 2015). Le couplage bentho-pélagique est défini comme le transfert d'énergie et de matière entre les compartiments benthiques et pélagiques. Le couplage est un processus bidirectionnel : d'une part, de la matière pélagique peut atteindre le fond (couplage pélago-benthique) alors que d'autre part, de la matière benthique peut être consommée par des espèces pélagiques (couplage bentho-pélagique, (Gaudron et al., 2016)). Ces couplages sont particulièrement importants dans les écosystèmes peu profonds tels que les écosystèmes de

Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord, en raison de la proximité entre les habitats benthiques et pélagiques, et l'absence de barrières physiques telles que la thermocline (Cresson et al., 2020; Giraldo et al., 2017; Kopp et al., 2015). L'évaluation de ces couplages permet de comprendre la dynamique des flux et comment ils affectent la structure des réseaux trophiques (Post et al., 2000).

Les écosystèmes de Manche orientale et la baie sud de la mer du Nord sont marqués par les fortes **variations saisonnières** de certains facteurs biotiques et abiotiques. L'amplitude thermique entre l'hiver et l'été est ainsi supérieure à 10°C, avec une gamme de températures annuelles variant entre 4 et 19°C (Morris et al., 2018). La production primaire est également sujette à de fortes variations saisonnières, avec des blooms phytoplanctoniques très marqués au printemps. Ces variations peuvent avoir une influence sur les communautés benthiques et pélagiques, et plus largement le fonctionnement de l'écosystème (Coulter et al., 2019; Gibert, 2019; González-Bergonzoni et al., 2012).

#### **2.b.** Activités anthropiques

La Manche orientale (Division 7.d du CIEM, Conseil International pour l'exploitation de la mer) et la baie sud de la mer du Nord (Division 4.c) concentrent de nombreuses activités humaines (*e.g.*, pêcheries, exploitations de sables et de granulats marins, fermes d'éoliennes, trafic maritime, tourisme) (Tappin and Millward, 2015; Thurstan et al., 2010), et font partie des régions les plus anthropisées au monde (Halpern et al., 2008). Les écosystèmes de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord sont une zone de pêche importante pour de nombreux pays de l'Union Européenne (France, Royaume-Uni, Belgique, Pays-Bas, Allemagne). Tous les habitats et niveaux trophiques sont ciblés, des plus bas niveaux trophiques, comme la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*), jusqu'aux poissons de niveau trophique élevé tels que le bar commun (*Dicentrarchus labrax*), la morue commune (*Gadus morhua*) ou le merlan (*Merlangius merlangus*). Les espèces de niveaux trophiques intermédiaires sont également très ciblées par la pêche, *e.g.*, la sole (*Solea solea*) ou la plie

commune (*Pleuronectes platessa*) pour les espèces benthiques, ainsi que le hareng (*Clupea harengus*) ou le maquereau (*Scomber scombrus*) pour les espèces pélagiques.

### 2.c. Un zoom sur quelques espèces cibles

Durant cette thèse, une attention particulière a été accordée à 5 espèces de poissons. Ces espèces ont principalement été choisies en raison de leur importance écologique et/ou économique. Il s'agit de deux espèces benthiques : **la sole** (*Solea solea*) et **la plie** (*Pleuronectes platessa*), deux espèces pélagiques, **le chinchard** (*Trachurus trachurus*) et **le maquereau** (*Scomber scombrus*) ainsi qu'une espèce démersale de haut niveau trophique, **le merlan** (*Merlangius merlangus*).

Une rapide description de ces espèces sera présentée ci-dessous. Les informations trophiques sont issues d'une précédente étude sur l'écologie trophique de ces espèces en Manche (Giraldo et al., 2017). Toutefois dans cette étude, les informations sont principalement rapportées pour des adultes lors de la saison automnale. Les informations concernant la période de reproduction ainsi que leur environnement sont issues d'un atlas des habitats et des ressources marines de la Manche orientale (CHARM ; Carpentier et al., 2009). Enfin, les informations relatives aux caractères démographiques (taille à maturité) sont issues de Travers-Trolet et al., (2019).

La sole, *Solea solea*, Common Sole (Linnaeus, 1758)



La sole est une espèce benthique, de la famille des soléidés qui s'alimente sur des espèces vivant à l'intérieur du sédiment (*endobenthos feeder*). Ses proies principales sont des
annélides, mollusques et petits crustacés. Son niveau trophique varie entre 2.90 et 5.30 (Travers-Trolet et al., 2019; Figure 13). Cette espèce est principalement présente sur des fonds sableux ou vaseux, où elle s'enfouit la journée et devient active la nuit. En Manche, la ponte a lieu de février à juin, avec un pic en avril-mai. La maturité sexuelle est atteinte vers 29 cm.

La plie, *Pleuronectes platessa*, Plaice (Linnaeus, 1758)



La plie une espèce benthique, de la famille des pleuronectidés, ayant un comportement trophique comparable à la sole. Egalement qualifiée d'*endobenthos feeder*, ses proies principales sont des mollusques et polychètes. Son niveau trophique varie entre 2.80 et 4.90 (Travers-Trolet et al., 2019 ; Figure 13). Cette espèce est principalement présente sur des fonds sableux, graveleux ou vaseux. En Manche, la ponte a lieu de décembre à mars, avec un pic en janvier-février. La maturité sexuelle est atteinte vers 27 cm.

Le maquereau, *Scomber scombrus*, Atlantic mackerel (Linnaeus, 1758)



Le maquereau est une espèce pélagique de la famille des scombridés. Qualifiée de piscivore, cette espèce s'alimente principalement de zooplancton et de petits poissons. Son niveau trophique varie entre 2.50 et 5.10 (Travers-Trolet et al., 2019 ; Figure 13). C'est une espèce grégaire, migratrice, principalement abondante en Manche lors du quatrième trimestre. En Manche, et en mer du Nord, la reproduction a lieu en juin-juillet. La maturité sexuelle est atteinte vers 29 cm.

Le chinchard, *Trachurus trachurus*, horse mackerel (Linnaeus, 1758)



Le chinchard est une espèce pélagique de la famille des carangidés ayant un comportement trophique comparable au maquereau. Egalement qualifiée de piscivore cette espèce s'alimente principalement de poissons, crustacés et céphalopodes. Son niveau trophique varie entre 3 et 4.80 (Travers-Trolet et al., 2019 ; Figure 13). Comme le maquereau, c'est une espèce grégaire, migratrice, principalement abondante en Manche lors du quatrième trimestre. La ponte a lieu de mars à août, avec un maximum en juin-juillet. La maturité sexuelle est atteinte vers 22 cm.

Le merlan, *Merlangius merlangus*, whiting (Linnaeus, 1758)



Le merlan est une espèce démersale de la famille des gadidés qualifiée de piscivore. Ses proies principales sont les crustacés benthiques, mollusques, poissons, polychètes et céphalopodes. Son niveau trophique varie entre 3.20 et 5.90 (Travers-Trolet et al., 2019 ; Figure 13). Cette espèce est majoritairement abondante en Manche lors du premier trimestre. Le merlan est l'une des espèces ayant la plus longue période de reproduction. La ponte débute en janvier-février, s'intensifie en mars-avril, et peut se poursuivre jusqu'en juin. La maturité sexuelle est atteinte vers 20 cm.



**Figure 13 :** Comparaison des niveaux trophiques calculés à partir de signatures isotopiques disponibles dans la littérature (en couleur) ou estimées par modélisation (spectre trophique, en gris) pour les 5 espèces considérées dans ce travail pour les années 2017-2018 (Whiting : merlan ; Sole : sole ; Plaice : plie ; Horse mackerel : chinchard ; Mackerel : maquereau). Le spectre trophique représente une modélisation de la distribution de la biomasse de chaque espèce en Manche, réalisée avec le modèle OSMOSE appliqué à la Manche Est (Travers-Trolet et al., 2019). Les points représentent la médiane du niveau trophique calculé à partir de valeurs d'isotopes stables, les barres pointillées la gamme de valeurs minimale et maximales, les traits pleins le 1<sup>er</sup> le 3<sup>ème</sup> quartile (de gauche à droite, en vert Cresson et al., (2017), en orange: Jennings and van der Molen, (2015), en noir: Mialet et al., (2017), en rouge : Cresson et al., (2018), en bleu Kopp et al., (2015). Modifié d'après Travers-Trolet et al., (2019).

# 3. Echantillonnage

## 3.a. Campagnes à la mer

Les données utilisées proviennent de deux campagnes scientifiques, conduites annuellement par l'IFREMER en Manche et en mer du Nord (IBTS, International Bottom Trawl Survey ; CGFS, Channel Groundfish Survey), et d'une campagne menée à bord d'un bateau professionnel spécifiquement dans le cadre de cette thèse.

La **campagne IBTS** est une campagne internationale coordonnée avec les pays riverains de la mer du Nord. La France, qui y participe depuis 1976 à bord du N/O Thalassa, opère plus particulièrement dans la baie sud de la mer du Nord durant la période hivernale. Depuis 2006, le N/O Thalassa échantillonne également une partie de la Manche orientale. L'objectif principal de cette campagne est de fournir des informations permettant de calculer des indices d'abondance structurés en taille et/ou en âge pour les principales espèces de poissons commerciaux de la région (Auber, 1992). Afin d'accompagner la mise en place de l'approche écosystémique en halieutique, les objectifs de la campagne IBTS se sont progressivement diversifiés depuis le début des années 2000, de manière à échantillonner les principales composantes de l'écosystème de mer du Nord, dont les organismes marins sans intérêt commercial direct.

La **campagne CGFS** est une campagne française conduite annuellement par l'Ifremer dans la Manche depuis 1988 en automne. Entre 1988 et 2014, la campagne était réalisée en Manche orientale à bord du N/O Gwen Drez, mais depuis 2015, celle-ci est réalisée sur le N/O Thalassa, et couvre l'ensemble de la Manche (orientale et occidentale). De la même manière que la campagne IBTS, la campagne CGFS collecte des données scientifiques nécessaires à l'évaluation des stocks halieutiques (Coppin et al., 1988) et plus largement de l'écosystème de la Manche (ICES, 2017).

Conformément aux protocoles standard des campagnes halieutiques (ICES, 2004), les poissons et bivalves (utilisés comme ligne de base benthique) collectés à bord des campagnes scientifiques ont été échantillonnés à l'aide d'un chalut de fond 36/47 Grande Ouverture Verticale (GOV) trainé pendant 30 minutes en plein jour à une vitesse constante de 4 nœuds. Le plan d'échantillonnage est stratifié spatialement en subdivisant la zone en rectangles de 1° de longitude  $\times 0.5^{\circ}$  de latitude. Immédiatement après le chalutage, tous les poissons et invertébrés ont été triés, identifiés, pesés et un sous-échantillon a été mesuré.

Des consommateurs primaires ont été utilisés comme **ligne de base**. Le bivalve *Aequipecten opercularis* et des copépodes de l'ordre des calanoides, essentiellement herbivores (Schnack, 1979), ont donc respectivement été choisis comme ligne de base benthique et pélagique. Les bivalves ont été échantillonnés avec les poissons avec le chalut de fond GOV, tandis que le zooplancton a été capturé avec un filet WP2 (maillage de 200  $\mu$ m). Le zooplancton a été tamisé sur trois fractions (1000  $\mu$ m, 500  $\mu$ m et 200  $\mu$ m) et congelé pour analyse isotopique. Seuls les calanoides de taille supérieure à 500  $\mu$ m ont été conservés pour analyse isotopique.

Les **prélèvements réalisés par les professionnels** ont principalement été réalisés sur la période printemps-été de l'année 2018 au travers d'une collaboration entre l'Ifremer et les pêcheurs professionnels (représentés par le CRPMEM Hauts de France et les Organisations Professionnelles FROM Nord et Coopérative Maritime Etaploise). De plus, l'échantillonnage réalisé à bord des campagnes scientifiques en hiver a été complété par des poissons collectés dans le cadre de la DC-MAP (contrat Européen pour la collecte des données halieutiques).

Il n'a pas été possible d'obtenir au printemps et en été un échantillonnage comparable à ce qui a pu être fait sur une campagne scientifique. Le travail des pêcheurs professionnels est lié à un impératif économique, qui contraint la zone de travail et les espèces ciblées. A 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, les professionnels ciblant essentiellement des poissons commerciaux de taille réglementaire, ne pouvaient échantillonner adéquatement les individus juvéniles et/ou sans intérêt commercial (*e.g.*, invertébrés benthiques). De plus, les équipements disponibles à bord des navires professionnels ne permettaient pas de conserver les échantillons dans les mêmes que conditions que sur les navires scientifiques. Les individus collectés ont donc été capturés lors de la dernière opération de pêche, afin d'obtenir les poissons les plus frais possibles (pour éviter une trop grande dégradation liée à la digestion) puis conservés dans la glace. De retour à terre, les échantillons ont été stockés le plus rapidement possible à - 80°C puis disséqués ultérieurement au laboratoire. Cette stratégie d'échantillonnage, opportuniste, diffère de celle réalisée à bord des campagnes scientifiques qui suit un échantillonnage aléatoire.

## 3.b. Collecte des données sur les régimes alimentaires

Les études réalisées dans le cadre de cette thèse s'appuient sur les données de régimes alimentaires collectées lors des campagnes à la mer (Section 3a) effectuées entre 2009 et 2018.

L'échantillonnage réalisé en 2009, 2014, 2015 et 2016 visait à étudier les assemblages de poissons. En automne 2009, 2014 et 2015, les individus ont été collectés lors de la campagne CGFS. Enfin, en hiver 2015 et 2016, les individus ont été collectés lors de la campagne IBTS. A chaque station, lorsque c'était possible, un minimum de 5 individus par espèce a été collecté dans la classe modale et congelé à bord.

L'échantillonnage réalisé lors des années 2017 à 2018 visait à étudier spécifiquement les régimes alimentaires de cinq espèces de poissons (décrites dans la Section 2.c). Par conséquent, la stratégie d'échantillonnage utilisée lors des campagnes des années précédentes a été adaptée de manière à collecter un plus grand nombre d'individus pour chacune des cinq espèces ciblées. Afin de couvrir toutes les classes de taille et de capturer la variabilité intraindividuelle, lorsque c'était possible, 10 individus par centimètre ont été collectés (Figure 14). En septembre-octobre 2017, les individus ont été collectés lors de la campagne CGFS. Lors du premier trimestre de l'année 2018 (janvier-février), les individus ont été collectés lors de la campagne IBTS. Les individus collectés lors du deuxième et troisième trimestre de l'année 2018 proviennent d'une collaboration réalisée entre l'Ifremer et les pêcheurs professionnels.

L'échantillonnage total comprend 5412 analyses isotopiques. 4726 analyses isotopiques ont été réalisées sur 35 espèces de poissons (Tableau 5) et 686 analyses isotopiques ont été réalisées sur 14 espèces d'invertébrés benthiques (Tableau 6).



**Figure 14 :** Distribution en taille pour chaque espèce à chaque saison (rouge : automne ; bleu : hiver ; vert : printemps ; orange : été). Pour les pélagiques au printemps et en été, tous les individus ne sont pas présentés puisque de nombreux individus avaient la queue endommagée.

Tableau 5 :	Nombre d'analyses is	sotopiques réalisées p	our chaque tissu et	pour chacune de	es périodes étue	diées pour les pois	ssons. M : Muscle, F	:
Foie, C : Cœ	ur, T :Total.							

	Automne 2009 (CGFS)	Automne 2014 (CGFS)	Hiver 2015 (IBTS)	Automne 2015 (CGFS)	<b>Hiver</b> <b>2016</b> (IBTS)	Automne 2017 (CGFS)	<b>Hiver</b> <b>2018</b> (IBTS)	Printemps 2018 (professionnels)	Eté 2018 (professionnels)	Total
Ammodytes tobianus (Linnaeus, 1758)					M : 5					5
Buglossidium luteum (Risso, 1810)	M : 6			M : 5						11
Callionymus lyra (Linnaeus, 1758)	M : 11			M : 5	M : 5					21
Chelidonichthys cuculus (Linnaeus, 1758)	M : 12	M : 24		5						41
Chelidonichthys lucerna (Linnaeus, 1758)	M : 6				M : 5					11

Clupea harengus							
(Linnaeus, 1758)	M : 5	M:11	M : 5	M : 5			26
Dicentrarchus labrax (Linnaeus, 1758)	M : 24		M : 5				29
<i>Echiichthys vipera</i> (Cuvier, 1829)			M : 5				5
Engraulis encrasicolus (Linnaeus, 1758)		M : 12		M : 5			17
<i>Eutrigla</i> <i>gurnardus</i> (Linnaeus, 1758)	M : 8	M : 19	M : 6	M : 6			39
<i>Gadus morhua</i> (Linnaeus, 1758)	M : 28	M : 20	M : 5				53
Galeorhinus galeus (Linnaeus, 1758)			M : 5				5

Hyperoplus lanceolatus (Le Sauvage, 1824)					M : 7				7
Limanda limanda (Linnaeus, 1758)	M : 15		M : 13	M : 5	M : 5				38
<i>Merlangius</i> <i>merlangus</i> (Linnaeus, 1758)	M : 34	M : 26	M : 44	M : 5	M : 5	M : 125 F : 95 C : 124 <b>T : 344</b>	M : 105 F : 91 C : 104 <b>T : 300</b>		758
<i>Micromesistius</i> <i>poutassou</i> (Risso, 1827)	M : 12								12
<i>Microstomus kitt</i> (Walbaum, 1758)	M : 15			M : 5	M : 6				26
Microchirus variegatus (Donovan, 1808)		M : 10							10
Mullus surmuletus	M : 54		M : 10	M : 5	M : 5				74

(Linnaeus, 1758)										
Mustelus asterias (Linnaeus, 1758)	<b>M</b> : 14			M : 5	M : 5					24
Platichthys flesus (Linnaeus, 1758)				M : 5	M : 5					10
Pleuronectes platessa (Linnaeus, 1758)	M : 24	M : 18	M : 42	M : 5	M : 5	M : 71 F : 65 C : 73 <b>T : 209</b>	M:80 F:63 C:80 <b>T:223</b>			526
<b>Raja clavata</b> (Linnaeus, 1758)	M : 19				<b>M</b> : 10					29
Sardina pilchardus (Linnaeus, 1758)	M : 6				M : 5					11
Scomber scombrus (Linnaeus, 1758)	M : 13	M : 74	M : 24	M : 5	M : 5	M : 89 F : 89 C : 89 <b>T : 267</b>	M : 90 F : 90 C : 90 <b>T : 270</b>	M : 91 F : 91 C : 91 <b>T : 273</b>	M : 64 F : 64 C : 64 <b>T : 192</b>	1123
Scyliorhinus canicula	M : 36	M : 6	M : 18	M : 5	M : 5					70

(Linnaeus, 1758)										
Scyliorhinus stellaris (Linnaeus, 1758)	M : 10			M : 10						20
Solea solea (Linnaeus, 1758)	M : 35			M : 5		M : 92 F : 29 C : 94 <b>T : 215</b>	M : 58 F : 47 C : 57 <b>T : 162</b>	M : 44 F : 44 C : 44 <b>T : 132</b>	M : 41 F : 41 C : 41 Total : 123	672
Spondyliosoma cantharus (Linnaeus, 1758)	M : 10	M : 59		M : 5						74
Sprattus sprattus (Linnaeus, 1758)	M : 9	M : 10		M : 5	M : 5					29
Trachurus trachurus (Linnaeus, 1758)	M : 49	M : 65	M : 7	<b>M</b> : 10	M : 20	M : 89 F : 69 C : 89 <b>T : 247</b>	M : 50 F : 37 C : 50 <b>T : 137</b>	M : 72 F : 68 C : 73 <b>T : 213</b>		748
Trigloporus lastoviza (Bonnaterre, 1788)	M : 10			M : 5	M : 6					21

Trisopterus luscus (Linnaeus, 1758)	M : 19	M : 34		M : 5	M : 9					67
<b>Trisopterus</b> <b>minutus</b> (Linnaeus, 1758)	M : 11	M : 34	M : 24	M : 5	M : 5					79
Zeus faber (Linnaeus, 1758)	M : 6	M : 24			M : 5					35
Total	501	384	244	141	149	1282	1092	618	315	4726

	Automne 2009 (CGFS)	Automne 2014 (CGFS)	Hiver 2015 (IBTS)	Automne 2015 (CGFS)	<b>Hiver</b> <b>2016</b> (IBTS)	Automne 2017 (CGFS)	Hiver 2018 (IBTS)	Total
Aequipecten opercularis (Linnaeus, 1758)	19	30	26	175	34	41	21	346
<i>Buccinum undatum</i> (Linnaeus, 1758)						17	5	22
<i>Calanus</i> sp. (Leach 1816)	11	27	10	5	10			63
<i>Calanus</i> <i>helgolandicus</i> (Claus 1863)						7	8	15
Crangon allmanni (Kinahan 1863)						12		12
Crangon crangon (Linnaeus, 1758)						10		10

Tableau 6 : Nombre d'analyses isotopiques réalisées pour chacune des périodes étudiées pour les invertébrés benthiques et pélagiques.

Chapitre 2 : Matériel et méthodes

Liocarcinus					
depurator			22	7	29
(Linnaeus, 1758)					
Liocarcinus holsatus			(	40	AC
(Fabricius, 1798)			0	40	40
Liocarcinus vernalis			5		E
(Risso, 1827)			3		5
Necora puber			20		•
(Linnaeus, 1767)			20		20
Pagurus bernhardus			10		
(Linnaeus, 1758)			12		12
Pagurus prideaux				16	16
(Leach, 1815)				16	16
Processa					
canaliculata			14	38	52
(Leach, 1815)					
Psammechinus			38		38
miliaris					

# Chapitre 2 : Matériel et méthodes

(P.L.S. Müller, 1771)								
Total	30	57	36	180	44	204	135	686

# 4. Analyses au laboratoire

Une fois au laboratoire, les individus ont été décongelés, pesés, puis mesurés (longueur totale). Le diamètre d'ouverture de la gueule a été mesuré grâce à des cônes de différents diamètres.

Sur chaque individu collecté entre 2009 et 2018, un échantillon de muscle et (en 2017-2018 uniquement) des échantillons de foie et de cœur, ont été prélevés puis conservés au congélateur (-40°C) avant d'être lyophilisés en vue d'analyses isotopiques. Ces tissus ont été choisis en raison de leur temps de *turnover* différents. Les échantillons ont ensuite été broyés à l'aide d'un broyeur à bille, afin d'obtenir une poudre fine qui sera utilisée pour l'analyse des rapports isotopiques. Les échantillons trop gras pour être analysés après broyage ont été délipidés. Il s'agissait principalement des foies ou des muscles de certains poissons.

En effet, les lipides étant très pauvre en <sup>13</sup>C, une forte teneur en lipides affectera la signature isotopique du consommateur, rendant difficile les comparaisons inter-espèces (DeNiro and Epstein, 1978). Une étape de délipidation est alors nécessaire. Cette étape vise à ôter les lipides de réserves, et non les lipides de structure. La méthode de la délipidation avec du cyclohexane à froid a été choisie principalement pour cette raison, mais également parce qu'elle atténue les inconvénients d'autres méthodes. Par exemple, l'utilisation de mélanges chloroforme-méthanol a des effets secondaires sur l'azote, via l'extraction d'autres molécules, tels que les acides aminés (Murry et al., 2006; Smith et al., 2020; Sotiropoulos et al., 2004). Le protocole que nous avons suivi est celui utilisé par le LIENSs (Littoral Environnement et Sociétés) de La Rochelle (Chouvelon et al., 2011). Enfin, l'estomac a été pesé, puis son contenu a été prélevé et conservé dans une ou plusieurs boite de pétri (en fonction de son volume) à -20°C puis analysé ultérieurement.

## Protocole de délipidation des échantillons trop riches en lipides

- 1- Placer environ 80 à 100 mg d'échantillons broyés dans des tubes en verre de 10 ml à bouchon à vis avec joint en Teflon®
- 2- Ajouter 4 ml de cyclohexane dans chacun des tubes à l'aide d'un distributeur automatique, boucher soigneusement, agiter chaque tube environ 30 secondes à l'aide d'un vortex et placer les tubes 1 minute dans un bain à ultrasons
- 3- Placer les tubes sur un agitateur rotatif pendant 1 heure
- 4- Centrifuger à 2500 t/min (1200 g) pendant 10 minutes à 10°C.
- 5- Récupérer le surnageant à l'aide d'une pipette pasteur et le déposer dans le bécher « déchets ». Penser à bien rincer la pipette au cyclohexane entre chaque tube
- 6- Si le surnageant est coloré, refaire l'extraction à partir de l'étape 2 (pour les échantillons très gras, tels que les foies de poissons, répéter l'opération au moins deux à 3 fois)
- 7- Sécher les culots en plaçant les tubes dans un bain sec réglé sur maximum 45°C. (compter environ 2h de séchage)

Dans le cas où l'on ne dispose pas de bain sec, laisser sécher les tubes en les laissant ouverts sous la hotte durant toute la nuit (plus si nécessaire). Les échantillons doivent être totalement secs, une poudre doit être obtenue.

- 8- Récupérer les échantillons dans les eppendorfs
- 9- Laver et sécher le matériel

# Chapitre 3 : Variation temporelle du couplage benthopélagique : Etude des assemblages de poissons

# Plasticity of trophic interactions in fish assemblages results in temporal variability of benthic-pelagic couplings<sup>3</sup>

## Highlights

- Most species display trophic plasticity over time
- Resources were used optimally through complementarity
- When considering biomass, dominant species were generalist
- Couplings between benthic and pelagic habitats are a permanent feature of the EEC

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Submitted as <u>**Timmerman C-A**</u>, 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. Marine Environmental Research.

# Abstract

This study addresses the temporal variability of couplings between pelagic and benthic habitats for fish assemblages at five periods in a shallow epicontinental sea, the Eastern English Channel (EEC), through the determination of the predominant organic matter sources fueling fish assemblages. Organic matter fluxes were assessed using stable isotopes analysis and associated isotopic functional metrics. Couplings between benthic and pelagic realms appeared as permanent features in the EEC, potentially favored by its shallowness and driven by the combination of two processes. First, trophic interaction revealed trophic plasticity and resource partitioning. Second, changes in the composition of fish assemblage did not impact benthic-pelagic couplings as most dominant species were generalist within a period, allowing a complete use of all available resources. The use of unweighted and biomass-weighted indices was complementary and permitted a better understanding of trophic interactions and energy fluxes.

Key-words: Food webs, Stable isotopes, Biomass, Isotopic functional indices, Flux

# Introduction

Identifying and quantifying trophic interactions between organisms is crucial to understand the structure and functioning of food webs (Ings et al., 2009; McCann, 2000). Ecosystems with numerous trophic links are considered more stable and resilient to perturbations (McCann, 2000; Rooney et al., 2006; Rooney and McCann, 2012) and trophic interactions were also proposed as mediators between biodiversity and ecosystem functioning (Hooper et al., 2005; Lynam et al., 2017; Rooney and McCann, 2012; Thompson et al., 2012). Particularly, apprehending spatio-temporal variability of interactions in trophic networks and how this variability is impacted by environmental gradients and anthropogenic pressures are considered promising avenues for improving our understanding of the link between biodiversity and ecosystem functioning, but has been overlooked so far (Ings et al., 2009; McMeans et al., 2015; Pellissier et al., 2018). Finally, the assessment of trophic interactions and their spatio-temporal dynamics is also essential to sustainably manage marine ecosystems (Seibold et al., 2018), notably for the implementation of the Ecosystem Approach to Fisheries Management (Cresson et al., 2020; Garcia et al., 2003) or for aiming at good environmental status such as recommended in the Marine Strategy Framework Directive in Europe.

Couplings between habitats, defined here as a transfer of energy and matter between them, has been traditionally studied in many ecosystems, within or between aquatic and terrestrial ecosystems (Darnaude et al., 2004). In particular, couplings can be mediated by foraging when occurring across different habitats (Baustian et al., 2014; McMeans et al., 2015; Quevedo et al., 2009). Existence, strength and variability of coupling fluxes drive food web structure (Post et al., 2000), and functioning and resilience to perturbations (Blanchard et al., 2011; Woodland and Secor, 2013). In marine ecosystems, a major coupling occurs between pelagic and benthic realms, through a bidirectional process: on the one hand, sinking or vertically migrating pelagic matter reaches the sea floor (pelagic-benthic coupling, (Griffiths et al., 2017), while on the other hand, benthic organic matter can be feed upon by pelagic species (benthic-pelagic coupling, (Gaudron et al., 2016). Most investigations have focused on pelagic to benthic organic matter fluxes, as plankton sedimentation is considered to be the main source of organic matter for most benthic ecosystems worldwide (Grebmeier and Barry, 1991; Polunin et al., 2001; Stasko et al., 2018; Tecchio et al., 2013). On the contrary, few studies have investigated how benthic organic matter can be integrated in pelagic food webs. Numerous chemical, biological and physical factors can affect couplings between benthic and pelagic habitats (Baustian et al., 2014; Griffiths et al., 2017). These factors are for example, primary production intensity (Docmac et al., 2017; McMeans et al., 2015; Stasko et al., 2018; Udy et al., 2019; Ying et al., 2020), filtering activity of suspension feeders (Cresson et al., 2016; Gili and Coma, 1998), fish feeding activity (Snickars et al., 2015) or depth (Cresson et al., 2016; Giraldo et al., 2017; Kopp et al., 2015). Despite the potential magnitude of spatial and/or temporal variations of these factors, and of their effects on organic matter fluxes, most studies performed one-off analyses of benthic-pelagic coupling, *i.e.* in one environment or at one season (but see Cresson et al., 2020; Hayden et al., 2019; McMeans et al., 2015; Silberberger et al., 2018). In shallow waters, physical proximity between pelagic and benthic habitats and the absence of physical barriers such as thermocline may allow for a strong coupling between these habitats (Duffill Telsnig et al., 2018; Kopp et al., 2015; Woodland and Secor, 2013), which makes shallow ecosystems good case studies to explore benthic-pelagic coupling, its dynamics and its link with ecosystem functioning.

On one side, stable isotope analysis is an insightful tool in trophic ecology (Fry, 2006; Layman et al., 2012), suited to quantify contributions of organic matter sources within an ecosystem and to determine factors shaping community assemblages. In this vein, community-wide metrics based on stable isotopes were developed by Layman et al., (2007a) and by Jackson et al., (2011) and have been widely used to study the isotopic structure of fish assemblages (*e.g.*, Abrantes et al., 2014; Cresson et al., 2016; Hill et al., 2015; Jabot et al., 2017). On the other side, measuring functional diversity allows for a better understanding of ecosystem functioning and trophic fluxes within biological communities (Cresson et al., 2019). According to Villéger et al., (2008), the functional diversity of a community is the layout of its organisms and of their relative importance (abundance or biomass) in the multidimensional functional space. Functional diversity can be split into three components, functional richness (space occupied by species in the functional space), functional divergence (variance or degree of clustering of species distribution in the occupied space) and functional evenness (regularity of species distribution in the occupied space). Recently, metrics developed by functional ecologists and metrics developed by isotopic ecologists have been merged with stable isotopes being used as traits (Cucherousset and Villéger, 2015; Rigolet et al., 2015), in order to describe different facets of isotopic diversity for a community. One of the advantages of these new metrics is to deal with the heterogeneous distribution of biomass among species of an assemblage. Accordingly, species with the highest biomass should have the largest contribution to diversity metrics to reflect their expected highest impact on ecosystem functioning (Rigolet et al., 2015). Accounting for species biomass underlines the strength of trophic interactions, energy distributions and fluxes (Rigolet et al., 2015) while the non-consideration of species biomass leads to assume implicitly equitability between species (Cucherousset and Villéger, 2015). Still, isotopic metrics have drawbacks (Hoeinghaus and Zeug, 2008) and do not necessarily grasp subtle details of food web structure (Jabot et al., 2017). Then, moving from the isotopic niche ( $\delta$ -space) to the trophic niche (p-space) through mixing models remains a good option in parallel of isotopic metrics to encompass changes in isotopic baselines (Newsome et al., 2007).

According to previous studies conducted in a shallow epicontinental temperate sea, Eastern English Channel (EEC), couplings intensity vary with depth and predator's habitat preferences (Giraldo et al., 2017; Kopp et al., 2015). The present work aims to build upon these initial results to study how benthic-pelagic couplings vary over time, through the determination of the predominant organic matter source fueling fish assemblages in the EEC and how these variations depend on (1) changes in the trophic ecology of species over time and (2) changes in the species' composition of the fish assemblage. For this purpose, inferences from isotopic mixing models and functional indices were used at five periods: autumn 2009, 2014, and 2015 and winter 2015 and 2016 to study the topology of energy fluxes (Cucherousset and Villéger, 2015; Rigolet et al., 2015). We used weighted and unweighted biomass isotopic metrics as a complementary approach to explore trophic interactions and energy fluxes (respectively) within the fish assemblage.

# Materials and methods

## Study area and sampling

Fish assemblages were sampled during five bottom trawl surveys conducted in the EEC (49.3°N to 51.2°N, 2°W to 2°E, Figure 15, Table 7). Additionally to providing information on species composition and opportunities to collect fish individuals for further analysis, these surveys also sample or observe most components of the ecosystem, from the abiotic environment to top-predators (Travers-Trolet and Verin, 2014). The CGFS (Channel Ground Fish Survey) occurred on board of R/V Gwen Drez in autumn 2009 (Le Roy, 2009) and on board of the R/V Thalassa in autumn 2015 (Travers-Trolet, 2015). The CAMANOC ("CAMpagne ecosystémique en MANche OCcidentale"- Oct. 2014) and the IBTS surveys (International Bottom Trawl Survey; Jan-Feb 2015 and 2016) were operated on board of the R/V Thalassa (Travers-Trolet and Vérin, 2014; Vérin and Lazard, 2015; Vérin, 2016). A joint dataset was generated between the surveys, on the basis of common spatial boundaries i.e. filtering out data not located in the EEC to avoid any confusion between temporal and spatial variability of the different surveys. The data used for the autumn 2009 and winter 2015 periods were reanalyzed from previous published dataset (Cresson et al., 2020; Giraldo et al., 2017; Kopp et al., 2015). The complete dataset was published at the following address: https://doi.org/10.17882/76378.



**Figure 15** : Location of sampled stations in the Eastern English Channel (EEC) during the five surveys: CGFS 2009 (green squares), CAMANOC 2014 (orange squares), IBTS 2015 (purple circles), CGFS 2015 (blue squares) and IBTS 2016 (pink circles). Autumn and winter periods were represented by squares and circles respectively.

Following the standard IBTS protocols (ICES, 2004), fish sampling was performed using a Grande Ouverture Verticale (GOV) bottom trawl towed for 30 minutes during daylight at a constant speed of 4 knots. The sampling scheme is spatially stratified by subdividing the EEC into 1° longitude  $\times 0.5^{\circ}$  latitude rectangles. Immediately after trawling, all fish were sorted, identified, weighed, and a subsample was measured. At each station,

#### Chapitre 3 : Variation temporelle du couplage bentho-pélagique

when possible, a minimum of five individuals per species were collected in the modal sizeclass and frozen onboard. The whole dataset comprises 35 fish species and 1419 individuals (Table 8). Sample size was then reduced to five individuals for each species by bootstrapping, to limit the influence of some overrepresented species (see afterwards). More than 35 species were encountered during the surveys, but not collected for further trophic analysis, therefore we would refer only to these 35 species hereafter when using "fish assemblage". **Table 7** : Details of sampling. For each survey: number (n) and depth (mean  $\pm$  sd, min – max) of sampling stations used for laboratory analysis. Benthic and pelagic baseline corresponds to isotopic values of benthic (*A. opercularis*) and pelagic (copepods) sources used in the mixing model for the five studied periods. Values for baselines were collected concomitantly with fish, with the exception of *A. opercularis* in autumn 2014 (S. Dubois, Ifremer/DYNECO, unpubl. data). Biomass representativeness corresponds to the sum of the biomass of the species sampled for stable isotopes analyses and divided by the total biomass of the fish community

Survey	Period	n	Depth (m)		Benthic baseline (‰)		Pelagic ba	seline (‰)	Biomass representativeness
		station	mean ± sd	min - max	Carbon	Nitrogen	Carbon	Nitrogen	(%)
CGFS 2009	Autumn 2009	48	37 ± 13	20 - 79	$-17.39 \pm 0.47$	8.74 ±	$-21.07 \pm 0.89$	$10.28 \pm 1.70$	98
CAMANOC	Autumn 2014	14	46 ± 19	20 - 78	-17.58 ± 0.24	6.93 ± 0.30	-20.95 ± 1.55	$7.32 \pm 0.94$	86
IBTS 2015	Winter 2015	12	$43 \pm 7$	30 - 54	-17.68 ± 0.58	7.30 ± 0.45	-19.77 ± 0.46	$6.42 \pm 0.89$	95
CGFS 2015	Autumn 2015	15	$28 \pm 9$	23 - 53	-17.65 ± 1.00	7.77 ± 1.00	-20.73 ± 0.83	$7.77 \pm 1.00$	92
<b>IBTS 2016</b>	Winter 2016	12	46 ± 11	29 - 61	-17.58 ± 0.69	7.81 ± 0.68	-19.77 ± 0.46	$6.42 \pm 0.89$	82

**Table 8** : Synthesis of the dataset used for isotopic analysis. n: number of fish for each species collected at each period before bootstrapping.After bootstrapping, all species were set at five consumers by species.

Species	n	Periods	<b>Biomass</b> (kg.km <sup>-2</sup> )	Total length (mm)	δ <sup>13</sup> C (‰) before bootstrap	δ <sup>13</sup> C (‰) after bootstrap	δ <sup>15</sup> N (‰) before bootstrap	δ <sup>15</sup> N (‰) after bootstrap	Benthic contribution scaled	Trophic level
				min - max	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean $\pm$ sd	mean $\pm$ sd	mean $\pm$ sd
Ammodytes tobianus (Linnaeus, 1758) Lesser sand eel	5	Winter 2016	54.41	192 - 198	-17.49 ± 0.16	-17.49 ± 0.16	12.67 ± 0.30	$12.67 \pm 0.30$	$0.49 \pm 0.02$	3.74 ± 0.08
Buglossidium luteum	6	Autumn 2009	0.38	70 - 100	-17.01 ± 0.18	-17.01 ± 0.20	13.81 ± 0.53	$13.79 \pm 0.59$	$0.53 \pm 0.02$	3.36 ± 0.17
Yellow sole	5	Autumn 2015	0.22	80 - 120	-16.50 ± 0.50	-16.50 ± 0.50	14.17 ± 0.45	$14.17 \pm 0.45$	$0.46 \pm 0.09$	3.77 ± 0.16
Callionners have	11	Autumn 2009	17.92	150 - 230	-17.66 ± 0.86	-17.87 ± 0.98	$13.45 \pm 0.31$	$13.45 \pm 0.43$	$0.37 \pm 0.21$	3.18 ± 0.16
(Linnaeus, 1758)	5	Autumn 2015	3.32	130 – 156	-16.64 ± 0.47	-16.64 ± 0.47	13.94 ± 0.48	$13.94 \pm 0.48$	$0.45 \pm 0.09$	3.69 ± 0.15
Common dragonet	5	Winter 2016	1.92	154 – 187	-16.53 ± 0.33	$-16.53 \pm 0.33$	12.24 ± 0.47	$12.24 \pm 0.47$	$0.69 \pm 0.06$	3.36 ± 0.16
	12	Autumn 2009	90.64	200 - 260	-17.23 ± 0.25	-17.10 ± 0.31	14.13 ± 0.61	$14.41 \pm 0.68$	$0.47 \pm 0.05$	$3.52 \pm 0.20$
Chelidonichthys cuculus	24	Autumn 2014	16.26	123 - 364	-16.79 ± 0.63	-16.71 ± 0.88	13.65 ± 0.85	$13.71 \pm 0.75$	$0.70 \pm 0.22$	3.86 ± 0.27
(Linnaeus, 1758) Red gurnard	5	Autumn 2015	22.57	111 – 192	-17.05 ± 0.73	-17.05 ± 0.73	13.39 ± 0.99	$13.39 \pm 0.99$	$0.40 \pm 0.10$	3.49 ± 0.36
	5	Winter 2016	10.81	207 - 301	$-16.54 \pm 0.33$	$-16.54 \pm 0.33$	$13.35 \pm 0.24$	$13.35 \pm 0.24$	$0.63 \pm 0.06$	3.77 ± 0.13
Chelidonichthys lucerna (Linnaeus, 1758)	6	Autumn 2009	14.26	100 - 400	-17.11 ± 0.68	-17.04 ± 0.75	15.43 ± 0.88	$15.32 \pm 0.92$	$0.43 \pm 0.18$	3.76 ± 0.23

Tub gurnard	5	Winter 2016	357.96	195 - 641	-17.39 ±	-17.39 ±	16.04 ±	$16.04 \pm 1.12$	$0.33 \pm 0.15$	4.93 ±
	-				0.90	0.90	1.12			0.36
	5	Autumn	0.56	127 – 290	-18.43 ±	-18.43 ±	$14.00 \pm$	$14.00 \pm 2.67$	$0.21 \pm 0.23$	3.26 ±
	Ũ	2009	0.00	12/ 2>0	0.68	0.68	2.67	11.00 = 2107	0.21 = 0.25	0.69
Clunga harongus	11	Winter 2015	39.20	237 - 268	-18.55 ±	-18.47 ±	$12.44 \pm$	$1237 \pm 0.47$	$0.42 \pm 0.15$	$3.82 \pm$
(Lippoous 1758)	11	Winter 2013	39.20	237 - 200	0.34	0.38	0.46	12.37 ± 0.47		0.20
(Linnacus, 1758)	5	Autumn	17.07	106 221	-16.64 ±	-16.64 ±	13.10 ±	12 10 + 0.99	0.50 + 0.22	3.48 ±
Attailtic herring	3	2015	17.97	190 - 221	0.96	0.96	0.88	$15.10 \pm 0.88$	$0.30 \pm 0.22$	0.22
	~	W/ ( 0016	710.40	152 051	-18.77 ±	-18.77 ±	10.57 ±	10.57 + 0.02	$0.37 \pm 0.10$	3.27 ±
	3	Winter 2016	/12.42	153 - 251	0.73	0.73	0.93	$10.57 \pm 0.93$		0.24
		Autumn			-16 77 +	-16 93 +	15 91 +	$15.52 \pm 1.01$	$0.44 \pm 0.16$	3 82 +
Dicentrarchus labrax	24	2009	74.29	350 - 450	0.84	0.48	1.08			0.22
(Linnaeus, 1758)					15.95	15.95	14.70			4.00.1
European bass	5	Autumn 2015	22.49	253 - 288	$-13.83 \pm 0.54$	$-13.83 \pm 0.54$	$14.70 \pm$	$14.70 \pm 0.49$	$0.57 \pm 0.14$	$4.00 \pm$
		2015			0.54	0.54	0.49			0.08
Echiichthys vipera		Autumn			-17 55 +	17 55 +	13 53 +			3 11 +
(Cuvier, 1829)	5	2015	1.05	77 – 101	$-17.55 \pm$	$-17.33 \pm$	0.35	$13.53 \pm 0.35$	$0.29 \pm 0.06$	$5.44 \pm$
Lesser weever		2013			0.55	0.55	0.55			0.11
	12	Winter 2015		114 - 149	-18 18 +	-18 27 +	1/11+	$13.82 \pm 0.82$	$0.35 \pm 0.12$	<i>1</i> 27 +
Engraulis encrasicolus			4.89		$-10.10 \pm$	-10.27 ±	$14.11 \pm$ 0.75			$4.27 \pm$
(Linnaeus, 1758)					0.39	0.30	0.75			0.21
European anchovy	5	Winter 2016	1.45	94 - 140	$-17.53 \pm$	$-17.53 \pm$	$14.49 \pm$	$14.49 \pm 0.29$	$0.39 \pm 0.12$	$4.40 \pm$
	Ũ	··· Intel 2010	1110	74 140	0.71	0.71	0.29	1	0.09 = 0.12	0.13
	8	Autumn	0.02	232 - 302	-16.76 ±	-16.42 ±	$14.92 \pm$	$14.91 \pm 0.22$	$0.58 \pm 0.06$	$3.72 \pm$
	0	2009	0.92	232 - 302	0.56	0.25	0.52	14.91 ± 0.22	$0.58 \pm 0.00$	0.06
Entriala anno andrea	10	Winter 2015	5.05	172 205	-16.67 ±	-16.70 ±	14.84 ±	$15.21 \pm 1.21$	$0.72 \pm 0.14$	4.52 ±
(Linnova 1759)	19	winter 2013	5.05	175 - 505	0.49	0.59	1.09	$13.21 \pm 1.21$	$0.72 \pm 0.14$	0.36
(Linnaeus, 1738)	6	Autumn	1.22	197 100	-16.49 ±	-16.49 ±	13.48 ±	12 49 + 0 42	0.51 + 0.07	3.60 ±
Grey gurnard	0	2015	1.33	187 – 199	0.23	0.23	0.42	$13.48 \pm 0.42$	$0.51 \pm 0.07$	0.09
	6	W	18.93	131 – 185	-16.66 ±	-16.60 ±	13.85 ±	10 (( + 0.4)	$0.60 \pm 0.07$	3.89 ±
		winter 2016			0.39	0.39	0.63	$13.66 \pm 0.46$		0.15
Gadus morhua	28	Autumn	384.52	570 - 730	-16.71 ±	-16.56 ±	15.28 ±	$15.30 \pm 0.63$	$0.53 \pm 0.09$	3.81 ±

(Linnaeus, 1758)		2009			0.45	0.28	0.74			0.15
Atlantic cod	20	Winter 2015	178.92	420 - 900	-16.77 ± 0.55	$-17.01 \pm 0.80$	15.18 ± 0.97	$14.43 \pm 0.46$	$0.69 \pm 0.24$	4.30 ± 0.14
	5	Autumn 2015	41.73	332 - 444	-15.72 ± 0.36	-15.72 ± 0.36	15.38 ± 0.26	$15.38 \pm 0.26$	$0.55 \pm 0.09$	4.19 ± 0.03
<i>Galeorhinus galeus</i> (Linnaeus, 1758) School shark	5	Autumn 2015	28.12	710 - 960	-16.61 ± 0.14	-16.61 ± 0.14	14.76 ± 0.37	$14.76 \pm 0.37$	$0.41 \pm 0.04$	3.90 ± 0.09
<i>Hyperoplus lanceolatus</i> (Le Sauvage, 1824) Great sand eel	7	Winter 2016	1.39	184 - 228	-17.81 ± 0.33	-17.87 ± 0.19	13.06 ± 0.53	$13.18 \pm 0.58$	$0.40 \pm 0.03$	4.01 ± 0.19
	15	Autumn 2009	59.05	80 - 290	-16.82 ± 0.79	-17.28 ± 1.03	12.98 ± 0.54	$13.13 \pm 0.62$	$0.51 \pm 0.24$	3.16 ± 0.14
Limanda limanda	13	Winter 2015	530.99	195 – 261	$-16.63 \pm 0.42$	$-16.72 \pm 0.50$	14.14 ± 0.97	$14.39 \pm 0.40$	$0.78 \pm 0.17$	4.25 ± 0.16
Common dab	5	Autumn 2015	40.51	154 - 201	-16.05 ± 0.45	-16.05 ± 0.45	13.55 ± 0.34	$13.55 \pm 0.34$	$0.59 \pm 0.09$	3.68 ± 0.12
	5	Winter 2016	93.18	158 - 229	-16.67 ± 0.33	$-16.67 \pm 0.33$	13.61 ± 1.11	$13.61 \pm 1.11$	$0.59 \pm 0.03$	3.89 ± 0.34
	34	Autumn 2009	258.30	150 - 410	-16.92 ± 0.40	-17.14 ± 0.58	16.27 ± 0.48	$16.26 \pm 0.60$	$0.34 \pm 0.09$	4.00 ± 0.21
Madanaina madana an	26	Autumn 2014	237.87	241 - 282	-16.86 ± 0.37	-16.71 ± 0.13	$15.33 \pm 0.72$	$15.38 \pm 0.38$	$0.56 \pm 0.05$	4.29 ± 0.10
(Linnaeus, 1758)	44	Winter 2015	4051.80	257 - 347	-16.78 ± 0.35	-16.72 ± 0.26	16.52 ± 0.58	$16.85 \pm 0.32$	$0.56 \pm 0.10$	5.07 ± 0.13
winning	5	Autumn 2015	595.75	229 - 258	-16.04 ± 0.27	-16.04 ± 0.27	16.41 ± 0.48	$16.41 \pm 0.48$	$0.42 \pm 0.07$	4.40 ± 0.12
	5	Winter 2016	26.52	350 - 364	$-16.83 \pm 0.30$	$-16.83 \pm 0.30$	14.58 ± 0.32	$14.58 \pm 0.32$	$0.51 \pm 0.06$	4.27 ± 0.13

<i>Micromesistius</i> <i>poutassou</i> (Risso, 1827) Blue whiting	12	Autumn 2009	9.69	120 - 160	-18.14 ± 0.68	-18.05 ± 0.99	11.04 ± 1.39	11.65 ± 1.92	$0.44 \pm 0.09$	2.69 ± 0.61
Microstomus kitt	15	Autumn 2009	22.70	100 - 310	-16.87 ± 0.54	-16.93 ± 0.35	13.66 ± 0.52	$13.66 \pm 0.37$	$0.55 \pm 0.09$	3.34 ± 0.09
(Walbaum, 1758)	5	Autumn 2015	4.77	147 – 216	-16.01 ± 0.31	-16.01 ± 0.31	13.31 ± 0.22	$13.31 \pm 0.22$	$0.62 \pm 0.06$	3.63 ± 0.08
Lenion sole	6	Winter 2016	0.47	197 – 219	-16.05 ± 0.19	-16.04 ± 0.22	12.19 ± 0.75	$12.36 \pm 0.71$	$0.77 \pm 0.04$	3.29 ± 0.23
<i>Microchirus variegatus</i> (Donovan, 1808) Thickback sole	10	Autumn 2014	0.22	106 - 172	-16.93 ± 0.18	-16.91 ± 0.14	13.25 ± 0.21	$13.27 \pm 0.21$	$0.68 \pm 0.05$	3.72 ± 0.05
	54	Autumn 2009	36.58	100 - 240	-17.38 ± 0.43	-16.93 ± 0.48	14.87 ± 0.66	$14.39 \pm 0.54$	$0.50 \pm 0.12$	3.53 ± 0.13
Mullus surmuletus	10	Winter 2015	10.70	196 – 219	-17.19 ± 0.53	-16.89 ± 0.24	15.15 ± 0.43	$15.42 \pm 0.36$	$0.64 \pm 0.07$	4.62 ± 0.12
Striped red mullet	5	Autumn 2015	47.27	162 - 181	-16.69 ± 0.20	-16.69 ± 0.20	14.82 ± 0.24	$14.82 \pm 0.24$	$0.39 \pm 0.05$	3.90 ± 0.07
	5	Winter 2016	3.18	150 - 196	-17.70 ± 0.63	-17.70 ± 0.63	14.18 ± 0.56	$14.18 \pm 0.56$	$0.37 \pm 0.14$	4.33 ± 0.31
Martin	14	Autumn 2009	392.77	330 - 800	-16.41 ± 0.66	-16.56 ± 0.57	13.63 ± 1.37	$13.32 \pm 1.09$	$0.65 \pm 0.09$	3.29 ± 0.33
(Linnaeus, 1758)	5	Autumn 2015	333.93	475 - 765	-15.42 ± 0.68	-15.42 ± 0.68	13.38 ± 0.75	$13.38 \pm 0.75$	$0.73 \pm 0.15$	3.74 ± 0.21
Starry smooth-nound	5	Winter 2016	0.40	474 - 754	-15.67 ± 0.37	-15.67 ± 0.37	13.45 ± 1.02	$13.45 \pm 1.02$	$0.78 \pm 0.07$	3.60 ± 0.35
Platichthys flesus	5	Autumn 2015	4.73	243 - 302	$-15.92 \pm 0.82$	$-15.92 \pm 0.82$	$12.52 \pm 1.63$	$12.52 \pm 1.63$	$0.68 \pm 0.25$	$3.45 \pm 0.33$
European flounder	5	Winter 2016	185.36	218 - 282	-17.47 ± 1.55	-17.47 ± 1.55	12.66 ± 0.49	$12.66 \pm 0.49$	$0.50 \pm 0.30$	3.73 ± 0.48

	24	Autumn	133.64	210 - 340	-16.64 ±	-16.88 ±	$13.05 \pm$	$12.84 \pm 1.11$	$0.61 \pm 0.20$	3.13 ±
		2009			0.81	0.90	1.07			0.32
	18	2014	13.61	332 - 417	$-16.39 \pm 0.39$	$-16.69 \pm 0.55$	$13.19 \pm 0.80$	$13.81 \pm 0.63$	$0.70 \pm 0.17$	$3.89 \pm 0.17$
Pleuronectes platessa	12	Winter 2015	272.22	250 250	-17.08 ±	-17.19 ±	13.55 ±	$12.60 \pm 1.69$	$0.70 \pm 0.26$	4.08 ±
(Lilliaeus, 1750) European plaice	42	winter 2013	212.22	239 - 330	0.84	0.91	0.94	$13.09 \pm 1.08$	$0.70 \pm 0.20$	0.52
European platee	5	Autumn	122.59	179 – 215	-15.66 ±	-15.66 ±	13.16 ±	$13.16 \pm 0.41$	$0.70 \pm 0.05$	3.65 ±
	-	2015			0.32	0.32	0.41			0.14
	5	Winter 2016	166.27	210 - 250	$-16.33 \pm$	$-16.33 \pm 1.03$	$12.98 \pm 0.45$	$12.98 \pm 0.45$	$0.69 \pm 0.20$	$3.58 \pm$
		A			15.90	15.60 +	12.17			2.42
Raja clavata	19	2009	116.22	180 - 330	$-13.80 \pm 0.48$	$-13.00 \pm 0.70$	$13.17 \pm 0.97$	$13.42 \pm 1.02$ $12.17 \pm 0.33$	$0.85 \pm 0.10$ $0.89 \pm 0.07$	$5.42 \pm$ 0.33
(Linnaeus, 1758)		2009			15 21 +	15.44	12.22 +			2.09.1
Thornback ray	10	Winter 2016	5.57	334 - 429	$-15.21 \pm 0.45$	$-15.44 \pm 0.31$	$12.22 \pm$			$3.08 \pm$ 0.17
		A			17.67	17.52	12.10	$13.03 \pm 0.71$	0.47 ± 0.28	0.17
Sardina pilchardus	6	Autumn	2.39	120 - 272	$-1/.6/\pm$	$-1/.52 \pm 1.16$	$13.19 \pm 0.75$			$3.11 \pm$ 0.11
(Linnaeus, 1758)		2009			1.10	1.10	0.73			0.11
European pilchard	5	Winter 2016	944.37	140 - 150	$-18.31 \pm$	$-18.31 \pm$	$11.52 \pm 0.47$	$11.52 \pm 0.47$	$0.40 \pm 0.06$	$3.51 \pm$
		A			19.56	18.66 +	12.01 +			0.14
	13	2009 14.84	220 - 310	$-18.30 \pm 0.68$	$-18.00 \pm 0.62$	$13.91 \pm$	$13.83 \pm 0.87$	$0.18 \pm 0.10$	$5.19 \pm$ 0.28	
					-17.62 +	-18.09 +	13.91 +			3 57 +
	74	2014	92.89	298 - 386	1.02	1.04	1.07	$13.25 \pm 0.73$	$0.35 \pm 0.33$	0.18
Scomber scombrus			22 (2	200 275	$-17.86 \pm$	-17.58 ±	$14.69 \pm$	14.62 . 0.04	0.40.0.40	4.44 ±
(Linnaeus, 1758)	24	Winter 2015	23.62	298 - 375	0.63	0.46	1.19	$14.62 \pm 0.94$	$0.49 \pm 0.13$	0.29
Atlantic mackerel	5	Autumn	1170 11	242 280	-18.68 ±	-18.68 ±	13.33 ±	12 22 + 1 16	0.07 + 0.07	3.22 ±
	5	2015	11/0.44	243 - 289	0.51	0.51	1.16	$15.55 \pm 1.10$	$0.07 \pm 0.07$	0.35
	5	Winter 2016	100 00	260 - 280	-17.61 ±	-17.61 ±	14.33 ±	$1/133 \pm 0.68$	$0.38 \pm 0.13$	4.36 ±
	5	Winter 2010	199.99	200 - 280	0.63	0.63	0.68	$14.33 \pm 0.08$	$0.30 \pm 0.13$	0.33
Scyliorhinus canicula	36	Autumn	628.45	130 - 520	-16.46 ±	-16.48 ±	$14.37 \pm$	15.05 + 2.25	$0.56 \pm 0.20$	$3.75 \pm$
(Linnaeus, 1758)		2009	520.15	100 020	0.44	0.51	1.17	10.00 - 2.20	0.00 - 0.20	0.58
Small-spotted catshark	6	Autumn	162.78	552 - 620	-16.72 ±	-16.75 ±	$12.06 \pm$	$11.98 \pm 0.17$	$0.83 \pm 0.08$	3.41 ±

		2014			0.27	0.28	0.25			0.06
	18	Winter 2015	587.12	389 - 621	-16.51 ± 0.34	$-16.62 \pm 0.32$	13.81 ± 0.68	$13.78 \pm 0.53$	$0.88 \pm 0.08$	4.02 ± 0.15
	5	Autumn 2015	467.08	560 - 650	-16.28 ± 0.18	-16.28 ± 0.18	14.11 ± 0.37	$14.11 \pm 0.37$	$0.51 \pm 0.05$	3.79 ± 0.09
	5	Winter 2016	4.02	505 - 598	-16.43 ± 0.21	-16.43 ± 0.21	$12.52 \pm 0.32$	$12.52 \pm 0.32$	$0.69 \pm 0.03$	3.44 ± 0.10
Scyliorhinus stellaris	10	Autumn 2009	47.12	290 – 1140	-16.83 ± 0.32	-16.86 ± 0.46	12.83 ± 1.25	$13.38 \pm 1.52$	$0.58 \pm 0.08$	3.27 ± 0.43
Nursehound	10	Autumn 2015	77.36	188 - 410	-15.31 ± 0.82	-15.12 ± 0.86	13.04 ± 1.40	$13.04 \pm 1.48$	$0.82 \pm 0.16$	3.70 ± 0.45
Solea solea (Linnaeus, 1758) Common sole	35	Autumn 2009	22.85	180 - 230	-16.85 ± 0.70	-17.10 ± 0.84	14.06 ± 1.22	$13.83 \pm 1.43$	$0.51 \pm 0.25$	3.36 ± 0.31
	5	Autumn 2015	3.98	171 - 204	-16.04 ± 0.59	-16.04 ± 0.59	14.18 ± 1.19	$14.18 \pm 1.19$	$0.56 \pm 0.16$	3.84 ± 0.28
Spondyliosoma	10	Autumn 2009	130.58	165 - 420	-17.97 ± 0.45	-17.82 ± 0.31	14.31 ± 0.26	$14.34 \pm 0.35$	$0.32 \pm 0.06$	3.42 ± 0.10
<i>cantharus</i> (Linnaeus, 1758)	59	Autumn 2014	123.27	107 – 291	-17.65 ± 0.94	-17.26 ± 0.68	14.06 ± 1.04	$14.20 \pm 0.35$	$0.51 \pm 0.19$	3.92 ± 0.13
Black seabream	5	Autumn 2015	173.63	96 - 185	-17.77 ± 0.49	-17.77 ± 0.49	13.83 ± 0.65	$13.83 \pm 0.65$	$0.22 \pm 0.11$	3.48 ± 0.17
	9	Autumn 2009	29.17	75 - 135	-18.28 ± 0.46	-18.26 ± 0.53	$13.53 \pm 0.45$	$13.67 \pm 0.53$	$0.27 \pm 0.13$	3.20 ± 0.12
Sprattus sprattus	10	Winter 2015	86.46	107 – 121	-17.78 ± 0.65	-18.02 ± 0.82	$14.23 \pm 0.90$	$14.04 \pm 1.09$	$0.41 \pm 0.19$	4.31 ± 0.28
European sprat	5	Autumn 2015	286.60	89 - 100	-18.32 ± 0.46	-18.32 ± 0.46	13.24 ± 0.59	$13.24 \pm 0.59$	$0.15 \pm 0.10$	3.25 ± 0.17
	5	Winter 2016	15.00	100 - 110	-18.27 ± 0.33	-18.27 ± 0.33	13.11 ± 0.81	$13.11 \pm 0.81$	$0.33 \pm 0.07$	4.08 ± 0.29
<i>Trachurus trachurus</i> (Linnaeus, 1758)	49	Autumn 2009	350.37	210 - 310	-17.86 ± 0.83	-17.90 ± 0.67	15.70 ± 1.18	$15.45 \pm 1.67$	$0.24 \pm 0.04$	3.70 ± 0.51

Atlantic horse mackerel	65	Autumn	2472.04	216 220	-18.21 ±	-18.43 ±	13.56 ±	12 28 + 0 72	0.24 + 0.11	3.56 ±
	03	2014	3473.94	210 - 289	0.67	0.53	0.78	$15.38 \pm 0.72$	$0.24 \pm 0.11$	0.24
	7	Winter 2015	12 30	101 - 134	-18.23 ±	-18.23 ±	15.34 ±	$15.43 \pm 0.30$	$0.21 \pm 0.13$	4.81 ±
	'	Winter 2013	12.30	101 - 134	0.44	0.46	0.30	15.45 ± 0.50	0.21 ± 0.15	0.08
	10	Autumn	8754 10	186 - 192	-17.87 ±	-18.26 ±	$14.03 \pm$	$1345 \pm 045$	$0.14 \pm 0.07$	3.31 ±
	10	2015	0754.10	100 172	0.57	0.49	0.71	15.45 ± 0.45	0.14 ± 0.07	0.19
	20	Winter 2016	2.00	104 - 160	$-18.03 \pm$	-17.89 ±	14.59 ±	$15.18 \pm 0.43$	$0.28 \pm 0.18$	4.73 ±
	20	Winter 2010	2.00	104 100	0.65	0.87	1.30	15.10 ± 0.45	0.20 ± 0.10	0.33
	10	Autumn	2 48	220 - 272	$-17.40 \pm$	-17.32 ±	$13.51 \pm$	$13.62 \pm 0.50$	$0.47 \pm 0.06$	$3.29 \pm$
Trigloporus lastoviza	10	2009	2.40	220 272	0.40	0.44	0.55	15.02 ± 0.50	0.47 ± 0.00	0.18
(Bonnaterre 1788)	5	Autumn	1.82	110 - 217	-16.92 ±	-16.92 ±	$12.85 \pm$	$1285 \pm 0.42$	$0.46 \pm 0.04$	3.38 ±
Streaked gurnard	5	2015	1.02	110 217	0.32	0.32	0.42	12.05 ± 0.42	0.40 ± 0.04	0.15
Streaked gamard	6	Winter 2016	65.99	155 - 247	-16.68 ±	-16.64 ±	$13.07 \pm$	$12.82 \pm 0.65$	$0.64 \pm 0.06$	$3.60 \pm$
	0	Winter 2010			0.34	0.37	0.84			0.22
Trisontonus lusous	10	Autumn	460 68	90 - 260	-17.12 ±	-16.49 ±	14.67 ±	$14.91 \pm 0.32$	$0.57 \pm 0.27$	3.71 ±
	17	2009	400.00	70 200	1.13	1.34	0.44	11.91 = 0.32	0.57 = 0.27	0.21
	34	Autumn	55 30	152 - 277	-16.56 ±	-16.36 ±	14.66 ±	$14.95 \pm 0.93$	$0.69 \pm 0.12$	$4.22 \pm$
(I innaeus 1758)		2014	55.50	152 - 277	0.59	0.35	0.89			0.24
Pouting	5	Autumn	166 57	123 - 153	-16.80 ±	-16.80 ±	$14.40 \pm$	$14.40 \pm 0.53$	$0.39 \pm 0.11$	3.78 ±
Touting		2015	100.57	125 - 155	0.53	0.53	0.53			0.17
	9	Winter 2016	53 34	53.34 $119 - 185$ $-16.60 \pm \\ 0.42$ $-16.60 \pm \\ 0.33$ $14.74 \pm \\ 0.94$ $14.32 \pm $	$14.32 \pm 0.61$	$0.57 \pm 0.06$	4.13 ±			
		Winter 2010	55.54		0.42	0.33	0.94	14.32 ± 0.01	$0.37 \pm 0.00$	0.21
	11	Autumn	57 30	106 - 180	-17.85 ±	-17.56 ±	14.34 ±	$14.20 \pm 0.80$	$0.38 \pm 0.18$	3.41 ±
	11	2009	57.50	100 100	1.12	0.98	0.57	14.20 ± 0.00	0.50 ± 0.10	0.29
	34	Autumn	68.22	139 - 165	-17.38 ±	-17.40 ±	13.13 ±	$1322 \pm 0.48$	$0.55 \pm 0.05$	$3.65 \pm$
Trisontorus minutus	54	2014		157 105	0.20	0.25	0.31	$15.22 \pm 0.40$	0.55 ± 0.05	0.15
(Linnaeus 1758)	24	Winter 2015	33.00	107 - 191	-17.67 ±	-17.62 ±	$14.04 \pm$	$14.23 \pm 0.35$	$0.52 \pm 0.13$	$4.32 \pm$
(Lilliacus, 1758)	27	Winter 2015	55.77	107 - 191	0.38	0.49	0.48	$14.23 \pm 0.33$	$0.32 \pm 0.13$	0.06
1001000	5	Autumn	60.80	93 - 156	-16.98 ±	-16.98 ±	14.47 ±	$14.47 \pm 0.49$	$0.35 \pm 0.17$	3.77 ±
	5	2015	00.00	75-150	0.72	0.72	0.49	17.7/ ± 0.77	$0.33 \pm 0.17$	0.07
	5	Winter 2016	0.51	129 - 143	-17.42 ±	-17.42 ±	13.59 ±	$1359 \pm 0.28$	$0.45 \pm 0.02$	$4.06 \pm$
	5	winter 2010	0.31	127 - 143	0.13	0.13	0.28	13.39 ± 0.20	$0.45 \pm 0.02$	0.09
Chapitre 3 : Variation temporelle du couplage bentho-pélagique

<b>Zeus faber</b> (Linnaeus, 1758) John Dory	6	Autumn 2009	13.64	95-450	-16.91 ± 0.63	-16.80 ± 0.47	14.85 ± 0.70	$15.25 \pm 0.45$	$0.48 \pm 0.09$	3.77 ± 0.15
	24	Autumn 2014	29.94	112 - 416	-16.82 ± 0.51	-16.53 ± 0.53	14.58 ± 0.59	$14.64 \pm 0.55$	$0.67 \pm 0.18$	4.12 ± 0.11
	5	Winter 2016	0.51	240 - 402	-16.77 ± 0.39	-16.77 ± 0.39	14.28 ± 0.26	$14.28 \pm 0.26$	$0.54 \pm 0.08$	4.15 ± 0.15

#### Chapitre 3 : Variation temporelle du couplage bentho-pélagique

A suspension feeding bivalve (the queen scallop Aequipecten opercularis) and zooplankton (copepods of the calanoid order) were collected to be used as proxies of benthic and pelagic trophic baselines respectively. Bivalves were sampled together with fish with the GOV bottom trawl whereas zooplankton was collected with a WP2 net (200µm mesh size) and frozen for stable isotope analysis. As no copepods were collected in winter 2015, the same isotopic values were used for the pelagic baseline in winter 2016 and 2015. Using primary consumers rather than producers as trophic baselines is advocated (Jennings and van der Molen, 2015; Jennings and Warr, 2003) because isotopic ratios of primary producers are highly temporally variable and thus should not be used as isotopic baseline for studies based on muscle tissues, as muscle integrate isotopic signature of the diet over several months. In contrast, primary consumers' tissues integrate primary producer isotopic signature on a time scale comparable to that of higher trophic level organisms' muscle, so that it is more relevant as a trophic baseline (Jennings and van der Molen, 2015). In the laboratory, fish were thawed and measured (total length, to the nearest mm). A sample of white dorsal (fish) or adductor (bivalves) muscle without skin (~ 2g wet mass) was dissected, stored frozen and then freezedried for at least 24h. For zooplankton, several individuals of the same order or genus were isolated under a binocular microscope into their lowest possible taxonomic groups and pooled by sampling station in order to have enough biological material for isotopic ratios analysis. All samples (fish muscle, A. opercularis and copepods) were ground into a homogeneous powder (~ 1g dry mass) with a mixer mill for stable isotope analysis.

#### Stable isotope analysis

Stable isotopes are largely used as a tool to trace the trophic structure of marine food webs, as they give an integrated vision of trophic interactions and organic matter fluxes. Nitrogen isotopic ratios ( $\delta^{15}$ N) are used to estimate the trophic level of consumers, because consumers are enriched in <sup>15</sup>N relative to their prey (Peterson and Fry, 1987; Post, 2002). In contrast, carbon isotopic ratios ( $\delta^{13}$ C) are used to identify the sources of organic matter fueling trophic pathways since there are little changes of  $\delta^{13}$ C values (commonly 1‰) at each

trophic level (DeNiro and Epstein, 1978). More specifically, it is an appropriate tracer of couplings, since organic matter of different origin (*e.g.*, benthic or pelagic) exhibit markedly different  $\delta^{13}$ C values, and can be followed along food webs.

Isotopic ratios were measured with a Thermo Delta V isotope mass ratio spectrometer, coupled with a Carlo Erba NC 2500 elemental analyzer. Ratios were expressed with the classical  $\delta$  notation,

$$\delta X = \left(\frac{R_{sample}}{R_{standard}} - 1\right) \times 10^3,$$

where X is <sup>13</sup>C or <sup>15</sup>N respectively, and R the ratio <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C or <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N respectively. Accuracy of the analyses was checked with different standards for the five surveys, mink (autumn 2014, 2015, winter 2016), acetanilide (winter 2016) and sea bass muscle coupled with bovine liver (autumn 2009). The analytical precision of measures was always  $\pm 0.2$  ‰ for both elements.

Since lipids tend to be depleted in <sup>13</sup>C compared to proteins, high lipid concentrations in tissues can bias  $\delta^{13}$ C values (Logan et al., 2008). Using elemental carbon to nitrogen ratios (C:N) as a proxy of lipid content, the mathematical correction for lipid proposed by Post et al., (2007) was applied to all samples with C:N ratios higher than 3.5:

$$\delta^{13}C_{\text{corrected}} = \delta^{13}C_{\text{uncorrected}} - 3.32 + 0.99 \times C:N$$

# Trophic level and benthic contribution calculations

For each consumer, the relative trophic contribution of pelagic (copepods) and benthic organic matter (*A. opercularis*) was estimated with a mixing model taking into account the calculation of the benthic contribution and trophic level jointly. Combining the Post equation (Post, 2002) for the trophic level and a two-sources mixing model (Phillips and Gregg, 2003) by correcting for  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N fractionations, the following system was obtained:

$$\begin{cases} TL_{C} = TL_{base} + (\delta^{15} N_{C} - (\alpha \delta^{15} N_{B} + (1 - \alpha) \delta^{15} N_{P})) / \Delta^{15} N \\ \alpha = (\delta^{13} C_{C} - (TL_{C} - TL_{base}) \Delta^{13} C - \delta^{13} C_{P}) / (\delta^{13} C_{B} - \delta^{13} C_{P}) \end{cases}$$

where  $TL_C$  is the trophic level of the consumer *C* (fish),  $TL_{base}$  is the trophic level of the source ( $TL_{base} = 2$  as the sources are primary consumers),  $\alpha$  the fraction of the trophic benthic source to fish,  $\delta^{15}$ N and  $\delta^{13}$ C the nitrogen and carbon isotopic signature respectively,  $\Delta^{15}$ N and  $\Delta^{13}$ C the nitrogen (3.4‰) and carbon (1‰) fractionation at each trophic level respectively, and *C*, *B* and *P* corresponds to the consumer, the benthic (*A. opercularis*) and pelagic (copepods) organisms respectively.

The following equation was obtained for  $\alpha$  by solving the system:

$$\alpha = \frac{\Delta^{15} N \left( \delta^{13} C_P - \delta^{13} C_C \right) + \Delta^{13} C \left( \delta^{15} N_C - \delta^{15} N_P \right)}{\Delta^{15} N \left( \delta^{13} C_P - \delta^{13} C_B \right) + \Delta^{13} C \left( \delta^{15} N_B - \delta^{15} N_P \right)}$$

And  $TL_C$  was obtained replacing  $\alpha$  with its value in the system of equations.

For some individuals, values of benthic contributions lower than zero and higher than one were obtained due to approximations regarding trophic discrimination factors. Trophic discrimination factors values were set to 1‰ and 3.4‰ as suggested by Post, (2002) but these values can vary, according to several parameters, like the species considered (Caut et al., 2009). Furthermore, temporal differences between turnover rates of baselines and fish muscle or other sources of bias potentially unknown can affect values of benthic contributions. Then, contributions were scaled in order to obtain values strictly between 0 and 1.

$$\%B = \frac{(\alpha - min(\alpha))}{(max(\alpha) - min(\alpha))}$$

#### **Trophic interactions and energy fluxes**

Assessing fish assemblage functioning from stable isotopes analysis classically does not take into account the species unevenness observed in the field, as simultaneous sampling of quantitative (biomass) and qualitative (stable isotopes) data requires a considerable amount of work. However, trophic fluxes in marine ecosystems depend on species relative dominance. Considering species biomass when analyzing stable isotopes might improve our vision of assemblage functioning particularly in regard to energy fluxes. Thus, for each species, benthic contributions were combined to their relative biomass in the fish assemblage, as sampled by the trawl. Trophic structure was partly depicted by isotopic functional indices (IFI), but also by violin plots representing the distribution of consumer biomass across the percentages of contribution of benthic sources for the fish assemblage. We propose to use both biomass-weighted and -unweighted IFI and violin plots in an attempt to consider trophic interactions and energy flux within fish assemblage.

For each survey, species' relative biomass ( $RB_i$ , expressed in tons) was calculated according to the following formula:

$$RB_i = \sum \frac{B_i \times S_j}{TS_i},$$

with  $B_i$ , the average of the biomass of species *i* (expressed as kg.km<sup>-2</sup>) at all stations of stratum *j*,  $S_j$  the surface of stratum *j* and  $TS_j$  the sum of the stratum surfaces sampled during the survey.

In order to have a vision of the fluxes at the assemblage scale, the average benthic contribution weighted by the relative biomasses of the species in the assemblage was calculated as follows:

$$\alpha_{weighted} = \frac{\sum (RB_i \times \alpha_{scaled})}{\sum RB_i}$$

Since the number of individuals sampled differed between species, five individuals per species were resampled for all species with n>5, to avoid a possible bias due to unequal representation of species. Resampling was based on a 100 000 iterations bootstrap procedure, to ensure that the isotopic values for the pseudo individuals are representative of the isotopic variability of the larger initial dataset. Scaled benthic contributions were then computed for each pseudo-individual and their averages across pseudo-individuals are presented as results (Figure 16). After this correction, all individuals had the same importance when biomass is not considered. To keep inter-individual variability in violin plots, pseudo-individual benthic contribution was considered rather than average contribution calculated for species, and one fifth of the species' biomass was applied to each pseudo individual.

**Figure 16** : Relationship between isotopic values (carbon on the left, and nitrogen on the right) before and after bootstrapping for each individual.



The Shannon-Weaver index (Shannon and Weaver, 1963) was used to measure the diversity of the fish assemblage for each survey.

$$H' = -\sum_{i=1}^{S_T} \frac{RB_i}{N} \times \log_2 \frac{RB_i}{N},$$

where  $RB_i$  is the relative biomass of the species *i*, *N* is the sum of the species biomasses and  $S_T$  is the number of species collected in the trawl. *H'* is low when  $S_T$  is low and diversity is low (when one species dominate in the assemblage for example). For a given  $S_T$ , the maximum diversity (*i.e.* all species are equally common),  $H_{max}$ , then equal  $log_2$  ( $S_T$ ). The ratio between the measured diversity and the maximum theoretical diversity for a given number of species is the Pielou Equitability Index (Pielou, 1976, *J'*), which tends to zero, when a species strongly dominates the assemblage or to one when species are evenly distributed.

$$J' = \frac{H'}{H_{max}}$$

#### **Description of functional indices**

Each component of functional diversity (isotopic richness, isotopic dispersion and isotopic evenness) was characterized using one index, computed both with full equitability between species biomass and with  $RB_i$  to measure the equitability of the fish assemblage at each period. All these indices need to be quantified independently to describe the functional diversity (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008). As basal resources might differ temporally we followed the procedure used by Quevedo et al., (2009) or Kiljunen et al., (2020), by transforming raw values of  $\delta^{15}$ N into trophic level, and raw values of  $\delta^{13}$ C into benthic contributions (%B) (Cucherousset and Villéger, 2015). This transformed space was called "trophic space".

#### Isotopic richness

Isotopic Functional Richness (IFRic) is similar to the Total Area index developed by Layman et al., (2007a) and to the Functional Richness index (FRic) developed by Villéger et

#### Chapitre 3 : Variation temporelle du couplage bentho-pélagique

al., (2008) but adapted for isotopic data. It proxies the isotopic trophic diversity of the assemblage. IFRic is the convex hull volume (or surface in a two dimensional space) surrounding species in the trophic space, thus its value is not impacted by biomass consideration. For comparing the five periods under study, IFRic was standardized by the IFRic value calculated when merging the values of the five assemblages (IFRic<sub>max</sub> hereafter), so that its values were constrained between zero and one (Rigolet et al., 2015). IFRic<sub>max</sub> represents all values taken by individuals whatever the time-period and by extension, we assume this corresponds to total available trophic space for the assemblage. Then, IFRic represents the realized trophic resources used at a given period, *i.e.* a subset of the total available trophic resources. When close to zero, IFRic means that resources potentially available to the assemblage are unused and/or that resources availability are unusually low.

#### Isotopic dispersion

Isotopic dispersion is an index of isotopic divergence, *i.e.* the variance in the position or the dispersion of species in the isotopic space occupied. Isotopic Functional Dispersion (IFDis) is based on FDis, developed by Villéger et al., (2008). IFDis range from zero, when all organisms had the same %B and trophic level to one, when all organisms are far from the center of gravity.

$$IFDis = \frac{\sum w_i (x_{ik} - c)}{\sum w_i},$$

where  $w_i$  is the relative biomass of species *i*, with  $\sum_{i=1}^{S_s} w_i = 1$ ,  $x_{ik}$  is the coordinate of species *i* on trait *k* and *Ss* correspond to the number of sampled species for stable isotope analysis. IFDis is the weighted mean distance to the weighted center of gravity *c*.

$$c = \frac{\sum w_i \times x_{ik}}{\sum w_i}$$

IFDis consider that biomasses were evenly distributed while biomasses were not evenly distributed in the IFDis<sub>biom</sub> index. When IFDis<sub>biom</sub> is close to zero, assemblage is dominated by generalist species, whereas when close to one, it reveals trophic specialization.

#### Isotopic evenness

Isotopic Functional Evenness (IFEve), based on FEve, developed by Villéger et al., (2008) quantifies the uniformity in biomass distribution along the shortest tree that links all species in the trophic space (minimum spanning tree - MST).

$$IFEve = \frac{\sum_{l}^{S_{S}-1} \min \left[\frac{\operatorname{dist}(i,j)/(w_{i}+w_{j})}{\sum_{l=1}^{S_{S}-1} \operatorname{dist}(i,j)/(w_{i}+w_{j})}, \frac{1}{S_{S}-1}\right] - \frac{1}{S_{S}-1}}{1 - \frac{1}{S_{S}-1}}$$

Where dist(i,j) is the Euclidean distance between species i and j, the species involved in branch l of the MST. IFEve consider that biomasses were evenly distributed while biomasses were not evenly distributed in the IFEve<sub>biom</sub> index. An IFEve<sub>biom</sub> close to zero, reveal trophic redundancy and potential competition among species, whereas when close to one, it reveals optimal resource use through species complementarity.

All the indices used in this study and their significance were summarized in the Table 9. All analyses and plots were produced using the R software and ggplot2 package (R Core Team, 2019; Wickham, 2016); R scripts developed by Cucherousset and Villéger, (2015) and Mouillot et al., (2013) were used for computing isotopic functional indices (see supplementary material in Cucherousset and Villéger, (2015) and Mouillot et al., (2013)).

<b>Diversity Indices</b>	Symbol	Measurement/Definition	Tendency	Ecological processes
			H low	Low number of species and low diversity (presence of dominant species).
index	H'	Diversity of the fish assemblage.	H high	High number of species evenly distributed.
			H max	Theoretical value of H' if all species are equally distributed.
Pielou Fauitability		Ratio between the measured	$\rightarrow 0$	Assemblage in which there is a dominant species.
Index	J'	diversity and the maximum theoretical diversity.	$\rightarrow 1$	Assemblage in which species are evenly distributed.
<b>Functional indices</b>				
Isotopic Functional Richness	IFRic	Relative isotopic trophic diversity of the community (isotopic niche space	$\rightarrow 0$	Resources potentially available to the assemblage are unused /or resource availability are unusually low.
		as estimated by convex hull).	$\rightarrow 1$	All available resources are used by the community.
Isotopic Functional		Biomasses evenly distributed. Variance in the position or the	$\rightarrow 0$	Minimal distance to the center of gravity observed in the species pool, all organisms had the same benthic contribution and trophic level.
	II DIS	dispersion of species in the isotopic space occupied.	$\rightarrow 1$	Maximal distance to the center of gravity observed in the species pool, all organisms are far from the centroid and from each other.
Dispersion		Biomasses not evenly distributed.	$\rightarrow 0$	Biomasses are dominated by more generalist species (i.e. species closer to the center of gravity).
	IFDis <sub>biom</sub>	dispersion of species in the isotopic space occupied.	$\rightarrow 1$	Biomass-dominant species occupy the trophic space are far from the centroid, revealing a trophic specialization.
Isotopic Functional	IFEve	Biomasses evenly distributed. Uniformity in distribution along the	$\rightarrow 0$	Species are unevenly distributed in the trophic space.
Evenness		the trophic space.	$\rightarrow 1$	Species are evenly distributed along the shortest tree.

Table 9 : Summar	y of metrics and i	ndices used to con	npared fish assemblages	s and structure among	g the 5 studied	periods
	2					4

	Biomasses not evenly distributed Uniformity in distributions weighted	$\rightarrow 0$	Trophic redundancy and potential competition among species.
IFEve <sub>biom</sub>	by its biomass along the shortest tree that links all species in the trophic space.	$\rightarrow 1$	Optimal resource use through species complementarity.

# **Results**

# **Description of fish assemblages**

The Shannon's index (H') resulted from a combination of two components, the species richness and the equitability of biomass between species. From the five sampling periods, in autumn 2009, the H' values was the highest (H'= 2.64), resulting from a high number of harvested fish species and a moderate but highest equitability (J') of the sampling periods (J'= 0.44, Table 10). The high biomass of *T. trachurus* in autumn 2014 and 2015 (Relative biomass,  $RB_{T. trachurus} = 81$  and 70% respectively) as the high biomass of *M. merlangus* in winter 2015 and 2016 ( $RB_{M. merlangus} = 69.5$  and 66% respectively) leads to a low diversity (H' between 1.39 and 1.78) and equitability (J' between 0.24 and 0.34). Lowest values of H<sub>max</sub> were recorded in winter due to the lowest species richness (S<sub>T</sub>).

**Table 10** : Diversity and isotopic functional (biomass weighted and unweighted) indices. For diversity indices,  $S_T$  corresponds to the species richness, H', the Shannon's index,  $H_{max}$  to the theoretical maximum of diversity and J' to the Pielou's equitability index (see Material and methods section for details). For functional indices, Ss corresponds to the subsampling collected for stable isotope analysis, IFRic corresponds to the isotopic richness, IFEve, to the isotopic evenness (biomass-unweighted, IFEve, and weighted, IFEve<sub>biom</sub> respectively), and IFDis to the isotopic dispersion (biomass-unweighted, IFDis, and weighted, IFDis<sub>biom</sub> respectively).

Daniada	Diversity indices			Isotopic functional indices						
rerious	ST	H'	H <sub>max</sub>	J'	Ss	IFRic	IFEve	<b>IFEve</b> biom	IFDis	IFDis <sub>biom</sub>
Autumn 2009	62	2.64	5.95	0.44	28	0.34	0.71	0.41	0.38	0.27
Autumn 2014	67	1.45	6.07	0.24	11	0.21	0.79	0.57	0.58	0.23
Winter 2015	42	1.39	5.39	0.26	13	0.34	0.73	0.39	0.45	0.40
Autumn 2015	65	1.57	6.02	0.26	26	0.30	0.81	0.39	0.38	0.22
Winter 2016	39	1.78	5.29	0.34	25	0.37	0.73	0.30	0.38	0.24

The set of species used for isotopic analyses represented more than 82% of the sampled assemblage biomass for all periods (Table 7). This sampling can thus be considered representative of the fish assemblage. Community structure differed temporally because species with highest relative biomass differed in time. In autumn 2009, dominant fish species

were *S. canicula*, *T. luscus* and *M. asterias*, representing 18.5%, 13.5% and 12% of the relative biomass respectively (Table 11). For the other periods, one species was largely dominant in the assemblage. In autumn 2014 and 2015, *T. trachurus* was clearly the most dominant species ( $RB_i = 81$  and 70% respectively) while in winter 2015 and 2016, the dominant species was *M. merlangus* ( $RB_i = 69.5$  and 66% respectively).

**Table 11** : The three species with higher relative biomass in the ecosystem, their biomass (kg.km<sup>-2</sup>), benthic contribution (%B) and associated trophic level.

Periods	Dominant species in the ecosystem	Relative biomass (%)	Biomass (× 10 <sup>3</sup> kg.km <sup>-2</sup> )	Benthic contribution (mean ± sd)	Trophic level (mean ± sd)
	Scyliorhinus canicula	18.5	0.63	$0.56 \pm 0.20$	$3.75 \pm 0.58$
Autumn 2000	Trisopterus luscus	13.5	0.46	$0.57 \pm 0.27$	$3.71 \pm 0.21$
2009	Mustelus asterias	12	0.39	$0.65 \pm 0.09$	$3.29 \pm 0.33$
	Trachurus trachurus	81	3.47	$0.24 \pm 0.11$	$3.56 \pm 0.24$
Autumn 2014	Merlangius merlangus	6	0.24	$0.56 \pm 0.05$	$4.29 \pm 0.10$
2014	Scyliorhinus canicula	4	0.16	$0.83 \pm 0.08$	$3.41 \pm 0.06$
	Merlangius merlangus	69.5	4.05	$0.56 \pm 0.10$	$5.07 \pm 0.13$
2015	Scyliorhinus canicula	10	0.59	$0.88 \pm 0.08$	$4.02 \pm 0.15$
2013	Limanda limanda	9	0.53	$0.78 \pm 0.17$	$4.25 \pm 0.16$
	Trachurus trachurus	70	8.75	$0.14 \pm 0.07$	$3.31 \pm 0.19$
Autumn 2015	Scomber scombrus	9	1.18	$0.07 \pm 0.07$	$3.22 \pm 0.35$
2013	Merlangius merlangus	4	0.60	$0.42 \pm 0.07$	$4.40 \pm 0.12$
	Merlangius merlangus	66	6.03	$0.51 \pm 0.06$	$4.27 \pm 0.13$
2016	Trachurus trachurus	7	0.63	$0.28 \pm 0.18$	$4.73 \pm 0.33$
2010	Mustelus asterias	6	0.55	$0.78 \pm 0.07$	$3.60 \pm 0.35$

# **Contribution of sources**

#### Species scale

Lower %B were recorded for species with pelagic lifestyle than for benthic ones (Table 12). Both *S. scombrus* and *T. trachurus* exhibited mean values lower than 30% regardless of the studied period while mean %B were always higher than 82% for benthic species (*e.g. Scyliorhinus* spp., *R. clavata*, Figure 17, Table 12).

Among the species sampled at least twice, some of them (*P. platessa, R. clavata, M. asterias or M. kitt*) had always a preponderant benthic contribution ( $\%B \ge 55 \pm 5\%$ ), whereas others (*T. trachurus, S. sprattus, E. encrasicolus, C. lucerna*) had always a predominant pelagic contribution ( $\%B \le 45 \pm 5\%$ , Figure 17). Despite some variations, and high %B, well-known pelagic species (*e.g. S. scombrus, C. harengus, S. cantharus* or *S. pilchardus*) generally exhibited low %B. However, many species displayed trophic plasticity, *i.e.* shifted from a preponderant benthic to a preponderant pelagic contribution depending on the period (Table 8, Figure 17). These species were mainly benthic or demersal species (*C. lyra, C. cuculus, D. labrax, M. merlangus, M. surmuletus, Trisopterus* spp.).

Trophic level of most species sampled at least twice also varied among periods (Figure 17). For most species sampled in autumn and winter (*e.g. C. lucerna, G. morhua, T. trachurus, T. minutus, E. gurnardus, L. limanda*), their trophic level was generally higher in winter than in autumn. Upper trophic level (>4) species (*e.g. D. labrax, G. morhua, Z. faber, M. merlangus*) generally displayed trophic plasticity (*i.e.* may differ in the resource use over the time) and generalism (within a period, can predate on several trophic levels and/or several food sources) and exhibited comparable contributions of both sources.



**Figure 17**: Variation of benthic contributions (A) and trophic level (B). Green squares: autumn 2009 (CGFS 2009); orange squares: autumn 2014 (CAMANOC); purple circles: winter 2015 (IBTS 2015); blue squares: autumn 2015 (CGFS 2015); pink circles: winter 2016 (IBTS 2016).

**Table 12** : Results from the mixing model showing the mean contribution of the benthic organic matter source (*A. opercularis*; %B) to the community, whether weighing by species biomass or not. Values are reported as quantiles (25% - 50% and 75). The second and third column are expressed at specific scale and represented species with the lowest and highest benthic contribution. For these species, their mean and standard deviation (±sd) but also their minimum and maximum of benthic contribution are reported (See Table 8 for more details).

	Species with the min benthic contribution mean ± sd. [min ; max]	Species with the max benthic contribution mean ± sd. [min ; max]	Mean benthic contribution Biomass-unweighted mean ± sd. quantiles (25% - 50% - 75%)	Mean benthic contribution Biomass-weighted mean ± sd. quantiles (25% - 50% - 75%)
Autumn 2009	S. scombrus $0.18 \pm 0.10$ [0.05; 0.32]	$R. clavata \\ 0.85 \pm 0.10 \\ [0.71; 1.00]$	<b>0.46 ± 0.20</b> (0.34 - 0.49 - 0.59)	$0.50 \pm 0.20$ (0.49 - 0.59 - 0.69)
Autumn 2014	T. trachurus $0.24 \pm 0.11$ $[0.14; 0.42]$	<i>S. canicula</i> 0.83 ± 0.07 [0.71 ; 0.93]	<b>0.59 ± 0.22</b> (0.48 - 0.62 - 0.73)	<b>0.31 ± 0.20</b> (0.22 - 0.25 - 0.42)
Winter 2015	$T. trachurus 0.21 \pm 0.13 [0.00; 0.35]$	<i>S. canicula</i> 0.88 ± 0.08 [0.78 ; 0.98]	<b>0.57 ± 0.23</b> (0.38 - 0.59 - 0.72)	<b>0.62 ± 0.17</b> (0.57 - 0.62 - 0.75)
Autumn 2015	S. scombrus 0.07 ± 0.07 [0.00 ; 0.19]	$     S. stellaris     0.82 \pm 0.16     [0.63; 1.00] $	<b>0.46 ± 0.21</b> (0.35 - 0.46 - 0.58)	<b>0.20 ± 0.18</b> (0.17 - 0.17 - 0.25)
Winter 2016	$\overline{T. trachurus}$ 0.28 ± 0.18 [0.00; 0.47]	R. clavata 0.89 ± 0.07 [0.81 ; 1.00]	<b>0.53 ± 0.19</b> (0.40 - 0.53 - 0.67)	<b>0.51 ± 0.14</b> (0.49 - 0.53 - 0.59)

#### Assemblage scale and fluxes

The distribution of %B to fish assemblages (Figure 18) differed across periods and when species relative distribution was taken into account. Considering the trophic interactions, the EEC was fueled by both benthic and pelagic production at around 50% for all periods (%B from 46  $\pm$  20% in autumn 2009 and 2015 to 59  $\pm$  22% in autumn 2014, Table 12). Considering the energy fluxes, the picture was slightly different. The average %B to the assemblage dropped by 50% when relative biomasses were included in autumn 2014 and 2015 (*e.g.*, autumn 2014, %B from 59 to 31%, Figure 18, Table 12). At these periods, the fish assemblage was strongly dominated by pelagic species (*e.g.*, *T. trachurus*) characterized by low %B (24  $\pm$  11% and 14  $\pm$  7% in autumn 2014 and 2015 respectively, Table 11). On the contrary, autumn 2009 and winter 2015 presented a slight increase of %B when relative biomasses were included due to the dominance of benthic or demersal species.





**Figure 18** : Comparison of violin plot of the scaled benthic contribution (%B) from mixing models unweighted or weighted by biomass. The edges of the boxplot represent the first and third quartiles. The line is the median value. The extremities are calculated using 1.5 times the interquartile space (the distance between the first and third quartile). Larger zone of each violin plot represent the benthic contribution values supporting most of the biomass.

### **Functional indices**

Functional indices were calculated from the trophic space in order to provide reliable comparisons between periods. IFRic relies on the subset of total available trophic resources varying according to the studied periods. IFRic values varied between 0.21 in autumn 2014 to 0.37 in winter 2016 (Table 10, Figure 19). Trophic levels ranged from 2.69  $\pm$  0.61 for *M. poutassou* to 4.00  $\pm$  0.21 for *M. merlangus* in autumn 2009; from 3.82  $\pm$  0.20 for *C. harengus* to 5.07  $\pm$  0.13 for *M. merlangus* in winter 2015 and from 3.08  $\pm$  0.17 for *R. clavata* to 4.93  $\pm$  0.36 for *C. lucerna* in winter 2016. Autumn 2009, winter 2015 and 2016 were periods with the highest IFRic when the assemblages were composed of species of both low and high trophic level but also of both species of both low and high and low %B. The assemblages thus exploited a wide range of resources.

In autumn 2009, the polygon was mainly located on the bottom of the whole trophic space. Trophic levels of species were estimated to be lower at this period. On the contrary, in winter 2015 the polygon was mainly located on the top of the whole trophic space, mainly reflecting highest estimated trophic level at this period. Lowest ranges of both %B and trophic levels were found in autumn 2014, leading to the lowest value of IFRic. At this period, the polygon was located on the center of the whole trophic space. The assemblage was composed of intermediate trophic level species, mainly belonging to both pelagic and benthic-based pathways. Intermediate IFRic values were found in autumn 2015. At this period, the range of %B was the highest:  $0.07 \pm 0.07$  for *S. scombrus* to  $0.82 \pm 0.16$  for *S. stellaris*. This variability reflected that species within the assemblage depended on both benthic and pelagic pathways.



**Figure 19** : Comparison of IFRic among the 5 studied periods. Each point corresponds to the mean of trophic level and benthic contribution (%B) of each species. The black polygon corresponds to the largest IFRic space calculated for the meta-assemblage gathering the 5 studied periods, while the red polygon corresponds to the IFRic of each studied periods. The silhouettes represent the three species with higher relative biomass in the ecosystem for each studied period. 1: *Scyliorhinus canicula*; 2: *Trisopterus luscus*; 3: *Mustelus asterias*; 4: *Trachurus trachurus*; 5: *Merlangius merlangus*; 6: *Limanda limanda*; 7: *Scomber scombrus*.

Considering the trophic interactions, despite slight variations between periods, assemblages had close isotopic functional indices values and no clear seasonal pattern was evidenced. IFDis was moderate and always lower than 0.58, meaning that the assemblages were composed of a mix of generalist and specialist species. IFEve was always high and ranged between 0.71-0.81 (Table 10). Species were evenly distributed in the trophic space and exploited the resources equitably. Considering the energy fluxes, IFDis<sub>biom</sub> and IFEve<sub>biom</sub> were lower than IFDis and IFEve respectively (Table 10). Thus, the dominant species were rather generalist suggesting a higher trophic redundancy and potential competition between species. However, it should be noted that despite a decrease, IFEve<sub>biom</sub> remained high in autumn 2014 (0.57), while the IFDis<sub>biom</sub> (0.23) was low suggesting finally, a good resource partitioning.

# Discussion

Our results indicate a high temporal plasticity on the trophic interactions within fish assemblages resulting in variable strengths of benthic-pelagic interactions and energy fluxes in a temperate shallow epicontinental sea. Many species display trophic plasticity (*i.e.* may differ in the resource use over time) and are generalist (within a period, can predate on several trophic levels and/or several food sources), supporting strong benthic-pelagic couplings in the EEC. Trophic interactions differed among studied periods but assemblages were always fueled by a mix of benthic and pelagic food sources. Energy fluxes revealed that %B to the assemblages differ according to the relative importance of the different species at each season. Consequently, dominant species usually drive overall fluxes. The shallowness of this ecosystem may allow for these trophic features.

#### Fish assemblages differed among studied periods

A number of top-down or bottom-up forces (*e.g.*, resource availability, temperature, fishing pressure) may affect the structure and diversity of fish assemblage (Auber et al., 2017; Lynam et al., 2017; McLean et al., 2018; Thompson et al., 2020). Several studies have

demonstrated a positive relationship between diversity and ecosystem functioning (Hooper et al., 2005; Tilman et al., 2014). In our study, autumn 2009 was the period with the highest diversity indices (H' and J') which can be explained by the equitability of species biomass in the assemblage. Autumn 2009 and winter 2016 periods were characterized by long food chain and a large exploitation of resources. The addition of high trophic levels species (*e.g.*, winter 2016) or of intermediate consumers (*e.g.*, autumn 2009) may originate from longer food chain length (Post and Takimoto, 2007).

Higher trophic levels in winter may result from environmental variables such as resource availability. In EEC there is an autumnal phytoplanktonic bloom (Breton, 2000). Since phytoplankton is consumed by primary consumers, the abundance of low trophic levels influences the abundance of higher trophic levels, resulting in a higher abundance of zooplankton in autumn than in winter (Eloire et al., 2010). Due to the lower abundance of zooplankton in winter, we can hypothesize that during this period, fish feed on higher trophic levels resulting of highest trophic levels in winter.

The composition of fish assemblages varies seasonally with species migration cycles. This is particularly the case for pelagic species such as *T. trachurus*, which is very abundant in the EEC in summer and autumn, explaining its high abundance in autumn 2014 and 2015. During these periods, it migrates from the North Sea to the EEC, probably linked to changes in water temperature (Macer, 1977). This is also the case for whiting in winter. During this period, temperature has an important influence of its spatial distribution (Loots et al., 2011; Zheng et al., 2001), explaining its high biomass in winter 2015.

# Trophic plasticity and trophic resource partitioning strengthen benthicpelagic couplings

When assuming equitability on species biomass, the average %B to fish assemblages ranged between 46% to 59%, meaning that species are always fueled by both benthic and pelagic production as also demonstrated for other shallow marine coastal or estuarine ecosystems (Christianen et al., 2017; Griffiths et al., 2017; Kiljunen et al., 2020; Ying et al., 2020). Due to the shallow depth, species can rely on both benthic and pelagic sources due to

physical (*e.g.*, resuspension, sedimentation) and/or biological processes (*e.g.*, fish predation) (Baustian et al., 2014; Griffiths et al., 2017).

Many fish species display trophic plasticity, relying on benthic or pelagic production depending on the studied period either through direct predation in relation to environmental variations such as changes in prey abundance or species competition, or through indirect predation such as changes in the diet or trophic level of their prey. This result confirms the hypothesis of Kopp et al., (2015) that species could adapt their foraging strategy in relation to variation of the availability of their trophic subsidies (*i.e.*, changes in prey abundance or prey specific composition). These variations may also be due to the variation of organic matter fluxes. An increase of pelagic productivity may result in an increase in pelagic-benthic coupling, whereby benthic species are fueled by pelagic organic matter (Docmac et al., 2017; Hayden et al., 2019). This coupling may be even more pronounced in the EEC due to the shallow depth.

Considering trophic interactions, functional indices (IFRic, IFEve, IFDis) reveal that assemblages are composed of a mix of specialist and generalist species with little variation over time. In addition, there is low functional redundancy and resources are used optimally through complementarity between species (i.e. niche partitioning). Complementarity between species could result from reduced interspecific competition (Hooper et al., 2005). Following the niche variation hypothesis, species may expand their niches due to a release from interspecific competition (Costa-Pereira et al., 2019a; Gajdzik et al., 2018; Van Valen, 1965). Species can partition their resources through a combination of differences in trophic patterns and habitat use. Many species may depend on both benthic and pelagic sources, but also predate on several trophic levels (i.e., omnivory; Cury et al., 2003, Thompson et al., 2007; Vandermeer, 2006). The shallow depth allows pelagic species to migrate vertically and consume benthic preys (Baustian et al., 2014; Griffiths et al., 2017). Stomach content analyses performed in the EEC have shown that some benthic preys were found in the diet of some pelagic species. This is for example the case of benthic amphipods found in the stomach contents of clupeidae or benthic fish (*e.g.* callionymidae) found in the diet of *S. scombrus* 

(Cachera, 2013). In this ecosystem, high  $\delta^{13}$ C values were recorded for pelagic species probably as a result of the consumption of benthic invertebrates. This behavior was observed in other shallow ecosystems like the Seto Sea (mean depth of 37m, (Takai et al., 2002) or the Baltic sea mean depth of 42m, (Kiljunen et al., 2020)). Similarly, in lakes, pelagic species can derive up to 50-90% of their energy from benthic sources (Schindler et al., 1996; Vander Zanden and Vadeboncoeur, 2002). For benthic species, the shallow depth allows them to adopt an opportunistic behavior by integrating benthic production but also taking advantage of the pelagic production sedimentation via the pelagic-benthic coupling (van Denderen et al., 2018). Thus, depth is one of the main drivers for pelagic-benthic temporal variation on these shallow systems, including the EEC (Cresson et al., 2020; Giraldo et al., 2017; Kopp et al., 2015).

# Temporal variation of benthic-pelagic couplings and energy fluxes

Considering the energy fluxes, dominant species are generalist. The generalist behavior of species is common in marine systems (Thompson et al., 2007) and in our study it was particularly important at all periods. In winter, the dominant species was whiting, a high trophic level demersal piscivorous fish. Upper trophic level species are considered as ultimate couplers. Their predatory nature allows them to forage on both benthic and pelagic preys, and to stabilize food webs (McCann, 2000; Rooney et al., 2006; Rooney and McCann, 2012; Udy et al., 2019).

In autumn 2014, even though, the dispersion was similar to other periods (low IFDis<sub>biom</sub>), the evenness was relatively high (highest IFEve<sub>biom</sub>) suggesting higher optimal resource use in autumn 2014 compared to other periods. Accordingly to the resource diversity hypothesis (i.e. ecological opportunity), the diversity of available resources promote niche expansion and divergence among species of consumers (Araújo et al., 2011; Costa-Pereira et al., 2019a). Thus, we can hypothesize that at this period, resources were sufficient to support assemblages leading to niche segregation to reduce competition while for other periods, resources were insufficient leading to some trophic redundancy.

In a similar study from shallow ecosystems, Ying et al., (2020) suggested that high functional redundancy was cause by the abundance of pelagic fish with similar traits. Our results show that trophic plasticity goes beyond a replacement of dominant species by others with similar traits, and that similar assemblages (in terms of species composition) can respond differently depending on other biotic or abiotic factors (*e.g.*, productivity, competition, niche overlap).

The generalist behavior of dominant species may be a way to avoid competition or may also reveal the high abundance of one food source (Lefebvre et al., 2009). Broadening of resource use may increase ecosystem functioning by allowing more complete use of all available resources and promote species coexistence (Leduc et al., 2015; Petchey, 2003). However, it should be noted that a generalist species can be either composed of a sum of generalist individuals or a sum of specialist individuals (Bearhop et al., 2004). Additional analyses at the individual level would provide a better understanding of the structure and functioning of this ecosystem (Bolnick et al., 2011, 2003; Clegg et al., 2018; Ingram et al., 2018).

# Conclusion

Couplings between benthic and pelagic realms are persistent in the EEC where most species display trophic plasticity and can therefore change their food source over time depending on their availabilities or potential competition with other species. In addition, dominant species are rather generalist, they can predate on several food sources, but also on prey from different trophic levels. These behaviors are permitted by the shallowness of this ecosystem. The inclusion of fish biomass was complementary and allowed the consideration of energy fluxes within the ecosystem. Several studies have already highlighted the importance of including biomass in addition to trophic descriptors to accurately describe community functioning, notably since biomass is related to secondary production and thus suited to capture energy and matter fluxes (Cresson et al., 2019; Cucherousset and Villéger, 2015; Duffill Telsnig et al., 2018; Rigolet et al., 2015; van Oevelen et al., 2006).

# Data Availability

All raw data, stable isotope ratios are freely available online in the Seanoe repository at https://doi.org/10.17882/76378

Chapitre 4 : Variation saisonnière et ontogénique de l'alimentation du merlan

# Chapitre 4 : Variation saisonnière et ontogénique de l'alimentation du merlan

# Seasonal and ontogenetic variation of whiting diet in the Eastern English Channel and the Southern North Sea<sup>4</sup>

# PLOS ONE

RESEARCH ARTICLE

Seasonal and ontogenetic variation of whiting diet in the Eastern English Channel and the Southern North Sea

Charles-André Timmerman ()<sup>©</sup>\*, Paul Marchal<sup>®</sup>, Margaux Denamiel<sup>‡</sup>, Clémence Couvreur<sup>‡</sup>, Pierre Cresson<sup>®</sup>

HMMN, Centre Manche-Mer du Nord, Ifremer, Boulogne-sur-Mer, France

<sup>&</sup>lt;sup>4</sup> <u>Timmerman C-A</u>, 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(9) : e0239436. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209436

# Abstract

An accurate description of trophic interactions is crucial to understand ecosystem functioning and sustainably manage marine ecosystems exploitation. Carbon and nitrogen stable isotopes were coupled with stomach content analyses to investigate whiting (*Merlangius merlangus*, Linnaeus, 1758) feeding behavior in the Eastern English Channel and Southern North Sea. Whiting juveniles and adults were sampled in autumn and winter to investigate both ontogenetic and seasonal changes. In addition, queen scallops (*Aequipecten opercularis*) samples were collected along with fish to be used as isotopic benthic baseline. Results indicated an ontogenetic diet change from crustaceans to fish and cephalopods. In autumn,  $\delta^{15}$ N values generally increased with fish size while in winter, a decrease of  $\delta^{15}$ N values with fish size was observed, as a potential result of spatial variation in baseline  $\delta^{15}$ N values. In winter, a nutrient-poor period, an increase in feeding intensity was observed, especially on the copepod *Temora longicornis*. This study provides further insights into whiting trophic ecology in relation to ontogenetic and seasonal variations, and it confirms the importance of combining several trophic analysis methods to understand ecosystem functioning.

# Introduction

Since trophic interactions shape communities' structure, determining fish diet is a key prerequisite for a better understanding of ecosystem functioning (Kinzig et al., 2002; Woodward, 2009) and a sustainable management of marine ecosystems (Brodziak and Link, 2002; Coll et al., 2016). Ecosystem functioning refers to biotic and abiotic processes that occur within an ecosystem and determine its structure and stability (Hooper et al., 2005; Tilman et al., 2014). Trophic interactions play a central role on ecosystem functioning, implying transfer of energy and nutrients between species (Lindeman, 1942) but also trophic cascades (Frank, 2005; Kinzig et al., 2002), the understanding of which is necessary to gain knowledge on food webs structure and eventually inform ecosystem-based management (Brodziak and Link, 2002; Coll et al., 2016; Garcia et al., 2003).

Organism's energetic requirements differ according to their size. Ontogenetic dietary shifts, the changes in resource use over the lifespan of a consumer, are widespread for many taxa (Nakazawa, 2015; Werner and Gilliam, 1984). Consumers make trade-offs between benefits (e.g., foraging) relative to associated costs including mortality (Werner and Gilliam, 1984). These trade-off changes according to ontogeny depending on the balance between the risk of mortality due to predation and the benefits received from the resource. Several biotic (predation risk, competition, prey availability) or abiotic (habitat use) factors may be responsible of these variations (Sánchez-Hernández et al., 2019). In addition, species intrinsic factors, such as the gape size or swimming abilities promote these ontogenetic changes. A positive relationship between size descriptors (e.g. body or gape size) and trophic level is thus classically observed for fish species in marine environments (Potapov et al., 2019; Romanuk et al., 2011), even if unexpected results recently called for a better examination of the pattern underlying this relationship (Travers-Trolet et al., 2019). Similarly, seasonal variation of environmental (temperature, nutrients) and biotic factors (metabolism, feeding intensity, prey availability) can alter feeding patterns (Olivier et al., 2019). Both ontogenetic and seasonal changes in fish foraging patterns have important consequences for ecosystem structure,

function and stability, calling for a better consideration of their magnitude (Rudolf and Rasmussen, 2013).

The Eastern English Channel and Southern North Sea (EEC-SNS) is home to a rich and intensively used ecosystem, which has long supported a wide range of human activities, in a climate change context. Local impact of fisheries is particularly important (Thurstan et al., 2010). The present study focuses on whiting (Merlangius merlangus (Linnaeus, 1758)), an important demersal species in the EEC-SNS ecosystem, both in ecological and economic terms (Girardin et al., 2018; Travers-Trolet et al., 2019). Whiting is thus known to have one of the highest trophic level within the EEC-SNS fish community (Jennings and van der Molen, 2015). Due to its high trophic position, whiting biomass production is fueled by both pelagic and benthic pathways (Rooney et al., 2006), as demonstrated by stable isotopes analyses (Duffill Telsnig et al., 2018; Giraldo et al., 2017), leading to important biomass values for this species. The diet of this high trophic level species is well investigated in many ecosystems because it predates on commercially exploited fish and invertebrates, and also since it can compete with other economically valuable gadoid species (Ross et al., 2016). Most studies highlight the main consumption of fish and invertebrates (e.g. crustaceans, mollusks or annelids). Some of them report an ontogenetic change in whiting diet, with small individuals mostly consuming crustaceans, and larger whiting mostly consuming fish. This feeding pattern has been previously observed in other ecosystems, *i.e.*, the North Sea (Demain et al., 2011; Hislop et al., 1991; Ross et al., 2016), Baltic Sea (Ross et al., 2016), or Celtic Sea (Pinnegar et al., 2003; Rault et al., 2017). However, ecosystems are subject to different environmental and ecological conditions. All differences in prey availability, predator abundance, fishing pressure and abiotic features make differences between the ecological role and diet of *M. merlangus* in an ecosystem and its conspecific in other ecosystems. To our best knowledge, studies that have investigated EEC whiting diets have not focused on ontogenetic and seasonal diet changes (Cachera et al., 2017; Kopp et al., 2015). The increased trophic importance of fish with ontogeny is consistent with outputs of an independent modeling study based on an EEC application of the OSMOSE ecosystemic model (Travers-Trolet et al., 2019). Except this modeling study, the trophic ecology of whiting in EEC-SNS was mainly studied by stomach content analyses, providing a short-term view of its diet (Cachera et al., 2017; Demain et al., 2011; Ross et al., 2016). The use of stable isotope analyses in addition to analyses of stomach contents helps to resolve some common biases related to the analysis of stomach contents.

When consuming a prey, a predator integrates the carbon and nitrogen isotopic ratios of its prey into its own tissues, with a difference called isotopic discrimination (McCutchan et al., 2003). The muscle nitrogen isotopic ratio ( $\delta^{15}$ N), empirically enriched by ~3.4 ‰ per trophic level, is classically used as an estimator of the trophic position (Post, 2002). Muscle carbon isotopic ratio ( $\delta^{13}$ C) is less enriched (~1 ‰ per trophic level), allowing its use as tracer of the origin of food sources (DeNiro and Epstein, 1978). In the marine environment,  $\delta^{13}$ C is used to distinguish between benthic and pelagic sources because benthic producers are typically <sup>13</sup>C-enriched relative to pelagic producers (France, 1995). Unlike stomach content analyses, stable isotope ratios of an organism's tissues provide information on the time-integrated assimilated diet. Combining stable isotopes and stomach content analyzes is thus recognized as a powerful approach to gain accurate and complementary vision of fish trophic patterns at different time scales (Cresson et al., 2014; Graham et al., 2006; Post, 2003).

The aims of this study are (1) to investigate whiting trophic ecology in the EEC-SNS and, (2) to study ontogenetic and seasonal feeding changes at two seasons, autumn 2017 and winter 2018, using stomach content and stable isotopes analyzes. We will in particular test the hypothesis that whiting trophic ecology changes according to both ontogeny, due to gape size and energy requirements increasing, and seasonal variations in environmental and biotic factors.

# Materials and methods

# Studied area and sampling

Whiting individuals were collected during two bottom trawl surveys conducted in the EEC-SNS. Sampling locations are presented in the map (Figure 20), and actual coordinates are presented in the Table 13.



**Figure 20 :** Location of stations sampled during the two surveys: CGFS 2017 (red squares, autumn 2017) and IBTS 2018 (blue cross, winter 2018). Left: sampling locations of fish smaller than 25cm. Right: sampling locations of fish larger than 25cm.

**Table 13** : Geographic coordinates of the whiting sampling stations for both seasons (CGFS in autumn and IBTS in winter). HaulNum corresponds to the number of the sampling station.  $\delta^{15}$ N baseline corresponds to interpolated  $\delta^{15}$ N isotopic ratios of *A. opercularis* at all stations where whiting were collected.

Survoy	HaulNum	Longitudo	Latituda	$\delta^{15}N$
Survey	naunvum	Longitude	Latitude	baseline
CGFS	V0392	1.02	50.92	8.05
CGFS	V0393	0.85	50.87	7.97
CGFS	V0396	0.68	50.96	8.27
CGFS	V0398	0.55	50.80	7.52
CGFS	V0399	0.58	50.88	7.82
CGFS	V0409	0.91	50.58	7.87
CGFS	V0410	0.98	50.66	7.88
CGFS	V0411	0.88	50.44	8.06
CGFS	V0412	0.92	50.48	8.02
CGFS	V0413	0.98	50.49	8.05
CGFS	V0416	0.76	50.31	8.10
CGFS	V0417	0.75	50.19	8.26
CGFS	V0419	0.90	50.11	8.56
CGFS	V0420	0.92	50.21	8.53
CGFS	V0436	-0.23	49.56	8.49
CGFS	V0459	-0.27	50.58	7.48
CGFS	V0471	-0.69	49.42	8.56
CGFS	V0472	-0.80	49.51	7.89
CGFS	V0477	-0.24	49.46	8.80
CGFS	V0479	-0.57	49.45	8.57
IBTS	W0001	0.86	50.33	8.28
IBTS	W0002	0.71	50.34	7.90
IBTS	W0003	0.48	50.38	7.65
IBTS	W0011	0.12	49.84	7.57
IBTS	W0012	0.25	50.30	7.22
IBTS	W0013	0.22	50.54	7.53
IBTS	W0019	0.47	50.56	7.52
IBTS	W0021	0.95	50.78	7.86
IBTS	W0029	1.13	51.02	8.22
IBTS	W0030	1.37	51.12	8.31
IBTS	W0031	1.42	51.39	8.26
IBTS	W0140	1.31	51.33	8.29
IBTS	W0141	1.08	51.27	8.37
IBTS	W0142	0.78	51.05	8.33

These surveys investigate most components of the ecosystem, from the abiotic environment to top-predators. The CGFS (Channel Ground Fish Survey) occurred in autumn 2017 and the IBTS (International Bottom Trawl Survey) occurred in winter 2018, both on board of the R/V Thalassa (Travers-Trolet 2017, Verin 2018). Protocols of all surveys are currently being evaluated by the French research institute for exploitation of the sea (Ifremer) and are validated by the ICES IBTS International Group (ICES, 2004). In addition, survey's PIs received training about animal well-being and ethics.

Following the standard IBTS protocol (ICES, 2004), whiting and queen scallops (*Aequipecten opercularis*) individuals were collected using a 36/47 Grande Ouverture Verticale (GOV) bottom trawl towed for 30 minutes during daylight at a constant speed of 4 knots. Immediately after trawling, all fish were sorted, identified, weighed, and measured. Whiting individuals covering all size distribution in the trawl were kept for further analyzes. Fish were immediately frozen (-50°C) to stop digestion process, and then stored frozen onboard (-20°C). Queen scallops (*A. opercularis*) samples were collected and stored frozen to be used as isotopic benthic baseline in the calculation of trophic level, following most classical approaches (Jennings and van der Molen, 2015; Jennings and Warr, 2003; Lefebvre et al., 2009). Organisms were sacrificed following the standard international IBTS protocol (ICES, 2004).

In the laboratory, fish were thawed and accurately measured (total length, to the nearest mm) before being dissected out, to collect muscle sample for isotopic analysis and stomach content. Gape size is an important parameter in the trophic relationships determinism and it was measured with truncated cones of different diameters. In order to cover the whole size range and to have a sufficient number of samples for numerical analyses, a minimum of 10 individuals per 5cm size classes were collected. A sample of white dorsal muscle (~ 2g wet mass) without skin (fish) or adductor muscle (bivalves) was dissected, stored frozen and then freeze-dried for at least 24h. White dorsal muscle is the most classical tissue used for stable isotopes analysis in fish because of its low turnover rate and low lipid content (Pinnegar and Polunin, 1999), notably for whiting, one of the species with the lowest C:N ratio and
consequently lipid content in the area (Cresson et al., 2017). As C:N ratios measured in all samples were low (average value:  $3.19 \pm 0.08$ , min: 3.08, max: 3.43), raw isotopic ratios were used.

All samples (fish and *A. opercularis*' muscles) were ground into a homogeneous powder (~ 1g dry wet) with a mixer mill for isotopic analysis. A total of 248 individuals were sampled for stomach content analysis (124 in autumn and 124 in winter) and 212 were subsampled for stable isotopes (Table 14).

		n SCA	n SIA	$\delta^{13}$ C (‰) mean ± SD	δ <sup>15</sup> N (‰) mean ± SD	<b>C:N ratio</b> mean ± SD	<b>Trophic level</b> mean ± SD	Gape size (mm) mean ± SD
Autumn	10-15cm	20	16	$-17.16 \pm 0.93$	$14.42 \pm 0.87$	$3.19 \pm 0.08$	$3.86 \pm 0.25$	$13 \pm 2$
	15-20cm	19	18	$-16.99 \pm 0.41$	$14.97 \pm 0.35$	$3.20 \pm 0.06$	$4.06 \pm 0.13$	17 ± 2
	20-25cm	22	18	$-16.90 \pm 0.47$	$16.02 \pm 0.51$	$3.17 \pm 0.08$	$4.40 \pm 0.17$	$22 \pm 1$
	25-30cm	20	18	$-16.73 \pm 0.30$	$16.33 \pm 0.43$	$3.19 \pm 0.09$	$4.40 \pm 0.15$	26 ± 3
	30-35cm	24	22	$-16.60 \pm 0.34$	$15.95 \pm 0.76$	$3.18 \pm 0.06$	$4.33 \pm 0.27$	$33 \pm 2$
	35+	19	15	$-16.65 \pm 0.52$	$15.42 \pm 0.73$	$3.18 \pm 0.06$	$4.10 \pm 0.30$	41 ± 3
	15-20cm	33	28	$-17.31 \pm 0.56$	$17.59 \pm 0.89$	$3.19 \pm 0.04$	$4.74 \pm 0.26$	19 ± 3
Winter	20-25cm	23	21	$-16.77 \pm 0.68$	$16.66 \pm 0.12$	$3.20 \pm 0.08$	$4.47 \pm 0.25$	$22 \pm 2$
	25-30cm	23	21	$-16.77 \pm 0.56$	$16.16 \pm 0.98$	$3.23 \pm 0.10$	$4.38 \pm 0.28$	28 ± 2
	30-35cm	31	21	$-17.20 \pm 0.60$	$15.71 \pm 0.85$	$3.22 \pm 0.11$	$4.34 \pm 0.23$	$33 \pm 3$
	35 +	14	14	$-17.34 \pm 0.68$	$15.84 \pm 1.12$	$3.20 \pm 0.09$	$4.34 \pm 0.27$	39 ± 3

**Table 14** : Number of stomach content (n SCA) and stable isotopes (n SIA) analyzed by size classes, mean and range in stable isotopes ratios (mean  $\delta^{15}N \pm SD$ , mean  $\delta^{13}C \pm SD$ ) observed and gape size for both seasons (autumn and winter).

#### Stomach content analysis

Prey items in stomach content were sorted under a binocular microscope and categorized into their lowest possible taxonomic group. The vacuity rate (%V) was used as an estimator of feeding intensity and it was calculated as the number of empty stomachs divided by the total number of stomachs. For each size class, dietary index was calculated based on Hyslop, (1980). Frequency of occurrence ( $O_i$ ) was first considered and calculated as the number of stomachs containing a prey type divided by the number of non-empty stomachs.

$$O_i = \frac{J_i}{P'}$$

where,  $J_i$  is the number of fish containing prey *i* and *P* is the number of non-empty stomachs. This estimator is based on presence/absence, and it does not take into account the quantity of prey items found in each stomach. For graphical representations, frequencies of occurrence were scaled to 100% and expressed as percentage.

$$\%0 = \frac{O_i}{\sum O_i}$$

Percentage of abundance (%N) represented the number of prey items ( $N_i$ ) relative to the total number of food items.

$$\%N = \frac{N_i}{\sum N_i}$$

Abundance and occurrence-based indices were used as they are considered less biased than indices calculated from prey biomass measurement (Hyslop, 1980; Sánchez-Hernández et al., 2019). Assessing the occurrence or abundance of preys is a testimony of what was actually consumed, notably as prey abundance is based on a parsimonious method that limits overestimation of the number of degraded items, by estimating the most plausible number of prey individual that have originated the number of remains: paired items (*e.g.* otoliths, eyes, claws) were counted and divided by two. Other uncountable remains (*e.g.* muscles, gills, annelids bristles) were not counted and considered as remains of a single individual. On the

#### Chapitre 4 : Variation saisonnière et ontogénique de l'alimentation du merlan

contrary, biomass based indices are questioned, as they are more affect by well-known biases of stomach content. Differential digestibility of the preys leads to an overestimation of the mass of hard parts, and as biomass of parts found of the stomachs is the biomass of the undigested part of the diet, while stable isotopes reflect the part of the diet integrated in the tissues. Since stomach content analysis only provides a snapshot of fish diet, this approach was combined with stable isotopes analysis of fish tissue, which provides information on the time-integrated assimilated diet (Cresson et al., 2014; Graham et al., 2006; Post, 2003).

# **Stable isotopes analyses**

Isotopic analyzes were carried out with a Thermo Fisher Scientific Delta V Plus mass spectrometer (Bremen, Germany), coupled to a Flash 2000 elemental analyzer with a Conflow IV interface (Thermo Scientific, Milan, Italy). Ratios were expressed with the classical  $\delta$  notation,

$$\delta X = \left(\frac{R_{sample}}{R_{standard}} - 1\right) \times 10^3 \ (in \ \%_0),$$

where X is <sup>13</sup>C or <sup>15</sup>N respectively, and R the ratio <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C or <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N respectively. Standards are Vienna Pee Dee Belemnite for  $\delta^{13}$ C and atmospheric nitrogen for  $\delta^{15}$ N. Accuracy of the analyses was checked by repeated measurements of internal acetanilide standards. The measurement error is less than 0.2‰ for both elements.

Since  $\delta^{15}N$  values result from the trophic position of the consumer, and from the isotopic ratio of the baseline, it is a relative proxy of the consumers' trophic position (Post, 2002). The trophic level of whiting (TL<sub>i</sub>) was calculated following Post, (2002) equation:

$$TL_i = TL_B + \frac{\delta^{15} N_i - \delta^{15} N_B}{TDF} ,$$

where  $TL_B$  represents the trophic position of trophic baseline,  $\delta^{15}N_i$  and  $\delta^{15}N_B$  are the nitrogen isotopic ratios of fish and trophic baseline respectively, and TDF, the Trophic Discrimination

Factor, represents the isotopic difference between a consumer and its diet. TL<sub>B</sub> was set to a value of 2, the theoretical trophic level of suspension-feeders, while TDF value was set to 3.4, following most classical approach (Cabana and Rasmussen, 1994; Minagawa and Wada, 1984). It is well known that isotopic ratios of the baseline vary spatially (Jennings and Warr, 2003; Reddin et al., 2018; Trueman et al., 2017). A station-specific baseline value was used to take into account the spatial variability of isotopic ratios (Table 13, Figure 21). As *A. opercularis* samples could not always be found in the stations where fish were collected, missing  $\delta^{15}$ N values were calculated with a geostatistical interpolation of baseline  $\delta^{15}$ N values developed by Kopp et al., (2015), and using *A. opercularis* isotopic ratios obtained in the present and previous published (Jennings and Warr, 2003) and unpublished sudies (P. Cresson unpubl. data). A total of 76 isotopic measurements were used as a baseline for geostatistical interpolation (mean  $\delta^{15}$ N : 7.69  $\pm$  0.90 ‰). The dependency of covariance on distance between two sampling sites was modelled using a non-linear regression based on weighted least squares. The weight is the number of pairs of points per distance intervals. Spatial covariance in  $\delta^{15}$ N was best described by a Gaussian model of distance with adjR2= 0.99.



**Figure 21** : Location of whiting (orange crosses) and *Aequipecten opercularis* (green crosses) sampling stations by this, but also previous studies (Jennings and Warr, 2003, P. Cresson unpubl. data). An interpolation of *A. opercularis*'  $\delta^{15}$ N values was performed to obtain baseline isotope ratios at all stations where whiting were collected (see the method in the material and method section).

# Numerical analysis

The seasonal and ontogenetic variations of stable isotope values ( $\delta^{15}$ N,  $\delta^{13}$ C), abundances and occurrences of prey found in stomach contents, were investigated using Generalized Linear Models (GLM). Two discrete explanatory variables were thus considered: fish size (5cm size classes) and season (autumn and winter). Individual effects of these two explanatory variables, as well as their interactions were examined. Using discrete size classes in isotopic analyses GLMs was justified a posteriori by the non-monotonic character of the isotopic ratios versus size relationships. For stomach contents analyses, size-class analyses allow to account for the highly non-linear nature of dietary mechanisms. Each individual within a size class is considered as a replicate of the class. Having the diet of several individuals within a size-class is required to capture the diet of a class, and to limit the importance of extreme feeding mechanisms. Individual effects of these two explanatory

variables, as well as their interactions were examined. The explained variables are structurally different, some are continuous (stable isotope values), others are counts (abundances) and eventually prey occurrences are binary variables, so different probability distributions were assumed to underlie their variations. For stable isotopes values, a Gaussian type was assumed, and the normality of residuals was tested by examining the characteristic Quantile-Quantile (QQ) plot (Zuur et al., 2007). For prey abundances and occurrences, GLMs were performed separately on the main categories of preys (*i.e.* fish, mollusks, benthic crustaceans, pelagic crustaceans and unidentified crustaceans). A binomial distribution with a logit link function was applied to model the variability of binary prey occurrence (presence=1, absence=0). Finally, a GLM building on a Poisson distribution and a log link function was applied to model the variability of prey abundance counts.

All analyses and figures were performed with R version 3.6 (R Core Team, 2019). Maps were produced using akima (Akima and Gebhardt, 2016), GISTools (Brunsdon and Chen, 2014) and mapdata (Becker and Wilks, 2018) packages. Statistical analyses were carried out using the car (Fox and Weisberg, 2019) package, using the glm function. Most figures were realized using ggplot2 (Wickham, 2016).

# Results

Fish size ranged between 106 and 528 mm. Average size was similar at both seasons for both the whole dataset (246  $\pm$  89 mm in autumn, 257  $\pm$  76 mm in winter) and the subsample considered for stable isotopes (252  $\pm$  83 mm in autumn, 262  $\pm$  76 mm in winter). Subsample used for stable isotopes analyses can thus be considered representative of the larger sample used for stomach content analyses. Although the average size was comparable between the two seasons, no whiting smaller than 15 cm were collected in winter. Gape size increased with fish size and ranged from 13  $\pm$  2 mm for the smallest size class to 41  $\pm$  3 mm for the largest in autumn (Table 14).

#### Stomach content analyzes

Vacuity rates were low for both seasons (16% in autumn and 7% in winter). Whiting diet was mainly composed of fish ( $O_i$ = 0.57, %O=25.5%), crustaceans, with a similar importance of benthic ( $O_i$ = 0.43, %O=19%) and pelagic ( $O_i$ = 0.38, %O=17%) species, and mollusks ( $O_i$ =0.17, %O=8%) (Figure 22).



**Figure 22** : Whiting diet averaged over seasons and size classes, expressed as frequency of occurrence ( $O_i$ ). Since a stomach may contain several preys, the sum of the frequencies of occurrence represents more than 1. For each prey group, frequencies of occurrence were scaled to 100% for the graphical representation (%O).

Despite the degradation of fish prey, the main groups observed in stomach contents were perciforms in autumn (*e.g.* Callionymidae, Gobiidae, Carangidae) and clupeiforms (*e.g. Clupea harengus, Sprattus sprattus*) in winter. Similar benthic crustaceans were consumed in both seasons: peracarids (*e.g.* amphipods, cumaceous) for the smallest size classes and decapods for the largest. Pelagic crustaceans were mainly copepods, with *Temora longicornis* being very abundant in winter (%N = 63%), and mysids. The taxon-specific results can be found in the dataset published at the following address: https://doi.org/10.17882/72233. For mollusks, bivalves and gastropods dominated diet of smallest individuals while the largest

whiting mainly fed on cephalopods at both seasons. Among other prey categories, annelids, cnidarians, echinoderms or plant debris were also found in stomach contents at both seasons but in smaller quantities. They were then grouped into one group referred to as "other" hereafter.

The same categories of prey were found between autumn and winter but their relative importance differed according to seasons and size classes (Figures 23, 24), whether these factors are considered individually or in interaction (Table 15). In winter, as whiting grows, it consumes more fish, both in occurrence and abundance, with the largest size classes (above 30cm) feeding more selectively on clupeids (Figures 23, 24, Table 15). A similar ontogenetic increase appears in the consumption of mollusks, both in abundance and occurrence, with little seasonal difference (Figures 23, 24, Table 15).

**Table 15** : Results of generalized linear model (type 3). df: Degrees of Freedom. Significant effects (at p-value<0.05) of the tested explanatory variables are highlighted in bold characters.

Response variable	df	Residual deviance	Explanatory variables	df	Deviance	Residual deviance	df	p-value (Chi-square)
	245	291.28	Size class	5	26.55	314.42	240	<0.001
Occurrence – fish			Season	1	2.77	311.65	239	0.10
			Size class × season	4	20.37	291.28	235	<0.001
Occurrence -		299.05	Size class	5	13.23	314.94	240	0.02
Benthic	245		Season	1	2.17	312.76	239	0.14
crustaceans			Size class × season	4	13.72	299.05	235	0.009
Occurrence -	245	223.03	Size class	5	70.88	244.99	240	<0.001
Pelagic			Season	1	18.48	226.50	239	<0.001
crustaceans			Size class × season	4	3.74	223.03	235	0.48
Occurrence -	245	299.73	Size class	5	6.01	305.75	240	0.31
Unidentified			Season	1	1.79	303.96	239	0.18
crustaceans			Size class × season	4	4.24	299.73	235	0.38
0		190.13	Size class	5	12.86	195.46	240	0.02
Occurrence - Mollusks	245		Season	1	3.80	191.66	239	0.05
WIGHUSKS			Size class × season	4	1.52	190.13	0.82	0.82
		264.21	Size class	5	41.62	297.25	240	<0.001
Abundance - fish	245		Season	1	9.49	287.76	239	0.002
			Size class × season	4	23.55	264.21	235	<0.001
Abundance -	245	1888.00	Size class	5	475.28	2061.80	240	<0.001

Benthic			Season	1	110.95	1950.90	239	<0.001
crustaceans			Size class × season	4	62.94	1888.00	235	<0.001
Abundance -		3871.60	Size class	5	5574.00	5644.40	240	<0.001
Pelagic	245		Season	1	1735.00	3909.30	239	<0.001
crustaceans			Size class × season	4	37.80	3871.60	235	<0.001
Abundance -		588.34	Size class	5	99.62	652.42	240	<0.001
Unidentified	245		Season	1	41.84	610.58	239	<0.001
crustaceans			Size class × season	4	22.24	588.34	235	<0.001
	245	235.12	Size class 5		48.69	245.29	240	<0.001
Abundance - Mollusks			Season	1	1.96	243.33	239	0.16
WIGHUSKS			Size class × season	4	8.21	235.12	235	0.08
		64.26	Size class	5	5.64	72.76	206	0.003
δ <sup>13</sup> C	211		Season	1	4.04	68.72	205	<0.001
			Size class × season	4	4.46	64.26	201	<0.001
		126.84	Size class	5	67.12	208.22	206	<0.001
$\delta^{15}$ N	211		Season	1	23.58	184.64	205	<0.001
			Size class × season	4	57.80	126.84	201	<0.001
		11.50	Size class	5	5.36	206	206	<0.001
<b>Trophic level</b>	211		Season	1	1.94	205	205	<0.001
			Size class × season	4	3.60	201	201	<0.001

#### Chapitre 4 : Variation saisonnière et ontogénique de l'alimentation du merlan

In contrast, the abundance and occurrence of crustaceans decreased according to ontogeny but patterns differed according to the nature of crustaceans (benthic, pelagic and unidentified) and seasons. For benthic crustaceans, the decrease in occurrence during ontogeny was mainly pronounced in winter (Figures 23, 24, Table 15). The decrease in abundance was observed for both seasons (p-value<0.001), but the highest prey abundance was observed for the 20-25cm size class.

The ontogenetic decrease in occurrence of pelagic crustaceans was similar in autumn and winter (Figures 23, 24, Table 15). Abundance decreased for both seasons according to size classes (Figures 23, 24, Table 15) but more pelagic crustaceans were consumed in winter. The high consumption of pelagic crustaceans in winter (primarily the copepod *T. longicornis*) mainly concerned the 15-20 size class. Pelagic crustaceans were 21 times more abundant in stomachs in winter than in summer.

Finally, occurrence of unidentified crustaceans did not vary according to size class nor season, while abundance decreased with ontogeny, especially in winter (p-value<0.001, Table 15) similarly to the two other crustacean groups.



Chapitre 4 : Variation saisonnière et ontogénique de l'alimentation du merlan

Figure 23 : Predicted values from GLM for average probability of prey occurrences (left) and number of prey items  $(N_i)$  in an individual stomach (right) and for both seasons (autumn in red and winter in blue). Errors bars correspond to standard errors. For graphical purposes, the vertical axis of the plot presenting abundance of pelagic crustaceans was cut between 5 and 60 cm.



**Figure 24 :** Ontogenetic dietary changes for autumn and winter. Figures A and B represented percentages of occurrence (%O) in autumn (A) and winter (B) respectively. Figures C and D represented percentages of abundance (%N) in autumn (C) and winter (D) respectively. The number of non-empty stomach content is expressed under each size class.

## **Stable isotopes**

 $\delta^{15}$ N values varied within a 2‰ range for both seasons, from 14.42 ± 0.87‰ (10-15cm) to 16.33 ± 0.43‰ (25-30cm) in autumn, and from 15.71 ± 0.85‰ (30-35cm) to 17.58 ± 0.78‰ (15-20cm) in winter (Figure 25, Table 15). Trophic levels ranged from 3.86 ± 0.25 (10-15cm) to 4.40 ± 0.15 (25-30cm) in autumn, and from 4.34 ± 0.27 for largest individuals (>35cm) to 4.74 ± 0.26 for smallest individuals (15-20cm).

However, slight differences according to seasons and size class were observed (Figure 25, Table 15). Size effect on both trophic level and  $\delta^{15}$ N values differed between seasons for smaller whiting (<25cm), with an ontogenetic increase in autumn. In winter, the unexpectedly high value measured for the smallest individuals led to a general decreasing trend. Size effects were season-invariant for larger whiting (>25cm), with a similar slight ontogenetic decrease in both autumn and winter.  $\delta^{13}$ C values displayed approximatively a 0.5‰ range for both seasons and varied significantly (p<0.001, Table 15) from -17.16 ± 0.93‰ (10-15cm) to - 16.60 ± 0.34‰ (30-35cm) in autumn and from -17.34 ± 0.68‰ (35+) to -16.77 for both 20-25 (-16.77 ± 0.68‰) and 25-30 (-16.77 ± 0.65‰) size classes in winter. In autumn,  $\delta^{13}$ C increased with fish size, while in winter it increased up to 20cm and decreased after 30cm (Figure 25).



**Figure 25** : Relationship between  $\delta^{13}$ C,  $\delta^{15}$ N and trophic level according to size classes in autumn and winter respectively (autumn in red and winter in blue). The edges of the boxes are the first and third quartiles, the horizontal lines are median values. Outliers are calculated using 1.5 times interquartile space (distance between the first and third quartile).

# Discussion

## General ontogenetic patterns in whiting diet

*M. merlangus* is considered as a piscivore species, notably for larger individuals (Hislop et al., 1991, Lauerburg et al., 2005, Ross et al., 2016). Consistently with previous studies (Hislop et al., 1991; Pinnegar et al., 2003; Ross et al., 2016), in the EEC-SNS, piscivory mainly concerned largest size classes. The increased trophic importance of fish with ontogeny is also consistent with outputs of an independent modeling study based on an EEC application of the OSMOSE ecosystemic model (Travers-Trolet et al., 2019). Interestingly, outputs from this model already predicted the predominance of fishes in whiting diet for individuals of 25cm or more. However, fish do not constitute the main food item for smallest size classes. Smallest size classes mainly consumed pelagic crustaceans. A similar pattern was previously observed for saithe (*Pollachius virens*), another gadoid species with a strong specialization of smaller individuals on euphausiids and copepods (Cormon, 2015).

Most studies highlighted the consumption of crustaceans but did not distinguish between benthic or pelagic species (Hislop et al., 1991; Pinnegar et al., 2003; Ross et al., 2016). However, this consideration is important for a better understanding of food web functioning and fluxes. Previous studies based on stable isotopes confirmed the important benthic-pelagic coupling in this area, but were not able to identify mechanisms at play, *i.e.*, if coupling results from the consumption of benthic invertebrates by pelagic fish or from the integration of benthic production in the pelagic pathway (Giraldo et al., 2017; Kopp et al., 2015). The similar importance of both groups of crustaceans may testify that the two hypotheses cannot be ruled out.

#### Seasonal ontogenetic patterns in whiting diet

#### Autumn

Results obtained from stable isotopes analyzes in autumn are similar with those obtained by Kopp et al., (2015) during the same period, in a different year. In the present study, results obtained in autumn from stomach content analyses and carbon isotopes values

displayed consistent patterns. Since pelagic organisms are generally  $\delta^{13}$ C-depleted compared to benthic ones (France, 1995; Kopp et al., 2015) the increase of  $\delta^{13}$ C values is thus consistent with a diet switch from pelagic invertebrates to benthic fish as whiting grows. The link between prey found in stomach contents and  $\delta^{15}$ N values is of a more complex nature though. The increase of  $\delta^{15}$ N values could reflect the ontogenetic diet shift, from crustaceans to higher trophic level cephalopods, as revealed by stomach contents analyzes, but only for whiting ranging between 15 and 30cm. This increase is an expected pattern and it was observed in many ecosystems and for many taxa (Marsh et al., 2017; Polito et al., 2019; Werner and Gilliam, 1984). The positive relationship between  $\delta^{15}N$  values and body size is commonly observed for piscivores (Romanuk et al., 2011). Larger fishes have a larger gape size, but also higher energetic demands. Consumption of larger, energy-richer and of higher trophic level prey becomes an obvious way to fulfill metabolic needs (Marsh et al., 2017). Ontogenetic diet shift is well-documented for whiting in other ecosystems, *i.e.*, in the North Sea (Hislop et al., 1991; Pinnegar and Polunin, 1999; Ross et al., 2016), Celtic Sea (Pinnegar et al., 2003; Rault et al., 2017), or Baltic sea (Ross et al., 2016) and generally occurs between 15 and 30cm. Ontogenetic shift probably occurs due to increase of gape size and enhanced detection and capture abilities allowing larger individuals to maximize their energy input through the consumption of larger prey. Fish do have a higher energetic content than invertebrates (Harmelin-Vivien et al., 2012). Similarly, even if the energetic content per unit of body mass is ~10 times higher for bivalves than for cephalopods (Dauvin et al. 1989, Spitz et al. 2010), cephalopods are heavier than bivalves, and might also be more accessible than shell-sheltered organisms, despite their higher mobility. The consumption of a cephalopod can thus be more profitable in terms of energy input.

It is not entirely clear why  $\delta^{15}N$  values decrease slightly with fish size for larger whiting (>30cm) but the decrease is low (~1‰), *i.e.*, of ~0.3 trophic level assuming a trophic discrimination factor of 3.4‰ (Post, 2002) and may not track a change in diet. The study site is shallow and presumably has high  $\delta^{15}N$  value, because denitrification in sediments increase the  $\delta^{15}N$  value of pore water, and consequently of the organic matter at the base of food webs

(Böttcher et al., 1990; Mariotti et al., 1982). Therefore, because whiting migrate only after the first year of life (Cohen, 1990), smaller fish with low migration ability had higher  $\delta^{15}$ N values. On the other hand, since isotopic ratios of the baseline vary spatially (Jennings and Warr, 2003; Trueman et al., 2017), we can hypothesize that the decrease in  $\delta^{15}$ N for larger individuals does not reflect a different diet, but an artifact related to a spatially different baseline. As mentioned by Reddin et al., (2018), from an isotopic point of view, baseline can sometimes be more variable than the diet. Here, the difference between the minimal and maximal  $\delta^{15}$ N values kriged for queen scallops was of ~1.5 ‰ (Table 13). However variations may be more important if considering neighboring areas, *i.e.* the Western English Channel or northern areas in the North Sea (Jennings and Warr, 2003; Trueman et al., 2017). Assuming high migration abilities for larger whiting (Cohen, 1990), their isotopic ratios of whiting over a large spatial continuum, with samples from the whole English Channel and the North Sea could thus be useful to better understand the influence of spatial migration on fish isotopic ratios.

#### Winter

At the beginning of the winter period, higher prey abundances in stomach contents and lower vacuity rates evidenced an increase of prey uptake and feeding intensity. This was particularly reflected by a high abundance of *T. longicornis* in 15-20cm whiting stomachs. The large consumption of pelagic crustaceans, especially copepods, was also reported in the North Sea (Demain et al., 2011; Robb and Hislop, 1980). This increase may result from an opportunistic behavior to supply energetic demands during a nutrient-poor period, for a size class that is constrained in the range of prey it can access and feed on. In the EEC-SNS, winter nutrient concentration and temperatures were lower than in autumn (Breton, 2000; Carpentier et al., 2009; Morris et al., 2018). All copepods do not have the same behavioral response to temperature changes. For instance, *T. longicornis* slows down its swimming speed and activity during colder conditions (Moison et al., 2012) while *Calanus finmarchicus* is not affected by changing temperature conditions (Lenz et al., 2005). Consequently, increasing the

consumption of T. longicornis in winter would be favored, as catching this species would come at relatively low energy cost. Furthermore, T. longicornis has a relatively low energetic value per individual (Dessier et al., 2018), which may explain why it was found in large quantities to fulfil whiting energetic needs.  $\delta^{13}$ C values obtained in winter are consistent with a diet based on pelagic crustaceans for small size class, then switching to benthic crustaceans for intermediates and pelagic fish for largest individuals. Past (Girardin et al., 2018) and present results confirm that Clupeidae are an abundant and accessible prey for large whiting in winter. During this period, Downs herring (Maucorps, 1969) and S. sprattus (Di Pane et al., 2020) gather in very large numbers in the EEC-SNS to mate and spawn. The large abundance of Clupeidae in large whiting stomachs reflects that the winter spawning migration of these species in the EEC represents an important trophic opportunity for whiting during a nutrientpoor period. Previous studies reported a particularly high energetic value for these species (Cresson et al., 2020; Spitz et al., 2010). Energy content analyzes performed on 78 species taken from the northeast Atlantic Ocean thus revealed that C. harengus was the prey with the highest energy density (Spitz et al., 2010). Nevertheless adult sprats (maturity between 7 and 14cm, (Carpentier et al., 2009)) are smaller than adult herring (maturity between 20 and 30cm, (Carpentier et al., 2009)), making them more accessible for large whiting despite their lower energy content.

However, the overall decrease of  $\delta^{15}$ N and trophic level with fish size observed in winter is inconsistent with diet, highlighting the interest of coupling stomach content and stable isotopes analyses. This negative trend was observed for some benthic species, due to shifts in prey preferences, from carnivore benthic species to suspension-feeders prey (Kopp et al., 2015; Maxwell and Jennings, 2006; Travers-Trolet et al., 2019). However, the relative nature of stable isotopes values calls for a cautious interpretation of odd and unexpected patterns. This trend may be largely driven by unexpectedly high trophic levels ( $4.74 \pm 0.26$ ) calculated for small whiting individuals. Lower trophic levels ( $\sim 2.6 - 3.1$ ) were for example estimated by Jennings and van der Molen, (2015) for individuals of the same size. Thus, the capacity of  $\delta^{15}$ N values to reflect trophic level could be blurred by inaccurate baseline or

fractionation factors (Cresson et al., 2014; Mancinelli et al., 2013). Previous studies notably highlighted the importance of spatial factors, here the inshore-offshore gradient on the food web structure and consequently on species' isotopic ratios in the English Channel (Jennings and van der Molen, 2015; Kopp et al., 2015). Ontogenetic change in diet, as already discussed, and the predominance of pelagic crustaceans in the diet of smallest whiting suggest that small whiting do not feed on high trophic level prey in winter. Interestingly, small whiting (<20cm) sampled in January 2017 (*i.e.* one year before present sampling) at coastal locations close to the stations where small whiting were collected in the present work exhibited similarly high  $\delta^{15}$ N values (P. Cresson, unpubl. results). Thus, several hypotheses can be proposed to explain these unexpectedly high  $\delta^{15}$ N values consistently found in small whiting.

One of the well-known limitations of stomach contents is the impossibility of identifying soft-bodied prey, such as fish eggs, due to their rapid digestion (Buckland et al., 2017; Hyslop, 1980). Fish eggs may have high  $\delta^{15}$ N values, sometimes even higher than their mother (Vander Zanden et al. 1998). The nitrogen pool present in eggs, and in particular in the yolk sac, is inherited from their parents (Vander Zanden et al. 1998). A previous study measured high  $\delta^{15}$ N values (~10 to 17‰) for Downs herrings caught in their feeding grounds in the northern North Sea, *i.e.*, in a remote location where baseline  $\delta^{15}N$  value may be well higher than in the SNS (Trueman et al., 2017). We then first hypothesized that increased  $\delta^{15}N$ values in small whiting might result from the consumption of eggs laid by Downs herring females that fed in the northern feeding ground. Since fish eggs are lipid-rich (Nielsen et al., 2019), their consumption would be largely beneficial, notably as eggs are abundantly laid on the bottom by spawning herring females. This could represent a major though very limited in time bonanza, as already observed for other species and in other environments (Fox et al., 2012; Nielsen et al., 2019). Nevertheless, preliminary results obtained on three females and their eggs sampled in November 2019 in the EEC did not allow confirming this hypothesis, since isotopic ratios measured in herring muscle ( $\delta^{15}N = 11.67 \pm 1.33\%$ ) and eggs (11.44 ± 0.58‰) were not high enough to explain nitrogen enrichment in small whiting (P. Cresson, unpubl. data). Future studies based on a larger sample size, and including a simultaneous

#### Chapitre 4 : Variation saisonnière et ontogénique de l'alimentation du merlan

collection of herring adults, juveniles and eggs are nonetheless needed to ascertain the consumption of eggs by small whiting, and to exclude interannual variability in the isotopic ratios of herring in the EEC-SNS.

Another possible explanation of these high  $\delta^{15}$ N values in small whiting can be linked to local specificities. Small whiting were collected in winter at very coastal locations, close to the outfalls of rivers Somme (in the bay of Somme) and Aa, off the city of Gravelines (Figure 20). Catchments of these two rivers cross zones of intense agricultural activity, and pass along mid-populated cities (Tappin and Millward, 2015). Several papers already demonstrated that the integration of runoff from agricultural or urbanized areas leaf to increase nitrogen isotopic ratio in consumers (McClelland et al., 1997). Jennings and van der Molen, (2015) also estimated high  $\delta^{15}$ N values for coastal queen scallops, as a result of a positive relationship between estimated  $\delta^{15}$ N and minimum bottom salinities.

In addition, Gravelines hosts fish farm a (https://www.gloriamarisgroupe.com/aquanord/?lang=en), raising 1 800 tons per year of gilthead sea bream (Sparus aurata) and sea bass (Dicentrarchus labrax). Integration of fish farm effluents may have also increased the  $\delta^{15}$ N values of the surrounding food webs, notably as a result of the integration of fish feces (Yokoyama et al., 2006). Isotopic ratios of raised fish are higher than wild counterparts (Serrano et al., 2007). Here, the integration of feces derived from predatory fishes may locally increase  $\delta^{15}$ N baseline values, and explain higher  $\delta^{15}$ N values of small whiting observed in the present study. Unfortunately, no information on isotopic ratios of coastal queen scallops could be collected as the survey trawl could not be operated in shallow waters. Thus, as kriging is directly dependent upon input data, local influences on queen scallops isotopic ratios could not be efficiently captured, and may have induced an overestimation of small whiting  $\delta^{15}N$  values and trophic levels. Interestingly, estimation of trophic level was associated with highest uncertainties at coastal locations in the model of Jennings and van der Molen, (2015), as a result of the effect of salinity on baseline  $\delta^{15}$ N ratios. The high concentration of juveniles in coastal areas, and their limited movement abilities may explain why this influence of terrigenous or fish farm derived nitrogen would primarily affect the smallest size class.

Stomach content analysis provides short-term information about the integrated diet, from hours to days (Hyslop, 1980; Nielsen et al., 2018). Stable isotopes analysis provides information on assimilated diet at a longer time scale than stomach contents, but varies according to the lifecycle of species. A meta-analysis carried out on several taxa revealed that, in general, turnover rate differs between juveniles and adults. Stable isotopes ratios change due to growth and metabolic replacement associated with a change in diet were observed between juveniles and adults (Vander Zanden et al., 2015). These authors have developed an equation to estimate the turnover rate according to the body mass (proxy of the size) and to the type of species (endotherm vs. ectotherm) and tissue. Tissues characterized by a quick turnover provide the most recent dietary information. Using this equation, the turnover rate was estimate to ~45 days for juveniles (15 g average mass) which is consistent with the turnover rate estimated for cod, another gadoid species (Ankjærø et al., 2012). We then admit that juveniles 'isotope ratios may reflect feeding during the collection season (autumn or winter). For adults (weighing 508 g on average), the turnover rate was of about three months, consistently with the expected turnover of adult fish (Hesslein et al., 1993; McIntyre and Flecker, 2006; Nielsen et al., 2018). Measured isotopic ratios may partly result from dietary elements integrated in the tissues before the sampling season, and away from EEC, due to movement abilities of adult whiting (Cohen, 1990). However, isotopic integration of diet has to be viewed from a dynamic point of view. Addressing the seasonal (i.e. in autumn and winter) and spatial (*i.e.* over the potential area covered by whiting over a three months period) variability of prey isotopic ratios would also be needed. Finally, since the integration of isotopes in tissues is dynamic, additional studies are necessary to know precisely the rate at which isotopes are incorporated into whiting's muscle and the discrimination factor between tissues and diet (Martínez del Rio and Carleton, 2012). It should also be noted that the method used to estimate turnover rates does not distinguish between isotopes ( $\delta^{13}C$ ,  $\delta^{15}N$ ). However, several studies have shown that for fish, the turnover rate of  $\delta^{13}$ C is faster than that of  $\delta^{15}$ N due to different catabolic processes operating on the various biochemical constituents of

#### Chapitre 4 : Variation saisonnière et ontogénique de l'alimentation du merlan

tissues (amino acids, proteins, lipids (Buchheister and Latour, 2010; Guelinckx et al., 2007; Matley et al., 2016)). Consequently, both  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N for the same species inform about diet at different time scales, highlighting the importance of considering the turnover rate to know when that diet has been assimilated for a better understanding of species diet.

This study has led to a better understanding of whiting trophic ecology. Despite slight variations according to seasons, results obtained for the autumn period are consistent with previous results obtained from stable isotopes and stomach content analyzes in autumn in the same area but in different year (Cachera et al., 2017; Kopp et al., 2015), highlighting trophic consistency through years for this species. Results obtained from both stable isotopes, and stomach content confirmed that the high trophic position of whiting allows this species to benefit from benthic and pelagic pathways in the EEC, explaining its high biomass (Rooney et al., 2006). The confirmation of the ontogenetic change of diet for whiting confirms the need for a better consideration of this aspect of the dietary changes in this species (Rudolf and Rasmussen, 2013).

Several research perspectives emerge from this study. First, although our work focused on two seasons (autumn and winter), future studies could extend these analyzes to spring and summer. Higher temperature and productivity during these seasons may thus drive different ecosystem functioning patterns and trophic behaviors. Second, one could investigate the major effects of intraspecific diet variations on ecosystem functioning, which are commonly overlooked (Araújo et al., 2011; Clegg et al., 2018). In addition, this study considered 5cm-size class as homogeneous but discrepancies may also occur between individuals of the same class. Future studies could investigate these variations, and their potential effect on ecosystem functioning. The effects of ontogenetic variation could also be integrated in ecosystem models, such as those currently being implemented in the EEC, *e.g.*, Atlantis (Girardin et al., 2018), or OSMOSE (Travers-Trolet et al., 2019), thereby increasing their capacity to capture the complexity of marine ecosystems and to inform fisheries management (Coll et al., 2016).

# **Data Availability**

All raw data, fish biometry, stable isotope ratios and stomach contents are freely available online in the Seanoe repository at https://doi.org/10.17882/72233

# Chapitre 5: La spécialisation individuelle isotopique

# Individual isotopic specialization in four fish species: importance of ontogenetic and seasonal considerations<sup>5</sup>

# Abstract

In a population, individuals may differ in resource and habitat use. The phenomenon by which individuals consume a small subset of resources used by the population was called « individual trophic specialization ». Levels of individual specialization and variations according to seasons (autumn vs winter) and ontogeny were quantified in four marine fish species using stable isotopes of tissues with different turnover rates. For both  $\delta^{15}N$  and  $\delta^{13}C$ axes of the population niche, these species were mainly generalist and composed of specialist individuals (type B generalist). However, the degree of specialization varies according to the intensity of intra- and interspecific competition, ecological opportunity, but also phenotypic variations between individuals resulting in different physiological requirements according to ontogeny. The degree of individual specialization widely varies according to ontogeny for S. scombrus, particularly on the  $\delta^{13}$ C axis. At this period, high density levels of juveniles increased inter-individual variation along the  $\delta^{13}$ C axis through resource partitioning. On the contrary for adults, we hypothesize that due to the reduction of ecological opportunity, individuals will expand their niche along this axis. However, for mobile species, like S. scombrus, we must be vigilant with regard to the spatial variations of baseline values. The consideration of individual trophic specialization according to seasonality and ontogeny appears necessary for a better understanding of the structure and functioning of the ecosystem.

**Keys words:** Eastern English Channel – stable isotopes – competition – ecological opportunity – niche variation hypothesis

<sup>&</sup>lt;sup>5</sup> Ce chapitre est le résultat d'une collaboration entre l'Unité Halieutique de Manche-mer du Nord de l'Ifremer (France) et l'Université de Waterloo (Ontario – Canada).

## Introduction

The concept of ecological niche is central to the understanding of communities' structure and functioning (Bearhop et al., 2004; Hutchinson, 1957; Ingram et al., 2018; Newsome et al., 2007). Hutchinson, (1957) formalized the ecological niche concept as an n dimensional hypervolume, the n axes of which represent the biotic and abiotic factors of the species environment. Some of these axes reflect trophic position and habitat use, so the ecological niche concept is key to study population dynamics and ecological interactions (Newsome et al., 2007).

Within a population, conspecific individuals may differ in resource use. The total niche includes both within and between individuals dietary shifts (Roughgarden, 1972). Individual niche variation in resource use is widespread in many taxa and it has important implications for population and community ecology (Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2011, 2003; Devictor et al., 2010; Toscano et al., 2016). Individuals may consume only a small subset of the overall resources available to the population to which they belong, a phenomenon referred to as « individual specialization » (Bolnick et al., 2003). In ecology, understanding individual niche specialization gives insights into prey-predator interactions, and community dynamics, individuals' fitness (Matthews and Mazumder, 2004), and eventually the overall structure and functioning of ecosystems (Toscano et al., 2016).

Several hypotheses can explain these variations. The niche variation hypothesis (NVH) states that populations with wider niches should exhibit higher between-individual trophic variation or individual specialization relative to populations with narrower niches. According to this theory, the co-occurrence of competing species leads to niche segregation onto a narrower variety of resources (Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2007; Maldonado et al., 2017; Van Valen, 1965). The resources diversity hypothesis (i.e. ecological opportunity) states that local variety of resources promotes niche expansion and divergence among populations (Araújo et al., 2011; Costa-Pereira et al., 2019a; Newsome et al., 2015). Hence, the magnitude of the between-individuals dietary variations depends on trophic relationships,

such as the degree of intra- and interspecific competition, ecological opportunity and predation (Araújo et al., 2011) but also on individual phenotypes or individual personality (i.e. behaviour, Toscano et al. 2016).

In trophic ecology, individuals of the same species have often been considered ecologically equivalent, ignoring the role of individuals in the structure and dynamics of the food web. Ontogeny is an important factor promoting trophic variations between species (Werner and Gilliam, 1984). Understanding ontogenetic niche shifts provides a better understanding of community structure and dynamics. A population's niche is dynamic due to trophic interactions (i.e intra and interspecific competition, predation), or resource availability (i.e. ecological opportunity). Furthermore, it is also relevant to study the seasonal variations of niches because seasonal variations in temperature or nutrient availability can drive fish migrations or prey availability, also affecting trophic relationships (Costa-Pereira et al., 2017).

Historically, individual trophic specialization has been studied using stomach content analyses providing information about within and between-individuals trophic variations (Bolnick et al., 2010, 2003). However, this method only provides a snapshot of trophic interactions (Hyslop, 1980). More recently, stable isotopes have been used to study trophic specialization. Several methods exist for the quantification of individual trophic specialization using stable isotopes. It is possible to use metabolically inert tissues such as feathers or whiskers as they can be sequentially sampled to provide a long term time series of individual diet (de Lima et al., 2019; Jaeger et al., 2010; Maldonado et al., 2019; Newsome et al., 2015). However, since fish are difficult to recapture, the use of tissues with different turnover rates appeared appropriate because tissues integrate dietary information over different temporal periods (Araújo et al., 2007; Bond et al., 2016; Martínez del Rio et al., 2009; Matich et al., 2011). Because isotopic values of tissues reflect the diet over the period during which the tissue was synthesized, tissues with different turnover rates provide dietary information over different temporal periods (Bauchinger and McWilliams, 2009; Dalerum and Angerbjörn, 2005; Hesslein et al., 1993; Hobson and Clark, 1992; Tieszen et al., 1983). The comparison of isotopic values of several tissues with different turnover rates provides insight into the temporal consistency of an individual's diet and its individual trophic specialization (Bearhop et al., 2004; Bond et al., 2016; Matich et al., 2011).

The overall objective of this study is to investigate the individual specialization of four commercial fish species (*Pleuronectes platessa*, *Solea solea*, *Scomber scombrus* and *Trachurus trachurus*) commonly harvested in the Eastern English Channel (EEC) and the Southern part of the North Sea (SNS). We investigated to that purpose the individual trophic variation of these four species with stable isotopes measured on tissues varying in turnover rate. The comparison of individual specialization between species sharing the same habitat (two benthic and two pelagic species) and the same diet (Cachera et al., 2017) informs on the effect of interspecific competition on the individual specialization will be given particular attention. Seasonal variations, affect the intensity of intra- and interspecific competition, the abundance of available resources (i.e. ecological opportunity) and eventually the individual trophic specialization and these will be investigated by comparing results obtained from samples collected in winter and autumn.

# Material and methods

#### Study area and sampling

This study focused on the Eastern English Channel (EEC) and the Southern part of the North Sea (SNS), shallow ecosystems of ecological and economic importance subject to global change and strong anthropogenic pressures (Halpern et al., 2008; Tappin and Millward, 2015), of which fisheries are particularly important. These ecosystems are subject to seasonal variations of temperature and productivity (Carpentier et al., 2009; Morris et al., 2018). These variations may cause changes in the structure or composition of the assemblages (Gibert, 2019; Olivier et al., 2019). The shallow depth of these ecosystems (average sampling depth :32m) allows important exchanges of energy and matter between the benthic and pelagic compartments (Cresson et al., 2020; Giraldo et al., 2017; Kopp et al., 2015).

Fish were collected during two bottom trawl surveys conducted in the EEC-SNS (Figure 26). The two surveys were the CGFS (Channel Ground Fish Survey) and the IBTS (International Bottom Trawl Survey) that occurred respectively in autumn 2017 and winter 2018, both onboard of the R/V Thalassa (Travers-Trolet 2017, Verin 2018). Following the standard IBTS protocols (ICES 2004), fish sampling was performed by towing a 36/47 Grande Ouverture Verticale (GOV) bottom trawl for 30 minutes during daylight at a constant speed of 4 knots. The sampling scheme is spatially stratified by subdividing the area into 1° longitude  $\times 0.5^{\circ}$  latitude rectangles. Following their capture, all fish were sorted, identified, weighed, and a subsample was measured. As few S. solea individuals were collected during the IBTS 2018 survey, the sampling was completed with individuals collected by professional fishermen. The sampling carried out by professional fishermen was slightly different, since these fish were initially collected for the DC-MAP framework (i.e., data collection multiannual programme), a European Union framework for the collection and management of fisheries data. The GPS position of these fish was not known. A total of 564 individuals belonging to 4 species (P. platessa, S. solea, T. trachurus and S. scombrus) were collected for analyses and kept frozen until laboratory analyses.



**Figure 26 :** Location of sampled stations in the Eastern English Channel (EEC) and southern part of the North Sea (SNS) for all species combined and for each species separately (Plaice = *Pleuronectes platessa*. Sole = *Solea solea*. Atlantic mackerel = *Scomber scombrus*. Horse mackerel = *Trachurus trachurus*). Squares represented fish sampled in autumn 2017 while circles represented fish sampled in winter 2018.

We additionally collected samples of queen scallop (*Aequipecten opercularis*), a suspension-feeding bivalve, and of a copepod (*Calanus helgolandicus*), which were used as proxies of benthic and pelagic trophic baselines, respectively (Table 16). Bivalves were sampled together with fish with the GOV bottom trawl whereas copepods were collected with a WP2 plankton net (200µm mesh size). We chose to use primary consumers rather than producers as trophic baselines, since isotopic ratios of primary producers are highly temporally variable, which blurs the interpretation of stable isotope analysis results when predators integrate the isotopic signature of their diet over several months (Jennings and van der Molen, 2015; Jennings and Warr, 2003).

In the laboratory, fish were thawed and accurately measured (total length, to the nearest mm). Heart and dorsal (fish) or adductor (bivalves) muscle without skin (~ 2g wet mass) were dissected, stored frozen and then freeze-dried for at least 24h. Because isotopic values of tissues reflect the diet over the period during which the tissue was synthesized, tissues with different turnover rates provide dietary information over different temporal periods (Bauchinger and McWilliams, 2009; Dalerum and Angerbjörn, 2005; Hesslein et al., 1993; Hobson and Clark, 1992; Tieszen et al., 1983). Heart tissues are considered to have a relatively shorter turnover rate than muscle tissues (Ankjærø et al., 2012; Guelinckx et al., 2007; Sweeting et al., 2005).

Copepods individuals were sorted and identified under a binocular microscope and pooled by sampling stations. However, individuals from several close stations were pooled when biomass from a single station was not sufficient to perform isotopic ratios analysis. All samples (fish muscle, *A. opercularis* and copepods) were ground into a homogeneous powder (~ 1g dry mass) with a mixer mill for isotopic ratios analysis.

**Table 16 :** Details of sampling. For each survey: number (n) and depth (mean  $\pm$  sd. min – max) of sampling stations. Benthic and pelagic baseline corresponds to isotopic values of benthic (*A. opercularis*) and pelagic (*C. helgolandicus*) source used for the calculation of trophic level. 1\* is the sampling by professional fishermen.

Survey	Period	n	Depth (m)		Aequipecten (Benthic bas	<i>opercularis</i> seline in ‰)	<i>Calanus helgolandicus</i> (Pelagic baseline in ‰)	
		station	mean ± sd	min - max	Carbon	Nitrogen	Carbon	Nitrogen
CGFS 2017	Autumn 2017	38	$28 \pm 12$	10 - 69	$-18.00 \pm 0.61$	$8.70 \pm 0.89$	$-17.91 \pm 0.87$	$10.13 \pm 1.22$
<b>IBTS 2018</b>	Winter 2018	18 + 1*	$38 \pm 10$	23 - 51	$-17.56 \pm 0.33$	$7.71 \pm 0.77$	$-19.82 \pm 0.59$	$9.15 \pm 1.94$

#### Stable isotope analysis

Nitrogen isotopic ratios ( $\delta^{15}$ N) are used to estimate the trophic level of consumers, because consumers are enriched in <sup>15</sup>N relative to their prey (Peterson and Fry, 1987; Post, 2002). In contrast, carbon isotopic ratios ( $\delta^{13}$ C) are used to identify the sources of organic matter fueling trophic pathways since there are little changes of  $\delta^{13}$ C values between each trophic level (less than 1‰). Carbon and nitrogen stable isotopes ( $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N) provide information on both resource use (bionomic axe) and habitat use (scenopoetic axe). The comparison of muscle and heart stable isotope values is possible because of their similar trophic discrimination factor (TDF), the isotopic difference between a consumer and its diet, in particular for  $\delta^{15}$ N values (Ankjærø et al., 2012; Pinnegar and Polunin, 1999; Wilson and Poe, 1974). We define isotopic specialists as individuals, the tissues of which have similar isotopic compositions despite different turnover rates. However, we should keep in mind that individuals can be dietary generalist (i.e. feeding on multiple type of resources) but isotopic specialist if they feed on the same resource mixture at all time (Martínez del Rio et al., 2009). Populations with a wide niche width may be composed of generalist individuals, all exploiting a wide range of resources (Type A generalist, WIC>BIC), or of specialist individuals, each specializing on different but narrow resources (Type B generalist, WIC<BIC) (Bearhop et al., 2004; Grant et al., 1976; Van Valen, 1965).

Isotopic ratios were analyzed using a Thermo Delta V isotope mass ratio spectrometer, coupled with a Carlo Erba NC 2500 elemental analyzer. Ratios were expressed with the classical  $\delta$  notation,

$$\delta X = \left(\frac{R_{sample}}{R_{standard}} - 1\right) \times 10^3,$$

where X is <sup>13</sup>C or <sup>15</sup>N, and R the ratio <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C or <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N respectively. Vienna Pee Dee belemnite and atmospheric N<sub>2</sub> were used as the standard for <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N. Uncertainties of measurements were verified on repeated analyses of internal standards of acetanilide and were lower than 0.28‰ for  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N values.

 $\delta^{15}$ N values are a relative proxy of the consumers' trophic position (Post, 2002). The trophic level of fish was calculated following Post, (2002) equation:

$$TL_i = TL_B + rac{\delta^{15} \; N_i \; - \; \delta^{15} \; N_B}{TDF}$$
 ,

where  $TL_B$  represents the trophic position of the trophic baseline, and set to a value of 2, the theoretical trophic level of primary consumers.  $\delta^{15}N_i$  and  $\delta^{15}N_B$  are the nitrogen isotopic ratios of fish and trophic baseline, respectively. Benthic and pelagic invertebrates were used to estimate the trophic level of benthic and pelagic fish respectively. TDF, the Trophic Discrimination Factor, has been set to 3.4, following most classical approaches (Cabana and Rasmussen, 1994; Minagawa and Wada, 1984). It is well know that isotopic ratios of the baseline vary spatially (Jennings and van der Molen, 2015; Jennings and Warr, 2003; Reddin et al., 2018; St. John Glew et al., 2019; Trueman et al., 2017). A station-specific baseline value was used to take into account the spatial variability of isotopic ratios (Table 17, Figure 27). As A. opercularis samples could not be collected at all stations where fish were collected, missing  $\delta^{15}$ N values were calculated with a geostatistical interpolation of baseline  $\delta^{15}$ N values developed by Kopp et al., (2015), and using A. opercularis isotopic ratios obtained in the present and previously published (Jennings and Warr, 2003) and unpublished studies (P. Cresson unpubl. data). The dependency of covariance on distance between two sampling sites was modelled using a non-linear regression based on weighted least squares. The weight is the number of pairs of points per distance intervals. Spatial covariance in  $\delta^{15}$ N was best described by a Gaussian model of distance with adjR2=0.99.


**Figure 27** : Location of fish (orange crosses) and *Aequipecten opercularis* (green crosses) sampling stations by this, but also previous studies (Jennings and Warr, 2003, P. Cresson unpubl. data). An interpolation of *A. opercularis*'  $\delta^{15}$ N values was performed to obtain baseline isotope ratios at all stations where fish were collected (see the method in the material and method section).

**Table 17** : Geographic coordinates of the fish sampling stations for both seasons (autumn and winter). HaulNum corresponds to the number of the sampling station.  $\delta^{15}N$  baseline corresponds to interpolated  $\delta^{15}N$  isotopic ratios of *A. opercularis* at all stations where fish were collected. Since we do not have the GPS coordinates of the fish collected by the professional fishermen, the average of all interpolated  $\delta^{15}N$  isotopic ratios was attributed to these fish.

Season	HaulNum	Latitude	Longitude	δ <sup>15</sup> N baseline
	V0391	50.7659	1.5579	7.90
	V0392	50.9190	1.6225	8.06
	V0393	50.8657	1.3483	7.98
	V0396	50.9589	1.0844	8.25
	V0397	50.6612	1.008	7.60
	V0398	50.7961	0.8752	7.53
	V0399	50.8758	0.9194	7.82
	V0401	50.5627	0.6699	7.52
	V0402	50.5349	0.8818	7.63
	V0405	50.3576	0.6425	7.65
	V0409	50.5796	1.4347	7.87
	V0410	50.6573	1.5432	7.89
	V0412	50.476	1.4435	8.03
	V0414	50.5946	1.5217	7.91
	V0416	50.3071	1.1854	8.10
	V0417	50.1913	1.1707	8.24
Autumn	V0418	50.0062	1.2156	8.35
Autumn	V0419	50.1149	1.4061	8.55
	V0423	49.9846	0.8444	7.44
	V0424	49.9049	0.5842	7.51
	V0431	49.6407	0.0811	7.47
	V0434	49.3594	-0.1594	8.69
	V0435	49.4391	-0.2159	8.68
	V0437	49.6533	-0.1576	7.79
	V0438	49.9106	-0.0617	7.48
	V0443	50.7565	-0.1111	8.08
	V0444	50.7661	-0.2372	7.93
	V0447	49.4159	-0.5504	8.73
	V0449	49.7842	-0.5057	7.31
	V0452	50.547	0.0607	7.49
	V0459	50.5813	-0.4261	7.48
	V0464	50.0388	-1.276	7.06
	V0467	49.9598	-0.6401	6.92
	V0472	49.5139	-1.227	7.89

	V0473	49.5741	-1.0801	7.76
	V0475	49.4242	-0.9885	7.41
	V0477	49.4566	-0.3769	8.79
	V0478	49.4547	-0.6062	8.64
	W0001	50.334	1.3476	8.28
	W0002	50.335	1.1158	7.90
	W0003	50.377	0.7529	7.64
	W0011	49.8446	0.1937	7.57
	W0012	50.2972	0.3968	7.22
	W0013	50.5358	0.3391	7.54
	W0019	50.5617	0.7342	7.53
	W0020	50.6079	1.4581	7.86
	W0021	50.7785	1.5097	7.87
Winter	W0029	51.0226	1.7957	8.22
	W0030	51.1217	2.1776	8.31
	W0031	51.3923	2.2799	8.26
	W0133	51.663	2.1691	8.21
	W0134	51.6743	1.8603	8.32
	W0135	51.9535	1.8293	8.04
	W0140	51.3344	2.1024	8.29
	W0142	51.0517	1.2337	8.32
	W0144	50.1568	0.9737	7.53
	PRO	-	-	7.90

## Data analysis

Generalized linear models (GLM) with Gaussian distribution and identity link functions were used to examine the differences between ontogeny (i.e. juvenile or adult), seasons (i.e. autumn or winter), tissues (i.e. heart or muscle) and interactions between ontogeny and tissues and seasons on the  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N values of the different species. The separation between juveniles and adults was based on the size at maturity of the different species (Travers-Trolet et al., 2019). The normality of residuals was tested by examining the characteristic Quantile-Quantile (QQ) plot (Zuur et al., 2007).

The total niche width (TNW) of a population is composed of two components: the within-individual component (WIC) and the between-individual component (BIC). The WIC is the average breadth of resource used by each individual in the population while the BIC is the variation among individuals in average resource use. The ratio WIC/TNW was used as a

measure of individual isotopic specialization (Bolnick et al., 2003). This index varies from 0 when all individuals are specialist to 1, when all individuals of a generalist population are generalist. WIC and BIC values were calculated with an analysis of variance (anova) where stable isotope values depended on the tissue type and individuals were considered as a random effect to account for the two measurements (on heart and muscle) on the same individual (Bond et al. 2016). BIC is the mean sum of squares of the 'individual' factor, measuring the variability between individuals. WIC is the residual mean sum of squares measuring the variability within individuals.

$$BIC = \frac{n \sum_{i=1}^{m} (\overline{y_i} - \overline{y})^2}{m-1}$$

$$WIC = \frac{[\sum_{i=1}^{m} \sum_{j=1}^{n} (Y_{ij} - \bar{y}_i)^2]}{m(n-1)}$$

where y represents  $\delta^{13}$ C or  $\delta^{15}$ N values, *i* is an individual, *j* is any tissue, *m* is the total number of individuals and *n* the total number of tissues (=2). The TNW is the sum of the WIC and the BIC. Individual specialization was studied along two niche axes, the  $\delta^{15}$ N and the  $\delta^{13}$ C. Hence, WIC and BIC values were calculated both on  $\delta^{13}$ C values and  $\delta^{15}$ N values. Indeed, species can be highly specialized on  $\delta^{15}$ N but not on  $\delta^{13}$ C axis of the niche, and conversely. (de Lima et al., 2019; Hanson et al., 2015; Ingram et al., 2018; Jaeger et al., 2010). The individual specialization was calculated at the scale of the species, but also according to ontogeny and seasons.

A species' trophic niche region is defined as a specific region on *n* dimensional space in which X has a probability alpha to be found (Swanson et al., 2015). Uncertainty was accounted for in a Bayesian framework. Bayesian elliptical niche region containing 95% of the data were produced following the procedure of Jackson et al., (2011) based on means and covariance of stable isotope values. Niche overlap was used to measure the extent to which species overlap with one another in the resource they consume, and it was here considered as a proxy of interspecific competition (Abrams, 1980; Schoener, 1974). Here, niche overlap was the probability that a randomly drawn individual from species A will be found within the niche region of species B (Swanson et al., 2015). The probability of overlap was approximated stochastically by generating random draws by a Monte Carlo algorithm from the distribution of species A and counting the fraction of them which fall in the niche region on species B. This concept is directional because overlap between species A and species B is different to overlap of B on A (Swanson et al., 2015).

$$O\begin{pmatrix}A\\B\end{pmatrix} = \Pr(X_A \in N_R(B)),$$

where  $X_A$  is the isotope measurement for an individual from a species A.  $N_R$  is the niche region defined as a specific region of *n* dimensional space in which X has a probability alpha to be found ( $\alpha$  was set at 95%). Percentages of overlap were calculated through the Monte Carlo method to bootstrap the same number of samples for each fish. The procedure was repeated 1000 times. Niches region and overlap were based on  $\delta^{15}N$  and  $\delta^{13}C$  values for both tissues, seasons and life stage. The probability of overlap between two niches was set to 95% and was estimated using a Bayesian framework in the package nicheROVER (Swanson et al., 2015).

Analyses and figures were performed with R version 3.6.1 (R Core Team, 2019) using the packages "ggplot2" (Wickham, 2016), mapdata (Becker and Wilks, 2018), akima (Akima and Gebhardt, 2016), GISTools (Brunsdon and Chen, 2014) and nicheROVER (Lysy et al., 2014).

# Results

Mean isotopes values measured for fish displayed 2‰ range for  $\delta^{13}$ C (-18.69 ± 0.96 for *T. trachurus* to -16.72 ± 0.93 for *S. solea*) and a 1‰ range for  $\delta^{15}$ N (13.49 ± 1.14 for *P. platessa* to 14.96 ± 1.45 for *S. solea*, Table 18). For all species but *T. trachurus*,  $\delta^{15}$ N values differed according to seasons (Table 19). Mean  $\delta^{15}$ N values were higher in winter than

in autumn (Table 18). Trophic level calculations, taking into account spatial variations of baseline  $\delta^{15}$ N values, revealed that the trophic level ranged from 3.66 ± 0.35 for *P. platessa* to 4.11 ± 0.42 for *S. scombrus*.

Isotopic niche analyses carried out on the two tissues, heart and muscle both seasons and size classes combined revealed a strong niche overlap between the two pelagic species, *S. scombrus* and *T. trachurus* (%overlap  $\approx$  94%) indicating a strong interspecific competition between these species (Table 20, Figure 28). The overlap between the two benthic species, *P. platessa* and *S. solea* was also important (%overlap > 70%), although not to the same extent as for the two pelagic species. The lower overlap for benthic species was mainly due to the higher values of  $\delta^{15}$ N of *S. solea* than *P. platessa*. Finally, there was a non-negligible overlap between benthic and pelagic species ranging from 37.61% (overlap of *S. scombrus*' niche into those of *S. solea*) to 52.93% (overlap of *S. solea* niche onto those of *T. trachurus*). **Table 18**: Number of sampled individuals (n), size range (mm), carbon and nitrogen stable isotopes values (mean  $\pm$  sd in ‰) for both tissues and each tissue separately, and trophic level (mean  $\pm$  sd) for each species. Results were presented for both seasons combined and for each season separately.

Spacios	Season	Lifestage	n	Size range		$\delta^{13}$ C (‰) mean ± sd			$\delta^{15}$ N (‰) mean ± sd		Trophic
Species	Season	Lifestage	11	(IIIII) min- max	Muscle + heart	Heart	Muscle	Muscle + Heart	Heart	Muscle	mean ± sd
		Juveniles	150	109 -	-16.95 ±	-17.23 ±	-16.67 ±	13.49 ±	13.43 ±	13.55 ±	$3.66 \pm 0.35$
		+ adults	150	501	0.79	0.79	0.69	1.14	1.15	1.13	
	Autumn +	Iuveniles	70	109 -	-16.88 ±	-17.10 ±	-16.66 ±	$14.00 \pm$	$13.97 \pm$	$14.03 \pm$	$3.81 \pm 0.31$
	winter	Juvennes	19	269	0.80	0.80	0.73	1.03	1.05	1.01	
		Adulte	71	270 -	-17.03 ±	-17.37 ±	-16.68 ±	$12.93 \pm$	$12.84 \pm$	$13.02 \pm$	$3.48 \pm 0.31$
		Aduits	/1	501	0.78	0.76	0.64	0.98	0.95	1.01	
Pleuronectes		Juveniles	70	109 -	-16.76 ±	-17.06 ±	-16.47 ±	12.97 ±	12.77 ±	13.16 ±	$3.48 \pm 0.31$
r leuronecies nlatessa	Autumn	+ adults	70	501	0.71	0.67	0.63	1.04	0.94	1.10	
(Linnaeus.		Juveniles	26	109 -	-16.44 ±	-16.70 ±	-16.18 ±	13.47 ±	$13.22 \pm$	$13.72 \pm$	$3.63 \pm 0.31$
1758)			20	264	0.73	0.71	0.67	1.10	1.02	1.15	
European		Adulta	11	270 -	-16.95 ±	-17.27	-16.63 ±	12.67 ±	$12.50 \pm$	$12.83 \pm$	$3.39 \pm 0.27$
plaice		Adults	44	501	0.63	±0.57	0.54	0.87	0.78	0.94	
PLEUPLA											
		Juveniles	80	115 -	-17.11 ±	-17.38 ±	-16.85 ±	13.95 ±	14.01 ±	13.89 ±	$3.81 \pm 0.31$
		+ adults	80	388	0.82	0.85	0.69	1.02	1.00	1.05	
		Iuvonilos	53	115 -	-17.09 ±	-17.30 ±	-16.89 ±	$14.26 \pm$	14.33 ±	14.18 ±	$3.90 \pm 0.26$
	Winter	Juvennes	55	269	0.74	0.78	0.64	0.89	0.87	0.91	
		Adults	27	270 - 388	-17.15 ± 0.97	-17.54 ± 0.99	-16.76 ± 0.79	13.35 ± 1.01	13.38 ± 0.96	13.31 ± 1.07	3.63 ± 0.33

		Juveniles	126	158 -	-18.61 ±	$-18.71 \pm$	-18.51 ±	$14.87 \pm$	15.31 ±	$14.42 \pm$	$4.11 \pm 0.42$			
		+ adults		4/5	0.92	0.68	1.10	1.39	1.35	1.29				
	Autumn +	Juveniles	84	158 -	$-18.45 \pm$	-18.78 ±	$-18.13 \pm$	$14.83 \pm$	$15.24 \pm$	$14.42 \pm$	$4.10 \pm 0.44$			
	winter			287	0.79	0.69	0.76	1.43	1.41	1.33				
		Adults	42	290 -	-18.92 ±	-18.87 ±	-19.28 ±	$14.94 \pm$	$15.46 \pm$	$14.43 \pm$	$4.14 \pm 0.37$			
		7 Multo	12	475	1.07	0.64	1.28	1.32	1.21	1.23				
Scomber		Juveniles	20	158 -	-19.00 ±	-18.69 ±	-19.32 ±	14.44 ±	14.78 ±	14.11 ±	$3.94 \pm 0.52$			
scombrus		+ adults	39	475	1.14	0.88	1.28	1.70	1.78	1.55				
(Linnaeus.	A	Inconting	10	158 -	-18.84 ±	-19.10 ±	-18.58 ±	13.34 ±	13.52 ±	13.17 ±	$3.61 \pm 0.43$			
1758)	Autumn	Juvennes	19	285	0.94	0.94	0.87	1.31	1.36	1.29				
Atlantic		A 1 1/	20	292 -	-19.16 ±	-18.29 ±	-20.03 ±	15.49 ±	15.98 ±	15.00 ±	$4.25 \pm 0.38$			
mackerel		Adults	20	475	1.29	0.61	1.22	1.31	1.24	1.23				
		Juveniles 87	~-	206 -	-18.43 ±	-18.72 ±	-18.15 ±	$15.06 \pm$	$15.55 \pm$	14.57 ±	$4.19 \pm 0.34$			
		+ adults	adults 87	368	0.74	0.57	0.78	1.19	1.02	1.14				
		Juveniles	<i></i>	206 -	-18.34 ±	-18.68 ±	-18.00 ±	$15.27 \pm$	$15.75 \pm$	14.79 ±	$4.24 \pm 0.33$			
	Winter		s 65	287	0.71	0.57	0.67	1.14	0.97	1.10				
		A 1 1/	22	209 -	-18.71 ±	-18.83 ±	-18.59 ±	14.45 ±	14.98 ±	13.91 ±	$4.03 \pm 0.33$			
		Adults	22	368	0.76	0.56	0.91	1.12	0.98	1.01				
				1							•			
		Juveniles	140	102 -	-16.72 ±	-17.09 ±	-16.36 ±	14.96 ±	15.47 ±	14.44 ±	$4.05 \pm 0.42$			
Solea solea		+ adults	149	408	0.93	0.89	0.83	1.45	1.44	1.26				
(Linnaeus.	Autumn +													
(Linnaeus. 1758) Common sole	winter	Inconting	107	102 -	-16.63 ±	-17.01 ±	-16.26 ±	14.94 ±	15.36 ±	14.52 ±	$4.04 \pm 0.41$			
		Juvennes	107	289	0.96	0.91	0.86	1.43	1.44	1.28				
SOLESOL		Adults	40	290 -	-16.94 ±	-17.28 ±	-16.61 ±	15.00 ±	15.77 ±	14.23 ±	$4.09 \pm 0.44$			
			42	408	0.83	0.81	0.70	1.50	1.40	1.18				

Chapitre 5 : La spécialisation individuelle isotopique

		Juveniles	02	102 -	-16.63 ±	-17.01 ±	-16.25 ±	14.67 ±	15.04 ±	$14.30 \pm$	$3.97 \pm 0.35$
		+ adults	92	368	0.96	0.91	0.87	1.24	1.21	1.18	
	Autumn	Iuvonilos	0	102 -	-16.65 ±	-17.06 ±	-16.24 ±	14.68 ±	$15.02 \pm$	14.33 ±	$3.97 \pm 0.36$
	Autumm	Juvennes	9	289	1.01	0.93	0.91	1.27	1.25	1.22	
		Adulta	02	295 -	-16.41 ±	-16.51 ±	-16.31 ±	14.58 ±	15.16 ±	14.00 ±	$3.98 \pm 0.36$
		Aduits	03	368	0.35	0.37	0.31	0.95	0.81	0.70	
		Juveniles	57	116 -	-16.87 ±	-17.21 ±	-16.54 ±	15.42 ±	16.18 ±	14.66 ±	$4.19 \pm 0.47$
		+ adults	57	408	0.86	0.86	0.74	1.62	1.51	1.36	
	117:	T 11	24	116 -	-16.58 ±	-16.83 ±	-16.32 ±	15.84 ±	16.51 ±	15.17 ±	$4.28 \pm 0.47$
	winter	Juveniles	24	289	0.79	0.83	0.66	1.56	1.51	1.33	
		A dualta	22	290 -	-17.09 ±	-17.48 ±	-16.69 ±	15.12 ±	15.94 ±	14.30 ±	$4.12 \pm 0.47$
		Aduits	33	408	0.86	0.78	0.76	1.61	1.48	1.28	
		Juveniles	120	61 -	-18.69 ±	-18.66 ±	-18.72 ±	14.84 ±	14.88 ±	14.80 ±	$4.10 \pm 0.37$
		+ adults	139	394	0.96	0.99	0.92	1.27	1.33	1.21	
		Incontina	62	61 -	-18.87 ±	-18.99 ±	-18.75 ±	14.61 ±	14.54 ±	14.68 ±	$4.04 \pm 0.40$
	Autumn	Juvennes	03	219	0.95	0.92	0.96	1.40	1.40	1.41	
	winter										
Trachurus	winter			220	18 55 ±	1838 -	18 71 <b>±</b>	15.03 ±	15 16 +	14 00 ±	4 16 + 0.22
trachurus		Adults	76	220 - 30/	-18.55 ±	-10.30 ±	$-10.71 \pm$	13.03 ±	1 21	14.90 ±	$4.10 \pm 0.33$
(Linnaeus.				374	0.94	0.90	0.90	1.11	1.21	1.01	
1758)											
Atlantic horse											
mackerel		Juveniles	80	61 -	-18.66 ±	-18.64 ±	-18.68 ±	14.76 ±	14.75 ±	14.77 ±	$4.05 \pm 0.38$
TRACTRA		+ adults	09	394	1.02	1.06	1.00	1.38	1.46	1.29	
	Autumn	Iuveniles	50	61 -	-18.88 ±	-19.01 ±	-18.73 ±	$14.51 \pm$	14.41 ±	$14.62 \pm$	$4.00 \pm 0.39$
	Autumn	Juvennes	50	219	1.01	0.99	1.02	1.42	1.42	1.42	
		Δdults	30	220 -	-18.39 ±	-18.16 ±	-18.61 ±	15.08 ±	15.19 ±	14.96 ±	$4.10 \pm 0.35$
		Auuns	59	394	0.98	0.95	0.97	1.26	1.41	1.09	

# Chapitre 5 : La spécialisation individuelle isotopique

	Juveniles	50	125 -	-18.75 ±	-18.69 ±	-18.81 ±	14.98 ±	15.10 ±	14.85 ±	$4.20 \pm 0.34$
	+ adults	50	333	0.82	0.87	0.78	1.04	1.04	1.05	
Winter	Iuvonilos	12	125 -	-18.84 ±	-18.89 ±	-18.80 ±	14.97 ±	15.04 ±	14.89 ±	$4.16 \pm 0.41$
w milei	Juvennes		217	0.67	0.63	0.73	1.30	1.26	1.39	
Adulta	Adulta	27	220 -	-18.71 ±	-18.62 ±	-18.81 ±	14.98 ±	15.12 ±	14.84 ±	$4.21 \pm 0.31$
	Adults	57	333	0.87	0.94	0.81	0.95	0.97	0.93	



**Figure 28** : Niche overlap ( $\alpha$ =95%) between the four studied species (*P. platessa* in red; *S. solea* in orange; *S. scombrus* in blue and *T. trachurus* in green). The Bayesian ellipses resent 95% of each niche region. The isotopic ratios ( $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N) were used as variables and indicate for niche breadth.

Stable isotopic ratios varied according to tissues, ontogeny and studied seasons but differences were observed depending on the species and isotope considered (Table 19). Differences of stable isotopes values between tissues allowed the quantification of the degree of individual specialization. At the species scale, both seasons and life stage combined, the degree of individual isotopic specialization was strong for both  $\delta^{15}N$  (WIC/TNW<sub> $\delta15N$ </sub> always below 0.09) and  $\delta^{13}C$  axes (WIC/TNW<sub> $\delta13C$ </sub> always below 0.23) and the BIC was always higher than the WIC, indicating that these four species were specialized considering both  $\delta^{13}C$  and  $\delta^{15}N$  axes (Table 21, Figure 29). However, since differences of stable isotope values between tissues varied according to seasons and ontogeny, the degree of individual specialization also varied according to these factors.

Response variable	df	Residual deviance	Explanatory variables	df	Deviance	Residual deviance	df	p-value (Chi-square)											
			Life stage	1	1.64	184.93	298	0.07											
Pleuronectes			Season	1	12.62	172.31	297	<0.001											
platessa	294	144.04	Tissue	1	23.43	148.88	296	<0.001											
δ <sup>13</sup> C			Life stage × seasons	1	3.66	145.22	295	<0.01											
			Life stage × tissue	1	1.19	144.04	294	0.12											
			Life stage	1	5.78	253.32	296	<0.01											
C - 1 1			Season	1	0.90	252.42	295	0.26											
Solea solea 8 <sup>13</sup> C	292	206.96	Tissue	1	39.62	212.81	294	<0.001											
0 C			Life stage × seasons	1	5.72	207.09	293	<0.01											
			Life stage × tissue	1	0.13	206.96	292	0.67											
		159.77	Life stage	1	11.38	202.81	251	<0.001											
Scomber														Season	1	10.37	192.45	250	<0.001
scombrus	247		Tissue	1	6.67	185.77	249	<0.05											
δ <sup>13</sup> C			Life stage × seasons	1	0.06	185.71	248	0.76											
			Life stage × tissue	1	25.94	159.77	247	<0.001											
			Life stage	1	7.25	246.19	276	<0.01											
Trachurus			Season	1	2.37	243.82	275	0.10											
trachurus	272	236.28	Tissue	1	0.29	243.54	274	0.57											
δ <sup>13</sup> C			Life stage × seasons	1	1.72	241.81	273	0.16											
			Life stage × tissue	1	5.53	236.28	272	<0.01											
Pleuronectes	204	264.16	Life stage	1	85.93	302.35	298	<0.001											
platessa	274	204.10	Season	1	36.67	265.68	297	<0.001											

**Table 19**: Results of generalized linear model (type 3). df: Degrees of Freedom. Significant effects (at p-value<0.05) of the tested explanatory variables are highlighted in bold characters.</th>

$\delta^{15}N$			Tissue	1	1.07	264.61	296	0.27
			Life stage × seasons	1	0.20	264.41	295	0.64
			Life stage × tissue	1	0.25	264.16	294	0.60
			Life stage	1	0.27	620.19	296	0.69
			Season	1	50.31	569.88	295	<0.001
Solea solea S <sup>15</sup> N	292	478.59	Tissue	1	79.89	490.00	294	<0.001
0 11			Life stage × seasons	1	3.92	486.07	293	0.12
			Life stage × tissue	1	7.49	478.59	292	<0.05
			Life stage	1	0.98	486.42	252	0.37
Scomber			Season	1	22.52	463.89	251	<0.001
scombrus	247	302.52	Tissue	1	52.05	411.84	249	<0.001
δ <sup>15</sup> N			Life stage × seasons	1	108.73	303.11	248	<0.001
			Life stage × tissue	1	0.59	302.52	247	0.49
			Life stage	1	12.26	433.56	276	<0.01
Trachurus			Season	1	0.55	433.01	275	0.55
trachurus	272	425.93	Tissue	1	0.42	432.59	274	0.61
δ <sup>15</sup> N			Life stage × seasons	1	4.00	428.59	273	0.11
			Life stage × tissue	1	2.66	425.93	272	0.19

	P. platessa	S. scombrus	S. solea	T. trachurus
P platossa	NΔ	45.30	91.88	50.29
1. plutessu	INA	[31 - 42 - 45 - 49 - 63]	[84 - 90 - 92 - 94 - 98]	[35 - 46 - 50 - 54 - 67]
S saomhrus	37.61	NA	58.11	93.91
5. scombrus	[24 - 34 - 38 - 41 - 55]	NA	[44 - 55 - 58 - 62 - 77]	[87 - 93 - 94 - 95 - 98]
S. aolog	70.05	51.86	NIA	52.93
S. solea	[60 - 68 - 70 - 72 - 82]	[37 - 49 - 52 - 55 - 70]	INA	[38 - 50 - 53 - 56 - 69]
T to a charmen	38.07	94.26	55.64	NIA
T. trachurus	[25 - 35 - 38 - 41 - 52]	[88 - 93 - 94 - 95 - 99]	[41 - 52 - 56 - 59 - 72]	INA

**Table 20** : Mean percentages of overlap (%) for a specified niche region of 95% (probability of species displayed in rows overlapping onto those displayed in columns) and quantiles (0 - 25 - 50 - 75 - 100%) as proxy of interspecific competition for both seasons and both tissues combined.

## **Benthic species**

For both benthic species (*P. platessa* and *S. solea*), mean  $\delta^{13}$ C values varied significantly between tissues (p<0.001), but these differences were not dependent on ontogeny (p>0.05, Table 19). For both species, mean  $\delta^{13}$ C values of the heart were lower than those of the muscle (Table 18). The degree of individual specialization calculated on  $\delta^{13}$ C axis revealed high degree of individual specialization (WIC/TNW  $_{\delta 13C} = 0.10$  and 0.14 for *P. platessa* and *S. solea*). Since for these two species BIC was higher than WIC, they were thus considered as isotopic generalist species but composed of specialist individuals on the  $\delta^{13}$ C axis (Table 21, Figure 29). For *S. solea* in autumn, the relatively high WIC/TNW index of adults (WIC/TNW  $_{\delta 13C} = 0.40$ ) may be biased due to the very low and nearly equal values of WIC and BIC.

 $\delta^{15}$ N values of *P. platessa* differed according to seasons (p<0.001) and ontogeny (p<0.001, Table 19). Mean  $\delta^{15}$ N values were significantly (p<0.001) higher in winter than in autumn and higher for juveniles than for adults (Table 18). The degree of individual specialization calculated on  $\delta^{15}$ N values revealed high degree of individual specialization in autumn (WIC/TNW<sub> $\delta15N$ </sub> = 0.10) and winter (WIC/TNW<sub> $\delta15N</sub>$  = 0.08, Table 21, Figure 29). Since BIC was higher than WIC at both seasons, *P. platessa* was also considered as an isotopic generalist species along ontogeny composed of specialist individuals along the  $\delta^{15}$ N axis.</sub>

 $\delta^{15}$ N values of *S. solea* differed among seasons (p<0.001) and tissues (p<0.001, Table 19). Mean  $\delta^{15}$ N values was higher for the heart than for the muscle (15.47 ± 1.44 vs. 14.44 ± 1.26, Table 18). Differences of  $\delta^{15}$ N values among tissues were dependent on ontogeny (p<0.05, Table 19). The degree of individual specialization calculated on  $\delta^{15}$ N values revealed high degree of individual specialization for juveniles (WIC/TNW  $_{\delta 15N}$  = 0.08) and adults (WIC/TNW  $_{\delta 15N}$  = 0.13, Table 21, Figure 29). Since BIC was higher than WIC for both juveniles and adults, as for *P. platessa*, *S. solea* was also an isotopic generalist species along ontogeny but composed of specialist individuals along the  $\delta^{15}$ N axis.

**Table 21** : Population isotopic niche breadth and intra-individual and interindividual variations in  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N values based on heart and muscle isotopic signature. The total niche width (TNW) is decomposed into its within (WIC) and between-individual (BIC) components. Roughgarden's WIC/TNW index (1972) provides a measurement of the degree of individual specialization. Low and high value characterize specialist and generalist individuals respectively.

Species Season		Lifestage	n			$\delta^{13}C$				$\delta^{15}N$	
				WIC	BIC	TNW	WIC/TNW	WIC	BIC	TNW	WIC/TNW
		Juveniles + adults	150	0.11	0.98	1.09	0.10	0.22	2.38	2.60	0.09
	Autumn + winter	Juveniles	79	0.12	1.05	1.17	0.10	0.19	1.95	2.14	0.09
		Adults	71	0.09	0.89	0.98	0.09	0.24	1.67	1.92	0.13
Pleuronectes platessa Autumn											
		Juveniles + adults	70	0.07	0.77	0.85	0.09	0.21	1.88	2.09	0.10
	Autumn	Juveniles	26	0.12	0.83	0.95	0.13	0.18	2.18	2.36	0.08
		Adults	44	0.05	0.56	0.60	0.08	0.23	1.26	1.49	0.15
		Juveniles + adults	80	0.15	1.06	1.21	0.12	0.16	1.94	2.10	0.08
	Winter	Juveniles	53	0.12	0.89	1.01	0.12	0.13	1.46	1.59	0.08
		Adults	27	0.15	1.44	1.59	0.10	0.23	1.84	2.07	0.11
		Juveniles + adults	126	0.54	1.27	1.48	0.14	0.10	3.38	3.48	0.03
	Autumn + winter	Juveniles	84	0.08	0.98	1.05	0.07	0.11	3.65	3.76	0.03
Saamhan		Adults	42	0.87	1.18	2.04	0.42	0.08	2.90	2.98	0.03
Scomber scombrus											
		Juveniles + adults	39	1.04	1.39	2.42	0.43	0.13	5.46	5.59	0.02
	Autumn	Juveniles	19	0.19	1.46	1.65	0.12	0.07	3.41	3.48	0.02
		Adults	20	0.56	1.29	1.85	0.30	0.09	2.96	3.05	0.03

		Juveniles + adults	87	0.10	0.83	0.94	0.11	0.08	2.26	2.34	0.03
	Winter	Juveniles	65	0.04	0.74	0.78	0.05	0.08	2.08	2.15	0.04
		Adults	22	0.21	0.93	1.15	0.18	0.07	1.89	1.97	0.04
		Juveniles + adults	149	0.21	1.27	1.48	0.14	0.34	3.31	3.65	0.09
	Autumn + winter	Juveniles	107	0.23	1.34	1.57	0.14	0.29	3.44	3.73	0.08
		Adults	42	0.19	0.97	1.16	0.16	0.24	1.67	1.92	0.13
		Juveniles + adults	92	0.23	1.35	1.58	0.15	0.27	2.57	2.84	0.10
Solea solea	Autumn	Juveniles	9	0.23	1.47	1.70	0.13	0.26	2.77	3.03	0.09
		Adults	83	0.09	0.14	0.23	0.40	0.32	0.82	1.14	0.28
		Juveniles + adults	57	0.19	1.09	1.28	0.15	0.28	3.85	4.13	0.07
	Winter	Juveniles	24	0.19	0.94	1.13	0.17	0.24	3.81	4.05	0.06
		Adults	33	0.18	1.01	1.19	0.15	0.29	3.56	3.85	0.08
									-		
		Juveniles + adults	139	0.42	1.42	1.83	0.23	0.20	3.04	3.23	0.06
	Autumn + winter	Juveniles	63	0.19	1.59	1.78	0.11	0.23	3.73	3.96	0.06
		Adults	76	0.54	1.20	1.73	0.31	0.14	2.33	2.47	0.05
Trachurus											
trachurus		Juveniles + adults	89	0.49	1.62	2.11	0.23	0.22	3.58	3.81	0.06
	Autumn	Juveniles	50	0.21	1.81	2.02	0.11	0.21	3.84	4.05	0.05
		Adults	39	0.7	1.15	1.85	0.38	0.18	2.98	3.17	0.06

Winter	Juveniles + adults	50	0.30	1.07	1.37	0.22	0.49	1.62	2.11	0.23
	Juveniles	13	0.11	0.81	0.93	0.12	0.27	3.23	3.51	0.08
	Adults	37	0.36	1.17	1.53	0.23	0.09	1.70	1.78	0.05

## **Pelagic species**

For pelagic species, differences of  $\delta^{13}$ C values between tissues varied according to ontogeny (p<0.01 and p<0.001 for *T. trachurus* and *S. scombrus* respectively, Table 19). For juveniles of *S. scombrus* and *T. trachurus*, the mean  $\delta^{13}$ C values of the heart was lower than that of the muscle while for adults, it was the opposite (Table 18). For *T. trachurus*, the degree of individual specialization calculated on  $\delta^{13}$ C values revealed a high degree of individual specialization for juveniles (WIC/TNW  $_{\delta 13C} = 0.11$ ) and adults (WIC/TNW  $_{\delta 13C} = 0.31$ , Table 21, Figure 29). Since BIC was higher than WIC for both juveniles and adults, *T. trachurus* was also considered as an isotopic generalist species along ontogeny but composed of specialist individuals along the  $\delta^{13}$ C axis.

For S. scombrus, differences of  $\delta^{13}$ C also varied according to seasons (p<0.001, Table 19). Mean  $\delta^{13}$ C values were significantly higher in winter than in autumn (p<0.001, Table 18). The degree of individual specialization was higher in winter (WIC/TNW  $_{\delta 13C}$  = 0.11) than in autumn (WIC/TNW  $_{\delta 13C}$  = 0.43, Table 21, Figure 29). In autumn, more within individual variation was recorded compared to winter (WIC = 1.04 in autumn while 0.10 in winter, Table 21, Figure 29). Ontogenetic variations of individual isotopic specialization were also observed between juveniles and adults (Table 21). WIC/TNW  $_{\delta 13C}$  = 0.07 for juveniles while 0.42 for adults due to more variation within individuals for adults. For this species,  $\delta^{15}N$ values varied according to seasons and tissues (p<0.001, Table 19). Differences of  $\delta^{15}N$ values among ontogeny were dependent on seasons (p<0.001, Table 19). The degree of individual specialization was low for both juveniles and adults (WIC/TNW  $_{\delta 15N}$  = 0.03 for juveniles and adults, Table 21, Figure 29). For both juveniles and adults, BIC was higher than WIC. S. scombrus was an isotopic generalist along ontogeny but composed of specialist individuals along the  $\delta^{15}$ N axis. For *T. trachurus*, no significant difference of  $\delta^{15}$ N values between tissues was observed (Table 19) indicating temporal consistency of nitrogen stable isotope ratios.



**Figure 29** : Variation of WIC/TNW based on  $\delta^{15}$ N (top) and  $\delta^{13}$ C values (bottom) for the four studied species (PLEUPLA = *P. platessa*. SCOMSCO = *S. scombrus*. SOLESOL = *S. solea*. TRACTRA = *T. trachurus*) in winter (right), autumn (center) and autumn + hiver (left) for adults (blue), juveniles (orange) and juveniles + adults (grey) respectively.

# Discussion

# Spatial variations of $\delta^{15}$ N values

The highest  $\delta^{15}N$  values in winter, especially for S. solea, may result from spatial variations in baseline values. In autumn, fish were only collected in EEC, while in winter some fish were also collected in the SNS. Due to local specificities in the SNS, we assume higher  $\delta^{15}N$  values for the baseline in this area, resulting in higher  $\delta^{15}N$  values for fish (Timmerman et al., 2020). Because flatfish have a relatively low mobility, their stable isotope ratios are indicative of that of invertebrates in the areas they were caught (Leakey et al., 2008). In winter, S. solea were mainly collected in the SNS, near the Thames River, or in the neighborhood of a French fish farm while in the EEC in autumn. The Thames River is subject to strong anthropogenic activity (Bristow et al., 2013), which can cause an enrichment of nitrogen isotopic ratios due to the integration of runoffs from agricultural or urbanized areas (McClelland et al., 1997; Riera et al., 2000). Leakey et al., (2008) recorded isotope values for preferential prey of S. solea (i.e. benthic invertebrates) between 12 and 16‰ and between -16 and -18‰ for nitrogen and carbon isotopic values respectively in the SNS, close to the Thames River. Considering a TDF of about 3.4% for nitrogen and ~1% for carbon (Post, 2002), the isotopic ratios of S. solea in winter are consistent with this previous study, especially for the heart due to its low integration time (Ankjærø et al., 2012; Guelinckx et al., 2007; Sweeting et al., 2005). Furthermore, the integration of fish farm effluents could increase the nitrogen isotopic ratios of surrounding food webs as a result of the integration of fish feces (Yokoyama et al., 2006).

Considering the spatial variations of baseline  $\delta^{15}N$  values, *S. scombrus* displayed the highest trophic level, which is consistent with the trophic ecology of this species since *S. scombrus* is considered as a pelagic piscivorous fish (Giraldo et al., 2017). These results highlight the importance of distinguishing  $\delta^{15}N$  values, from the trophic level (Cresson et al., 2014) as well as the importance of considering the spatial variations of the baseline isotope

ratios (Jennings and van der Molen, 2015; Jennings and Warr, 2003; Reddin et al., 2018; St. John Glew et al., 2019; Trueman et al., 2017).

## Niche overlap

The strong niche overlaps between species, especially between species sharing the same habitat, reflects their high level of interspecific competition (Abrams, 1980; Schoener, 1974). The interspecific competition appeared as an important driver of individual specialization, incentivizing individuals to feed on few prey items in an attempt to reduce the trophic competition with other species. This hypothesis is in accordance with the NVH. The NVH suggested that interspecific competition may broaden the niche width of the population via an increase of the niche variation between individuals resulting in high BIC but low WIC values (Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2010, 2007; Cachera et al., 2017; Van Valen, 1965).

Although the niche overlap between benthic species was strong, the niche of *S. solea* was larger than that of *P. platessa* when considering the  $\delta^{15}$ N axis. Higher  $\delta^{15}$ N values for *S. solea* can either be related to spatial variations of the baseline values as mentioned above or to dietary variations. *P. platessa* and *S. solea* have a relatively similar diet, mainly based on benthic invertebrates (Amara et al., 2001; Darnaude et al., 2001; Kostecki et al., 2012; Rault et al., 2017). However, the proportion of such prey differs according to ontogeny. *P. platessa* juveniles seem to consume annelids and bivalves while adults switch to epibenthic crustaceans and echinoderms (Piet et al., 1998). Annelids are the preferred prey of *S. solea* throughout ontogeny (Rijnsdorp and Vingerhoed, 2001). Because deposit-feeders annelids have relatively high  $\delta^{15}$ N values (Gaudron et al., 2016; Kopp et al., 2015), we assume that *S. solea* fed mainly on deposit-feeders annelids.

Sediment type plays an important role in the spatial distribution of benthic invertebrates (Garcia et al., 2011; Lauria et al., 2011) and thus fish. The spatial distribution of the fish in our study reveals that *P. platessa* have a wide spatial distribution, and are found on both sandy and pebbles or gravels sediments (Larsonneur et al., 1982). This distribution is

consistent with the literature since juveniles prefer fine sediments while adults prefer coarser sediments (Lauria et al., 2011). *S. solea* collected in this study have a more localized distribution and are mainly found near the coasts, on sandy sediments, preferential sediment for annelids such as *Ophelia borealis* (Garcia et al., 2011). This distribution is also in accordance with literature (Carpentier et al., 2009). We hypothesized that spatial differences in habitat between *P. platessa* and *S. solea* may be a way to limit interspecific competition. Furthermore, *P. platessa* is a day-feeder, while *S. solea* is a night-feeder (Amara et al., 2001; Beyst et al., 1999). The feeding at different times of the day can also be a strategy to avoid competition (Lagardere, 1987).

Several studies reported an interspecific competition between S. scombrus and other pelagic fish species like Clupea harengus (Debes et al., 2012; Langøy et al., 2012) but to our best knowledge, no studies revealed interspecific competition between S. scombrus and T. trachurus (but see Cachera et al., 2017). Cachera et al., (2017) showed that in the EEC, S. scombrus and T. trachurus shared the same habitat with Sprattus sprattus, Clupea harengus, and Engraulis encrasicolus. Our results suggest a strong interspecific competition between S. scombrus and T. trachurus, which typically feed on zooplankton and fish (Cachera, 2013; Giraldo et al., 2017). It is possible that these species consume different prey species sharing the same functional group to limit interspecific competition. Among zooplankton, preferred prey appears to differ between S. scombrus and T. trachurus. S. scombrus shows a strong preference for calanoid copepods (Debes et al., 2012; Langøy et al., 2012; Prokopchuk and Sentyabov, 2006), while T. trachurus seems to prefer feeding on euphausiacea (Macer, 1977; Santic et al., 2005). Euphausiacea and calanoid copepods have similar  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N values, which may explain why stable isotopes revealed that S. scombrus and T. trachurus have a similar niche. These species can thus consume different prey species from the same habitat and trophic levels, highlighting the difference between isotopic and dietary specialization (Martínez del Rio et al., 2009). Stomach contents analyses should be carried out to investigate the preferential prey of these species. Although analyses of stomach contents do not provide information on temporal consistency and only provide a

short-term picture of feeding patterns, they appear complementary to isotopic analyses and could inform on dietary specialization (Martinez del Rio et al., 2009).

Isotopic analyses also reveal a non-negligible niche overlap between benthic and pelagic species on both  $\delta^{15}$ N and  $\delta^{13}$ C axes. Since  $\delta^{15}$ N is a proxy for trophic position, both benthic and pelagic species (*e.g.* benthic and pelagic primary consumers) can display similar  $\delta^{15}$ N values (Kopp et al., 2015). Furthermore, due to the shallow depth of the EEC, fishes could access and use both benthic and pelagic carbon sources irrespective of their column position preference through upward and downward fluxes (Cresson et al., 2020; Giraldo et al., 2017; Kopp et al., 2015).

## **Individual specialization**

In general, our species have a high degree of individual isotopic specialization. Individual specialization is widespread for many taxa (Bolnick et al., 2003). Our results revealed a higher degree of specialization than can be found in the literature for other fish species or taxa, such as plants, gastropods, crustaceans, insects, amphibians, reptiles, birds and mammals (Araújo et al., 2011). The Resource Diversity Hypothesis states that resource diversity promotes a niche expansion (Araújo et al., 2011; Costa-Pereira et al., 2019a; Newsome et al., 2015). We hypothesize that because of the shallow depth of the EEC-SNS, and strong couplings, species can access a wide diversity of resources (both benthic and pelagic species), resulting in a specialization along the  $\delta^{13}$ C axis of the niche. Furthermore, consumers can consume species displaying different  $\delta^{15}$ N values due variation of  $\delta^{15}$ N values between species, to spatial variations of the baseline or to dietary changes according to ontogeny.

However, there were ontogenetic and seasonal differences in the degree of specialization, particularly based on the  $\delta^{13}$ C axis of the niche for *S. scombrus*. In autumn, *S. scombrus* juveniles are highly specialized along the  $\delta^{13}$ C axis. In 2017, the abundance of

#### Chapitre 5 : La spécialisation individuelle isotopique

*S. scombrus* juveniles, especially those of ages 0 and 1, was higher than in previous years (ICES, 2019), which may have caused a higher population density at this period. Increasing density levels are a proxy of the intraspecific competition, a key driver of individual specialization that is well informed for fish (Cobain et al., 2019; Evangelista et al., 2014; Frédérich et al., 2010; Svanbäck and Persson, 2009, 2004). Increased population density levels drive increased inter-individual variation in diet through resource partitioning (Svanbäck and Bolnick, 2007, 2005).

On the contrary, *S. scombrus* adults are weakly specialized along the  $\delta^{13}$ C axis. Temporal variation in density of competitors and resource availability due to environmental conditions and prey population dynamics could influence trophic interactions (Costa-Pereira et al., 2017; Coulter et al., 2019; Durant et al., 2014; Frédérich et al., 2010). When resources are scarce (reduction of ecological opportunity) or reduction of competition led to reduce individual specialization (Bolnick et al., 2010; Layman et al., 2007), individuals would be expected to expand their niche (increase WIC) in order to consume alternative resources. Species could adapt their foraging strategy in relation to variation of their trophic environment (i.e., changes in prey abundance, prey specific composition, or competitor abundance; Kopp et al., 2015).

Finally, migratory fish crossing different habitats can be more isotopic generalist since baseline stable isotope ratios are spatially variable (Jennings and van der Molen, 2015; St. John Glew et al., 2019; Trueman et al., 2017). Pelagic species are able to migrate both horizontally and vertically, which may explain the higher within-individual variation of  $\delta^{13}$ C values. In addition, for pelagic species, more within individual variation is observed for juveniles than for adults. The turnover rate, isotopic change due to growth and metabolic replacement associated with a change in diet, differs between juveniles and adults (Vander Zanden et al., 2015). Tissues which change rapidly provide the most recent dietary information (Tieszen et al., 1983). Since in general, turnover rates increase with fish size, it is assumed that the turnover rate of the different tissues is faster for juveniles than for adults Therefore, the isotopic ratios of adult tissues reflect feeding over a longer period of time than juveniles, explaining the higher within-individual variation for adults.

# Conclusion

The four studied species have a strong isotopic specialization on both  $\delta^{13}C$  and  $\delta^{15}N$ axes. However, the degree of specialization varies according to the intensity of intra- and interspecific competition, ecological opportunity, but also phenotypic variations between individuals resulting in different physiological requirements according to ontogeny. The degree of individual specialization widely varies according to ontogeny for S. scombrus, particularly along the  $\delta^{13}$ C axis in autumn. At this period, high density levels of juveniles increased inter-individual isotopic variation (BIC) through resource partitioning. For adults, individuals expand their niche (increase of the WIC) probably due to the reduction of the ecological opportunity. Changes in trophic behavior due to the decrease in preferential prey can lead to a change in trophic relationships ultimately influencing the structure and stability of populations (Bolnick et al. 2011, Toscano et al. 2016). Finally, since different tissues incorporate isotope ratios at different time scales, tissues may exhibit variations in isotope ratios due to spatial baseline variations. These spatial variations cannot be neglected for migratory species, especially for adults, because of their migration through different habitats and their slower integration time than juveniles. Finally the particularity of the EEC-SNS in terms of depth and couplings may be responsible for an important isotopic specialization for the fish of this ecosystem.

# **Supplementary material**

**Table 22** : Mean percentages of overlap (%) for a specified niche region of 95% (probability of species displayed in rows overlapping onto those displayed in columns) and quantiles (0 - 25 - 50 - 75 - 100%) as proxy of interspecific competition in autumn both tissues combined

_	P. platessa	S. scombrus	S. solea	T. trachurus
P. platessa	NA	47.29	82.30	38.31
		[8 - 37 - 46 - 57 - 94]	[65 - 79 - 82 - 86 - 96]	[18 - 33 - 38 - 44 - 73]
S. scombrus	12.82	NA	35.14	86.53
	[4 - 10 - 12 - 15 - 30]		[17 - 31 - 35 - 39 - 51]	[70 - 84 - 87 - 89 - 97]
S. solea	58.92	57.93	NA	58.63
	[43 - 55 - 59 - 63 - 75]	[26 - 51 - 58 - 65 - 88]		[40 - 54 - 58 - 63 - 82]
T. trachurus	15.19	96.84	50.67	NI A
	[7 - 13 - 15 - 17 - 30]	[88-96-97-98-100]	[35 - 47 - 51 - 54 - 72]	INA

**Table 23** : Mean percentages of overlap (%) for a specified niche region of 95% (probability of species displayed in rows overlapping onto those displayed in columns) and quantiles (0 - 25 - 50 - 75 - 100%) as proxy of interspecific competition in winter both tissues combined

	P. platessa	S. scombrus	S. solea	T. trachurus
P. platessa	NA	46.48	94.82	48.95
		[27 - 43 - 46 - 50 - 69]	[85 - 93 - 95 - 96 - 99]	[30 - 44 - 49 - 54 - 78]
S. scombrus	58.85	NA	72.05	92.40
	[38 - 54 - 59 - 63 - 78]		[50 - 67 - 72 - 77 - 91]	[82 - 91 - 93 - 94 - 98]
S. solea	64.52	44.98	NA	39.05
	[49-61-64-68-78]	[29 - 41 - 45 - 49 - 66]		[21 - 34 - 39 - 43 - 62]
T. trachurus	50.08	90.48	57.14	NA
	[29 - 45 - 50 - 55 - 71]	[77 - 89 - 91 - 93 - 99]	[32 - 52 - 57 - 63 - 80]	INA

# Chapitre 6 : Discussion générale et perspectives

Les interactions trophiques sont à la base de nombreux processus régissant la structure (composantes physiques et biologiques) et le fonctionnement (processus et interactions physiques et biologiques) des écosystèmes (Polis and Strong, 1996). Les études trophiques permettent de mieux comprendre le lien entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (Hooper et al., 2005; Lynam et al., 2017; Rooney and McCann, 2012; Thompson et al., 2012). La prise en compte de la variabilité spatio-temporelle des interactions dans les réseaux trophiques en lien avec les gradients environnementaux et les pressions anthropiques est une étape indispensable, mais souvent négligée à la bonne compréhension du lien entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (Ings et al., 2009; McMeans et al., 2015; Pellissier et al., 2018). La compréhension de la structure et de la dynamique spatio-temporelle des réseaux trophiques est ainsi essentielle pour prévoir la réponse des écosystèmes face aux effets du changement global sur la biodiversité (Cardinale et al., 2012), du niveau individuel au niveau de la communauté (Keyl and Wolff, 2008), et gérer durablement les écosystèmes marins (Seibold et al., 2018).

Les recherches menées dans cette thèse ont porté sur plusieurs niveaux d'organisation (assemblage, espèce, individu) des écosystèmes de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord. Les analyses au niveau des assemblages<sup>6</sup> permettent de comprendre la structure et le fonctionnement de l'écosystème en étudiant les processus biologiques, géochimiques et physiques ayant lieu au sein de l'écosystème (Hooper et al., 2005; Worm et al., 2006). Toutefois, les analyses au niveau de l'assemblage considèrent rarement les variations trophiques, comme les variations ontogéniques pouvant intervenir au sein d'une espèce. Les analyses au niveau spécifique et individuel permettent de caractériser ces variations. Toutefois, deux individus de même phénotype peuvent différer dans l'utilisation des ressources, on parle de spécialisation individuelle trophique. Etudier la spécialisation individuelle trophique donne un aperçu des interactions trophiques et de la dynamique des

<sup>&</sup>lt;sup>6</sup> De nombreuses espèces sont pêchées lors des campagnes écosystémiques mais toutes n'ont pas été collectées pour des analyses trophiques. L'assemblage fait alors références à ces espèces gardées pour analyses trophiques.

communautés, de la condition physique des individus (*i.e. fitness*), et finalement de la structure et du fonctionnement global des écosystèmes (Costa-Pereira et al., 2019b; Toscano et al., 2016).

# 1. Ce que l'on a appris

Les recherches présentées dans cette thèse ont permis une meilleure compréhension de la structure et du fonctionnement des écosystèmes de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord au travers **trois niveaux d'organisation**, l'assemblage (chapitre 3), l'espèce (chapitre 4) et l'individu (chapitre 5). Quand les recherches de cette thèse sont considérées dans leur ensemble, plusieurs propriétés émergent comme caractéristiques propres des écosystèmes de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord. La Figure 30 représente une synthèse des principaux résultats obtenus lors de cette thèse.



**Figure 30** : Synthèse des principaux résultats obtenus à partir des trois chapitres de recherche (chapitres 3, 4 et 5) de cette thèse.

## **1.a.** La Manche, un écosystème particulier pour les interactions trophiques

### Un important couplage entre les voies benthiques et pélagiques persistant

En Manche orientale, le couplage bentho-pélagique a été mis en évidence par des études récentes (Cresson et al., 2020; Giraldo et al., 2017; Kopp et al., 2015). Ces précédentes études avaient montré un important couplage entre les compartiments benthiques et pélagiques dans cet écosystème, principalement en raison de la faible profondeur de la Manche orientale. Comme dans de nombreux écosystèmes, les sources de carbone pélagiques sont disponibles pour les espèces benthiques, principalement via la sédimentation de la matière organique. En plus, les sources de carbone benthique sont disponibles pour les espèces pélagiques, potentiellement via les migrations verticales des organismes ou la remise en suspension de la matière organique du sédiment (Baustian et al., 2014; Griffiths et al., 2017). A titre de comparaison, dans la mer du Nord adjacente, les assemblages de poissons sont principalement alimentés par de la matière organique pélagique en raison de la profondeur plus importante (profondeur moyenne=155m). Dans cet écosystème, la contribution benthique varie de 29 à 41% (Duffill Telsnig et al., 2018). Le chapitre 3, basé sur les analyses isotopiques des assemblages de poissons lors de 5 périodes a confirmé que ce couplage était persistant en Manche orientale. En automne comme en hiver, les assemblages sont alimentés par autant de matière organique benthique que pélagique. La forte contribution de la matière organique benthique pour les assemblages de poissons fait des écosystèmes de de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord, des écosystèmes particuliers, dont le fonctionnement peut s'avérer similaire à certains estuaires (Christianen et al., 2017; Griffiths et al., 2017) ou lacs (Schindler et al., 1996; Vander Zanden and Vadeboncoeur, 2002) en raison leur faible profondeur.

Le couplage bentho-pélagique dans les écosystèmes de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord est favorisé par le fait que la plupart des espèces sont **plastiques** : elles peuvent, selon les périodes, dépendre soit de la matière organique benthique, soit de la matière organique pélagique. De plus, un **partage de ressources** entre les espèces permet de limiter la compétition et favoriser leur coexistence (Costa-Pereira et al., 2019a; Gajdzik et al., 2018; Hooper et al., 2005; Van Valen, 1965). Les changements temporels de composition des assemblages n'impactent pas le couplage puisque **les espèces dominantes sont généralistes**. Ces espèces peuvent alors consommer des espèces de plusieurs niveaux trophiques et/ou sources de matière organique, permettant une utilisation complète des ressources disponibles. Ces résultats ont été obtenus en étudiant des assemblages à différentes périodes et en considérant la biomasse des différentes espèces.

Le merlan est généralement l'espèce dominante en hiver (chapitre 3). Le merlan est l'une des espèces de poisson ayant le plus haut niveau trophique dans cet écosystème (Jennings and van der Molen, 2015; Kopp et al., 2015). Hormis en automne 2009, pour les 5 autres périodes étudiées, la contribution benthique du merlan était toujours d'environ 50%. Les analyses de contenus stomacaux couplées aux analyses d'isotopes stables réalisées dans le chapitre 4 ont révélé que le merlan s'alimente aussi bien de proies benthiques que pélagiques. En raison de sa position trophique élevée, cette espèce est considérée comme un « coupleur final », qui peut se nourrir de proies tant benthiques que pélagiques, et stabilise les réseaux trophiques (McCann, 2000; Rooney et al., 2006; Rooney and McCann, 2012, Udy et al., 2019). Le merlan apparait donc comme une espèce importante dans les écosystèmes de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord, conformément aux résultats de travaux de modélisation (Girardin et al., 2018). De plus, cette espèce peut s'alimenter aussi bien sur des espèces de bas niveau trophique (e.g., invertébrés benthiques/pélagiques), que sur des espèces de haut niveau trophique (e.g., poissons, céphalopodes). La consommation de proies de plus haut niveau trophique est principalement observée pour les individus de plus grande taille en raison des modifications morphologiques au cours de l'ontogénie, telles que l'augmentation du diamètre d'ouverture de la gueule. Ces changements ontogéniques impliquent des positions différentes dans le réseau trophique au cours de l'ontogénie. Renseigner ces changements dans les modèles écosystémiques tels que ceux actuellement mis en œuvre en Manche, e.g., Atlantis (Girardin et al., 2018) ou Osmose (Travers-Trolet et al., 2019) augmenterait leur capacité à saisir la complexité des écosystèmes marins et à informer la gestion des pêches (Sánchez-Hernández et al., 2019).

## La spécialisation individuelle, un comportement trophique commun des écosystèmes de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord

Les analyses réalisées au niveau de l'assemblage (chapitre 3) ont révélé que les espèces dominantes étaient généralistes. Cependant, ces analyses ne considèrent pas les variations de niche individuelles. Considérer les variations trophiques au niveau individuel permet de distinguer le généralisme de type A (somme d'individus généralistes) ou de type B (somme d'individus spécialistes).

Pour le maquereau, le chinchard, la plie et la sole, qui ont été étudiés dans le chapitre 5, les résultats ont révélé une **forte spécialisation individuelle trophique**. Le degré de spécialisation trophique des individus y est généralement plus important comparé à d'autres taxons ou d'autres espèces de poissons étudiés dans d'autres écosystèmes (Tableau 24).
Espèce étudiée	Indice	Isotopes stables /contenus stomacaux	Référence	
Meta analyse	WIC/TNW = 0.66 ± 0.21	Isotopes stables et contenus stomacaux	(Araújo et al., 2011)	
Passereaux	$WIC/TNW_{\delta 15N} = 0.58 - 0.76$	Isotopes stables	(Maldonado et al., 2017)	
Crocodylus porosus	$\begin{split} & \text{WIC/TNW}_{\delta 15N} \\ &= 0.58 - 0.88 \\ & \text{WIC/TNW}_{\delta 13C} \\ &= 0.07 - 0.57 \end{split}$	Isotopes stables	(Hanson et al., 2015)	
Procellariidae	WIC/TNW $_{\delta 15N} = 0.60$ WIC/TNW $_{\delta 13C} = 0.70$	Isotopes stables	(Jaeger et al., 2010)	
Salamandrina perspicillata	WIC/TNW = 0.63 - 0.81	Contenus stomacaux	(Costa et al., 2015)	
Leptodactylus spp.	$WIC/TNW_{\delta 13C} = 0.72$	Isotopes stables	(Costa-Pereira et al., 2019a)	
Enhydra lutris	WIC/TNW = 0.62 - 0.92	Contenus stomacaux	(Tim Tinker et al., 2012)	
Chelonia mydas	WIC/TNW < 0.15	Isotopes stables	(Vander Zanden et al., 2013)	
Arctocephalus gazella, Arctocephalus tropicalis	$WIC/TNW_{\delta 15N} = 0.49-0.93$ $WIC/TNW_{\delta 13C} = 0.37-0.85$	Isotopes stables	(Kernaléguen et al., 2015)	
Enhydra lutris	WIC/TNW = 0.26- 0.70	Isotopes stables	(Newsome et al., 2015)	
Gasterosteus aculeatus	WIC/TNW = 0.52	Isotopes stables	(Bolnick et al., 2010)	
Meles meles	WIC/TNW $_{\delta 15N} = 0.57$ WIC/TNW $_{\delta 13C} = 0.48$	Isotopes stables	(Robertson et al., 2014)	
Pleuronectes platessa, Solea solea, Scomber scombrus, Trachurus trachurus	WIC/TNW $_{\delta 15N} =$ 0.02- 0.28 WIC/TNW $_{\delta 13C} =$ 0.05-0.43	Isotopes stables	Cette étude	

**Tableau 24** : Tableau non exhaustif présentant une synthèse d'études récentes ayant étudié le degré de spécialisation trophique des individus pour différentes espèces.

Les espèces étudiées dans le chapitre 5 ont des alimentations et habitats similaires (Cachera et al., 2017; Giraldo et al., 2017) ce qui peut provoquer une forte compétition interspécifique entre les deux espèces pélagiques ou les deux espèces benthiques. Selon l'hypothèse de variation de niche (*niche variation hypothesis, NVH*), il peut y avoir un **partage de ressources entre individus afin de limiter la compétition interspécifique** (Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2010, 2007; Cachera et al., 2017; Van Valen, 1965). Cette hypothèse est généralement vérifiée lorsque la **diversité de ressources** disponibles (i.e. opportunité écologique) est importante (Araújo et al., 2011; Costa-Pereira et al., 2019a; Newsome et al., 2015). Dans les écosystèmes de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord, en raison de la faible profondeur et des importants couplages, les espèces ont accès aussi bien à des ressources benthiques que pélagique, favorisant une spécialisation sur l'axe du  $\delta^{13}$ C. De plus, les espèces peuvent consommer des proies ayant différentes valeurs de  $\delta^{15}$ N en raison des variations spatiales des valeurs de  $\delta^{15}$ N de la ligne de base, ou aux valeurs de  $\delta^{15}$ N propres à chaque espèce malgré leur niveau trophique similaire.

Toutefois, le degré de spécialisation trophique des individus obtenu pour les adultes des espèces pélagiques est plus faible que pour les juvéniles. Puisqu'en automne, le chinchard et le maquereau sont les deux espèces les plus abondantes, et qu'elles partagent le même habitat, ainsi que la même alimentation, il est possible qu'il y ait une réduction de la spécialisation individuelle en raison d'une augmentation de la compétition (Cobain et al., 2019; Huss et al., 2008; Svanbäck and Bolnick, 2007; Svanbäck and Persson, 2004) ou d'une réduction de l'opportunité écologique (Araújo et al., 2011; Costa-Pereira et al., 2019a; Newsome et al., 2015). La réduction de la spécialisation individuelle est principalement observée sur l'axe du  $\delta^{13}$ C puisque ces espèces peuvent effectuer des migrations horizontales, mais également verticales, pouvant expliquer la plus grande variation trophique intra-individuelle. De plus, le turnover des différents tissus est généralement plus rapide pour les juvéniles que pour les adultes (Vander Zanden et al., 2015). Par conséquent, les rapports isotopiques mesurés dans le tissus des adultes reflète une alimentation sur une plus longue période de temps que pour les juvéniles.

#### 1.b. Des signatures isotopiques azotées plus élevées en hiver

Systématiquement, dans chacun de nos chapitres, les résultats révèlent des valeurs de  $\delta^{15}$ N et de niveaux trophiques plus élevées pour les espèces collectées en hiver comparé à celles collectées en automne.

#### Hypothèse de la faible abondance des ressources

La première hypothèse proposée est qu'en raison de la **plus faible abondance de ressources en hiver**, les espèces s'alimentent sur des niveaux trophiques supérieurs. Bien que moins important que celui du printemps, il y a un second bloom phytoplanctonique en automne (Breton, 2000). Puisque le phytoplancton est consommé par les consommateurs primaires, l'abondance des niveaux trophiques inférieurs influence l'abondance des niveaux trophiques supérieurs, ce qui entraîne une plus grande abondance de zooplancton en automne qu'en hiver (Eloire et al., 2010). Des résultats similaires ont été obtenus pour les invertébrés pélagiques. En moyenne, les invertébrés pélagiques présentent des signatures isotopiques azotées plus élevées en hiver qu'en automne ou au printemps (Fontaine, 2020). L'augmentation du  $\delta^{15}$ N à la base des réseaux trophique peut alors avoir des répercussions sur l'ensemble du réseau trophique.

#### Hypothèse du biais lié aux variations spatiales de la ligne de base

En raison de la continuité entre les écosystèmes de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord, et de leur faible profondeur, les écosystèmes de ces deux régions ont été agrégés. Toutefois, il pourrait y avoir de grandes **variations spatiales de la ligne de base** dans ces zones.

Dans nos différents chapitres, nous avons essayé de corriger les valeurs de  $\delta^{15}$ N des poissons par celle de la ligne de base. Toutefois, dans le chapitre 3, où les analyses ont été réalisées à l'échelle de l'assemblage, nous avons considéré une valeur de ligne de base moyenne pour l'ensemble de nos poissons collectés. En considérant une valeur moyenne,

certaines valeurs de niveaux trophiques estimées peuvent s'avérer incorrectes en raison de spécificités locales.

L'écosystème de la baie sud de la Mer du Nord apparait comme une zone particulière en raison des nombreux fleuves s'y déversant. La Tamise (côté Anglais), le Rhin ou la Meuse (côté Pays-Bas) figurent parmi les plus importants. Ces fleuves sont soumis à d'importantes activités humaines (Bristow et al., 2013; Lambert et al., 2017), pouvant causer un enrichissement des valeurs de  $\delta^{15}$ N comme démontré dans d'autres écosystèmes (McClelland et al., 1997; Riera et al., 2000). D'autres activités anthropiques côtières peuvent également accroître cet enrichissement (*e.g.*, fermes aquacoles, cf chapitre 4). L'intégration des effluents des piscicultures peut en effet augmenter le  $\delta^{15}$ N des organismes via l'intégration des matières fécales des poissons (Yokoyama et al., 2006).

## 2. Limites et perspectives

# **2.a.** Outils d'étude des relations trophique, *"there is no harm in having too much*<sup>7</sup>*"*

Les analyses de contenus stomacaux et des isotopes stables de plusieurs tissus ont été nos deux principales méthodes utilisées dans cette thèse. Complémentaires, ces approches permettent d'obtenir des informations trophiques à différentes échelles temporelles. Ces méthodes ont des avantages, mais également de nombreux inconvénients. Ces inconvénients peuvent être limités en utilisant d'autres techniques complémentaires. Il apparait de plus en plus utile de combiner plusieurs méthodes dans les études trophiques (Boecklen et al., 2011; da Silveira et al., 2020; Majdi et al., 2018; Nielsen et al., 2018). Multiplier les analyses a un coût non négligeable et nécessite beaucoup de travail au laboratoire mais permet d'obtenir des connaissances solides de l'écologie trophique des espèces. Plusieurs perspectives de travail seront proposées ci-dessous afin de résoudre les biais liés aux différentes méthodes.

<sup>&</sup>lt;sup>7</sup> Majdi et al. 2018

#### Contenus stomacaux : le barcoding de l'ADN

Les analyses de contenus stomacaux fournissent une image instantanée de l'alimentation d'un consommateur (Amundsen and Sánchez-Hernández, 2019; Baker et al., 2014; Hyslop, 1980). Cette vision instantanée peut être aussi bien un avantage qu'un inconvénient, selon l'information trophique désirée. Pour une meilleure compréhension de l'écologie trophique de nos espèces, les analyses de contenus stomacaux devraient être réalisées pour toutes les espèces. Toutefois ces analyses sont très chronophages, ce qui explique pourquoi dans cette thèse, nous avons réalisé ces analyses sur seulement une espèce (Merlangius merlangus) à deux saisons, soit un total de 248 individus. Pour que ces analyses soient robustes, un grand nombre d'individus doivent être analysés. Le court temps de résidence des proies dans l'estomac lié à la digestion ou la fragmentation des proies souvent combiné à la formation de mucus compliquent ces analyses (Amundsen and Sánchez-Hernández, 2019). C'est pourquoi il s'avère pertinent de coupler ces analyses avec d'autres techniques en expansion, tel que le barcoding de l'ADN afin de mieux caractériser les proies dégradées (Amundsen and Sánchez-Hernández, 2019; Sousa et al., 2016; Valentini et al., 2009). Cette méthode compare des séquences ADN obtenues dans un échantillon à des séquences ADN d'organismes de collection. Toutefois, ces analyses sont encore limitées car elles nécessitent une certaine expertise, sont chronophages, couteuses et requièrent les séquences ADN des proies, souvent absentes des bases de données publiques résultant en une identification imprécise des proies (Amundsen and Sánchez-Hernández 2019; Berry et al., 2015, Jakubavičiūtė et al., 2017). Puisque cette méthode n'est basée que sur de la présence/absence et ne permet pas de connaitre le stade de vie de la proie consommée, il convient de combiner les deux méthodes (barcoding et méthode visuelle) afin d'avoir la meilleure résolution possible de la composition de l'alimentation, en particulier lorsque les proies présentes dans l'estomac sont fortement digérées, rendant difficile leur identification.

#### Isotopes stables

#### Vers une meilleure caractérisation du TDF et du turnover

Dans cette thèse, le *turnover* du cœur a été considéré plus rapide que celui du muscle sur la base de la littérature (Ankjærø et al., 2012; Guelinckx et al., 2007; Matley et al., 2016; Pinnegar and Polunin, 1999). Toutefois, nous ne connaissons pas le temps de *turnover* exact de chacun des tissus de chaque espèce. Sur la base d'une méta-analyse, Vander Zanden et al., (2015) ont développé des équations permettant d'estimer le *turnover* des individus selon le taxon (endotherme *vs* ectotherme), le tissu (organes internes *vs* muscle) ou la masse des individus. Les équations suivantes permettent d'estimer le turnover des organes internes (*i.e.* foie, cœur, équation 6.1) et du muscle (équation 6.2) des vertébrés (Vander Zanden et al., 2015).

 $\ln(demi - vie = 0.21 \times \ln(masse \ du \ corps) + 2.47 \ (6.1)$ 

 $\ln(demi - vie = 0.21 \times \ln(masse \ du \ corps) + 3.23 \ (6.2)$ 

**Tableau 25** : Turnover estimé pour le cœur et le muscle, pour chaque stade de vie, selon les équations de Vander Zanden et al., (2015). La distinction entre juvéniles et adultes s'est faite sur la base de la taille à maturité (Travers-Trolet et al., 2019).

Espèce	Taille à maturité (cm)	Stade de vie	Turnover estimé : cœur (jour)	Turnover estimé : muscle (jours)
Pleuronectes platessa	27	Juvénile + adulte	38	<b>(jour</b> s) 81
		Juvénile	30	64
		Adulte	43	92
Merlangius merlangus	20	Juvénile + adulte	36	76
		Juvénile	25	54
		Adulte	38	81
Scomber scombrus	29	Juvénile + adulte	37	80
		Juvénile	32	68
		Adulte	40	86
Solea solea	29	Juvénile + adulte	37	79
		Juvénile	32	69
		Adulte	42	90
Trachurus trachurus	22	Juvénile + adulte	32	68
		Juvénile	25	54
		Adulte	34	73

D'après ces équations, le turnover des tissus des juvéniles est plus rapide que celui des adultes, et le turnover du cœur est plus rapide (environ un mois) que le muscle (environ 2-3 mois) (Tableau 25). Bien que ces équations s'avèrent très utiles pour avoir une estimation du turnover, des analyses supplémentaires telles que des études expérimentales pourraient être réalisées afin d'estimer les différences de turnover entre nos différentes espèces, entre les différents organes internes (i.e. foie, cœur) ainsi que les différences entre isotopes. Le temps de turnover peut être estimé de manière expérimentale, via des expériences de changement alimentaire (i.e. 'Diet Switch Experiment'). Les organismes sont nourris avec une source alimentaire constante et de composition isotopique connue. Une fois que les tissus sont en équilibre isotopique avec l'alimentation, les organismes sont nourris avec une source alimentaire de composition isotopique différente (Gannes et al., 1997; Martinez del Rio et al., 2009). Ces expériences permettent d'estimer précisément le turnover, mais également une autre mesure importante pour reconstruire la structure des réseaux trophiques, le TDF (DeNiro and Epstein, 1978; McCutchan et al., 2003; Post, 2002). Généralement, des valeurs moyennes de TDF basées sur la littérature sont employées pour la reconstruction des réseaux trophiques (Post, 2002). Or ces valeurs sont soumises à de nombreuses variations, principalement dues à la physiologie ou à l'alimentation (Caut et al., 2009; McCutchan et al., 2003; Van der Zanden and Rasmussen, 2001; Vanderklift and Ponsard, 2003). Des travaux très récents montrent par ailleurs qu'il existe également une composante individuelle de l'intégration isotopique (Rodde et al., 2020).

Les expériences de changement d'alimentation ne reflètent pas le comportement trophique des espèces dans leur milieu naturel puisque bien souvent, les espèces s'alimentent sur un mélange de plusieurs proies. L'équilibre isotopique dans les tissus est alors difficilement atteignable. Le **développement de modèles bioénergétique**s permet d'intégrer la dynamique des isotopes explicitement (Emmery et al., 2011; Pecquerie et al., 2010; Remien, 2015). Ces modèles prédisent comment l'évolution dans le temps de la masse corporelle et du rapport isotopique des tissus varie selon l'alimentation. En intégrant des éléments clés tels que le *turnover*, le *routing* isotopique et le TDF, ces modèles offrent un

cadre conceptuel pour comprendre les effets du régime alimentaire et de la physiologie sur les rapports isotopiques des tissus (Remien, 2015).

#### Vers une meilleure caractérisation des variations spatio-temporelles de la ligne de base

Les variations spatiales de la ligne de base peuvent compliquer les interprétations des signatures isotopiques des espèces migratrices. C'est pourquoi il est nécessaire de caractériser le mieux possible ces variations (Reddin et al., 2018). Pour les poissons collectés en 2017 et 2018, un effort a été fait afin de collecter des invertébrés benthiques filtreurs (*Aequipecten opercularis*) à toutes les stations où des poissons ont été collectés. Toutefois, le substrat n'étant pas toujours favorable à l'installation d'invertébrés filtreurs, nous n'avons pas pu collecter des pétoncles à toutes les stations où les poissons ont été échantillonnés. C'est pourquoi il est recommandé de **construire des modèles** intégrant des variables environnementales afin de prédire les variations spatiales de la ligne de base (Barnes et al., 2009; Jennings and Warr, 2003; MacKenzie et al., 2014; Reddin et al., 2018; St. John Glew et al., 2019; Trueman et al., 2017).

Puisque les estuaires véhiculent généralement de la matière enrichie en  $\delta^{15}$ N en raison des rejets d'ammonium de l'agriculture et des industries, la température et la salinité sont généralement corrélés au  $\delta^{15}$ N de la ligne de base (Jennings and Warr, 2003; McClelland et al., 1997; Riera et al., 2000). Bien que plusieurs études aient modélisé les signatures isotopiques des invertébrés dans l'écosystème de la baie sud de la mer du Nord (Barnes et al., 2009; Jennings and van der Molen, 2015; Jennings and Warr, 2003; MacKenzie et al., 2014; St. John Glew et al., 2019; Trueman et al., 2017), peu d'études ont caractérisé les variations spatiales de la ligne de base dans cette zone à fine échelle spatiale. De plus, d'autres paramètres non inclus dans les modèles peuvent avoir une influence non négligeable sur les valeurs de  $\delta^{15}$ N tels que l'influence des fermes aquacoles, ou de certains estuaires fortement anthropisés. Des études supplémentaires de modélisation doivent considérer ces spécificités locales afin d'appréhender les variations spatiales de la ligne de base à fine résolution spatiale.

Puisque les signatures isotopiques de la ligne de base varient spatialement, il pourrait également être intéressant d'utiliser des isotopes supplémentaires afin de suivre les migrations des poissons. Par exemple, la composition isotopique des isotopes stables du soufre  ${}^{34}S/{}^{32}S$  ( $\delta^{34}S$ ) peut être utilisée pour suivre les migrations des espèces puisque le  $\delta^{34}S$ est fortement influencé par les apports terrigènes et d'eau douce, avec des valeurs de  $\delta^{34}$ S plus faible dans les régions fortement influencées par les apports terrigènes (Connolly et al., 2004; Fry, 2002; Hobson, 1999; Peterson et al., 1985; St. John Glew et al., 2019). Par exemple, en mer du Nord, un gradient de  $\delta^{34}$ S a été mis en évidence avec des valeurs plus élevées dans le Nord que dans le Sud (St. John Glew et al., 2019). De plus, il a été montré que l'utilisation du soufre en complément du carbone apparait comme un bon traceur des voies benthiques et pélagiques, plus précis que l'utilisation du carbone seul (Duffil-Telsning et al. 2018). L'ajout de soufre sur la précision des résultats des analyses isotopiques est principalement dû au fait que pour cet isotope, il n'y a pas, ou peu de fractionnement (0-1‰) entre un prédateur et sa proie (Barnes and Jennings, 2007). L'utilisation de la complémentarité de ces deux isotopes serait donc particulièrement pertinente dans les écosystèmes de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord où le couplage bentho-pélagique est important.

# **2.b.** Vers une meilleure compréhension du fonctionnement trophique des niveaux trophiques inférieurs

#### Apport des acides gras pour mieux caractériser la production benthique

Les pétoncles (*A. opercularis*) sont souvent considérés comme proxy de la ligne de base benthique et donc de la production benthique. Il apparait plus pertinent d'utiliser des consommateurs primaires plutôt que les producteurs primaires comme ligne de base benthique, car les rapports isotopiques des producteurs primaires sont très variables dans le temps, ce qui trouble l'interprétation des résultats des analyses isotopiques lorsque les prédateurs intègrent la signature isotopique de leur régime alimentaire sur plusieurs mois (Barnes et al., 2009; Jennings and van der Molen, 2015; Jennings and Warr, 2003; Van der Zanden and Rasmussen, 2001).

Toutefois, il y a un manque de connaissance quant à la production primaire benthique dans cet écosystème. Le microphytobenthos est généralement un compartiment trophique négligé en milieu côtier subtidal (Androuin et al., 2018). Le microphytobenthos fait référence à un assemblage complexe d'algues eucaryotes unicellulaires (principalement des diatomées) et des cyanobactéries vivant à l'interface eau-sédiment (MacIntyre et al., 1996). Plusieurs études suggèrent une contribution sous-estimée du microphytobenthos dans le fonctionnement des réseaux trophiques subtidaux (Androuin et al., 2018; Evrard et al., 2012; Rigolet et al., 2014). Les acides gras apparaissent comme un bon marqueur trophique puisqu'ils sont intégrés dans les tissus des consommateurs et sont synthétisés par un ou plusieurs groupes de producteurs primaires puis transférés vers les niveaux trophiques supérieurs (Couturier et al., 2020; Kelly and Scheibling, 2012). Dans les écosystèmes côtiers, le microphytobenthos peut représenter une part importante de la production primaire. Par exemple, dans la baie sud de l'océan Atlantique, au large de la Floride, le microphytobenthos peut contribuer jusqu'à 40% à la production primaire, même à 40 m de profondeur (Jahnke et al., 2000). Dans les écosystèmes de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord, où il y a un fort brassage de la colonne d'eau, l'utilisation d'acides gras, en complément des isotopes stables, permettrait de caractériser de manière plus précise les sources de matière organique chez les consommateurs primaires puisque chaque groupe de producteur primaire à une signature en acide gras qui lui est spécifique (Kelly and Scheibling, 2012).

# *Vers une meilleure compréhension des variations trophiques au sein des consommateurs primaires*

Les modèles écosystémiques sont des simplifications de la structure et du fonctionnement de l'écosystème et impliquent souvent des regroupements d'espèces de même groupe fonctionnel (Pethybridge et al., 2018). Les consommateurs primaires sont souvent considérés comme un compartiment unique dans les études trophiques ou les modèles écosystémiques (Girardin et al., 2018). Or, **les traits de vie ainsi que les stratégies trophiques varient entre organismes, pouvant engendrer des variations trophiques entre eux**. Parmi les traits de vie, la taille apparait comme un paramètre déterminant pour la structure et la dynamique des réseaux trophiques pélagiques puisque qu'elle détermine la taille de proies capturées, mais il s'agit également d'un paramètre important pour la survie, la croissance, et la reproduction (Litchman et al., 2013; Scharf et al., 2000). Par exemple, une étude récente a montré qu'au sein des invertébrés pélagiques dans les écosystèmes de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord, les valeurs isotopiques, en particulier en  $\delta^{15}$ N varient entre organismes. Plus les organismes sont grands, plus ils ont tendance à être carnivores, expliquant les valeurs de  $\delta^{15}$ N plus élevées (Fontaine, 2020).

De la même manière, une précédente étude a révélé de grandes variations de signatures isotopiques au sein des invertébrés benthiques (Kopp et al., 2015). Dans notre étude, des analyses isotopiques réalisées sur les invertébrés benthiques révèlent également de grandes variations au sein de ce compartiment. Le groupe des invertébrés benthiques est composé d'espèces (i.e. crustacés, mollusques, échinodermes, annélides) ayant des alimentations différentes (*e.g.*, suspensivores, déposivores, carnivores, omnivores ; Garcia et al., 2011) générant des variations de signatures isotopiques à la base des réseaux trophiques. Comme les variations isotopiques à la base des réseaux trophiques influencent des réseaux trophiques supérieurs, dans le cadre d'une approche écosystémique, il apparait alors important de mieux comprendre la structure et le fonctionnement des niveaux trophiques supérieurs (Figure 31).



**Figure 31** : Signatures isotopiques des invertébrés benthiques. Chaque couleur et forme correspond à un groupe taxonomique. Carré vert: crustacés ; cercle orange: échinodermes ; losange violet: mollusques.

#### 2.c. Interactions trophiques lors du printemps et de l'été

Puisque nous ne disposons pas de valeurs isotopique de ligne de base au printemps et en été, il est compliqué de réaliser des analyses plus approfondies sur les espèces de poisson collectées à ces saisons. Un effort est à fournir pour obtenir ces données afin de mieux interpréter les signatures isotopiques des individus lors de ces périodes.

Les campagnes annuelles réalisées par l'Ifremer n'ont initialement pas pour but d'étudier l'écologie trophique des espèces. Ces campagnes, dont l'objectif principal est de produire des indices biologiques pour caractériser l'état et l'évolution des espèces exploitées et des peuplements d'intérêt halieutique ont contraint un échantillonnage lors des périodes hivernales et automnales. A ce jour, aucune campagne écosystémique française n'a lieu au printemps ou en été en Manche et dans la baie sud de la mer du Nord. Cependant, en raison des modifications environnementales ayant lieu lors de ces périodes (i.e. augmentation de la température, blooms phytoplanctoniques), celles-ci apparaissent particulièrement intéressantes d'un point de vue trophique.

Certaines campagnes françaises ont été réalisées ponctuellement au printemps, mais celles-ci n'avaient que pour but l'étude des bas niveaux trophiques planctoniques, du phytoplancton, jusqu'aux larves de poissons. Les prélèvements réalisés par les pêcheurs professionnels apparaissent comme un bon complément d'échantillonnage à celui réalisé à bord des navires scientifiques, mais ne sont pas suffisants, car seuls les adultes sont principalement ciblés. Or, les chapitres 4 et 5 ont montré l'importance de considérer les changements trophiques ontogéniques. De plus, les navires professionnels n'étant pas équipés comme les navires scientifiques, la conservation des échantillons pose souci, notamment pour l'analyse des contenus stomacaux (chapitre 4). L'absence de connaissance des coordonnées GPS exactes de captures des poissons ainsi que l'absence de ligne de base peuvent également être un frein important pour la compréhension des signatures isotopiques. Enfin, comme montré dans les chapitres 3 et 5, une connaissance de la composition des assemblages ainsi que l'importance relative des différentes espèces est nécessaire pour une meilleure compréhension des interactions trophiques et des flux de matière. En raison de l'absence de ces informations, les données recueillies lors de ce projet ne nous ont pas permis d'étudier précisément la structure et le fonctionnement des écosystèmes de de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord lors de ces périodes.

Bien qu'aucune campagne écosystémique française n'ait lieu au printemps ou en été dans les écosystèmes de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord, des campagnes sont réalisées par d'autres pays durant ces périodes. C'est notamment le cas de la campagne estivale *UK-Beam Trawl Survey* (UK-BTS), ciblant principalement la sole et la plie. En raison du coût non négligeable de la mise en place d'une campagne écosystémique, il pourrait alors être intéressant de mettre en place une collaboration avec ces pays afin de disposer de plus de données, nécessaires à la compréhension de la structure et du fonctionnement de l'écosystème. D'un point de vue trophique, il apparait intéressant d'étudier comment une augmentation de la production primaire pélagique (PPP) influe sur les relations trophique. Sur la base des contrôles *bottom-up*, les changements à la base des réseaux trophiques contrôlent les niveaux trophiques supérieurs. De plus, puisque le couplage bentho-pélagique est bien documenté en Manche orientale, et que le compartiment benthique est essentiel au fonctionnement de l'écosystème, il apparait également intéressant d'étudier l'influence de l'augmentation de la PPP sur le couplage (Griffiths et al., 2017). L'été correspond à la période de l'année où la température est la plus importante. Puisque la température peut influencer la physiologie, le comportement, l'abondance et la distribution des espèces (Day et al., 2018; Dulvy et al., 2008; Givan et al., 2018; González-Bergonzoni et al., 2012), et donc leurs relations trophiques, dans un contexte de changement climatique de plus en plus important (IPCC, 2014) il est nécessaire de comprendre l'influence de l'augmentation de la température sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Gibert, 2019; Lynam et al., 2017; Thompson et al., 2020). Des analyses isotopiques et de contenus stomacaux sont à approfondir afin de mieux caractériser les interactions trophiques lors de ces périodes.

#### 2.d. Considération des variations intraspécifiques des traits fonctionnels

En plus de l'approche taxonomique, l'approche fonctionnelle apparait désormais innovante afin de comprendre la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Barnett et al., 2019; Cadotte et al., 2011; Kiørboe et al., 2018; Mcgill et al., 2006; McLean et al., 2019). Cette approche se base sur l'utilisation de traits, soit toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique qui influe sur la croissance, la reproduction et la survie des espèces (Violle et al., 2007). Une étude récente a révélé qu'en mer du Nord, au cours de ces trente dernières années, les communautés de poissons du sud et du nord ont divergé vers des espèces différentes, devenant plus dissemblables au fil du temps, mais elles ont convergé vers les mêmes traits indépendamment des différences entre les espèces (McLean et al., 2019). Ces communautés se sont déplacées vers des espèces pélagiques, plus petites, à croissance plus rapide, ayant des préférences thermiques plus élevées.

Puisque tous les organismes doivent acquérir et assimiler des ressources pour le maintien, la croissance et la reproduction, certains de ces traits sont liés à l'écologie trophique (i.e. niveau trophique, alimentation). L'utilisation des données recueillies lors de cette thèse pourront être utilisées dans les études portées sur l'utilisation de traits fonctionnels, **en incluant l'importance de la considération des variations de traits intraspécifiques** afin de comprendre l'effet des différentes pressions naturelles et anthropiques sur les communautés et de prédire les changements dans le fonctionnement des écosystèmes et les services associés (Barnett et al., 2019; Bolnick et al., 2011; Cianciaruso et al., 2009; Des Roches et al., 2018; Mimura et al., 2017; Violle et al., 2012).

#### 2.e. Vers une intégration de ces données dans les modèles écosystémiques

Les interactions trophiques sont à la base des modèles écosystémiques, utilisés afin d'étudier la structure et le fonctionnement des écosystèmes, comme appui à la gestion écosystémique, mais également utilisés afin d'établir des scénarios prévisionnels (Heymans et al., 2016; Pethybridge et al., 2018; Smith et al., 2007). Ces modèles requièrent alors des données empiriques afin de caractériser de manière robuste l'écologie trophique des espèces et documenter précisément un certain nombre d'indicateurs de l'impact de la pression de pêche (Coll et al., 2016; Shannon et al., 2014). Par exemple, ces modèles peuvent permettre de relier la diminution du niveau trophique des consommateurs aux changements de composition des assemblages et des captures en lien avec la pression de pêche (Pauly, 1998). Ces modèles peuvent également permettre de mieux comprendre la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Par exemple, l'importance du contrôle *bottom-up*, relativement au contrôle *top-down*, a récemment été mise en évidence en Manche orientale grâce au modèle écosystémique Atlantis (Bracis et al., 2020).

#### Chapitre 6 : Discussion générale et perspectives

Comme de nombreux modèles nécessitent de renseigner des matrices alimentaires, l'échantillonnage des contenus stomacaux est devenue une nouvelle recommandation des groupes de coordination régionale (RCG – *Regional Coordination Group*) dans le cadre de la DCF (*Data Collection Framework*). L'objectif de cette collecte sera de mieux documenter la composante trophique des modèles afin d'affiner un certain nombre de paramètres clés de l'évaluation des stocks, comme la part de la mortalité naturelle liée à la prédation par exemple. Les données obtenues dans cette thèse à l'aide des isotopes stables et des contenus stomacaux pourront être utilisées dans les modèles écosystémiques soit pour vérifier leurs résultats, soit pour modifier les paramètres d'entrée du modèle en intégrant directement les données empiriques dans les modèles (Pethybridge et al., 2018). Toutefois, les modèles écosystémiques requièrent des données précises afin de caractériser au mieux la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Modéliser ces effets à plusieurs niveaux d'organisation est nécessaire afin de prédire (i.e. *ecological forecasting*) les effets du changement global sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes.

## **3.** Conclusion

Les écosystèmes de Manche orientale et de la baie sud de la mer du Nord apparaissent comme des écosystèmes particuliers en raison de leur faible profondeur. A l'échelle de l'assemblage, Le couplage entre les habitats benthique et pélagique est apparu comme une caractéristique essentielle et permanente. Les interactions trophiques ont révélé une plasticité trophique pour la plupart des espèces de poisson de l'assemblage ainsi qu'un partage des ressources. Les changements de composition de l'assemblage de poissons n'ont pas eu d'impact sur le couplage bentho-pélagique car la plupart des espèces dominantes sont généralistes au cours d'une période donnée, ce qui a permis une utilisation complète de toutes les ressources disponibles. Au niveau individuel, les espèces ont tendance à être généralistes, mais composées d'individus spécialistes le long des axes du  $\delta^{13}$ C et du  $\delta^{15}$ N. Les espèces tendent à élargir leur niche, principalement via une augmentation de la variation d'alimentation entre individus. Ce comportement peut être une stratégie pour limiter la compétition, et il peut être favorisé par l'important couplage bentho-pélagique offrant une grande diversité de ressources pour les assemblages. Enfin, cette étude a montré l'importance de considérer les changements ontogéniques et saisonniers des interactions trophiques. Renseigner ces changements dans les modèles écosystémiques augmenterait leur capacité à saisir la complexité des écosystèmes marins et à informer la gestion des pêches. Modéliser ces effets à plusieurs niveaux d'organisation est nécessaire afin de prédire les effets du changement global sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes.

# Références bibliographiques

## Références

# A

- Abrams, P., 1980. Some Comments on Measuring Niche Overlap. Ecology 61, 44–49. https://doi.org/10.2307/1937153
- Abrantes, K.G., Barnett, A., Bouillon, S., 2014. Stable isotope-based community metrics as a tool to identify patterns in food web structure in east African estuaries. Funct. Ecol. 28, 270–282. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12155
- Agashe, D., 2009. The Stabilizing Effect of Intraspecific Genetic Variation on Population Dynamics in Novel and Ancestral Habitats. Am. Nat. 174, 255–267. https://doi.org/10.1086/600085
- Akima, H., Gebhardt, A., 2016. akima: Interpolation of Irregularly and Regularly Spaced Data, R package version 0.6-2.
- Akin, S., Winemiller, K.O., 2006. Seasonal variation in food web composition and structure in a temperate tidal estuary. Estuaries Coasts 29, 552–567. https://doi.org/10.1007/BF02784282
- Akin, S., Winemiller, K.O., Gelwick, F.P., 2003. Seasonal and spatial variations in fish and macrocrustacean assemblage structure in Mad Island Marsh estuary, Texas. Estuar. Coast. Shelf Sci. 57, 269–282. https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00354-2
- Amara, R., Laffargue, P., Dewarumez, J.M., Maryniak, C., Lagardere, F., Luzac, C., 2001. Feeding ecology and growth of O-group flatfish (sole, dab and plaice) on a nursery ground (Southern Bight of the North Sea). J. Fish Biol. 58, 788–803. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00531.x
- Ambrose, S.H., Norr, L., 1993. Experimental Evidence for the Relationship of the Carbon Isotope Ratios of Whole Diet and Dietary Protein to Those of Bone Collagen and Carbonate, in: Lambert, J.B., Grupe, G. (Eds.), Prehistoric Human Bone: Archaeology at the Molecular Level. Springer, Berlin, Heidelberg, 1–37. https://doi.org/10.1007/978-3-662-02894-0\_1
- Amundsen, P., Sánchez-Hernández, J., 2019. Feeding studies take guts critical review and recommendations of methods for stomach contents analysis in fish. J. Fish Biol. 95, 1364–1373. https://doi.org/10.1111/jfb.14151

- Androuin, T., Polerecky, L., Decottignies, P., Dubois, S.F., Dupuy, C., Hubas, C., Jesus, B., Le Gall, E., Marzloff, M.P., Carlier, A., 2018. Subtidal Microphytobenthos: A Secret Garden Stimulated by the Engineer Species *Crepidula fornicata*. Front. Mar. Sci. 5, 475. https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00475
- Ankjærø, T., Christensen, J., Grønkjær, P., 2012. Tissue-specific turnover rates and trophic enrichment of stable N and C isotopes in juvenile Atlantic cod *Gadus morhua* fed three different diets. Mar. Ecol. Prog. Ser. 461, 197–209. https://doi.org/10.3354/meps09871
- Araújo, M.S., Bolnick, D.I., Layman, C.A., 2011. The ecological causes of individual specialisation. Ecol. Lett. 14, 948–958. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x
- Araújo, M.S., Bolnick, D.I., Machado, G., Giaretta, A.A., dos Reis, S.F., 2007. Using δ<sup>13</sup>C stable isotopes to quantify individual-level diet variation. Oecologia 152, 643–654. https://doi.org/10.1007/s00442-007-0687-1
- Auber, A., Gohin, F., Goascoz, N., Schlaich, I., 2017. Decline of cold-water fish species in the Bay of Somme (English Channel, France) in response to ocean warming. Estuar. Coast. Shelf Sci. 189, 189–202. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.03.010
- Auber, A., Travers-Trolet, M., Villanueva, M.C., Ernande, B., 2015. Regime Shift in an Exploited Fish Community Related to Natural Climate Oscillations. PloS One 10, e0129883. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129883
- Auber, A., 1992. International Bottom Trawl Survey (IBTS). https://doi.org/10.18142/17

## B

- Baker, R., Buckland, A., Sheaves, M., 2014. Fish gut content analysis: robust measures of diet composition. Fish Fish. 15, 170–177. https://doi.org/10.1111/faf.12026
- Barbier, E.B., 2017. Marine ecosystem services. Curr. Biol. 27, R507–R510. https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.020
- Barnes, C., Jennings, S., 2007. Effect of temperature, ration, body size and age on sulphur isotope fractionation in fish. Rapid Commun. Mass Spectrom. 21, 1461–1467. https://doi.org/10.1002/rcm.2982
- Barnes, C., Jennings, S., Barry, J.T., 2009. Environmental correlates of large-scale spatial variation in the  $\delta^{13}$ C of marine animals. Estuar. Coast. Shelf Sci. 81, 368–374. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.11.011

- Barnett, L.A.K., Jacobsen, N.S., Thorson, J.T., Cope, J.M., 2019. Realizing the potential of trait-based approaches to advance fisheries science. Fish Fish. 20, 1034–1050. https://doi.org/10.1111/faf.12395
- Bastos, R.F., Corrêa, F., Winemiller, K.O., Garcia, A.M., 2017. Are you what you eat?
  Effects of trophic discrimination factors on estimates of food assimilation and trophic position with a new estimation method. Ecol. Indic. 75, 234–241.
  https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.12.007
- Bauchinger, U., McWilliams, S., 2009. Carbon Turnover in Tissues of a Passerine Bird:
  Allometry, Isotopic Clocks, and Phenotypic Flexibility in Organ Size. Physiol.
  Biochem. Zool. 82, 787–797. https://doi.org/10.1086/605548
- Baudrier, J., Lefebvre, A., Galgani, F., Saraux, C., Doray, M., 2018. Optimising French fisheries surveys for marine strategy framework directive integrated ecosystem monitoring. Mar. Policy 94, 10–19. https://doi.org/10.1016/j.marpol.2018.04.024
- Baustian, M.M., Hansen, G.J.A., de Kluijver, A., Robinson, K., Henry, E.N., Knoll, L.B., Rose, K.C., Carey, C.C., 2014. Linking the bottom to the top in aquatic ecosystems: mechanisms and stressors of benthic-pelagic coupling. Eco- X Symp. Proc. 3, 38–60. https://doi.org/10.4319/ecodas.2014.978-0-9845591-4-5.38
- Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A., Macleod, H., 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. J. Anim. Ecol. 73, 1007– 1012. https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x
- Becker, R.A., Wilks, A.R., 2018. mapdata: Extra Map Databases, R version by Ray Brownrigg. R package version 2.3.0.
- Berry, O., Bulman, C., Bunce, M., Coghlan, M., Murray, D., Ward, R., 2015. Comparison of morphological and DNA metabarcoding analyses of diets in exploited marine fishes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 540, 167–181. https://doi.org/10.3354/meps11524
- Beyst, B., Cattrijsse, A., Mees, J., 1999. Feeding ecology of juvenile flatfishes of the surf zone of a sandy beach. J. Fish Biol. 55, 1171–1186. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb02068.x
- Blanchard, J.L., Law, R., Castle, M.D., Jennings, S., 2011. Coupled energy pathways and the resilience of size-structured food webs. Theor. Ecol. 4, 289–300. https://doi.org/10.1007/s12080-010-0078-9
- Boecklen, W.J., Yarnes, C.T., Cook, B.A., James, A.C., 2011. On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 42, 411–440. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726

- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., Rudolf, V.H.W., Schreiber, S.J., Urban, M.C., Vasseur, D., 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. Trends Ecol. Evol. 26, 183–192. https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009
- Bolnick, D.I., Ingram, T., Stutz, W.E., Snowberg, L.K., Lau, O.L., Paull, J.S., 2010.
  Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 277, 1789–1797.
  https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0018
- Bolnick, D.I., Svanback, R., Araujo, M.S., Persson, L., 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. Proc. Natl. Acad. Sci. 104, 10075–10079. https://doi.org/10.1073/pnas.0703743104
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D., Forister, M.L., McPeek, A.E.M.A., 2003. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. Am. Nat. 161, 1–28. https://doi.org/10.1086/343878
- Bolnick, D.I., Yang, L.H., Fordyce, J.A., Davis, J.M., Svanbäck, R., 2002. Measuring individual-level resource specialization. Ecology 83, 2936–2941. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2936:MILRS]2.0.CO;2
- Bond, A.L., Jardine, T.D., Hobson, K.A., 2016. Multi-tissue stable-isotope analyses can identify dietary specialization. Methods Ecol. Evol. 7, 1428–1437. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12620
- Bosley, K., Witting, D., Chambers, R., Wainright, S., 2002. Estimating turnover rates of carbon and nitrogen in recently metamorphosed winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* with stable isotopes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 236, 233–240. https://doi.org/10.3354/meps236233
- Böttcher, J., Strebel, O., Voerkelius, S., Schmidt, H.-L., 1990. Using isotope fractionation of nitrate-nitrogen and nitrate-oxygen for evaluation of microbial denitrification in a sandy aquifer. J. Hydrol. 114, 413–424. https://doi.org/10.1016/0022-1694(90)90068-9
- Bourdaud, P., Gascuel D., Bentorcha A., Brind'Amour A., 2016. New trophic indicators and target values for an ecosystem-based management of fisheries. Ecol Indic 61:588-601 https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.10.010

- Bracis, C., Lehuta, S., Savina-Rolland, M., Travers-Trolet, M., Girardin, R., 2020. Improving confidence in complex ecosystem models: The sensitivity analysis of an Atlantis ecosystem model. Ecol. Model. 431, 109133. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109133
- Braga, R.R., Bornatowski, H., Vitule, J.R.S., 2012. Feeding ecology of fishes: an overview of worldwide publications. Rev. Fish Biol. Fish. 22, 915–929. https://doi.org/10.1007/s11160-012-9273-7
- Breton, E., 2000. Annual variations of phytoplankton biomass in the Eastern English Channel: comparison by pigment signatures and microscopic counts. J. Plankton Res. 22, 1423– 1440. https://doi.org/10.1093/plankt/22.8.1423
- Bristow, L.A., Jickells, T.D., Weston, K., Marca-Bell, A., Parker, R., Andrews, J.E., 2013. Tracing estuarine organic matter sources into the southern North Sea using C and N isotopic signatures. Biogeochemistry 113, 9–22. https://doi.org/10.1007/s10533-012-9758-4
- Britton, J.R., Busst, G.M.A., 2018. Stable isotope discrimination factors of omnivorous fishes: influence of tissue type, temperature, diet composition and formulated feeds. Hydrobiologia 808, 219–234. https://doi.org/10.1007/s10750-017-3423-9
- Brodziak, J., Link, J., 2002. Ecosystem-Based Fishery Management: What is it and how can we do it?. Bio. Bull. 70(2)589–611
- Brönmark, C., Brodersen, J., Chapman, B.B., Nicolle, A., Nilsson, P.A., Skov, C., Hansson,
  L.-A., 2010. Regime shifts in shallow lakes: the importance of seasonal fish migration.
  Hydrobiologia 646, 91–100. https://doi.org/10.1007/s10750-010-0165-3
- Brunsdon, C., Chen, H., 2014. GISTools: Some further GIS capabilities for R, R package version 0.7-4.
- Buchheister, A., Latour, R.J., 2010. Turnover and fractionation of carbon and nitrogen stable isotopes in tissues of a migratory coastal predator, summer flounder (*Paralichthys dentatus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 67, 445–461. https://doi.org/10.1139/F09-196
- Buckland, A., Baker, R., Loneragan, N., Sheaves, M., 2017. Standardising fish stomach content analysis: The importance of prey condition. Fish. Res. 196, 126–140. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.08.003

# C

- Cabana, G., Rasmussen, J.B., 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. Nature 372, 255–257. https://doi.org/10.1038/372255a0
- Cachera, M., 2013. Implications of morphological and functional traits for trophic relationships within fish communities and marine trophic network architecture. PhD Thesis, Université Sciences et Technologies de Lille 249 p.
- Cachera, M., Ernande, B., Villanueva, M.C., Lefebvre, S., 2017. Individual diet variation in a marine fish assemblage: Optimal Foraging Theory, Niche Variation Hypothesis and functional identity. J. Sea Res. 120, 60–71. https://doi.org/10.1016/j.seares.2016.08.004
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotchnick, N., 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. J. Appl. Ecol. 48, 1079– 1087. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x
- Capuzzo, E., Lynam, C.P., Barry, J., Stephens, D., Forster, R.M., Greenwood, N., McQuatters-Gollop, A., Silva, T., van Leeuwen, S.M., Engelhard, G.H., 2018. A decline in primary production in the North Sea over 25 years, associated with reductions in zooplankton abundance and fish stock recruitment. Glob. Change Biol. 24, e352–e364. https://doi.org/10.1111/gcb.13916
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani,
  A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M.,
  Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and
  its impact on humanity. Nature 486, 59–67. https://doi.org/10.1038/nature11148
- Carpentier, A., Coppin, F., Martin, C., Vaz, S., 2009. Atlas for marine Resource Management, final report / Atlas des habitats des ressources marines de la Manche orientale, rapport final (CHARM phase II). INTERREG 3a Programme, IFREMER, Boulogne sur mer, France. 2009; 626 p.
- Casini, M., Lovgren, J., Hjelm, J., Cardinale, M., Molinero, J.-C., Kornilovs, G., 2008. Multilevel trophic cascades in a heavily exploited open marine ecosystem. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 275, 1793–1801. https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1752
- Caut, S., Angulo, E., Courchamp, F., 2009. Variation in discrimination factors ( $\Delta^{15}$ N and  $\Delta^{13}$ C): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. J. Appl. Ecol. 46, 443–453. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x

- Chassot, E., Bonhommeau, S., Dulvy, N.K., Mélin, F., Watson, R., Gascuel, D., Le Pape, O., 2010. Global marine primary production constrains fisheries catches. Ecol. Lett. 13, 495–505. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01443.x
- Chassot, E., Mélin, F., Le Pape, O., Gascuel, D., 2007. Bottom-up control regulates fisheries production at the scale of eco-regions in European seas. Mar. Ecol. Prog. Ser. 343, 45– 55. https://doi.org/10.3354/meps06919
- Chouvelon, T., Spitz, J., Cherel, Y., Caurant, F., Sirmel, R., Mèndez-Fernandez, P., Bustamante, P., 2011. Inter-specific and ontogenic differences in  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N values and Hg and Cd concentrations in cephalopods. Mar. Ecol. Prog. Ser. 433, 107–120. https://doi.org/10.3354/meps09159
- Christianen, M.J.A., Middelburg, J.J., Holthuijsen, S.J., Jouta, J., Compton, T.J., van der Heide, T., Piersma, T., Sinninghe Damsté, J.S., van der Veer, H.W., Schouten, S., Olff, H., 2017. Benthic primary producers are key to sustain the Wadden Sea food web: stable carbon isotope analysis at landscape scale. Ecology. https://doi.org/10.1002/ecy.1837
- Cianciaruso, M.V., Batalha, M.A., Gaston, K.J., Petchey, O.L., 2009. Including intraspecific variability in functional diversity. Ecology 90, 81–89. https://doi.org/10.1890/07-1864.1
- Clegg, T., Ali, M., Beckerman, A.P., 2018. The impact of intraspecific variation on food web structure. Ecology 99, 2712–2720. https://doi.org/10.1002/ecy.2523
- Cloyed, C.S., Eason, P.K., 2017. Niche partitioning and the role of intraspecific niche variation in structuring a guild of generalist anurans. R. Soc. Open Sci. 4, 170060. https://doi.org/10.1098/rsos.170060
- Cobain, M.R.D., Steward, W., Trueman, C.N., Jensen, A., 2019. Individual trophic specialization in juvenile European seabass: implications for the management of a commercially important species. ICES J. Mar. Sci. 76, 1784–1793. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz045
- Cohen, D.M., 1990. FAO species catalogue. Vol 10. Gadiform fishes of the world : order Gadiformes : an annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers, and other gadiform fishes known to date. Rome : Food and Agriculture Organization of the United Nations. No. 125, Vol. 10, 442 p.
- Cohen, J.M., Civitello, D.J., Brace, A.J., Feichtinger, E.M., Ortega, C.N., Richardson, J.C., Sauer, E.L., Liu, X., Rohr, J.R., 2016. Spatial scale modulates the strength of

ecological processes driving disease distributions. Proc. Natl. Acad. Sci. 113, E3359– E3364. https://doi.org/10.1073/pnas.1521657113

- Colborne, S.F., Fisk, A.T., Johnson, T.B., 2017. Tissue-specific turnover and diet-tissue discrimination factors of carbon and nitrogen isotopes of a common forage fish held at two temperatures. Rapid Commun. Mass Spectrom. 31, 1405–1414. https://doi.org/10.1002/rcm.7922
- Coll, M., Shannon, L.J., Kleisner, K.M., Juan-Jordá, M.J., Bundy, A., Akoglu, A.G., Banaru, D., Boldt, J.L., Borges, M.F., Cook, A., Diallo, I., Fu, C., Fox, C., Gascuel, D., Gurney, L.J., Hattab, T., Heymans, J.J., Jouffre, D., Knight, B.R., Kucukavsar, S., Large, S.I., Lynam, C., Machias, A., Marshall, K.N., Masski, H., Ojaveer, H., Piroddi, C., Tam, J., Thiao, D., Thiaw, M., Torres, M.A., Travers-Trolet, M., Tsagarakis, K., Tuck, I., van der Meeren, G.I., Yemane, D., Zador, S.G., Shin, Y.-J., 2016. Ecological indicators to capture the effects of fishing on biodiversity and conservation status of marine ecosystems. Ecol. Indic. 60, 947–962. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.08.048
- Connolly, R.M., Guest, M.A., Melville, A.J., Oakes, J.M., 2004. Sulfur stable isotopes separate producers in marine food-web analysis. Oecologia 138, 161–167. https://doi.org/10.1007/s00442-003-1415-0
- Coppin F., Giraldo C., Travers-Trolet M., 1988. CGFS : Channel Ground Fish Survey. https://doi.org/10.18142/11
- Cormon, X., 2015. Impacts of a top-predator emergence in an exploited ecosystem : North Sea hake and saithe. : Which interactions ? What consequences ? PhD thesis, 170 p.
- Cortés, E., 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54, 726–738. https://doi.org/10.1139/f96-316
- Costa, A., Salvidio, S., Posillico, M., Matteucci, G., De Cinti, B., Romano, A., 2015. Generalisation within specialization: inter-individual diet variation in the only specialized salamander in the world. Sci. Rep. 5, 13260. https://doi.org/10.1038/srep13260
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., van den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature 387, 253–260. https://doi.org/10.1038/387253a0

- Costa-Pereira, R., Araújo, M.S., Souza, F.L., Ingram, T., 2019a. Competition and resource breadth shape niche variation and overlap in multiple trophic dimensions. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 286, 20190369. https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0369
- Costa-Pereira, R., Tavares, L.E.R., de Camargo, P.B., Araújo, M.S., 2017. Seasonal population and individual niche dynamics in a tetra fish in the Pantanal wetlands. Biotropica 49, 531–538. https://doi.org/10.1111/btp.12434
- Costa-Pereira, R., Toscano, B., Souza, F.L., Ingram, T., Araújo, M.S., 2019b. Individual niche trajectories drive fitness variation. Funct. Ecol. 33, 1734–1745. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13389
- Coulter, A.A., Swanson, H.K., Goforth, R.R., 2019. Seasonal variation in resource overlap of invasive and native fishes revealed by stable isotopes. Biol. Invasions 21, 315–321. https://doi.org/10.1007/s10530-018-1832-y
- Couturier, L.I.E., Michel, L.N., Amaro, T., Budge, S.M., da Costa, E., De Troch, M., Di Dato, V., Fink, P., Giraldo, C., Le Grand, F., Loaiza, I., Mathieu-Resuge, M., Nichols, P.D., Parrish, C.C., Sardenne, F., Vagner, M., Pernet, F., Soudant, P., 2020. State of art and best practices for fatty acid analysis in aquatic sciences. ICES J. Mar. Sci. fsaa121. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa121
- Cresson, P., Chouvelon, T., Bustamante, P., Bănaru, D., Baudrier, J., Le Loc'h, F., Mauffret, A., Mialet, B., Spitz, J., Wessel, N., Briand, M.J., Denamiel, M., Doray, M., Guillou, G., Jadaud, A., Lazard, C., Prieur, S., Rouquette, M., Saraux, C., Serre, S., Timmerman, C.-A., Verin, Y., Harmelin-Vivien, M., 2020. Primary production and depth drive different trophic structure and functioning of fish assemblages in French marine ecosystems. Prog. Oceanogr. 186, 102343. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102343
- Cresson, P., Le Direach, L., Rouanet, E., Goberville, E., Astruch, P., Ourgaud, M., Harmelin-Vivien, M., 2019. Functional traits unravel temporal changes in fish biomass production on artificial reefs. Mar. Environ. Res. 145, 137–146. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.02.018
- Cresson, P., Ruitton, S., Harmelin-Vivien, M., 2016. Feeding strategies of co-occurring suspension feeders in an oligotrophic environment. Food Webs 6, 19–28. https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2015.12.002
- Cresson, P., Ruitton, S., Ourgaud, M., Harmelin-Vivien, M., 2014. Contrasting perception of fish trophic level from stomach content and stable isotope analyses: A Mediterranean

artificial reef experience. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 452, 54–62. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.11.014

- Cresson, P., Travers-Trolet, M., Rouquette, M., Denamiel, M., Auber, A., 2018. Individual isotopic ratio and trophic levels of fish species in the Eastern English Channel. https://doi.org/10.17882/55585
- Cresson, P., Travers-Trolet, M., Rouquette, M., Timmerman, C-A., Giraldo, C., Lefebvre, S., Ernande, B., 2017. Underestimation of chemical contamination in marine fish muscle tissue can be reduced by considering variable wet:dry weight ratios. Mar. Pollut. Bull. 123, 279–285. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.08.046
- Cucherousset, J., Villéger, S., 2015. Quantifying the multiple facets of isotopic diversity: New metrics for stable isotope ecology. Ecol. Indic. 56, 152–160. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.03.032
- Cury, P., 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems. ICES J. Mar. Sci. 57, 603–618. https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0712
- Cury, P., Shannon, L., Shin, Y., 2003. The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective., in: Sinclair, M., Valdimarsson, G. (Eds.), Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem. Wallingford, 103–123. https://doi.org/10.1079/9780851996332.0103
- Cury, P., Shin, Y., Planque, B., Durant, J., Fromentin, J., Kramerschadt, S., Stenseth, N., Travers, M., Grimm, V., 2008. Ecosystem oceanography for global change in fisheries. Trends Ecol. Evol. 23, 338–346. https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.005

# D

- da Silveira, E.L., Semmar, N., Cartes, J.E., Tuset, V.M., Lombarte, A., Ballester, E.L.C., Vazdos-Santos, A.M., 2020. Methods for Trophic Ecology Assessment in Fishes: A Critical Review of Stomach Analyses. Rev. Fish. Sci. Aquac. 28, 71–106. https://doi.org/10.1080/23308249.2019.1678013
- Dalerum, F., Angerbjörn, A., 2005. Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. Oecologia 144, 647–658. https://doi.org/10.1007/s00442-005-0118-0
- Darnaude, A.M., Harmelin-Vivien, M.L., Salen-Picard, C., 2001. Food partitioning among flatfish (Pisces: Pleuronectiforms) juveniles in a Mediterranean coastal shallow sandy

area. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 81, 119-127.

https://doi.org/10.1017/S0025315401003460

- Darnaude, A.M., Salen-Picard, C., Polunin, N.V.C., Harmelin-Vivien, M.L., 2004. Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). Oecologia 138, 325– 332. https://doi.org/10.1007/s00442-003-1457-3
- Dauvin, J.-C., 2012. Are the eastern and western basins of the English Channel two separate ecosystems? Mar. Pollut. Bull. 64, 463–471. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.12.010
- Day, P.B., Stuart-Smith, R.D., Edgar, G.J., Bates, A.E., 2018. Species' thermal ranges predict changes in reef fish community structure during 8 years of extreme temperature variation. Divers. Distrib. 24, 1036–1046. https://doi.org/10.1111/ddi.12753
- de Lima, R.C., Franco-Trecu, V., Vales, D.G., Inchausti, P., Secchi, E.R., Botta, S., 2019.
   Individual foraging specialization and sexual niche segregation in South American fur seals. Mar. Biol. 166, 32. https://doi.org/10.1007/s00227-019-3480-x
- Debes, H., Homrum, E., Jacobsen, J., Hátún, H., Danielsen, J., 2012. The feeding ecology of pelagic fish in the southwestern Norwegian Sea – Inter species food competition between herring (*Clupea harengus*) and mackerel (*Scomber scombrus*). ICES CM 2012M07.
- Demain, D.K., Gallego, A., Jaworski, A., Priede, I.G., Jones, E.G., 2011. Diet and feeding niches of juvenile *Gadus morhua*, *Melanogrammus aeglefinus* and *Merlangius merlangus* during the settlement transition in the northern North Sea. J. Fish Biol. 79, 89–111. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.02997.x
- Denamiel M., Crouvreur C., Cresson P., in prep. Guide des protocoles pour l'analyse des contenus digestifs en vue de l'étude des réseaux trophiques. Version 1. Ifremer, HMMN.
- DeNiro, M. J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochim. Cosmochim. Acta 42, 495–506. https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0
- Des Roches, S., Post, D.M., Turley, N.E., Bailey, J.K., Hendry, A.P., Kinnison, M.T., Schweitzer, J.A., Palkovacs, E.P., 2018. The ecological importance of intraspecific variation. Nat. Ecol. Evol. 2, 57–64. https://doi.org/10.1038/s41559-017-0402-5
- Dessier, A., Dupuy, C., Kerric, A., Mornet, F., Authier, M., Bustamante, P., Spitz, J., 2018. Variability of energy density among mesozooplankton community: New insights in

functional diversity to forage fish. Prog. Oceanogr. 166, 121–128. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.10.009

- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., Mouquet, N., 2010. Defining and measuring ecological specialization. J. Appl. Ecol. 47, 15–25. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x
- Di Pane, J., Koubbi, P., Giraldo, C., Lefebvre, V., Caboche, J., Marchal, P., Loots, C., 2020. Recent changes in ichthyoplanktonic assemblages of the eastern English Channel. J. Sea Res. 157, 101848. https://doi.org/10.1016/j.seares.2020.101848
- Docmac, F., Araya, M., Hinojosa, I.A., Dorador, C., Harrod, C., 2017. Habitat coupling writ large: pelagic-derived materials fuel benthivorous macroalgal reef fishes in an upwelling zone. Ecology 98, 2267–2272. https://doi.org/10.1002/ecy.1936
- Duarte, C.M., Delgado-Huertas, A., Anton, A., Carrillo-de-Albornoz, P., López-Sandoval, D.C., Agustí, S., Almahasheer, H., Marbá, N., Hendriks, I.E., Krause-Jensen, D., Garcias-Bonet, N., 2018. Stable Isotope (δ<sup>13</sup>C, δ<sup>15</sup>N, δ<sup>18</sup>O, δD) Composition and Nutrient Concentration of Red Sea Primary Producers. Front. Mar. Sci. 5, 298. https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00298
- Duffill Telsnig, J.I., Jennings, S., Mill, A.C., Walker, N.D., Parnell, A.C., Polunin, N.V.C., 2018. Estimating contributions of pelagic and benthic pathways to consumer production in coupled marine food webs. J. Anim. Ecol. 1365-2656.12929. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12929
- Dulvy, N.K., Rogers, S.I., Jennings, S., Stelzenmller, V., Dye, S.R., Skjoldal, H.R., 2008. Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. J. Appl. Ecol. 45, 1029–1039. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01488.x
- Durant, J.M., Skern-Mauritzen, M., Krasnov, Y.V., Nikolaeva, N.G., Lindstrøm, U., Dolgov, A., 2014. Temporal Dynamics of Top Predators Interactions in the Barents Sea. PLoS ONE 9, e110933. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110933

## E

EC, 2008. Regulation (EU) Directive 2008/56/EC of the European Parliament and of the Council of 17 June 2008 establishing a framework for community action in the field of marine environmental policy (Marine Strategy Framework Directive). Official Journal of the European Union, 164, 19-40.

- EC, 2013. Regulation (EU) No 1380/2013 of the European Parliament and of the Council of 11 December 2013 on the Common Fisheries Policy, amending Council Regulations (EC) No 2371/2002 and (EC) No 639/2004 and Council Decision 2004/585/EC.
- Eloire, D., Somerfield, P.J., Conway, D.V.P., Halsband-Lenk, C., Harris, R., Bonnet, D., 2010. Temporal variability and community composition of zooplankton at station L4 in the Western Channel: 20 years of sampling. J. Plankton Res. 32, 657–679. https://doi.org/10.1093/plankt/fbq009
- Elton, C., 1927. Animal Ecology, New edition. University of Chicago Press, Chicago. 296 p.
- Emmery, A., Lefebvre, S., Alunno-Bruscia, M., Kooijman, S.A.L.M., 2011. Understanding the dynamics of  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N in soft tissues of the bivalve *Crassostrea gigas* facing environmental fluctuations in the context of Dynamic Energy Budgets (DEB). J. Sea Res. 66, 361–371. https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.08.002
- Estes, J.A., Terborgh, J., Brashares, J.S., Power, M.E., Berger, J., Bond, W.J., Carpenter, S.R., Essington, T.E., Holt, R.D., Jackson, J.B.C., Marquis, R.J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R.T., Pikitch, E.K., Ripple, W.J., Sandin, S.A., Scheffer, M., Schoener, T.W., Shurin, J.B., Sinclair, A.R.E., Soulé, M.E., Virtanen, R., Wardle, D.A., 2011. Trophic Downgrading of Planet Earth. Science 333, 301–306. https://doi.org/10.1126/science.1205106
- Evangelista, C., Boiche, A., Lecerf, A., Cucherousset, J., 2014. Ecological opportunities and intraspecific competition alter trophic niche specialization in an opportunistic stream predator. J. Anim. Ecol. 83, 1025–1034. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12208
- Evrard, V., Huettel, M., Cook, P., Soetaert, K., Heip, C., Middelburg, J., 2012. Importance of phytodetritus and microphytobenthos for heterotrophs in a shallow subtidal sandy sediment. Mar. Ecol. Prog. Ser. 455, 13–31. https://doi.org/10.3354/meps09676

# F

- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubick, K.T., 1989. Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 40, 503–537. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.002443
- Fauchald, P., Skov, H., Skern-Mauritzen, M., Johns, D., Tveraa, T., 2011. Wasp-Waist Interactions in the North Sea Ecosystem. PLoS ONE 6, e22729. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022729

- Fontaine, V., 2020. Dynamique et structure du réseau trophique planbctonique en Manche-Est. Université de Lille. 40p.
- Food and agriculture organization of the United Nations (FAO), 2020. The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. Sustainability in action. Rome. 247 p. https://doi.org/10.4060/ca9229e
- Fox, C., Taylor, M., van der Kooij, J., Taylor, N., Milligan, S., Albaina, A., Pascoal, S., Lallias, D., Maillard, M., Hunter, E., 2012. Identification of marine fish egg predators using molecular probes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 462, 205–218. https://doi.org/10.3354/meps09748
- Fox, J., Weisberg, S., 2019. An R Companion to Applied Regression. Third. Thousand Oaks CA: Sage.
- France, R., 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae:foodweb implications. Mar. Ecol. Prog. Ser. 124, 307–312. https://doi.org/10.3354/meps124307
- Frank, K.T., 2005. Trophic Cascades in a Formerly Cod-Dominated Ecosystem. Science 308, 1621–1623. https://doi.org/10.1126/science.1113075
- Frazer, T.K., Ross, R.M., Quetin, L.B., Montoya, J.P., 1997. Turnover of carbon and nitrogen during growth of larval krill, Euphausia superba Dana: a stable isotope approach. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 212, 259–275. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(96)02740-2
- Frédérich, B., Lehanse, O., Vandewalle, P., Lepoint, G., 2010. Trophic Niche Width, Shift, and Specialization of *Dascyllus aruanus* in Toliara Lagoon, Madagascar. Copeia 2010, 218–226. https://doi.org/10.1643/CE-09-031
- Fry, B., 2006. Stable Isotope Ecology. Springer New York. 324 p. https://doi.org/10.1007/0-387-33745-8
- Fry, B., 2002. Conservative mixing of stable isotopes across estuarine salinity gradients: A conceptual framework for monitoring watershed influences on downstream fisheries production. Estuaries 25, 264–271. https://doi.org/10.1007/BF02691313

# G

Gajdzik, L., Parmentier, E., Michel, L.N., Sturaro, N., Soong, K., Lepoint, G., Frédérich, B.,
2018. Similar levels of trophic and functional diversity within damselfish assemblages across Indo-Pacific coral reefs. Funct. Ecol. 32, 1358–1369.
https://doi.org/10.1111/1365-2435.13076

- Gannes, L.Z., O'Brien, D.M., del Rio, C.M., 1997. Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. Ecology 78, 1271– 1276. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1271:SIIAEA]2.0.CO;2
- Garcia, C., Chardy, P., Dewarumez, J.-M., Dauvin, J.-C., 2011. Assessment of benthic ecosystem functioning through trophic web modelling: the example of the eastern basin of the English Channel and the Southern Bight of the North Sea. Mar. Ecol. 32, 72–86. https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00428.x
- Garcia, S.M., Zerbi, A., Aliaume, C., Do Chi, T., Lasserre, G., 2003. The ecosystem approach to fisheries. Issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook., FAO Fisheries Technical Paper. Rome. 71 p.
- Gascuel, D., Coll, M., Fox, C., Guénette, S., Guitton, J., Kenny, A., Knittweis, L., Nielsen, J.R., Piet, G., Raid, T., Travers-Trolet, M., Shephard, S., 2016. Fishing impact and environmental status in European seas: a diagnosis from stock assessments and ecosystem indicators. Fish Fish. 17, 31–55. https://doi.org/10.1111/faf.12090
- Gaudron, S.M., Grangeré, K., Lefebvre, S., 2016. The Comparison of δ<sup>13</sup>C Values of a Deposit- and a Suspension-Feeder Bio-Indicates Benthic *vs.* Pelagic Couplings and Trophic Status in Contrasted Coastal Ecosystems. Estuaries Coasts 39, 731–741. https://doi.org/10.1007/s12237-015-0020-x
- Gibert, J.P., 2019. Temperature directly and indirectly influences food web structure. Sci. Rep. 9, 5312. https://doi.org/10.1038/s41598-019-41783-0
- Gili, J.-M., Coma, R., 1998. Benthic suspension feeders: their paramount role in littoral marine food webs. Trends Ecol. Evol. 13, 316–321. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01365-2
- Giraldo, C., Ernande, B., Cresson, P., Kopp, D., Cachera, M., Travers-Trolet, M., Lefebvre, S., 2017. Depth gradient in the resource use of a fish community from a semi-enclosed sea: Benthic-pelagic coupling in fish diet. Limnol. Oceanogr. 62, 2213–2226. https://doi.org/10.1002/lno.10561
- Girardin, R., Fulton, E.A., Lehuta, S., Rolland, M., Thébaud, O., Travers-Trolet, M., Vermard, Y., Marchal, P., 2018. Identification of the main processes underlying ecosystem functioning in the Eastern English Channel, with a focus on flatfish species, as revealed through the application of the Atlantis end-to-end model. Estuar. Coast. Shelf Sci. 201, 208–222. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.10.016

- Givan, O., Edelist, D., Sonin, O., Belmaker, J., 2018. Thermal affinity as the dominant factor changing Mediterranean fish abundances. Glob. Change Biol. 24, e80–e89. https://doi.org/10.1111/gcb.13835
- González-Bergonzoni, I., Meerhoff, M., Davidson, T.A., Teixeira-de Mello, F., Baattrup-Pedersen, A., Jeppesen, E., 2012. Meta-analysis Shows a Consistent and Strong Latitudinal Pattern in Fish Omnivory Across Ecosystems. Ecosystems 15, 492–503. https://doi.org/10.1007/s10021-012-9524-4
- Graham, B.S., Grubbs, D., Holland, K., Popp, B.N., 2006. A rapid ontogenetic shift in the diet of juvenile yellowfin tuna from Hawaii. Mar. Biol. 150, 647–658. https://doi.org/10.1007/s00227-006-0360-y
- Grant, P.R., Grant, B.R., Smith, J.N., Abbott, I.J., Abbott, L.K., 1976. Darwin's finches: population variation and natural selection. Proc. Natl. Acad. Sci. 73, 257–261. https://doi.org/10.1073/pnas.73.1.257
- Grebmeier, J.M., Barry, J.P., 1991. The influence of oceanographic processes on pelagicbenthic coupling in polar regions: A benthic perspective. J. Mar. Syst. 2, 495–518. https://doi.org/10.1016/0924-7963(91)90049-Z
- Griffiths, J.R., Kadin, M., Nascimento, F.J.A., Tamelander, T., Törnroos, A., Bonaglia, S., Bonsdorff, E., Brüchert, V., Gårdmark, A., Järnström, M., Kotta, J., Lindegren, M., Nordström, M.C., Norkko, A., Olsson, J., Weigel, B., Žydelis, R., Blenckner, T., Niiranen, S., Winder, M., 2017. The importance of benthic-pelagic coupling for marine ecosystem functioning in a changing world. Glob. Change Biol. 23, 2179– 2196. https://doi.org/10.1111/gcb.13642
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. J. Ecol. 86, 902–910. https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x
- Grinnell, J., 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. The Auk 34, 427–433. https://doi.org/10.2307/4072271
- Grumbine, R.E., 1994. What is ecosystem management? Conserv. Biol. 8, 27–38. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1994.08010027.x
- Guallar, C., Bacher, C., Chapelle, A., 2017. Global and local factors driving the phenology of *Alexandrium minutum* (Halim) blooms and its toxicity. Harmful Algae 67, 44–60. https://doi.org/10.1016/j.hal.2017.05.005
- Guelinckx, J., Maes, J., Van Den Driessche, P., Geysen, B., Dehairs, F., Ollevier, F., 2007. Changes in  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N in different tissues of juvenile sand goby *Pomatoschistus*

*minutus*: a laboratory diet-switch experiment. Mar. Ecol. Prog. Ser. 341, 205–215. https://doi.org/10.3354/meps341205

# Η

- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. Science 319, 948–952. https://doi.org/10.1126/science.1149345
- Hanson, J.O., Salisbury, S.W., Campbell, H.A., Dwyer, R.G., Jardine, T.D., Franklin, C.E.,
  2015. Feeding across the food web: The interaction between diet, movement and body size in estuarine crocodiles (*Crocodylus porosus*). Austral Ecol. 40, 275–286. https://doi.org/10.1111/aec.12212
- Harmelin-Vivien, M., Mahe, K., Bodiguel, X., Mellon, C., 2012. Possible link between prey quality, condition and growth of juvenile hake (*Merluccius merluccius*) in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). Cybium 36, 323–328.
- Hasegawa, K., Yamazaki, C., Ohkuma, K., Ban, M., 2012. Evidence that an ontogenetic niche shift by native masu salmon facilitates invasion by nonnative brown trout. Biol. Invasions 14, 2049–2056. https://doi.org/10.1007/s10530-012-0211-3
- Hayden, B., Harrod, C., Thomas, S.M., Eloranta, A.P., Myllykangas, J.-P., Siwertsson, A., Praebel, K., Knudsen, R., Amundsen, P.-A., Kahilainen, K.K., 2019. From clear lakes to murky waters - tracing the functional response of high-latitude lake communities to concurrent 'greening' and 'browning.' Ecol. Lett. https://doi.org/10.1111/ele.13238
- Hesslein, R.H., Hallard, K.A., Ramlal, P., 1993. Replacement of Sulfur, Carbon, and Nitrogen in Tissue of Growing Broad Whitefish (*Coregonus nasus*) in Response to a Change in Diet Traced by δ<sup>34</sup>S, δ<sup>13</sup>C, and δ<sup>15</sup>N. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50, 2071–2076. https://doi.org/10.1139/f93-230
- Hette-Tronquart, N., 2019. Isotopic niche is not equal to trophic niche. Ecol. Lett. 22, 1987– 1989. https://doi.org/10.1111/ele.13218
- Heymans, J.J., Coll, M., Link, J.S., Mackinson, S., Steenbeek, J., Walters, C., Christensen, V., 2016. Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. Ecol. Model. 331, 173–184. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.12.007

- Hill, J.M., Jones, R.W., Hill, M.P., Weyl, O.L.F., 2015. Comparisons of isotopic niche widths of some invasive and indigenous fauna in a South African river. Freshw. Biol. 60, 893–902. https://doi.org/10.1111/fwb.12542
- Hislop, J.R.G., Robb, A.P., Bell, M.A., Armstrong, D.W., 1991. The diet and food consumption of whiting (*Merlangius merlangus*) in the North Sea. ICES J. Mar. Sci. 48, 139–156. https://doi.org/10.1093/icesjms/48.2.139
- Hobson, K.A., 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. Oecologia 120, 314–326. https://doi.org/10.1007/s004420050865
- Hobson, K.A., Clark, R.G., 1992. Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes I: Turnover of <sup>13</sup>C in Tissues. The Condor 94, 181–188. https://doi.org/10.2307/1368807
- Hoeinghaus, D.J., Zeug, S.C., 2008. Can Stable Isotope Ratios Provide for Community-Wide Measures of Trophic Structure? Comment. Ecology 89, 2353–2357.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effect of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecol. Monogr. 75, 3–35. https://doi.org/10.1890/04-0922
- Huss, M., Byström, P., Persson, L., 2008. Resource heterogeneity, diet shifts and intra-cohort competition: effects on size divergence in YOY fish. Oecologia 158, 249–257. https://doi.org/10.1007/s00442-008-1140-9
- Hussey, N.E., MacNeil, M.A., McMeans, B.C., Olin, J.A., Dudley, S.F.J., Cliff, G., Wintner, S.P., Fennessy, S.T., Fisk, A.T., 2014. Rescaling the trophic structure of marine food webs. Ecol. Lett. 17, 239–250. https://doi.org/10.1111/ele.12226
- Hutchings, J.A., Myers, R.A., 1994. What Can Be Learned from the Collapse of a Renewable Resource? Atlantic Cod, *Gadus morhua*, of Newfoundland and Labrador. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51, 2126–2146. https://doi.org/10.1139/f94-214
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding Remarks. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 22, 415–427. https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039
- Hyslop, E.J., 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. J. Fish Biol. 17, 411–429. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x
# I

- ICES, 2019. Report of the Working Group on Widely Distributed Stocks (WGWIDE). ICES Scientific Reports. 1: 36. 948 p. https://doi.org/10.17895/ICES.PUB.5574
- ICES, 2018. Greater North Sea Ecoregion ? Ecosystem overview. 23 p. https://doi.org/10.17895/ICES.PUB.4670
- ICES, 2017. Manual of the IBTS North Eastern Atlantic Surveys. Ser. ICES Surv. Protoc. SISP 15 92 p. https://doi.org/10.17895/ICES.PUB.3519
- ICES, 2004. Manual for the international bottom trawl surveys. Revision VII. 51 p. https://archimer.ifremer.fr/doc/00036/14709/
- Ingram, T., Costa-Pereira, R., Araújo, M.S., 2018. The dimensionality of individual niche variation. Ecology 99, 536–549. https://doi.org/10.1002/ecy.2129
- Ings, T.C., Montoya, J.M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C.F., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, J.I., Lauridsen, R.B., Ledger, M.E., Lewis, H.M., Olesen, J.M., van Veen, F.J.F., Warren, P.H., Woodward, G., 2009. Review: Ecological networks beyond food webs. J. Anim. Ecol. 78, 253–269. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x

# J

- Jabot, F., Giraldo, C., Lefebvre, S., Dubois, S., 2017. Are food web structures well represented in isotopic spaces? Funct. Ecol. 31, 1975–1984. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12895
- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C., Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. J. Anim. Ecol. 80, 595–602. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x
- Jaeger, A., Connan, M., Richard, P., Cherel, Y., 2010. Use of stable isotopes to quantify seasonal changes of trophic niche and levels of population and individual specialisation in seabirds. Mar. Ecol. Prog. Ser. 401, 269–277. https://doi.org/10.3354/meps08380
- Jahnke, R.A., Nelson, J.R., Marinelli, R.L., Eckman, J.E., 2000. Benthic flux of biogenic elements on the Southeastern US continental shelf: influence of pore water advective transport and benthic microalgae. Cont. Shelf Res. 20, 109–127. https://doi.org/10.1016/S0278-4343(99)00063-1

- Jansen, T., Campbell, A., Kelly, C., Hátún, H., Payne, M.R., 2012. Migration and Fisheries of North East Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus*) in Autumn and Winter. PLoS ONE 7, e51541. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051541
- Jennings, S., van der Molen, J., 2015. Trophic levels of marine consumers from nitrogen stable isotope analysis: estimation and uncertainty. ICES J. Mar. Sci. 72, 2289–2300. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv120
- Jennings, S., Warr, K.J., 2003. Environmental correlates of large-scale spatial variation in the  $\delta^{15}$ N of marine animals. Mar. Biol. 142, 1131–1140. https://doi.org/10.1007/s00227-003-1020-0

## K

- Kelly, J.R., Scheibling, R., 2012. Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. Mar. Ecol. Prog. Ser. 446, 1–22. https://doi.org/10.3354/meps09559
- Kelly, L.J., Martínez del Rio, C., 2010. The Fate of Carbon in Growing Fish: An Experimental Study of Isotopic Routing. Physiol. Biochem. Zool. 83, 473–480. https://doi.org/10.1086/649628
- Kernaléguen, L., Arnould, J.P.Y., Guinet, C., Cherel, Y., 2015. Determinants of individual foraging specialization in large marine vertebrates, the Antarctic and subantarctic fur seals. J. Anim. Ecol. 84, 1081–1091. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12347
- Keyl, F., Wolff, M., 2008. Environmental variability and fisheries: what can models do? Rev.Fish Biol. Fish. 18, 273–299. https://doi.org/10.1007/s11160-007-9075-5
- Kiljunen, M., Peltonen, H., Lehtiniemi, M., Uusitalo, L., Sinisalo, T., Norkko, J.,
  Kunnasranta, M., Torniainen, J., Rissanen, A.J., Karjalainen, J., 2020. Benthic-pelagic
  coupling and trophic relationships in northern Baltic Sea food webs. Limnol.
  Oceanogr. 65, 1706–1722. https://doi.org/10.1002/lno.11413
- Kiørboe, T., Visser, A., Andersen, K.H., 2018. A trait-based approach to ocean ecology. ICES J. Mar. Sci. 75, 1849–1863. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy090
- Kinzig, A.P., Pacala, S.W., Tilman, D. (Eds.), 2002. The functional consequences of biodiversity: empirical progress and theoretical extensions, Monographs in Population Biology. Princeton University Press. 392 p.
- Kopp, D., Lefebvre, S., Cachera, M., Villanueva, M.C., Ernande, B., 2015. Reorganization of a marine trophic network along an inshore–offshore gradient due to stronger pelagic–

benthic coupling in coastal areas. Prog. Oceanogr. 130, 157–171. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.11.001

Kostecki, C., Roussel, J., Desroy, N., Roussel, G., Lanshere, J., Le Bris, H., Le Pape, O., 2012. Trophic ecology of juvenile flatfish in a coastal nursery ground: contributions of intertidal primary production and freshwater particulate organic matter. Mar. Ecol. Prog. Ser. 449, 221–232. https://doi.org/10.3354/meps09563

# L

- Lagardere, J.P., 1987. Feeding ecology and daily food consumption of common sole, *Solea vulgaris* Quensel, juveniles on the French Atlantic coast. J. Fish Biol. 30, 91–104. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1987.tb05735.x
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology 91, 299–305. https://doi.org/10.1890/08-2244.1
- Lambert, T., Bouillon, S., Darchambeau, F., Morana, C., Roland, F.A.E., Descy, J.-P.,
  Borges, A.V., 2017. Effects of human land use on the terrestrial and aquatic sources of
  fluvial organic matter in a temperate river basin (The Meuse River, Belgium).
  Biogeochemistry 136, 191–211. https://doi.org/10.1007/s10533-017-0387-9
- Langøy, H., Nøttestad, L., Skaret, G., Broms, C., Fernö, A., 2012. Overlap in distribution and diets of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*), Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*) and blue whiting (*Micromesistius poutassou*) in the Norwegian Sea during late summer. Mar. Biol. Res. 8, 442–460. https://doi.org/10.1080/17451000.2011.642803
- Larsonneur, C., Bouysse, P., Auffret, J.-P., 1982. The superficial sediments of the English Channel and its Western Approaches. Sedimentology 29, 851–864. https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.1982.tb00088.x
- Lauria, V., Vaz, S., Martin, C.S., Mackinson, S., Carpentier, A., 2011. What influences
  European plaice (*Pleuronectes platessa*) distribution in the eastern English Channel?
  Using habitat modelling and GIS to predict habitat utilization. ICES J. Mar. Sci. 68, 1500–1510. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr081
- Layman, C.A., Araujo, M.S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C.M., Harrison, E., Jud,Z.R., Matich, P., Rosenblatt, A.E., Vaudo, J.J., Yeager, L.A., Post, D.M., Bearhop, S.,2012. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of

analytical tools. Biol. Rev. 87, 545–562. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x

- Layman, C.A., Arrington, D.A., Montaña, C.G., Post, D.M., 2007a. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? Ecology 88, 42–48. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2
- Layman, C.A., Giery, S.T., Buhler, S., Rossi, R., Penland, T., Henson, M.N., Bogdanoff, A.K., Cove, M.V., Irizarry, A.D., Schalk, C.M., Archer, S.K., 2015. A primer on the history of food web ecology: Fundamental contributions of fourteen researchers. Food Webs 4, 14–24. https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2015.07.001
- Layman, C.A., Quattrochi, J.P., Peyer, C.M., Allgeier, J.E., 2007b. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. Ecol. Lett. 10, 937–944. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01087.x
- Le Roy D., 2009. CGFS2009 cruise, Gwen Drez R/V. https://doi.org/10.17600/9050090
- Leakey, C.D.B., Attrill, M.J., Jennings, S., Fitzsimons, M.F., 2008. Stable isotopes in juvenile marine fishes and their invertebrate prey from the Thames Estuary, UK, and adjacent coastal regions. Estuar. Coast. Shelf Sci. 77, 513–522. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.10.007
- Leduc, A.O.H.C., da Silva, E.M., Rosenfeld, J.S., 2015. Effects of species vs. functional diversity: Understanding the roles of complementarity and competition on ecosystem function in a tropical stream fish assemblage. Ecol. Indic. 48, 627–635. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.09.027
- Lefebvre, S, Harma, C., Blin, J., 2009. Trophic typology of coastal ecosystems based on δ<sup>13</sup>C and δ<sup>15</sup>N ratios in an opportunistic suspension feeder. Mar. Ecol. Prog. Ser. 390, 27–37. https://doi.org/10.3354/meps08187
- Lefebvre, S., Marín Leal, J.C., Dubois, S., Orvain, F., Blin, J.-L., Bataillé, M.-P., Ourry, A., Galois, R., 2009. Seasonal dynamics of trophic relationships among co-occurring suspension-feeders in two shellfish culture dominated ecosystems. Estuar. Coast. Shelf Sci. 82, 415–425. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.02.002
- Lenz, P.H., Hower, A.E., Hartline, D.K., 2005. Temperature compensation in the escape response of a marine copepod, *Calanus finmarchicus* (Crustacea). Biol. Bull. 209, 75– 85. https://doi.org/10.2307/3593143
- Leterme, S.C., Pingree, R.D., Skogen, M.D., Seuront, L., Reid, P., Attrill, M., 2008. Decadal fluctuations in North Atlantic water inflow in the North Sea between 1958-2003: impacts on temperature and phytoplankton populations. Oceanologia. 59-72

- Libralato S., Pranovi F., Stergiou K., Link J., 2014. Trophodynamics in marine ecology: 70 years after Lindeman. Mar Ecol Prog Ser 512:1–7. https://doi.org/103354/meps11033
- Linde, M., Grau, A.M., Riera, F., Massutí-Pascual, E., 2004. Analysis of trophic ontogeny in *Epinephelus marginatus* (Serranidae). Cybium 28, 37–35.
- Lindeman, R.L., 1942. The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. Ecology 23, 399–417. https://doi.org/10.2307/1930126
- Litchman, E., Ohman, M.D., Kiørboe, T., 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. J. Plankton Res. 35, 473–484. https://doi.org/10.1093/plankt/fbt019
- Logan, J.M., Jardine, T.D., Miller, T.J., Bunn, S.E., Cunjak, R.A., Lutcavage, M.E., 2008. Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: comparison of chemical extraction and modelling methods. J. Anim. Ecol. 77, 838–846. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01394.x
- Loots, C., Vaz, S., Planque, B., Koubbi, P., 2011. Understanding what controls the spawning distribution of North Sea whiting (*Merlangius merlangus*) using a multi-model approach: Spatial distribution of whiting population. Fish. Oceanogr. 20, 18–31. https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2010.00564.x
- Lynam, C.P., Llope, M., Möllmann, C., Helaouët, P., Bayliss-Brown, G.A., Stenseth, N.C., 2017. Interaction between top-down and bottom-up control in marine food webs. Proc. Natl. Acad. Sci. 114, 1952–1957. https://doi.org/10.1073/pnas.1621037114
- Lysy, M., Stasko, A.D., Swanson, H.K., 2014. nicheROVER: (Niche) (R)egion and Niche (Over)lap Metrics for Multidimensional Ecological Niches.

## Μ

- MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment. Am. Nat. 100, 603–609.
- Macer, C.T., 1977. Some aspects of the biology of the horse mackerel [*Trachurus trachurus* (L.)] in waters around Britain. J. Fish Biol. 10, 51–62. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1977.tb04041.x
- MacIntyre, H.L., Geider, R.J., Miller, D.C., 1996. Microphytobenthos: The Ecological Role of the "Secret Garden" of Unvegetated, Shallow-Water Marine Habitats. I.
  Distribution, Abundance and Primary Production. Estuaries 19, 186. https://doi.org/10.2307/1352224

- MacKenzie, K.M., Longmore, C., Preece, C., Lucas, C.H., Trueman, C.N., 2014. Testing the long-term stability of marine isoscapes in shelf seas using jellyfish tissues.
  Biogeochemistry 121, 441–454. https://doi.org/10.1007/s10533-014-0011-1
- Madigan, D.J., Litvin, S.Y., Popp, B.N., Carlisle, A.B., Farwell, C.J., Block, B.A., 2012.
  Tissue Turnover Rates and Isotopic Trophic Discrimination Factors in the Endothermic Teleost, Pacific Bluefin Tuna (*Thunnus orientalis*). PLoS ONE 7, e49220. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049220
- Majdi, N., Hette-Tronquart, N., Auclair, E., Bec, A., Chouvelon, T., Cognie, B., Danger, M., Decottignies, P., Dessier, A., Desvilettes, C., Dubois, S., Dupuy, C., Fritsch, C., Gaucherel, C., Hedde, M., Jabot, F., Lefebvre, S., Marzloff, M.P., Pey, B., Peyrard, N., Powolny, T., Sabbadin, R., Thébault, E., Perga, M.-E., 2018. There's no harm in having too much: A comprehensive toolbox of methods in trophic ecology. Food Webs 17, e00100. https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018.e00100
- Maldonado, K., Bozinovic, F., Newsome, S.D., Sabat, P., 2017. Testing the niche variation hypothesis in a community of passerine birds. Ecology 98, 903–908. https://doi.org/10.1002/ecy.1769
- Maldonado, K., Newsome, S.D., Razeto-Barry, P., Ríos, J.M., Piriz, G., Sabat, P., 2019.
  Individual diet specialisation in sparrows is driven by phenotypic plasticity in traits related to trade-offs in animal performance. Ecol. Lett. 22, 128–137.
  https://doi.org/10.1111/ele.13174
- Mancinelli, G., Vizzini, S., Mazzola, A., Maci, S., Basset, A., 2013. Cross-validation of δ<sup>15</sup>N and FishBase estimates of fish trophic position in a Mediterranean lagoon: The importance of the isotopic baseline. Estuar. Coast. Shelf Sci. 135, 77–85. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.04.004
- Mariotti, A., Leclerc, A., Germon, J.C., 1982. Nitrogen isotope fractionation associated with the  $NO_2^- \rightarrow N_2O$  step of denitrification in soils. Can. J. Soil Sci. 62, 227–241. https://doi.org/10.4141/cjss82-027
- Marsh, J.M., Mueter, F.J., Iken, K., Danielson, S., 2017. Ontogenetic, spatial and temporal variation in trophic level and diet of Chukchi Sea fishes. Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., 135, 78–94. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.07.010
- Marshall, H.H., Inger, R., Jackson, A.L., McDonald, R.A., Thompson, F.J., Cant, M.A., 2019. Stable isotopes are quantitative indicators of trophic niche. Ecol. Lett. 22, 1990–1992. https://doi.org/10.1111/ele.13374

- Martínez del Rio, C., Carleton, S.A., 2012. How fast and how faithful: the dynamics of isotopic incorporation into animal tissues. J. Mammal. 93, 353–359. https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-165.1
- Martínez del Rio, C., Sabat, P., Anderson-Sprecher, R., Gonzalez, S.P., 2009. Dietary and isotopic specialization: the isotopic niche of three Cinclodes ovenbirds. Oecologia 161, 149–159. https://doi.org/10.1007/s00442-009-1357-2
- Martinez del Rio, C., Wolf, N., Carleton, S.A., Gannes, L.Z., 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. Biol. Rev. 84, 91–111. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00064.x
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. Oikos 111, 112–118. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
- Matich, P., Heithaus, M.R., Layman, C.A., 2011. Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. J. Anim. Ecol. 80, 294–305. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01753.x
- Matley, J.K., Fisk, A.T., Tobin, A.J., Heupel, M.R., Simpfendorfer, C.A., 2016. Diet-tissue discrimination factors and turnover of carbon and nitrogen stable isotopes in tissues of an adult predatory coral reef fish, *Plectropomus leopardus*. Rapid Commun. Mass Spectrom. 30, 29–44. https://doi.org/10.1002/rcm.7406
- Matthews, B., Mazumder, A., 2004. A critical evaluation of intrapopulation variation of δ<sup>13</sup>C and isotopic evidence of individual specialization. Oecologia 140, 361–371. https://doi.org/10.1007/s00442-004-1579-2
- Maucorps, A., 1969. Biologie et pêche du hareng en mer du nord, son exploitation rationnelle. Sci. Pêche 186, 1–8.
- Maxwell, T.A.D., Jennings, S., 2006. Predicting Abundance-Body Size Relationships in Functional and Taxonomic Subsets of Food Webs. Oecologia 150, 282–290. https://doi.org/10.1007//s00442-006-0520-2
- McCann, K.S., 2000. The diversity-stability debate. Nature 405, 228–233. https://doi.org/10.1038/35012234
- McClelland, J.W., Valiela, I., Michener, R.H., 1997. Nitrogen-stable isotope signatures in estuarine food webs: A record of increasing urbanization in coastal watersheds. Limnol. Oceanogr. 42, 930–937. https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5.0930

- McCutchan, J.H., Lewis, W.M., Kendall, C., McGrath, C.C., 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. Oikos 102, 378–390. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x
- Mcgill, B., Enquist, B., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. Trends Ecol. Evol. 21, 178–185. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002
- McIntyre, P.B., Flecker, A.S., 2006. Rapid turnover of tissue nitrogen of primary consumers in tropical freshwaters. Oecologia 148, 12–21. https://doi.org/10.1007/s00442-005-0354-3
- McLean, M., Mouillot, D., Lindegren, M., Engelhard, G., Villéger, S., Marchal, P.,
  Brind'Amour, A., Auber, A., 2018. A Climate-Driven Functional Inversion of Connected Marine Ecosystems. Curr. Biol. 28, 3654-3660.e3.
  https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.09.050
- McLean, M., Mouillot, D., Lindegren, M., Villéger, S., Engelhard, G., Murgier, J., Auber, A., 2019. Fish communities diverge in species but converge in traits over three decades of warming. Glob. Change Biol. 25, 3972–3984. https://doi.org/10.1111/gcb.14785
- McMeans, B.C., McCann, K.S., Humphries, M., Rooney, N., Fisk, A.T., 2015. Food Web Structure in Temporally-Forced Ecosystems. Trends Ecol. Evol. 30, 662–672. https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.001
- Mialet, B., Banaru, D., Baudrier, J., Bustamante, P., Chekri, R., Cresson, P., Harmelin-Vivien, M., Loc'h, F.L., Aourell, Mauffret, Marchand, P., Petit, L., Prieur, S., Saibi-Yedjer, L., Serre, S., Spitz, J., Timmerman C.-A., Vouriot, P., Wessel, N., 2017.
  Programmes de surveillance DCSMM «Poissons et Céphalopodes, contaminants, questions sanitaires » sur les plateaux continentaux : bilan des essais et optimisation du suivi mutualisé « réseaux trophiques et contaminants » sur les campagnes halieutiques DCF 2014-2015. (rapport pour le projet DCSMM) 108 p. https://doi.org/10.13140/RG.2.2.32732.18569
- Michener, R.H., Kaufman, L., 2007. Stable Isotope Ratios as Tracers in Marine Food Webs: An Update, in: Michener, R., Lajtha, K. (Eds.), Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, 238–282. https://doi.org/10.1002/9780470691854.ch9
- Middelburg, J.J., 2014. Stable isotopes dissect aquatic food webs from the top to the bottom. Biogeosciences 11, 2357–2371. https://doi.org/10.5194/bg-11-2357-2014

- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC. 155 p.
- Miller, T.E.X., Rudolf, V.H.W., 2011. Thinking inside the box: community-level consequences of stage-structured populations. Trends Ecol. Evol. 26, 457–466. https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.05.005
- Mimura, M., Yahara, T., Faith, D.P., Vázquez-Domínguez, E., Colautti, R.I., Araki, H.,
  Javadi, F., Núñez-Farfán, J., Mori, A.S., Zhou, S., Hollingsworth, P.M., Neaves, L.E.,
  Fukano, Y., Smith, G.F., Sato, Y.-I., Tachida, H., Hendry, A.P., 2017. Understanding
  and monitoring the consequences of human impacts on intraspecific variation. Evol.
  Appl. 10, 121–139. https://doi.org/10.1111/eva.12436
- Minagawa, M., Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of <sup>15</sup>N along food chains: Further evidence and the relation between δ<sup>15</sup>N and animal age. Geochim. Cosmochim. Acta 48, 1135–1140. https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90204-7
- Moison, M., Schmitt, F., Souissi, S., 2012. Effect of temperature on *Temora longicornis* swimming behaviour: Illustration of seasonal effects in a temperate ecosystem. Aquat. Biol. 16, 149–162. https://doi.org/10.3354/ab00438
- Montoya, J.P., 2007. Natural Abundance of <sup>15</sup>N in Marine Planktonic Ecosystems, in: Michener, R., Lajtha, K. (Eds.), Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, 176–201. https://doi.org/10.1002/9780470691854.ch7
- Morris, D.J., Pinnegar, J.K., Maxwell, D.L., Dye, S.R., Fernand, L.J., Flatman, S., Williams, O.J., Rogers, S.I., 2018. Over 10 million seawater temperature records for the United Kingdom Continental Shelf between 1880 and 2014 from 17 Cefas (United Kingdom government) marine data systems. Earth Syst. Sci. Data 10, 27–51. https://doi.org/10.5194/essd-10-27-2018
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. Trends Ecol. Evol. 28, 167–177. https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004
- Murry, B.A., Farrell, J.M., Teece, M.A., Smyntek, P.M., 2006. Effect of lipid extraction on the interpretation of fish community trophic relationships determined by stable carbon and nitrogen isotopes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 63, 2167–2172. https://doi.org/10.1139/f06-116

- Myers, R., Hutchings, J., Barrowman, N., 1996. Hypotheses for the decline of cod in the North Atlantic. Mar. Ecol. Prog. Ser. 138, 293–308. https://doi.org/10.3354/meps138293
- Myers, R.A., Worm, B., 2005. Extinction, survival or recovery of large predatory fishes.Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 360, 13–20. https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1573

## N

- Nakazawa, T., 2015. Ontogenetic niche shifts matter in community ecology: a review and future perspectives. Popul. Ecol. 57, 347–354. https://doi.org/10.1007/s10144-014-0448-z
- Newsome, S.D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., Phillips, D.L., 2007. A niche for isotopic ecology. Front. Ecol. Environ. 5, 429–436. https://doi.org/10.1890/060150.1
- Newsome, S.D., Tinker, M.T., Gill, V.A., Hoyt, Z.N., Doroff, A., Nichol, L., Bodkin, J.L., 2015. The interaction of intraspecific competition and habitat on individual diet specialization: a near range-wide examination of sea otters. Oecologia 178, 45–59. https://doi.org/10.1007/s00442-015-3223-8
- Nielsen, J., Rogers, L., Kimmel, D., Deary, A., Duffy-Anderson, J., 2019. Contribution of walleye pollock eggs to the Gulf of Alaska food web in spring. Mar. Ecol. Prog. Ser. 632, 1–12. https://doi.org/10.3354/meps13188
- Nielsen, J.M., Clare, E.L., Hayden, B., Brett, M.T., Kratina, P., 2018. Diet tracing in ecology: Method comparison and selection. Methods Ecol. Evol. 9, 278–291. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12869
- Nunn, A.D., Harvey, J.P., Cowx, I.G., 2007. The food and feeding relationships of larval and 0+ year juvenile fishes in lowland rivers and connected waterbodies. I. Ontogenetic shifts and interspecific diet similarity. J. Fish Biol. 70, 726–742. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01334.x

## 0

Odum, E.P., 1953. Fundamentals of Ecology. W.B. Saunders Company, Philadelphia

Olivier, P., Frelat, R., Bonsdorff, E., Kortsch, S., Kröncke, I., Möllmann, C., Neumann, H., Sell, A.F., Nordström, M.C., 2019. Exploring the temporal variability of a food web

using long-term biomonitoring data. Ecography 42, 2107–2121.

https://doi.org/10.1111/ecog.04461

Ostrom, P.H., Fry, B., 1993. Sources and Cycling of Organic Matter within Modern and Prehistoric Food Webs, in: Engel, M.H., Macko, S.A. (Eds.), Organic Geochemistry. Springer US, Boston, MA, 785–798. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2890-6\_37

## P

- Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., 2010. Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. PLoS ONE 5, e9672. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009672
- Pasquaud, S., Lobry, J., Elie, P., 2007. Facing the necessity of describing estuarine ecosystems: a review of food web ecology study techniques. Hydrobiologia 588, 159– 172. https://doi.org/10.1007/s10750-007-0660-3
- Pauly, D., 1998. Fishing Down Marine Food Webs. Science 279, 860–863. https://doi.org/10.1126/science.279.5352.860
- Pecquerie, L., Nisbet, R.M., Fablet, R., Lorrain, A., Kooijman, S.A.L.M., 2010. The impact of metabolism on stable isotope dynamics: a theoretical framework. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 365, 3455–3468. https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0097
- Pellissier, L., Albouy, C., Bascompte, J., Farwig, N., Graham, C., Loreau, M., Maglianesi, M.A., Melián, C.J., Pitteloud, C., Roslin, T., Rohr, R., Saavedra, S., Thuiller, W., Woodward, G., Zimmermann, N.E., Gravel, D., 2018. Comparing species interaction networks along environmental gradients. Biol. Rev. 93, 785–800. https://doi.org/10.1111/brv.12366
- Petchey, O.L., 2003. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. Oikos 101, 323–330. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.11828.x
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable Isotopes in Ecosystem Studies. Annu. Rev. Ecol. Syst. 18, 293–320. https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453
- Peterson, B.J., Howarth, R.W., Garritt, R.H., 1985. Multiple Stable Isotopes Used to Trace the Flow of Organic Matter in Estuarine Food Webs. Science 227, 1361–1363. https://doi.org/10.1126/science.227.4692.1361

- Pethybridge, H.R., Choy, C.A., Polovina, J.J., Fulton, E.A., 2018. Improving Marine Ecosystem Models with Biochemical Tracers. Annu. Rev. Mar. Sci. 10, 199–228. https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121916-063256
- Phillips, D.L., Gregg, J.W., 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. Oecologia 136, 261–269. https://doi.org/10.1007/s00442-003-1218-3
- Phillips, D.L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., Moore, J.W., Parnell, A.C., Semmens,
  B.X., Ward, E.J., 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in foodweb studies. Can. J. Zool. 92, 823–835. https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0127
- Pielou, E.C., 1976. Ecological Diversity. John Wiley & Sons Inc, New York. 176 p.
- Piet, G.J., Pfisterer, A.B., Rijnsdorp, A.D., 1998. On factors structuring the flatfish assemblage in the southern North Sea. J. Sea Res. 40, 143–152. https://doi.org/10.1016/S1385-1101(98)00008-2
- Pikitch, E.K., 2004. Ecosystem-Based Fishery Management. Science 305, 346–347. https://doi.org/10.1126/science.1098222
- Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., 1999. Differential Fractionation of  $\delta^{13}$ C and  $\delta^{15}$ N among Fish Tissues: Implications for the Study of Trophic Interactions. Funct. Ecol. 13, 225–231.
- Pinnegar, J.K., Trenkel, V.M., Tidd, A.N., Dawson, W.A., Buit, M.H.D., 2003. Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability? J. Fish Biol. 63, 197–212. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2003.00204.x
- Polis, G.A., Strong, D.R., 1996. Food Web Complexity and Community Dynamics. Am. Nat. 147, 813–846. https://doi.org/10.1086/285880
- Polito, M.J., Trivelpiece, W.Z., Reiss, C.S., Trivelpiece, S.G., Hinke, J.T., Patterson, W.P., Emslie, S.D., 2019. Intraspecific variation in a dominant prey species can bias marine predator dietary estimates derived from stable isotope analysis. Limnol. Oceanogr. Methods 17, 292–303. https://doi.org/10.1002/lom3.10314
- Polunin, N., Morales-Nin, B., Pawsey, W., Cartes, J., Pinnegar, J., Moranta, J., 2001. Feeding relationships in Mediterranean bathyal assemblages elucidated by carbon and nitrogen stable-isotope data. Mar. Ecol. Prog. Ser. 220, 13–23. https://doi.org/10.3354/meps220013
- Ponsard, S., Averbuch, P., 1999. Should growing and adult animals fed on the same diet show different δ<sup>15</sup>N values? Rapid Commun. Mass Spectrom. 13, 1305–1310. https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0231(19990715)13:13<1305::AID-RCM654>3.0.CO;2-D

- Post, D.M., 2002. Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions. Ecology 83, 703–718. https://doi.org/10.2307/3071875
- Post, D.M., 2003. Individual variation in the timing of ontogenetic niche shifts in largemouth bass. Ecology 84, 1298–1310. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1298:IVITTO]2.0.CO;2
- Post, D.M., Conners, M.E., Goldberg, D.S., 2000. Prey Preference by a Top Predator and the Stability of Linked Food Chains. Ecology 81, 8–14. https://doi.org/10.2307/177129
- Post, D.M., Layman, C.A., Arrington, D.A., Takimoto, G., Quattrochi, J., Montaña, C.G., 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. Oecologia 152, 179–189. https://doi.org/10.1007/s00442-006-0630-x
- Post, D.M., Takimoto, G., 2007. Proximate structural mechanisms for variation in food-chain length. Oikos 116, 775–782. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15552.x
- Potapov, A.M., Brose, U., Scheu, S., Tiunov, A.V., 2019. Trophic Position of Consumers and Size Structure of Food Webs across Aquatic and Terrestrial Ecosystems. Am. Nat. 194, 823–839. https://doi.org/10.1086/705811
- Prokopchuk, I., Sentyabov, E., 2006. Diets of herring, mackerel, and blue whiting in the Norwegian Sea in relation to *Calanus finmarchicus* distribution and temperature conditions. ICES J. Mar. Sci. 63, 117–127. https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.08.005

# Q

- Quante, M., Colijn, F., Bakker, J.P., Härdtle, W., Heinrich, H., Lefebvre, C., Nöhren, I.,
  Olesen, J.E., Pohlmann, T., Sterr, H., Sündermann, J., Tölle, M.H., 2016. Introduction to the Assessment—Characteristics of the Region, in: Quante, M., Colijn, F. (Eds.),
  North Sea Region Climate Change Assessment, Regional Climate Studies. Springer International Publishing, Cham, 1–52. https://doi.org/10.1007/978-3-319-39745-0\_1
- Quevedo, M., Svanbäck, R., Eklöv, P., 2009. Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. Ecology 90, 2263–2274. https://doi.org/10.1890/07-1580.1

## R

- R Core Team, 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rault, J., Le Bris, H., Robert, M., Pawlowski, L., Denamiel, M., Kopp, D., 2017. Diets and trophic niches of the main commercial fish species from the Celtic Sea. J. Fish Biol. 91, 1449–1474. https://doi.org/10.1111/jfb.13470
- Reddin, C.J., Bothwell, J.H., O'Connor, N.E., Harrod, C., 2018. The effects of spatial scale and isoscape on consumer isotopic niche width. Funct. Ecol. 32, 904–915. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13026
- Remien, C.H., 2015. Modeling the dynamics of stable isotope tissue-diet enrichment. J. Theor. Biol. 367, 14–20. https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2014.11.018
- Riera, P., Stal, L., Nieuwenhuize, J., 2002. δ<sup>13</sup>C versus δ<sup>15</sup>N of co-occurring molluscs within a community dominated by *Crassostrea gigas* and *Crepidula fornicata* (Oosterschelde, The Netherlands). Mar. Ecol. Prog. Ser. 240, 291–295. https://doi.org/10.3354/meps240291
- Riera, P., Stal, L.J., Nieuwenhuize, J., 2000. Heavy δ<sup>15</sup>N in Intertidal Benthic Algae and Invertebrates in the Scheldt Estuary (The Netherlands): Effect of River Nitrogen Inputs. Estuar. Coast. Shelf Sci. 51, 365–372. https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0684
- Rigolet, C., Thiébaut, E., Brind'Amour, A., Dubois, S.F., 2015. Investigating isotopic functional indices to reveal changes in the structure and functioning of benthic communities. Funct. Ecol. 29, 1350–1360. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12444
- Rigolet, C., Thiébaut, E., Dubois, S., 2014. Food web structures of subtidal benthic muddy habitats: evidence of microphytobenthos contribution supported by an engineer species. Mar. Ecol. Prog. Ser. 500, 25–41. https://doi.org/10.3354/meps10685
- Rijnsdorp, A.D., Vingerhoed, B., 2001. Feeding of plaice *Pleuronectes platessa* L. and sole *Solea solea* (L.) in relation to the effects of bottom trawling. J. Sea Res. 45, 219–229. https://doi.org/10.1016/S1385-1101(01)00047-8
- Robb, A.P., Hislop, J.R.G., 1980. The food of five gadoid species during the pelagic O-group phase in the northern North Sea. J. Fish Biol. 16, 199–217. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb03699.x
- Robertson, A., McDonald, R.A., Delahay, R.J., Kelly, S.D., Bearhop, S., 2014. Individual foraging specialisation in a social mammal: the European badger (*Meles meles*).
  Oecologia 176, 409–421. https://doi.org/10.1007/s00442-014-3019-2

- Rodde, C., de Verdal, H., Lefebvre, S., Menniti, C., Vandeputte, M., Clota, F., Allal, F.,
  McKenzie, D.J., Benzie, J.A.H., Nahon, S., 2020. Variations in isotope incorporation
  rates and trophic discrimination factors of carbon and nitrogen stable isotopes in scales
  from three European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) populations. J. Exp. Mar. Biol.
  Ecol. 533, 151468. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151468
- Romanuk, T.N., Hayward, A., Hutchings, J.A., 2011. Trophic level scales positively with body size in fishes. Glob. Ecol. Biogeogr. 20, 231–240. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00579.x
- Rooney, N., McCann, K., Gellner, G., Moore, J.C., 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. Nature 442, 265–269. https://doi.org/10.1038/nature04887
- Rooney, N., McCann, K.S., 2012. Integrating food web diversity, structure and stability. Trends Ecol. Evol. 27, 40–46. https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.001
- Ross, S.D., Gislason, H., Andersen, N.G., Lewy, P., Nielsen, J.R., 2016. The diet of whiting *Merlangius merlangus* in the western Baltic Sea. J. Fish Biol. 88, 1965–1988. https://doi.org/10.1111/jfb.12959
- Roughgarden, J., 1972. Evolution of Niche Width. Am. Nat. 106, 683–718. https://doi.org/10.1086/282807
- Rudolf, V.H.W., Rasmussen, N.L., 2013. Ontogenetic functional diversity: Size structure of a keystone predator drives functioning of a complex ecosystem. Ecology 94, 1046– 1056. https://doi.org/10.1890/12-0378.1

### S

- Sánchez-Hernández, J., Nunn, A.D., Adams, C.E., Amundsen, P.-A., 2019. Causes and consequences of ontogenetic dietary shifts: a global synthesis using fish models. Biol. Rev. 94, 539–554. https://doi.org/10.1111/brv.12468
- Santic, M., Jardas, I., Pallaoro, A., 2005. Feeding habits of horse mackerel, *Trachurus trachurus* (Linneaus, 1758), from the central Adriatic Sea. J. Appl. Ichthyol. 21, 125–130. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2004.00603.x
- Scharf, F., Juanes, F., Rountree, R., 2000. Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophicniche breadth. Mar. Ecol. Prog. Ser. 208, 229–248. https://doi.org/10.3354/meps208229

- Schindler, D.E., Carpenter, S.R., Cottingham, K.L., He, X., Hodgson, J.R., Kitchell, J.F.,
  Soranno, P.A., 1996. Food Web Structure and Littoral Zone Coupling to Pelagic
  Trophic Cascades, in: Polis, G.A., Winemiller, K.O. (Eds.), Food Webs. Springer US,
  Boston, MA, 96–105. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7007-3\_9
- Schnack, S.B., 1979. Feeding of *Calanus helgolandicus* on phytoplankton mixture. Mar. Ecol. Prog. Ser. 1, 41-47.
- Schoener, T.W., 1974. Some Methods for Calculating Competition Coefficients from Resource-Utilization Spectra. Am. Nat. 108, 332–340.
- Schoener, T.W., 1971. Theory of Feeding Strategies. Annu. Rev. Ecol. Syst. 2, 369–404. https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101
- Schwarez, H.P., 1991. Some theoretical aspects of isotope paleodiet studies. J. Archaeol. Sci. 18, 261–275. https://doi.org/10.1016/0305-4403(91)90065-W
- Seibold, S., Cadotte, M.W., MacIvor, J.S., Thorn, S., Müller, J., 2018. The Necessity of Multitrophic Approaches in Community Ecology. Trends Ecol. Evol. 33, 754–764. https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.07.001
- Serrano, R., Blanes, M.A., Orero, L., 2007. Stable isotope determination in wild and farmed gilthead sea bream (*Sparus aurata*) tissues from the western Mediterranean. Chemosphere 69, 1075–1080. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.04.034
- Shannon, C.E., Weaver, W., 1963. The Mathematical Theory of Communication. University of Illinois Press.144 p.
- Shannon, L., Coll, M., Bundy, A., GasD, G., Heymans JJ, Kleisner K, Lynam CP, Piroddi C, Tam J, Travers-Trolet M, Shin Y, 2014. Trophic level-based indicators to track fishing impacts across marine ecosystems. Mar. Ecol. Prog. Ser. 512, 115–140. https://doi.org/10.3354/meps10821
- Shipley, O.N., Matich, P., 2020. Studying animal niches using bulk stable isotope ratios: an updated synthesis. Oecologia. 193,27-51. https://doi.org/10.1007/s00442-020-04654-4
- Silberberger, M.J., Renaud, P.E., Kröncke, I., Reiss, H., 2018. Food-Web Structure in Four Locations Along the European Shelf Indicates Spatial Differences in Ecosystem Functioning. Front. Mar. Sci. 5, 119. https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00119
- Smith, A.D.M., Fulton, E.J., Hobday, A.J., Smith, D.C., Shoulder, P., 2007. Scientific tools to support the practical implementation of ecosystem-based fisheries management. ICES J. Mar. Sci. 64, 633–639. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm041

- Smith, K.J., Trueman, C.N., France, C.A.M., Peterson, M.J., 2020. Evaluation of two lipid removal methods for stable carbon and nitrogen isotope analysis in whale tissue. Rapid Commun. Mass Spectrom. rcm.8851. https://doi.org/10.1002/rcm.8851
- Snickars, M., Weigel, B., Bonsdorff, E., 2015. Impact of eutrophication and climate change on fish and zoobenthos in coastal waters of the Baltic Sea. Mar. Biol. 162, 141–151. https://doi.org/10.1007/s00227-014-2579-3
- Soranno, P.A., Wagner, T., Collins, S.M., Lapierre, J., Lottig, N.R., Oliver, S.K., 2019. Spatial and temporal variation of ecosystem properties at macroscales. Ecol. Lett. 22, 1587–1598. https://doi.org/10.1111/ele.13346
- Sotiropoulos, M.A., Tonn, W.M., Wassenaar, L.I., 2004. Effects of lipid extraction on stable carbon and nitrogen isotope analyses of fish tissues: potential consequences for food web studies. Ecol. Freshw. Fish 13, 155–160. https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2004.00056.x
- Sousa, L.L., Xavier, R., Costa, V., Humphries, N.E., Trueman, C., Rosa, R., Sims, D.W., Queiroz, N., 2016. DNA barcoding identifies a cosmopolitan diet in the ocean sunfish. Sci. Rep. 6, 28762. https://doi.org/10.1038/srep28762
- 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 J. Mar. Sci. 67, 909–915. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq008
- St. John Glew, K., Graham, L.J., McGill, R.A.R., Trueman, C.N., 2019. Spatial models of carbon, nitrogen and sulphur stable isotope distributions (isoscapes) across a shelf sea: An INLA approach. Methods Ecol. Evol. 10, 518–531. https://doi.org/10.1111/2041-210X.13138
- Stasko, A., Bluhm, B., Michel, C., Archambault, P., Majewski, A., Reist, J., Swanson, H., Power, M., 2018. Benthic-pelagic trophic coupling in an Arctic marine food web along vertical water mass and organic matter gradients. Mar. Ecol. Prog. Ser. 594, 1– 19. https://doi.org/10.3354/meps12582
- Stevenson, T.J., Visser, M.E., Arnold, W., Barrett, P., Biello, S., Dawson, A., Denlinger,
  D.L., Dominoni, D., Ebling, F.J., Elton, S., Evans, N., Ferguson, H.M., Foster, R.G.,
  Hau, M., Haydon, D.T., Hazlerigg, D.G., Heideman, P., Hopcraft, J.G.C., Jonsson,
  N.N., Kronfeld-Schor, N., Kumar, V., Lincoln, G.A., MacLeod, R., Martin, S.A.M.,
  Martinez-Bakker, M., Nelson, R.J., Reed, T., Robinson, J.E., Rock, D., Schwartz,
  W.J., Steffan-Dewenter, I., Tauber, E., Thackeray, S.J., Umstatter, C., Yoshimura, T.,
  Helm, B., 2015. Disrupted seasonal biology impacts health, food security and

ecosystems. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 282, 20151453.

https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1453

- Stock, B.C., Semmens, B.X., 2016. Unifying error structures in commonly used biotracer mixing models. Ecology 97, 2562–2569. https://doi.org/10.1002/ecy.1517
- Svanbäck, R., Bolnick, D.I., 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 274, 839–844. https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0198
- Svanbäck, R., Bolnick, D.I., 2005. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. Evol. Ecol. Res. 7, 993–1012.
- Svanbäck, R., Persson, L., 2009. Population Density Fluctuations Change the Selection Gradient in Eurasian Perch. Am. Nat. 173, 507–516. https://doi.org/10.1086/597223
- Svanbäck, R., Persson, L., 2004. Individual Diet Specialization, Niche Width and Population Dynamics: Implications for Trophic Polymorphisms. J. Anim. Ecol. 73, 973–982.
- Swanson, H.K., Lysy, M., Power, M., Stasko, A.D., Johnson, J.D., Reist, J.D., 2015. A new probabilistic method for quantifying *n* -dimensional ecological niches and niche overlap. Ecology 96, 318–324. https://doi.org/10.1890/14-0235.1
- Sweeting, C.J., Jennings, S., Polunin, N.V.C., 2005. Variance in isotopic signatures as a descriptor of tissue turnover and degree of omnivory. Funct. Ecol. 19, 777–784. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01019.x

## Т

- Takai, N., Mishima, Y., Yorozu, A., Hoshika, A., 2002. Carbon sources for demersal fish in the western Seto Inland Sea, Japan, examined by δ<sup>13</sup>C and δ<sup>15</sup>N analyses. Limnol. Oceanogr. 47, 730–741. https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.3.0730
- Tappin, A.D., Millward, G.E., 2015. The English Channel: Contamination status of its transitional and coastal waters. Mar. Pollut. Bull. 95, 529–550. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.12.012
- Tecchio, S., van Oevelen, D., Soetaert, K., Navarro, J., Ramírez-Llodra, E., 2013. Trophic Dynamics of Deep-Sea Megabenthos Are Mediated by Surface Productivity. PLoS ONE 8, e63796. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063796
- Thompson, M.S.A., Pontalier, H., Spence, M.A., Pinnegar, J.K., Greenstreet, S., Moriarty,M., Hélaouët, P., Lynam, C.P., 2020. A feeding guild indicator to assess

environmental change impacts on marine ecosystem structure and functioning. J. Appl. Ecol. 1365-2664.13662. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13662

- Thompson, R.M., Brose, U., Dunne, J.A., Hall, R.O., Hladyz, S., Kitching, R.L., Martinez, N.D., Rantala, H., Romanuk, T.N., Stouffer, D.B., Tylianakis, J.M., 2012. Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. Trends Ecol. Evol. 27, 689–697. https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.005
- Thompson, R.M., Hemberg, M., Starzomski, B.M., Shurin, J.B., 2007. Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs. Ecology 88, 612–617. https://doi.org/10.1890/05-1454
- Thurstan, R.H., Brockington, S., Roberts, C.M., 2010. The effects of 118 years of industrial fishing on UK bottom trawl fisheries. Nat. Commun. 1, 15. https://doi.org/10.1038/ncomms1013
- Tieszen, L.L., Boutton, T.W., Tesdahl, K.G., Slade, N.A., 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for δ<sup>13</sup>C analysis of diet.
   Oecologia 57, 32–37. https://doi.org/10.1007/BF00379558
- Tilman, D., Isbell, F., Cowles, J.M., 2014. Biodiversity and Ecosystem Functioning. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 45, 471–493. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917
- Tim Tinker, M., Guimarães, P.R., Novak, M., Marquitti, F.M.D., Bodkin, J.L., Staedler, M., Bentall, G., Estes, J.A., 2012. Structure and mechanism of diet specialisation: testing models of individual variation in resource use with sea otters. Ecol. Lett. 15, 475–483. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01760.x
- 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(9) : e0239436. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209436
- Toscano, B.J., Gownaris, N.J., Heerhartz, S.M., Monaco, C.J., 2016. Personality, foraging behavior and specialization: integrating behavioral and food web ecology at the individual level. Oecologia 182, 55–69. https://doi.org/10.1007/s00442-016-3648-8
- Travers-Trolet, M., Coppin, F., Cresson, P., Cugier, P., Oliveros-Ramos, R., Verley, P., 2019. Emergence of negative trophic level-size relationships from a size-based, individualbased multispecies fish model. Ecol. Model. 410, 108800. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108800

Travers-Trolet, M., Verin, Y., 2014. Camanoc Survey Report. https://doi.org/10.17600/14001900

Travers-Trolet M., 2017. CGFS2017 cruise, Thalassa R/V. https://doi.org/10.17600/17002200

Travers-Trolet M., 2015. CGFS2015 cruise, Thalassa R/V. https://doi.org/10.17600/15002100

- Trebilco, R., Dulvy, N.K., Anderson, S.C., Salomon, A.K., 2016. The paradox of inverted biomass pyramids in kelp forest fish communities. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 283, 20160816. https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0816
- Trueman, C.N., MacKenzie, K.M., St John Glew, K., 2017. Stable isotope-based location in a shelf sea setting: accuracy and precision are comparable to light-based location methods. Methods Ecol. Evol. 8, 232–240. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12651

## U

Udy, J., Wing, S., O'Connell-Milne, S., Durante, L., McMullin, R., Kolodzey, S., Frew, R., 2019. Regional differences in supply of organic matter from kelp forests drive trophodynamics of temperate reef fish. Mar. Ecol. Prog. Ser. 621, 19–32. https://doi.org/10.3354/meps12974

#### $\mathbf{V}$

- Valentini, A., Pompanon, F., Taberlet, P., 2009. DNA barcoding for ecologists. Trends Ecol. Evol. 24, 110–117. https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.09.011
- van Denderen, P.D., Lindegren, M., MacKenzie, B.R., Watson, R.A., Andersen, K.H., 2018. Global patterns in marine predatory fish. Nat. Ecol. Evol. 2, 65–70. https://doi.org/10.1038/s41559-017-0388-z
- van der Merwe, N.J., 1982. Carbon Isotopes, Photosynthesis, and Archaeology: Different pathways of photosynthesis cause characteristic changes in carbon isotope ratios that make possible the study of prehistoric human diets. Am. Sci. 70, 596–606.
- Van der Zanden, M.J.V., Rasmussen, J.B., 2001. Variation in δ<sup>15</sup>N and δ<sup>13</sup>C trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. Limnol. Oceanogr. 46, 2061– 2066. https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.8.2061
- van Oevelen, D., Soetaert, K., Middelburg, J.J., Herman, P.M.J., Moodley, L., Hamels, I., Moens, T., Heip, C.H.R., 2006. Carbon flows through a benthic food web: Integrating

biomass, isotope and tracer data. J. Mar. Res. 64, 453–482. https://doi.org/10.1357/002224006778189581

- Van Valen, L., 1965. Morphological Variation and Width of Ecological Niche. Am. Nat. 99, 377–390.
- Vander Zanden, H.B., Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., 2013. Temporal consistency and individual specialization in resource use by green turtles in successive life stages. Oecologia 173, 767–777. https://doi.org/10.1007/s00442-013-2655-2
- Vander Zanden, M.J., Clayton, M.K., Moody, E.K., Solomon, C.T., Weidel, B.C., 2015. Stable Isotope Turnover and Half-Life in Animal Tissues: A Literature Synthesis. PLOS ONE 10, e0116182. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116182
- Vander Zanden, M.J., Hulshof M., Ridgway M.S., Rasmussen J.B., 1998. Application of Stable Isotope Techniques to Trophic Studies of Age-0 Smallmouth Bass. 127:729-739 https://doi.org/10.1577/1548-8659(1998)127<0729:AOSITT>2.0.CO;2
- Vander Zanden, M.J., Vadeboncoeur, Y., 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in Lakes. Ecology 83, 2152–2161. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2152:FAIOBA]2.0.CO;2
- Vanderklift, M.A., Ponsard, S., 2003. Sources of variation in consumer-diet δ<sup>15</sup>N enrichment: a meta-analysis. Oecologia 136, 169–182. https://doi.org/10.1007/s00442-003-1270-z
- Vandermeer, J., 2006. Omnivory and the stability of food webs. J. Theor. Biol. 238, 497–504. https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2005.06.006
- Vaz, S., Carpentier, A., Coppin, F., 2007. Eastern English Channel fish assemblages: measuring the structuring effect of habitats on distinct sub-communities. ICES J. Mar. Sci. 64, 271–287. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsl031
- Verin, Y., Lazard, C., 2015. IBTS 2015 cruise, Thalassa R/V. https://doi.org/10.17600/15001500
- Verin Y., 2018. IBTS 2018 cruise, Thalassa R/V. https://doi.org/10.17600/18000003
- Verin Y., 2016. IBTS 2016 cruise, Thalassa R/V. https://doi.org/10.17600/16002100
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. Ecology 89, 2290–2301. https://doi.org/10.1890/07-1206.1
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V., Messier, J., 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. Trends Ecol. Evol. 27, 244–252. https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014

- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! Oikos 116, 882–892. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Voigt, C.C., Rex, K., Michener, R.H., Speakman, J.R., 2008. Nutrient routing in omnivorous animals tracked by stable carbon isotopes in tissue and exhaled breath. Oecologia 157, 31–40. https://doi.org/10.1007/s00442-008-1057-3

### W

- Werner, E.E., Gilliam, J.F., 1984. The Ontogenetic Niche and Species Interactions in Size-Structured Populations. Annu. Rev. Ecol. Syst. 15, 393–425. https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.002141
- Werner, E.E., Hall, D.J., 1988. Ontogenetic Habitat Shifts in Bluegill: The Foraging Rate-Predation Risk Trade-off. Ecology 69, 1352–1366. https://doi.org/10.2307/1941633
- Wickham, H., 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis, Springer-Verlag New York.
- Wiens, J.A., 1989. Spatial Scaling in Ecology. Funct. Ecol. 3, 385. https://doi.org/10.2307/2389612
- Wilson, R.P., Poe, W.E., 1974. Nitrogen metabolism in channel catfish, *Ictalurus punctatus*—
  III. Relative pool sizes of free amino acids and related compounds in various tissues of the catfish. Comp. Biochem. Physiol. Part B Comp. Biochem. 48, 545–556. https://doi.org/10.1016/0305-0491(74)90134-5
- Wolf, N., Carleton, S.A., Martínez del Rio, C., 2009. Ten years of experimental animal isotopic ecology. Funct. Ecol. 23, 17–26. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01529.x
- Woodland, R.J., Secor, D.H., 2013. Benthic-pelagic coupling in a temperate inner continental shelf fish assemblage. Limnol. Oceanogr. 58, 966–976. https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.3.0966
- Woodward, G., 2009. Biodiversity, ecosystem functioning and food webs in fresh waters: assembling the jigsaw puzzle. Freshw. Biol. 54, 2171–2187. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02081.x
- Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J.,

Watson, R., 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. Science 314, 787–790. https://doi.org/10.1126/science.1132294

Worm, B., Hilborn, R., Baum, J.K., Branch, T.A., Collie, J.S., Costello, C., Fogarty, M.J.,
Fulton, E.A., Hutchings, J.A., Jennings, S., Jensen, O.P., Lotze, H.K., Mace, P.M.,
McClanahan, T.R., Minto, C., Palumbi, S.R., Parma, A.M., Ricard, D., Rosenberg,
A.A., Watson, R., Zeller, D., 2009. Rebuilding Global Fisheries. Science 325, 578– 585. https://doi.org/10.1126/science.1173146

# Y

- Ying, R., Cao, Y., Yin, F., Guo, J., Huang, J., Wang, Y., Zheng, L., Wang, J., Liang, H., Li, Z., Feng, J., 2020. Trophic structure and functional diversity reveal pelagic-benthic coupling dynamic in the coastal ecosystem of Daya Bay, China. Ecol. Indic. 113, 106241. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106241
- Yokoyama, H., Abo, K., Ishihi, Y., 2006. Quantifying aquaculture-derived organic matter in the sediment in and around a coastal fish farm using stable carbon and nitrogen isotope ratios. Aquaculture 254, 411–425. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.10.024

# Z

- Zacharia, P.U., 2017. Trophic levels and methods for stomach content analysis of fishes, in: Course Manual Summer School on Advanced Methods for Fish Stock Assessment and Fisheries Management. CMFRI; Kochi, Kochi, 278–288.
- Zheng, X., Pierce, G.J., Reid, D.G., 2001. Spatial patterns of whiting abundance in Scottish waters and relationships with environmental variables. Fish. Res. 50, 259–270. https://doi.org/10.1016/S0165-7836(00)00219-8
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Smith, G.M., 2007. Analysing Ecological Data. Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-45972-1

# Annexe : Communications scientifiques

## **Communications scientifiques**

#### **PUBLICATIONS ACCEPTEES**

<u>Timmerman C-A</u>, 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(9) : e0239436. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209436

Cresson P, Chouvelon T, Buscamante P, Bănaru D, Baudrier J, Le Loch F, Mauffret A, Mialet B, Spitz J, Wessel N, Briand M, Denamiel M, Doray M, Guillou G, Jadaud A, Lazard C, Noûs C, Prieur S, Rouquette M, Saraux C, Sandrine S, <u>Timmerman CA</u>, Verin Y, Harmelin-Vivien M. 2020. Primary production and depth drive different trophic structure and functioning of fish assemblage in French marine ecosystems. **Progress in oceanography**, 186, 102343 (14p.). https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102343

#### **PUBLICATIONS SOUMISES**

<u>Timmerman C-A</u>, 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. **Marine Environmental Research**.

#### **COMMUNICATIONS ORALES**

<u>Timmerman C-A</u>, Giraldo C, Rouquette M, Denamiel M, Travers-Trolet M, Lefebvre S, Ernande B, Cresson P. 2018. La profondeur est-elle le seul facteur influençant les flux de matière en Manche ? **7 èmes rencontres de l'ichtyologie en France**, 27-30 mars 2018, Paris.  $2^{\text{ème}}$  prix de la meilleure communication orale.

<u>Timmerman C-A</u>, Cresson P, Marchal P. 2018. Variation saisonnière et ontogénique des paramètres trophiques des principales espèces exploitées en Manche-Mer du Nord. **Journée des étudiants**. 11 juin 2018, Boulogne-sur-Mer.

<u>Timmerman C-A</u>, Cresson P, Marchal P. 2019. Variation saisonnière et ontogénique de l'alimentation du merlan (*Merlangius merlangus*) en Manche orientale – sur de la Mer du Nord. **Journée des étudiants**, 4 juin 2019, Boulogne-sur-Mer.

<u>**Timmerman C-A**</u>, Day L, Brind'Amour A, Cresson P. 2019. Individual diet specialization in Plaice (*Pleuronectes platessa*). **ICES annual science conference**. 9-12 September 2019, Göthenburg, Sweden.

<u>Timmerman C-A</u>, Power M, Swanson H, Marchal P, Cresson P. 2019. Factors influencing trophic niche and individual diet specialization of 4 species over 2 seasons. Journées Manche Mer du nord, 18-20 décembre 2019, Lille.

#### POSTER

<u>Timmerman C-A</u>, Cresson P, Denamiel M, Marchal P. 2018. Variation saisonnière 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.

<u>Timmerman C-A</u>, Cresson P, Denamiel M, Marchal P. 2018. A multi-tissue approach for a better understanding of the ecology of commercial fish species. 11<sup>th</sup> International Conference on the Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies (ISOECOL), July 30 – August 3 2018, Viña del Mar, Chile.



7è rencontres de l'Ichtyologie en France - 27-30 mars 2018 (Paris)



#### Résumé

Les interactions trophiques sont à la base de nombreux processus régissant la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Cependant, de nombreuses sources de variations sont mal connues comme les variations saisonnières et ontogéniques. Ces variations ont été appréhendées à plusieurs niveaux d'organisation, l'assemblage, l'espèce et l'individu dans les écosystèmes de Manche orientale (MO) et de la baie sud de la mer du Nord (BSMDN).

Ces variations ont été tout d'abord étudiées en analysant les isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}$ C) et de l'azote ( $\delta^{15}$ N), qui fournissent des informations sur l'utilisation des ressources et de l'habitat dans un espace à deux dimensions. Ces analyses ont été réalisées sur plusieurs tissus en raison de leurs différents temps d'intégration reflétant l'assimilation selon différentes périodes de temps. Ces analyses ont été couplées aux analyses des contenus stomacaux. Si l'analyse des isotopes stables apporte une information intégrée de l'alimentation sur des périodes de temps variables selon le tissu étudié, l'analyse des contenus stomacaux apporte une information à court terme de l'alimentation.

A l'échelle de l'assemblage, Le couplage entre les habitats benthique et pélagique est apparu comme une caractéristique importante de l'écosystème de Manche orientale, en raison de sa faible profondeur, ainsi qu'à la combinaison de deux processus écologiques. Premièrement, les interactions trophiques ont révélé une plasticité trophique pour la plupart des espèces de poisson de l'assemblage étudié ainsi qu'un partage des ressources. Deuxièmement, les changements de composition de l'assemblage de poissons n'ont pas eu d'impact sur le couplage bentho-pélagique car la plupart des espèces dominantes se sont généralisées au cours d'une période donnée, ce qui a permis une utilisation complète de toutes les ressources disponibles. Des analyses plus approfondies ont été réalisées sur le merlan qui est l'espèce dominante en Manche orientale et au sud de la mer du Nord en hiver, et ont révélé des changements saisonniers et ontogéniques d'alimentation pour cette espèce. Enfin, au niveau individuel, les espèces ont tendance à être généralistes mais composée d'individus spécialistes le long des axes du  $\delta^{13}$ C et du  $\delta^{15}$ N. Les espèces tendent à élargir leur niche principalement via une augmentation de la variation d'alimentation entre individus. Ce comportement peut être une stratégie pour limiter la compétition, stratégie peut-être favorisée par l'important couplage bentho-pélagique offrant une grande diversité de ressources pour les espèces.

Cette étude a montré l'importance de considérer les changements ontogéniques et saisonniers des interactions trophiques. Renseigner ces changements dans les modèles écosystémiques augmenterait leur capacité à saisir la complexité des écosystèmes marins et à informer la gestion des pêches. Modéliser ces effets à plusieurs niveaux d'organisation est nécessaire afin de prédire les effets du changement global sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes.

**Mots-clés :** isotopes stables ; niveaux d'organisation ; niche ; compétition ; couplage benthopélagique